

Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta



Disertační práce

**Prostorové a časové změny predačního tlaku na hmyzí
společenstva**

Michaela Drozdová

Školitel: RNDr. Tomáš Kuras, Ph. D.

Olomouc 2012

Palacký University Olomouc

Faculty of Science



Ph.D. Thesis

**Spatial and temporal variation of predation risk on
insect communities**

Michaela Drozdová

Supervisor: RNDr. Tomáš Kuras, Ph. D.

Olomouc 2012

Copyright © 2012 Michaela Drozdová

All Rights Reserved

Poděkování

Za cenné rady a připomínky bych chtěla poděkovat svému školiteli Tomáši Kurasovi. Dále bych chtěla poděkovat Janu Šipošovi za spolupráci na terénních výzkumech a společných publikacích. Za inspiraci a pomoc také děkuji Tomáši Kocurkovi. Za komentáře k disertační práci bych chtěla poděkovat Aleši Dolnému a Josefu Drozdovi.

Za obrovskou trpělivost bych chtěla poděkovat také svým synům a celé své rodině, bez jejichž pomoci by tato disertační práce nemohla vzniknout. Největší dík ovšem patří mému muži, který je mou obrovskou oporou a je mým nejlepším učitelem.

DROZDOVÁ M., 2012: Prostorové a časové změny predáčního tlaku na hmyzí společenstva [disertace]. Univerzita Palackého, Olomouc.

Abstrakt

Předložená disertační práce je zaměřena na problematiku predace na společenstva hmyzu v temperátních ekosystémech a představuje výsledky několikaletého komplexního výzkumu klíčových faktorů, které tuto interakci ovlivňují. Navržená metodika byla založena na měření relativního predáčního tlaku pomocí živých návnad, které byly exponovány podél gradientu prostředí, a po 30 minutách bylo vyhodnoceno množství napadených larev.

Finální analýza pomocí zobecněných aditivních modelů nepotvrdila rozdíly v predáčním tlaku na hmyz v závislosti na druhu dřeviny (sledováno 15 druhů dřevin temperátního lužního lesa). Siginifikantní rozdíly však byly nalezeny podél gradientu od otevřeného do lesního ekosystému a také podél vertikálního gradientu v lesních ekosystémech (v různých výškách na stromech). Lišila se také aktivita a kompozice predátorů během vegetačního období a také v různých denních hodinách.

Klíčová slova:

Denní a sezónní aktivita, distribuce napadení, interakce predátor–hmyz, klíčové faktory, otevřené a lesní biotopy, vertikální stratifikace, živé návnady.

DROZDOVÁ M., 2012: Spatial and temporal variation of predation risk on insect communities [dissertation]. Palacky University, Olomouc.

Abstract

Presented thesis is focused on the predation on insect communities and summarized the results of comprehensive research identifying key factors affecting the predation. Design of experiments was based on relative predation risk measurement using living baits exposed along gradient and the proportion of attacked or missing larvae were counted after 30 minutes of the exposition.

Final analysis (using generalized additive models) does not confirm different predation risk on insects between woody species (15 common woody species of temperate floodplain forest). Significant differences were found along horizontal gradient from open to closed habitat and also along vertical gradient in forest ecosystems. As expected, activity and composition of predators also differ through vegetation season and during a daytime.

Key words:

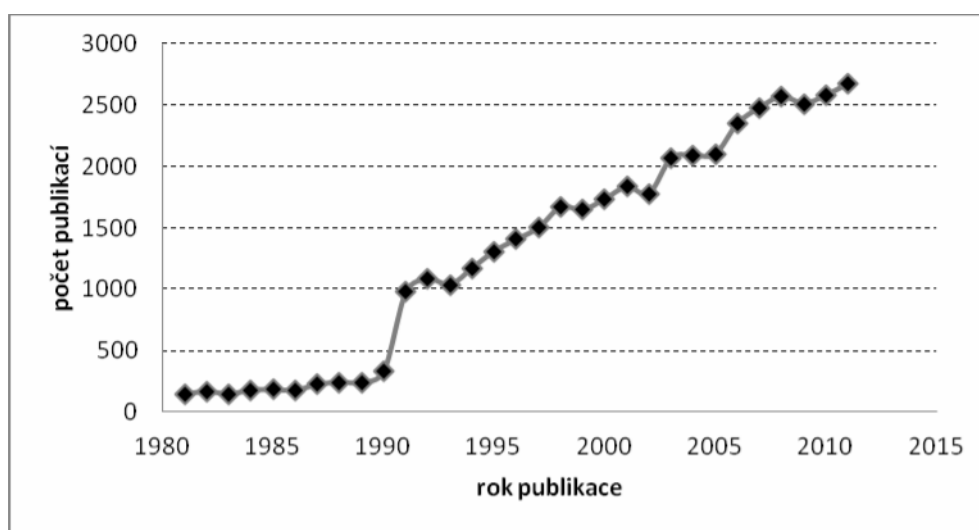
Diurnal and seasonal activity, distribution of attacks, key factors, living baits, open and forest habitats, predator–insect interaction, vertical stratification.

Obsah

Úvod	8
Pojmy „predace“ a „predátor“	10
Význam predace	12
Teoretický přístup – ekologické modely	15
Experimentální přístup	16
Shrnutí výsledků predačních experimentů	22
Výsledky vlastních výzkumů	27
Závěr	30
Citovaná literatura	32
Seznam příloh	50

Úvod

Vzhledem k tomu, že je predace jedním ze zcela zásadních procesů, které hrají roli v evoluci organismů a formují tak strukturu populací i společenstev, věnují ekologové i evoluční biologové této interakci značnou pozornost (Ter Horst et al. 2010). V současné době nalezneme v databázi Web of Science kolem 42 000 záznamů, které obsahují v položce téma (Topic) slovo „predation“ a za posledních 10 let (2002–2011) je takovýchto příspěvků publikováno více než 2000 ročně (Graf č. 1).



Graf č. 1: Vývoj publikační činnosti týkající se predace na Web of Science (1980–2011).

Predace je studována pomocí celé škály metod ve všech ekosystémech a na všech úrovních organizace života (gen, jedinec, populace, společenstvo, biom) a je navržena řada teoretických modelů popisujících dynamiku predace v prostoru i v čase. S růstem znalostí o predaci se ukazuje, že vztah mezi predátorem a kořistí nelze popsat jednoduchým modelem a že strategie a vzorce vztahů jsou velmi často specifické pro různé taxony i ekosystémy (Murdoch et al. 2003).

Predace a design predačních experimentů je ústředním tématem mé disertační práce a zabývám se jím od doby, kdy jsem se začala podílet na grantovém projektu Druhové bohatství a hostitelská specializace herbivorního hmyzu: srovnání tropických a temperátních společenstev (GA AV B6187001, 2000–2002) a následně na projektu Hostitelská specializace a druhová diverzita bryofágního hmyzu – analýza klíčových faktorů (GA ČR 206/07/0811,

2007–2009). V rámci řešení obou projektů bylo jedním z cílů popsat predaci na hmyzích herbivorech, případně na bryobiontech, a vyhodnotit jeden z předpokládaných klíčových faktorů ovlivňujících diverzitu a distribuci uvedených skupin. Vzhledem k rozsáhlosti celé problematiky a množství měřených faktorů jsem úzce spolupracovala s Mgr. Janem Šiposem (Univerzita Palackého v Olomouci), se kterým jsem koordinovala jednotlivé experimenty, a díky shodné metodice pak bylo možné efektivně propojit výsledky jednotlivých výzkumů.

První výsledky týkající se predace na herbivory v rámci zmíněných projektů byly publikovány v časopise *Science* (Novotný et al. 2006) a následně v mé diplomové práci. Celou problematiku jsem však mnohem podrobněji rozpracovala až v předkládané práci s cílem porovnat:

- rozdíly v predačním tlaku mezi vybranými dřevinami a korelace mezi predačním tlakem a některými zjištěnými charakteristikami (abundance dřeviny, frekvence dřeviny, abundance herbivorů, lokální druhová pestrost herbivorů);
- rozdíly v predačním tlaku na okraji a uvnitř lesa („horizontální stratifikace“);
- rozdíly v predačním tlaku podél vertikálního gradientu v lesním ekosystému („vertikální stratifikace“);
- rozdíly v predačním tlaku během dne a během roku (resp. během vegetačního období);
- vliv vybraných aspektů metodiky (např. hustota rozmístění návnad, barevné označení návnad, vliv délky prováděných experimentů).

Jedním z významných cílů mého výzkumu byl také návrh a verifikace efektivní metodiky studia relativního predačního tlaku a její aplikace. Metodika by měla umožňovat měření predačního tlaku širokého spektra predátorů (bezobratlých i obratlovců) v různých habitatech a umožnit následnou tvorbu komplexních modelů, pomocí kterých by se dala stanovit významnost uvedených faktorů pro predaci na hmyzí taxocenózy.

Vlastní disertační práce je rozdělena do dvou hlavních částí. V první, teoretické, se zabývám problematikou právě predace s důrazem na hmyzí taxony a na metodologii výzkumu predace. Ve druhé části stručně popisují vlastní výzkum s odkazy na publikované práce, které jsou uvedeny v přílohách (seznam publikací je uveden v Příloze č. 1).

Pojmy „predace“ a „predátor“

Predace je jednou ze stěžejních interakcí mezi organismy a společně s vnitrodruhovou kompeticí je hlavním zdrojem mortality organismů (Price 1975). Každý živý organismus je součástí trofických systémů přírody, kdy je buď konzumentem jiného organismu, nebo je jejich kořistí, nebo ve většině případů obojím (Estes et al. 2001, Dunne 2006, Elewa 2007, Verhoef & Morin 2010, Ritchie et al. 2012).

Vymezení termínů „predace“ a „predátor“ je v literatuře různorodé (viz např. Andrewartha 1961, Daly et al. 1998, Estes et al. 2001, Krebs 2003, Begon et al. 2006, Elewa 2007, Townsend et al. 2010), ale obecně je predace chápána jako přímá interakce dvou druhů, kdy jeden druh (predátor) využívá jako potravní zdroj jiný druh (kořist). Nemusí ovšem vždy docházet k bezprostřednímu zahubení kořisti predátorem a také negativní dopad predace není jednoznačný a nemusí vždy mít závažné následky (Strauss & Agrawal 1999, Estes et al. 2001).

Predátor je tedy jakýkoliv organismus, který konzumuje živé organismy nebo jejich části tak, že získávání zdrojů predátorem je na úkor kvality života kořisti, protože snižuje její plodnost, přežívání a ve výsledku vede ke snížení její početnosti (např. Creel & Christianson 2007). Na základě těchto charakteristik predace byly navrženy různé klasifikace predátorů (Tabulka č. 1).

Tabulka č. 1 – Klasifikace predátorů dle různých autorů

Autor	Klasifikace predátorů
Krebs (2003)	<ol style="list-style-type: none">1. herbivor (žíví se rostlinami nebo jejich semeny a plody);2. karnivor (žíví se jinými živočichy);3. parazitoid (predátor klade vajíčka přímo nebo do blízkosti jiných živočichů, který je poté postupně zkonzumován a zabit);4. parazit (ektoparazité a endoparazité, kteří hostitele obvykle nezabíjejí);5. kanibal (speciální typ predace, kdy je predátor i kořist stejným živočišným druhem).
Begon et al. (2006)	<ol style="list-style-type: none">1. taxonomická klasifikace predátorů – sem řadíme karnivory (konzumují živočichy), herbivory (konzumují rostliny) a omnivory (konzumují obojí, resp. konzumují organismy z více než jednoho trofického stupně);2. funkční klasifikace predátorů – praví predátoři, spásači, parazitoidi a paraziti (příčemž parazité se dále mohou dělit na mikroparazity a makroparazity).

Autor	Klasifikace predátorů
Townsend et al. (2010)	<ol style="list-style-type: none"> 1. praví predátoři (vždy zabíjejí kořist, většinou bezprostředně po jejím chycení, za život zkonsumují jen několik nebo mnoho jedinců); 2. pasoucí se predátoři (z jedince konzumují vždy jen část, za život zkonsumují několik nebo mnoho jedinců, kořist obvykle není zabíjena – pokud ano, tak ne bezprostředně); 3. parazité (z kořisti obvykle konzumují jen část, kořist není zabíjena (pokud ano, tak ne bezprostředně), během života napadají jednoho nebo jen velmi málo jedinců – proto je mezi parazitem a hostitelem často velmi úzký vztah).

Přestože je problematika vztahu mezi predátorem a jeho kořistí pravděpodobně nejčastěji zmiňované a popisované téma v ekologii (Matson & Berryman 1992, Berryman 1992, Elewa 2007, Ter Horst et al. 2010), z výše uvedené tabulky je zřejmé, že striktní vymezení jednotlivých skupin je problematické. Mnoho životních strategií do těchto klasifikací nezapadá, případně je jejich zařazení nejednoznačné (Estes et al. 2001, Bengtson 2002, Townsend et al. 2010):

- Parazitoidi – jejich zařazení je komplikované, protože mají společné znaky s pravými predátory i parazity – jeden hostitel, kterého vždy zabíjejí (Daly et al. 1998, Townsend et al. 2010).
- Gildy herbivorního hmyzu – velká část hmyzích herbivorů je zařazována mezi spásáče. Toto neplatí pro minující a hálkotvorný hmyz, kteří jsou jednoznačně parazity. Sporné jsou ale například skupiny jako „leaf-rollers“ i některé další externí listožravé i sající druhy.
- Kanibalové – se vymykají klasické definici interspecifické interakce, protože se jedná o intraspecifickou interakci. Kanibalismus je typem zoofágie (stejně jako predace) a kanibalové vykazují všechny znaky pravé predace, proto např. Fox (1975) označuje kanibalismus jako intraspecifickou predaci.
- Semenožraví herbivoři – neodpovídají zařazení mezi pasoucí se predátory, protože kořist usmrcují velmi rychle a bezprostředně po nalezení, což odpovídá pravé predaci (Tkadlec 2008). Mezi semenožravé herbivory řadíme například semenožravé ptáky nebo mravence (Townsend et al. 2010).

Podle míry specializace predátora na potenciální dostupnou kořist obecně rozdělujeme predátory na: 1) všestranné predátory - generalisty; 2) relativně selektivní predátory; 3)

specializované predátory – specialisty (Begon et al. 2006, Snyder & Wise 2001, Chase et al. 2002, Snyder & Ives 2003). Ovšem jen velmi zřídka jsou predátoři pravými generalisty, protože i z široké nabídky kořisti preferují do určité míry jen některou, případně jsou až extrémně specializovaní (Eubanks & Denno 2000).

Význam predace

Důsledky predace se projevují na úrovni jedince, populace i celého společenstva. Z evolučního hlediska je predace jednou z hybných sil evoluce, protože selektuje jak morfologické tak behaviorální znaky organismů, které jsou pod predáčním tlakem (Lima & Dill 1989, Endler 1991, Vermeij 1994).

Na úrovni jedinců jde ve většině případů o vztah prospěšný pro predátora a negativní pro kořist (pozorujeme přímé důsledky – usmrcení, poškození, potlačení růstu, dlouhodobě může jít o snížení plodnosti). Znaky a adaptace, které se na této úrovni vytvářejí, jsou například kryptické a aposematické mimikry, chemická a mechanická obrana apod. (Edmunds 1974, Hassel 1976, Harvey & Greenwood 1978, Blum 1981, Harvey 1981, Guilford 1990, Morin 1999, Abrams 2000, Schilthuizen et al. 2006) a selektuje se také specifické antipredační chování. Tyto behaviorální projevy se rozdělují do dvou kategorií: 1) vyhýbání se kontaktu s predátorem – např. využitím vertikální stratifikace porostu nebo odlišné denní aktivity (Morris & Lewis 2002, Shiojiri et al. 2002); 2) únik po kontaktu s predátorem (Langerhans 2007). Velmi významná je také strategie využívání tzv. prostoru bez nepřátel neboli enemy-free space (Jeffries & Lawton 1984, Fryer 1986, Berdegue et al. 1996, Novotný et al. 1999, Stamp 2001, Ishihara & Ohgushi 2008). Podle teorie závislosti na velikost (tzv. size dependent predation) má predace vliv na velikost juvenilních stádií hmyzu, což vede k rychlejšímu dospívání a následně i menší velikosti těla (Berger et al. 2006, Mänd et al. 2007, Remmel & Tammaru 2009, Remmel et al. 2011).

Pozitivní účinek pro kořist v přítomnosti predátora ukazuje, že pravá predace resp. parazitace nebo herbivorie nemusí vždy končit závažnými následky a jejich dopad na populaci či jedince kořistěného druhu může být menší, než se na první pohled může zdát (Dyer 1975, Strauss & Agrawal 1999). V případě pozitivního účinku pozorujeme např.

mobilizace rezerv ze zásobních orgánů, probuzení dormantních pupenů nebo snížení zastínění listů vedoucí k následnému zvýšení intenzity fotosyntézy (review: Belsky 1986; dále např.: Trumble et al. 1993, Agrawal 1998, Lev-Yadun et al. 2004). Pokud ovšem organismus vytváří obranné mechanismy v nepřítomnosti predátora, pak jsou tyto investice nevýhodné a ztrátové (Karban et al. 1999).

Na populační úrovni predační tlak omezuje distribuci nebo redukuje abundanci kořisti. Přispívá k negativní selekci (angl. selective removal) jedinců se sníženou životaschopností nebo v případě neusmrcení kořisti se snižuje její konkurenceschopnost (např. Creel & Christianson 2007). Účinek predace na populace není jednoznačně negativní. Z hlediska fitness celé populace může být efekt i pozitivní (Townsend et al. 2010). Pokud se početnost populace pohybuje na hranici nosné kapacity prostředí, může predace snížit kompetiční tlak (Creel & Christianson 2007). Vliv predace tedy v tomto případě závisí na množství dostupných zdrojů pro kořist a negativně se projeví u kořisti, která má dostatek potravy a není zatížena vnitrodruhovou kompeticí (Townsend et al. 2010). Predace na populacích pro člověka hospodářsky škodlivých druhů se využívá u biologické kontroly škůdců v agroekosystémech nebo v lesních ekosystémech (Murdoch et al. 1985, Daly et al. 1998, Lang et al. 1999).

Na úrovni ekosystému je predace spolu s vnitrodruhovou kompeticí jedním z hlavních typů interakce (Morin 1999, Krebs 2003). Lze na ni také pohlížet jako na jednu z příčin narušení neboli disturbancí (Begon et al. 2006, Townsend et al. 2010). Význam predace na úrovni ekosystému neznamena jen regulaci početnosti a již zmíněné snižování vnitrodruhové kompetice populace kořisti, ale také může zásadně měnit vztahy nejbližší nižší trofické úrovně (Paine 1966, Hairston et al. 1960, Sih et al. 1985, Fretwell 1987, Pimm et al. 1991, Polis et al. 2000, Shurin et al. 2006). Ne vždy se však jedná o snižování mezidruhové kompetice mezi jednotlivými druhy kořisti, ale může docházet k interakci, kdy zvýšení abundance jednoho druhu kořisti vede ke zvýšení abundance predátora a tím také k intenzivnějšímu tlaku na jiný druh kořisti (Holt 1977, Holt et al. 1994, Morris et al. 2004). V tomto případě hovoříme o tzv. „zdánlivé kompetici“ (angl. apparent competition). Efekt predace se ale také může projevit i na dalších nižších úrovních trofických řetězců, kdy se snížením abundance kořisti může snižovat tlak na nižší trofické úrovně (obvykle na producenty). Tyto nepřímé interakce uvnitř trofické sítě vedoucí k tzv. regulaci „shora“ (top-down efekt) jsou nazývány trofické kaskády (Hairston et al. 1960, Denno et al. 2003, Borer et al. 2006, Townsend et al. 2010, Barber & Marquis 2011). Na druhou stranu existují také

interakce, které regulují vyšší trofické úrovně „zdola“ (bottom-up efekt) až na úroveň vrcholových predátorů (Boege & Marquis 2006, Ishihara & Ohgushi 2008, Couture et al. 2010, Barber & Marquis 2011b). Komplexní teorie zahrnující oba typy regulací je označována jako Oksanen-Fretwellova teorie (Oksanen et al. 1981, Fretwell 1987). Koncem 20. století se začal zpochybňovat původní koncept teorie bottom-up a top-down efektů. Ačkoliv jsou tyto síly ovlivňující dynamiku potravních řetězců potvrzeny v terestrických i vodních ekosystémech (Menge & Sutherland 1976, White 1978, Fretwell 1977, 1987, Oksanen et al. 1981, Borer et al. 2006), je na ně nutné pohlížet s ohledem na heterogenitu a variabilitu mezi druhy, mezi populacemi a se zohledněním abiotických faktorů prostředí v různých ekosystémech (Ritchie 2000).

Výše uvedené interakce mohou v konečném důsledku vést k celé řadě dalších změn v ekosystému. Vlivem predace může například dojít ke zvyšování druhové diverzity (Paine 1966, Morin 1999). Roli přirozených nepřátel jako příčiny vysoké diverzity druhů dokládají výzkumy převážně z tropů (Janzen 1970, Connell 1971). V takovém případě hovoříme o koexistenci umožněné konzumentem, která dovoluje přežití i konkurenčně slabších druhů (Paine 1966, Lawton & Strong 1980, Chesson 2000, Gallet et al. 2007, Futuyama & Agrawal 2009). Vrcholoví predátoři mohou ovlivňovat také samotnou existenci určitých ekosystémů. S prvním popisem systému predátora a kořisti a významu této interakce se setkáváme již v 5. století př. n. l. v antickém Řecku, kdy Hérodotos z Halikarnássu popsal první koncept rovnováhy v přírodě a predátorům přisoudil právě význam pro udržení rovnováhy (Cuddington 2001). Recentní literatura však kritizuje koncepci „udržování rovnováhy“ v ekosystému a spíše se hovoří o druzích, které díky disturbancím udržují dynamiku ekosystému (Mills et al. 1993, Menge et al. 1994, Navarrete & Menge 1996, Power et al. 1996, Symondson et al. 2002). Paine (1966) jako první označuje tyto druhy jako tzv. klíčové druhy (angl. keystone species).

V 80. a 90. letech 20. století se dostaly do popředí zájmu také metapopulační studie, protože začal být patrný význam teorie metapopulací pro účely ochrany přírody. Díky fragmentaci ekosystémů daly metapopulační modely predátor-kořist realističtější obraz než klasické modely (Hanski 1999). Dynamika na predovaných a nepredovaných ploškách tak například umožňuje dlouhodobé přežívání kořisti i v případě, kdy klasické modely predikují vymření populace kořisti (Li et al. 2005), protože je umožněn rozptyl (migrace) nových jedinců (Hanski 1999, Tschardtke & Brandl 2004, Townsend et al. 2010).

Teoretický přístup – ekologické modely

Modely popisující dynamiku predátora a kořisti lze definovat pomocí dvou typů rovnic podle charakteru rozmnožování – diferenční rovnice popisují dynamiku pro populace s porodními pulsy a diferenciální rovnice charakterizují dynamiku populací s porodním tokem (Hassel 1976). Původní teorie populační dynamiky pro predátora a jeho kořist má základy v Malthusově-Verhulstově logistické rovnici populačního růstu (Malthus 1798, Verhulst 1838). Samotnou interakci pro systém predátor-kořist za předpokladu spojitého růstu vyjadřuje model Lotka-Volterra a pro diskrétní růst systému parazitoid-hostitel model Nicholson-Baileyho (Abrams 2000).

Lotka-Volterrův model pro predaci je stěžejním teoretickým modelem predace a je označován za nejstručnější a nejjednodušší pro popis tohoto typu interakce (Murdoch et al. 2003). Model je vyjádřen pomocí dvou diferenciálních rovnic, ve kterých jsou změny v početnosti jednoho nebo druhého druhu za jednotku času, vyjádřeny jako rozdíl přirozeného přírůstku kořisti nebo predátora a úbytku početnosti kořisti vlivem predátora nebo počtem úmrtí predátora. Právě proto, že je model vyjádřen pomocí jednoduchých rovnic, jsou interakce obou populací redukovány na minimum a nejsou v něm zahrnuty důležité faktory, jako jsou např. migrace, věková nebo jiná struktura populace, časové zpoždění apod. (Gotelli 2001). Model také nebere v úvahu intraspecifickou kompetici, kooperaci, switching (v základním modelu jsou predátoři specialisté), nasycení predátora, Alleeho efekt a popisuje pouze homogenní prostředí bez časových a prostorových refugií. Mnoho autorů proto poukazuje na nutnost navržení dalších doplnění a modifikací (Hairston et al. 1960, Rosenzweig 1969, Royama 1970, Arditi & Ginzburg 1989, Arditi et al. 1991, Berryman 1992, Ginzburg & Akcakaya 1992, Abrams & Ginzburg 2000, Rai et al. 2007). Za nejdůležitější úpravy původního teoretického modelu bývají považovány následující doplnění:

- Leslie (1948) – navrhuje logistickou rovnici pro predátora se zahrnutím množství kořisti, kterou vyžaduje jeden predátor. V tomto případě hovoříme o tzv. modelu závislém na poměru (ratio-dependent models) neboli modelu závislém na predátorovi (Arditi & Ginzburg 1989). Původní modely se nazývají modely závislé na kořisti (prey-dependent models), kde je množství kořisti vyžadované predátorem konstantní. Který z těchto modelů je přesnější a lepší, není jednoznačné (Abrams & Ginzburg 2000), protože oba

přístupy mají své problémy. Přesto při použití konkrétních dat jsou přesnější modely závislé na poměru (Vucetich et al. 2002).

- Solomon (1949) – zavádí pojem funkční odpověď, která v původním modelu Lotka-Volterry popisuje lineární a neomezenou závislost konzumace na abundanci kořisti (tzv. funkční odpověď typu I).
- Holling (1959) – specifikuje funkční odpověď typu II (zahrnutí maximální míry konzumace, času pro vyhledání kořisti a času pro zpracování a konzumaci kořisti). Tato modifikace je mnohem realističtější než funkční odpověď typu I, protože limituje konzumaci predátora.
- Rosenzweig & MacArthur (1963) – modifikují nulové izokliny při nízké abundanci. Model Rosenzweiga-MacArthura (1963) zavádí do Lotka-Volterrova modelu funkční odpověď typu II. Toto zpřesnění může vysvětlovat přítomnost refugií nebo možnost migrace.
- Murdoch (1969) – popisuje funkční odpověď typu III označovanou jako přepnutí (neboli switching), který vysvětluje změny potravní preference pro různé typy kořisti v závislosti na jejich dostupnosti (týká se generalistů).
- Berryman (1992) – zpřesňuje Lotka-Volterrov model přidáním závislosti na hustotě kořisti pomocí parametru nosné kapacity prostředí. Dochází k tzv. modifikaci nulové izokliny kořisti. Právě zahrnutím intraspecifické kompetice pro populaci kořisti dochází ke stabilizaci celého systému (složitá dynamika původního modelu prochází tlumenými oscilacemi a dosahuje jednoduché dynamiky). Druhou úpravu představuje zahrnutí intraspecifické kompetice v populaci predátora. V tomto případě dochází k modifikaci nulové izokliny predátora a k celkové stabilizaci systému stejně jako u předchozí modifikace.

Experimentální přístup

Interakce predátora a kořisti je experimentálně studována pomocí laboratorních nebo terénních experimentů. Až do poloviny 20. století převažovalo pozorování predace bez

experimentálních manipulací a následně se začal design experimentů v přírodních podmínkách rozpracovávat (Sih et al. 1985). Přesto se v počátcích studia predace setkáváme častěji s laboratorními testy než se složitějšími terénními výzkumy (Schoener 1983). Na rozdíl od klasických pozorovacích metod (chování, velikostí populací, životních historií apod.) ovšem vedou složitější experimenty k formulování komplexnějších otázek a odpovědí (Sih et al. 1985). Nejisté však je, do jaké míry můžeme výsledky laboratorních experimentů aproximovat na konkrétní situace v přírodě a zda lze tímto způsobem získat zobecnění pro přirozené ekosystémy (Sih et al. 1998, Cadotte et al. 2005).

Ideálním způsobem studia by bylo propojení laboratorních a přírodních experimentů (Sih et al. 1985, Fraser & Keddy 1997, Shimoda et al. 1997, Losey & Denno 1998, Mira & Bernays 2002, Woodward & Hildrew 2002, Björkman et al. 2011, Gagnon et al. 2011). Přesto je problematika studia predace v přírodních populacích kontroverzním tématem a je často zpochybňována (Jost & Ellner 2000, Jost & Arditi 2001).

Laboratorní experimenty v historii přinesly množství významných zobecnitelných závěrů (Gause 1936, Huffaker 1958). Většinou bývají prováděny v improvizovaných mikrokosmech, které vytvářejí modelové ekosystémy. V jednoduchých případech mohou mikrokosmy obsahovat jeden druh nebo pár druhů, nebo jsou naopak konstruovány velmi složité modely ekosystémů (např. komplex Biosphere 2 v Arizoně, Ecotron v Anglii) s velkým množstvím druhů (Lawton 1994, Naeem et al. 1995, Walter & Lambrecht 2004). Laboratorní experimenty jsou výhodné tím, že lze manipulovat s těmi vstupními faktory (při konstantní velikosti ekosystému nebo teplotě), které situaci významně ovlivňují (Walter & Lambrecht 2004). Organismy používané v těchto experimentech musí mít většinou malou velikost, přičemž výsledky jsou velmi často dosažitelné rychle a většinou jsou relativně finančně nenáročné (Benton et al. 2007). Je ovšem nutné si uvědomit, že ani jednoduché mikrokosmy, používané při laboratorních experimentech, nevykazují stabilní chování a neustále musíme brát v úvahu jejich proměnlivost a vývoj vlivem různých interakcí (Begon et al. 2006).

Experimenty v přírodních podmínkách jsou ovlivňovány mnoha faktory a manipulovat lze, na rozdíl od laboratorních experimentů, pouze s některými (Schoener 1983).

Tyto pokusy musí probíhat obvykle delší dobu, především z důvodu variability počasí jednotlivých let (suché a deštivé roky, teplé a chladné roky), tudíž také dosažení výsledků je časově náročné (Ritchie 2000, Mazia et al. 2004, Ovadia & Schmitz 2004, White 2008). Na první pohled by se mohlo zdát, že variabilita prostředí je obrovskou nevýhodou těchto studií, ale právě přirozenost podmínek lépe simuluje realitu skutečného chování systému (Sih et al. 1985). Neoddiskutovatelnou výhodou je nelimitovaná velikost prostředí a tudíž i možnost studia velkých organismů.

V průběhu času se s vývojem analytických metod zdokonaluje také metodologie a klasický terénní výzkum (založený často na prostém pozorování) je nahrazen moderním experimentálním designem. Současná metodika tak rozlišuje experimenty vycházející z pozorování bez manipulací a experimenty s manipulacemi. Vlastní pozorování predace pak bývá v optimálním případě založeno na přímém záznamu predátora konzumujícího kořist například pomocí fotoaparátů nebo videokamer, což je ovšem v některých případech u predátorů hmyzu nemožné nebo technicky náročné (Southwood & Henderson 2000, Symondson 2002, Sheppard & Harwood 2005).

Pozorování bez manipulací:

- **přímé pozorování** – u hmyzích taxocenóz se mohou používat dalekohledy, videokamery nebo fotoaparáty – Cocroft (2001), Lill & Marquis (2001), Meyhöfer (2001), Cocroft (2002), Noldus et al. (2002), Lichtenberg & Lichtenberg (2003), Merfield et al. (2004);
- **obsah žaludku predátora** – obsah žaludků predátorů je testován několika metodami molekulární biologie (PCR, elektroforéza, chromatografie) – Giller (1986), Hoogendoorn & Heimpel (2001), Agustí et al. (2003), Juen & Traugott (2005), Sheppard & Harwood (2005), Fournier et al. (2008), Sloggett et al. (2009);
- **serologické metody** – např. analýzy enzymů (enzyme-linked immunosorbent assay – ELISA) – Stuart & Greenstone (1990), Sopp et al. (1992), Symondson (2002), Hagler & Naranjo (2005), Sloggett et al. (2009);
- **měření hmotnosti predátora** – přírůstek hmotnosti odpovídá množství zkonsumované kořisti predátorem – Evans et al. (1999), Kaplan & Thaler (2009), Wilder et al. (2010);

- **analýza výkalů a výměšků** – tyto výzkumy se často využívají u ptačí predace: Sunderland (1988), Southwood & Henderson (2000), Symondson (2002);
- **značkování kořisti** – kořist (návnada) je označena např. pomocí netoxických barev nebo pomocí radioaktivních izotopů – Hagler & Jackson (2001).

Experimenty s manipulacemi:

1. Oplocovací experimenty – tento typ experimentů umožňuje určit početnost populace kořisti po zabránění přímého přístupu predátora ke kořisti (angl. enclosure - exclosure experiments). Tyto metody jsou velmi časté a ve studiu predace převažují. Jejich slabinou je ovšem ovlivnění mikroklimatu studovaného habitatu. Pro zabránění přístupu se využívají různé typy bariér. Pro savce a ptáky se nejčastěji využívají sítě nebo klece, kterými se oplocují testované rostliny nebo specifické mikrohabitaty. Pro bezobratlé predátory hmyzu se používají menší sítě, které se připevňují na větvičky nebo přímo na listy testovaných rostlin a pro nelétavý hmyz (nejčastěji mravence) se vytvářejí „pasti“ nebo se aplikují v blízkosti testovaného prostoru insekticidní přípravky případně lepidla.

Odstraněním predátora ze systému a sledováním odpovědi populace kořisti se porovnávají oplocené vzorky s kontrolními vzorky bez manipulací. Při experimentech znemožňujících přístup predátora ke kořisti jsou používány **klece** (Marquise & Whelan 1994, Keese 1997, Haemig 1999, Gotthard 2000, Lill & Marquis 2001, Danner & Joern 2003, Denno et al. 2003, Berger & Wirth 2004, Ovadia & Schmitz 2004, Berger et al. 2006), **sítě** (Holmes et al. 1979b, Mappes & Kaitala 1995, Gunnarsson 1996, Sipura 1999, Lang et al. 1999, Forkner & Hunter 2000, Strong et al. 2000, Storch et al. 2005, Boege & Marquis 2006, Ishihara & Ohgushi 2008, Zehnder et al. 2010, Barber & Marquis 2011b), resp. **kombinace sítí a klecí** (Blaustein et al. 2004).

Často se také využívají různé **insekticidní přípravky**, které nastaví v daném experimentu počáteční stav bez predátorů, nebo jsou aplikovány různé typy lepidel komerčně používaných proti škůdcům na rostlinách – například Tanglefoot (Barton 1986, Nygard et al. 2008, Mooney 2007, Neves et al. 2011), Tacgel (Chong et al. 2010), Stickem-Special (Karhu & Neuvonen 1998). Těmito přípravky jsou natírány kmeny stromů, čímž je znemožněn pohyb především mravenců směrem ke kořisti, přičemž jsou rostliny pečlivě vybírány tak, aby byl znemožněn přísun predátorů z okolní vegetace (Barton 1986, Klimeš et al. 2011).

Experimenty s manipulacemi umožňují měřit abundanci kořisti herbivora bez predačního tlaku a vysvětlují takto především top-down efekt vrcholových predátorů. Na testovaných rostlinách je naměřena obecně větší abundance hmyzu ve srovnání s kontrolními vzorky, až 97 % návnad na zakrytých (enclosure) rostlinách zůstává na svých místech nepredována (Marquise & Whelan 1994, Mappes & Kaitala 1995, Lill & Marquis 2001, Boege & Marquis 2006).

2. Experimenty při volném přístupu predátora – v tomto případě se nemanipuluje s přístupem predátora ke kořisti. Experimenty jsou zaměřeny především na pozorování a měření abundancí jednotlivých složek systému nebo se využívají umělé návnady. V tomto případě není měřena absolutní predace, ale predace relativní (Novotný et al. 1999, Denno et al. 2003). Obrovskou výhodou těchto prací je možnost nastavit shodné podmínky všem taxonům predátorů v různém prostoru a čase (Novotný et al. 1999). Takto můžeme srovnávat široké spektrum predátorů, což je například u oplocovacích experimentů nemožné (Olson 1992, Novotný et al. 1999, Lichtenberg & Lichtenberg 2003). Tato technika byla využita také v mých výzkumech, kdy byly predátorům předkládány návnady (fixované entomologickými špendlíky) v různých biotopech nebo na různých stanovištích.

Při měření predačního tlaku za volného přístupu predátorů ke kořisti je návnada nabízena predátorům např. na Petriho miskách, na papírovém podkladu nebo přímo na listech rostlin (Denno et al. 1990, Church et al. 1997, Mänd et al. 2007, Wiklund & Friberg 2008). Fixace kořisti se provádí například pomocí **špendlíků** (Dlusski 1984, Olson 1992, Novotný et al. 1999, Lichtenberg & Lichtenberg 2003), **nití nebo provázků** (Strauss 1997, Lill & Marquis 2001), **sponkami** (Lill & Marquis 2001) nebo **lepidly** (Oliveira et al. 1987a, Oliveira et al. 1987b, Rimmel et al. 2009).

Obecně jsou v predačních experimentech nejvíce používány **larvy motýlů** – *Pseudoplusia includens* (Lichtenberg & Lichtenberg 2003), *Argyresthia goedarthella* (Olsson et al. 2001), *Epirrita autumnata* (Tanhuanpää et al. 1999), *Manduca sexta* (Bernays 1997); **larvy brouků** – *Blepharida rhois* (Strauss 1997), *Elasmucha grisea* (Mappes & Kaitala 1995), *Tenebrio molitor* (Skelhorn & Rowe 2006, Mänd et al. 2007), *Ophraella notulata* a *O. slobodkini* (Keese 1997), *Diabrotica virgifera virgifera* (Lundgren et al. 2009); **larvy dvoukřídlého hmyzu** – *Drosophila melanogaster* (Barton 1986), *Culiseta longiareolata*, *Cironomus riparius* (Blaustein et al. (2004), *Calliphora vicina* (Rimmel et al. 2009),

Calliphora vicina a *Sarcophaga bullata* (Lundgren et al. 2009), *Calliphora* sp., *Lucilia* sp., *Eristalis* sp. a další (Dlusski 1984), *Calliphora vomitoria* (Wilson et al. 1990). Ve výzkumech v tropech se nejčastěji používají **termiti** - *Microcerotermes biroi* (Novotný et al. 1999), *Cubitermes banksi* (Olson 1992), *Armitermes euamignathus* a *Microcerotermes strunckii* (Oliveira et al. 1987a, Oliveira et al. 1987b), *Microcerotermes biroi* a *Nasutitermes princeps* (Leponce 1999). Predační tlak byl také testován na **umělých neživých návnadách** vyrobených např. ze směsi mouky a slaniny nebo z plastelíny (Church 1997, Mänd et al. 2007, Richards & Coley 2007, Remmel et al. 2009).

Používání vhodného typu návnad je vždy v predaním experimentech diskutované téma, přičemž je ideální využít dostatečně palatabilní, pohyblivou a dostupnou návnadu, optimální velikosti (Eubanks & Denno 2000, Mänd et al. 2007, Remmel & Tammaru 2009). Pro mé experimenty byly zvoleny larvy bzučivky obecné (*Calliphora vicina* Robineau-Désvoidy 1830, Diptera: Calliphoridae), které splňují jak požadavek palatability (Dlusski 1984, Lundgren et al. 2009), komerční dostupnosti, optimální velikost, tak také pohyblivost. Palatabilita a optimální velikost bzučivek byla testována v několika predaních experimentech. Atraktivitu tohoto typu návnad pro ptačí predátory prokazuje ve výzkumu například Dlusski (1984). V sérii testů byly ptákům nabízeny kombinace dvou palatabilních kořistí různé velikosti (např. larvy *Eristalis nemorum*, *E. rupium*, *Ischyrosyrphus glaucius*, *Syrphus ribesii*, *Lucilia caesar*, *Calliphora uralensis*, *Volucella pellucens*), ptáci si vždy zvolili větší z nabízených návnad bez ohledu na jejich palatabilitu. *Calliphora* sp., jejíž larva dosahuje velikosti 9–13 mm, byla ptáky prokazatelně preferována (Dlusski 1984). Remmel et al. (2009) zmiňují, že hlavním faktorem ovlivňujícím predaci byla pro ptáky velikost kořisti-návnady, až poté její barva a chuť. Ptáci se při vyhledávání potravy řídí zrakem, a proto je primárně přitahuje co největší kořist, naopak bezobratlý predátor si většinou vybírá kořist menší velikosti (Remmel et al. 2011). Pokud chceme pozorovat bezobratlé predátory současně s obratlovcí, volíme optimální velikost, která bude atrahovat nejen ptáky, ale také ostatní taxony predátorů (Lang et al. 1999, Berger et al. 2006, Mänd et al. 2007). Laboratorní testy ukazují preferenci bezobratlých (vosy, brouci) pro kořist hmotnosti 200 mg – 1 g (Dyer 1997), protože u bezobratlých predátorů úspěšnost predace klesá s rostoucí velikostí kořisti (Remmel et al. 2011).

Predátoři, kteří se orientují při vyhledávání kořisti zrakem, preferují pohyblivou kořist. Pohyblivá kořist je významně preferována nejen ptačími predátory (Wilson et al. 1990), ale také např. mravenci (Bergelson & Lawton 1988) nebo brouky (Eubanks & Denno 2000,

Marston et al. 1978). Řada autorů proto v rozporu s teorií size-dependent predation dochází k závěru, že pokud byly predátorům v experimentech předkládány různé typy kořisti, nejdůležitější byla jejich pohyblivost, až poté hrály roli další faktory – velikost, druh kořisti, nahloučenost kořisti nebo množství vylučovaných obranných látek (Kaspari & Joern 1993, Church et al. 1997, Eubanks & Denno 2000, Provost et al. 2006, Skelhorn & Rowe 2006).

Shrnutí výsledků predačních experimentů

Predátoři herbivorního hmyzu

Většina experimentů testujících predační tlak na hmyzí společenstva se zaměřuje pouze na jeden taxon predátorů a práce studující jejich širší spektrum jsou spíše výjimkou (Bernays 1997, Holmes et al. 1979a, Weseloh 1988, Zabel & Tschardtke 1998, Lichtenberg & Lichtenberg 2003, Mooney 2007). Nejčastěji je studována predace ptáků a mravenců (Tabulka č. 2). Volba těchto dvou dominantních taxonů predátorů odpovídá nejběžnější metodice predačních experimentů – tzv. oplocovacích experimentů, které byly popsány v předchozí kapitole, protože právě tento typ manipulací s klecemi a sítěmi umožňuje nejnadhěji pozorovat predaci uvedených taxonů.

Tabulka č. 2: Seznam významných vybraných prací predačního tlaku na terestrická hmyzí společenstva dle studovaného taxonu predátora.

Taxon predátora	Vybrané studie predačního tlaku
obratlovci (především ptáci)	Holmes et al. 1979b, Dluski 1984, Kaspari & Joern 1993, Marquise & Whelan 1994, Suhonen et al. 1994, Gunnarsson 1996, Church et al. 1997, Haemig 1999, Sipura 1999, Thiollay 1999, Forkner & Hunter 2000, Strong et al. 2000, Lill & Marquis 2001, Olsson et al. 2001, Beauchamp 2002, Storch et al. 2005, Boege & Marquis 2006, Mänd et al. 2007, Mooney 2007, Rimmel et al. 2009, Zehnder et al. 2010, Barber & Marquis 2011a,b
mravenci	Barton 1986, Oliveira et al. 1987a,b, Nonacs & Dill 1990, Olson 1992, Mappes & Kaitala 1995, Karhu & Neuvonen 1998, Stiefel & Margolies 1998, Leponce 1999, Novotný et al. 1999, Di Giusto et al. 2001, Lichtenberg & Lichtenberg 2003, Berger & Wirth 2004, Mooney 2007, Ishihara & Ohgushi 2008, Chong et al. 2010, Nygard et al. 2008, Klimeš et al. 2011, Neves et al. 2011
další blanokřídli	Bernays 1997, Lichtenberg & Lichtenberg 2003

Taxon predátora	Vybrané studie predačního tlaku
brouci	Marston et al. 1978, Keese 1997, Lang et al. 1999, Denno 2000, Berger & Wirth 2004, Ishihara & Ohgushi 2008, Lundgren et al. 2009
pavouci	Gunnarsson 1996, Riechert & Lawrence 1997, Lang et al. 1999, Danner & Joern 2003, Denno et al. 2003, Berger & Wirth 2004, Ovadia & Schmitz 2004, Ishihara & Ohgushi 2008
ploštice	Gotthard 2000, Berger et al. 2006
rovnokřídlí	Berger & Wirth 2004

Sledované faktory v predačních experimentech

S výzkumem podobného typu, který by podrobněji vyhodnotil vliv prostorových a časových faktorů ovlivňujících míru predace na terestrická společenstva hmyzu, se setkáváme jen zřídka (Novotný et al. 1999, Lichtenberg & Lichtenberg 2003). Nejčastěji bývají sledovány jednotlivé faktory zvláště (viz Tabulka č. 3).

Tabulka č. 3: Vybrané výzkumy predačního tlaku na terestrická hmyzí společenstva z hlediska studovaného faktoru.

Testovaný faktor	Vybrané studie predačního tlaku
sezóna (vliv měsíce resp. období během roku)	Holmes et al. 1979b, Barton 1986, Rosengren & Sundström 1987, Gunnarsson 1996, Reichert & Lawrence 1997, Lang et al. 1999, Lill & Marquise 2001, Lichtenberg & Lichtenberg 2003, Nygard et al. 2008, Remmel et al. 2009, Chong et al. 2010
prostorová heterogenita (vliv vertikální a horizontální stratifikace)	Oliveira et al. 1987a, Weseloh 1988, Olson 1992, Holl & Lulow 1997, Haemig 1999, Beauchamp 2002, Lichtenberg & Lichtenberg 2003, Storch et al. 2005, Wiklund & Friberg 2008, Barber & Marquis 2011b
časová variabilita (vliv denní doby)	Barton 1986, Novotný et al. 1999, Lichtenberg & Lichtenberg 2003, Berger & Wirth 2004, Blaustein et al. 2004
vliv hostitelské rostliny	Bernays & Graham 1988, Denno et al. 1990, van der Berg & Cock 1993, Mappes & Kaitala 1995, Gunnarsson 1996, Holl & Lulow 1997, Keese 1997, Karhu & Neuvonen 1998, Novotný et al. 1999, Sipura 1999, Di Giusto et al. 2001, Olsson et al. 2001, Lill & Marquis 2002, Denno et al. 2003, Lichtenberg & Lichtenberg 2003, Mazía et al. 2004, Gotthard et al. 2005, Boege & Marquis 2006, Ishihara &

Ačkoliv je v Tabulce č. 3 uvedena řada výzkumů testujících vliv hostitelské rostliny na predanční tlak, nejde v tomto případě o komplexní výzkumy porovnávající více druhů rostlin různé příbuznosti, ale autoři se v těchto výzkumech zaměřují například na sekundární metabolity nebo specifické fyzikální vlastnosti rostlin, které mohou predaci ovlivnit. Efekt působení rostlin je studován ve všech typech ekosystémů na Zemi, přičemž nejvíce důkazů pochází především z mořských a sladkovodních ekosystémů, které jsou studovány častěji. Ovšem také spousta terestrických studií ukazuje významné propojení jednotlivých trofických stupňů, vlivy eutrofizace rostlin a působení predátorů, což způsobuje změny v distribuci a biomase celých společenstev (Morin 1999).

Jelikož má predace významný vliv na rozmístění kořisti z hlediska preference habitatu, řada výzkumů se zabývá rozložením predančního tlaku v prostoru (Storch et al. 2005, Wirth et al. 2008, Chalfoun & Martin 2009), i přesto je jen velmi málo informací o aktivitě predátorů vzhledem k rozložení prostoru (Valladares et al. 2006). Struktura a kompozice habitatu má vliv především na přežívání méně pohyblivé kořisti (Chalfoun & Martin 2009). Podle teorie optimálního potravního chování (angl. optimal foraging theory) může být hustota porostu a celková heterogenita prostředí pro predátory překážkou (Martin & Roper 1988, Martin 1993). Predace je často nižší v místě složitějšího a členitějšího habitatu (Chalfoun & Martin 2009).

Složitě a členitě prostředí využívají organismy jako úkryt před přirozenými nepřáteli neboli tzv. prostor bez nepřátel (angl. enemy-free space = EFS), jehož koncept je znám již více než 2000 let (Fryer 1986). Tento pojem definovali v práci Jeffries & Lawton (1984). Tento „prostor“ není chápán pouze ve smyslu prostorového úkrytu před predátorem, ale také z hlediska časového, a je považován za jeden z klíčových faktorů formující niku a hraje významnou roli ve studiích a debatách evoluce hostitelské specializace (Fryer 1986, Thompson 1987, Denno et al. 1990, Keese 1997, Novotný et al. 1999, Stamp 2001, Ishihara & Ohgushi 2008). Berdegue et al. (1996) shrnují ve své práci 53 studií testujících existenci a případný význam EFS (19 prací terestrických ekosystémech a 34 prací sladkovodních ekosystémech). Studie byly seřazeny podle rozsahu hypotéz, které ověřovaly například zranitelnost mimo EFS, význam EFS měřený skrz fitness apod. V 70–84 % prací byl efekt využívání prostoru bez nepřátel potvrzen (Berdegue et al. 1996).

Členitost prostředí vede ke vzniku množství přechodných ekotonových pásem a samotný vliv okraje – ekotonu (tzv. edge effect) na hmyzí společenstva je studován řadou autorů, přičemž očekává odlišnou míru predace ve srovnání s lesním zápojem (Murcia 1995, Haemig 1999, Lichtenberg & Lichtenberg 2003, Storch et al. 2005, Gonzáles-Gómez et al. 2006). Oblast ekotonu se vyznačuje odlišným působením abiotických faktorů – vyšší teplotní variabilita, nižší vlhkost, více světla; i biotických faktorů – distribuce a abundance druhů rostlin i živočichů (Murcia 1995, Didham et al. 1996, Zheng & Chen 2000, Foggo et al. 2001, Valladares et al. 2006, Wirth et al. 2008).

Zda je v ekotonu vyšší nebo nižší predanční tlak než uvnitř lesa, závisí především na typu ekosystému a na taxonu studovaného predátora. Zatímco v temperátních oblastech je obecně predanční tlak na okrajích lesa vyšší, výsledky z tropického deštného lesa rozdíly neprokazují nebo mají opačný trend (Koh & Menge 2006, Sobrinho & Schoereder 2007). Prostorové změny samozřejmě neplatí pro všechny taxony predátorů. Prokazatelně vyšší predaci (ptáků, vos i mravenců) v ekotonovém pásmu pozorují na různých rostlinách např. Olson (1992), Haemig (1999), Holl & Lulow (1997), Lichtenberg & Lichtenberg (2003), Storch et al. (2005), Valladares et al. (2006).

Nahloučenost predančního tlaku v čase lze očekávat především vzhledem k rozdílné abundanci kořisti a aktivitě predátorů během roku a během dne (Gunnarson 1996, Ovadia & Schmitz 2004, White 2008). Obvykle se setkáváme s komplexními studii míry herbivorie v závislosti na dostupnosti zdrojů během jednoho roku nebo v rámci několika let (bottom-up efekt, např. Ritchie 2000, Mazia et al. 2004, Ovadia & Schmitz 2004). Na druhou stranu je vliv predace (top-down efekt) z hlediska časových změn testován jen vzácně a okrajově (Rommel et al. 2009). V jarních měsících jsou dominantními predátory hmyzu ptáci (Holmes et al. 1979b, Rommel et al. 2009). Holmes et al. (1979b) pozorují průměrně 37% ptačí predaci na listech javorů v červnu. Právě v tomto období tvoří housenky motýlů hlavní zdroj potravy většiny pěvců, zvláště při krmení mláďat (Holmes et al. 1979a). Letní maximum predace bezobratlými predátory souvisí s vyššími teplotami letních měsíců (Sih et al. 2000). Predanční tlak mravenců vykazuje maximum v červenci a srpnu (Lichtenberg & Lichtenberg 2003), v pozdním létě a v podzimních měsících převažují vosy a pavouci (Gunnarsson 1996, Lichtenberg & Lichtenberg 2003). Takovéto výsledky ukazují výzkumy, které pozorují široké spektrum predátorů, pokud je ovšem studován jen konkrétní taxon predátorů, vliv sezóny většinou pozorován není (Mappes & Kaitala 1995, Riechert & Lawrence 1997, Lang et al. 1999).

Vliv sezóny závisí na prostředí a taxonu studovaného predátora. Pokud chceme klasifikovat rozdíly v predaci z hlediska sezóny, musíme rozdělit výzkumy podle typu ekosystému (Hawkins et al. 1997). Rozdíly ve složení a aktivitě predátorů (podobně jako u parazitoidů a patogenů) v různých typech ekosystémů a ukazuje trend vyššího predančního tlaku v tropických oblastech ve srovnání s mírným pásmem (Hawkins et al. 1997, Novotný et al. 2006). Pokud se ovšem zaměříme na časovou variabilitu této interakce, můžeme říci, že v tropech jsou rozdíly v predaci během roku minimální a často se setkáváme s konstantním tlakem, pouze v některých případech pozorujeme rozdíly v predaci během resp. po období dešťů nebo období sucha, přičemž opět je nutné specifikovat taxon predátora. Např. Richards & Coley (2007) popisují v tropech konstantní predaci mravenců, naopak pavouci zde vykazují sezonalitu. Zvýšení predančního tlaku hmyzožravými ptáky po období sucha bylo například pozorováno v oplocovacích experimentech v tropickém lese v Argentině (Mazía et al. 2004). Mnoho autorů ovšem sezónní rozdíly nezaznamenává (Barton 1986, Rosengren & Sundström 1987, Mappes & Kaitala 1995, Reichert & Lawrence 1997, Lang et al. 1999, Lill & Marquis 2001).

Rozložení predančního tlaku z hlediska denní hodiny je u predátorů na hmyzí společenstva studován jen zřídka a jak již bylo v textu několikrát zmíněno, velmi záleží na taxonu studovaného predátora. Z hlediska denní aktivity je u bezobratlých predátorů (jako ektotermních organismů) nejdůležitější vliv teploty, proto nejintenzivnější predaci pozorujeme okolo poledne, kdy teplota prostředí je vysoká. Lichtenberg & Lichtenberg (2003) pozorovali maximální predaci vos a pavouků okolo poledne a predaci mravenců okolo 14 h. Rozdílnou predaci mravenců (ráno-odpoledne-noc) srovnává také např. Barton (1986). Ptačí predace bývá většinou koncentrována do brzkých ranních hodin (Hutto 1981). Vysokou ranní predaci ptáků na jaře lze vysvětlit intenzivním vyhledáváním potravy při krmení mláďat (White 2008).

Pokud je zmiňována predace na hmyzí společenstva během dne, je nutné zmínit také výzkumy noční predace. Během nočních hodin je obecně pozorována nižší míra predace hmyzožravých ptáků, mravenců i řady jiných bezobratlých, z důvodu snížení aktivity většiny predátorů (Bernstein 1979, Traniello 1989). Z důvodu technické náročnosti jsou tyto experimenty prováděny velmi zřídka. Ve většině případů se jedná o výzkumy z tropického lesa (Novotný et al. 1999, Berger & Wirth 2004), kde je během dne predanční tlak obecně vyšší než v temperátu (Hawkins et al. 1997, Novotný et al. 2006), ale v noci je predace naopak nízká a také skladba predátorů se liší. Výjimečně je v noci naměřena vyšší predace

než ve dne – např. predace brouků a pavouků na *Metriophasma diocles* v Panamě (Berger & Wirth 2004).

Výsledky vlastních výzkumů

Předložená disertační práce se zaměřuje na analýzu relativního predáčního tlaku na hmyzí společenstva z hlediska několika významných faktorů ovlivňujících predaci – vliv hostitelské rostliny, rozdíly mezi okrajem lesa a lesním zápojem, rozdíly ve vertikální stratifikaci porostu, vliv denní hodiny, vliv měsíce během vegetační sezóny. V této kapitole jsou shrnuty výsledky z hlediska jednotlivých faktorů v rozsáhlém terénním výzkumu z let 2001–2008, které probíhaly v různých typech lesních ekosystémů (CHKO Poodří, CHKO Beskydy, CHKO Jeseníky).

Všechny terénní experimenty byly založeny na podobné metodice, která byla upravena podle Novotného et al. (1999). Predátorům byla předkládána jednotná kořist, kterou představovaly larvy bzučivky obecné (*Calliphora vicina*). Vhodnost volby návnady je popsána v kapitole Experimentální přístup. Živé larvy bzučivek byly připevňovány na testované habitaty pomocí entomologických špendlíků, které byly označeny pomocí barevných štítků (barevnost štítků nevykazovala žádný vliv na frekvenci napadení predátorem, ale pouze umožňovala snazší dohledávání exponovaných návnad, navíc tento faktor by měl vliv zejména při měření absolutního predáčního tlaku). Při přípravě metodiky byla některá měření doplněna také o pozorování pomocí dalekohledů, abychom mohli určit typ predátora také v případě nedohledání návnad. Na základě toho, byly všechny chybějící návnady na listech vyhodnoceny jako ptačí predace, zatímco části chybějících návnad odpovídaly především aktivitě vos. Ve většině experimentů představoval jeden vzorek 20 návnad exponovaných po dobu 30 minut, ačkoliv byly provedeny také testy s delší expozicí. Pro měření relativního predáčního tlaku byl ovšem časový interval dostačující stejně jako

počet návnad (predační tlak lineárně rostl s počtem návnad, Drozdová, nepubl.) Díky délce expozice také pravděpodobně nebyl zaznamenán efekt density kořisti, protože predátor stačil obvykle zpracovat pouze jednu kořist.

Velkým přínosem celé předložené práce je bezesporu rozpracování standardizované metodiky, která umožňuje nastavit shodné podmínky pro všechny sledované faktory v různých typech prostředí.

Použití podobné metodiky s Novotným et al. (1999) umožnilo výsledky mé práce porovnat s predačními experimenty z tropického deštného lesa (Novotný et al. 2006). V uvedené publikaci bylo měření predačního tlaku využito k demonstraci nižší predace v temperátních lesních ekosystémech oproti ekosystému tropického deštného lesa, proto jsem detailní analýzu publikovala samostatně (Příloha č. 2). Základní testované faktory byly druh dřeviny, mikrohabitat (okraj lesa, střed lesa), čas v průběhu dne a sezonalita predačního tlaku. Celkem bylo provedeno 450 experimentů s 9000 návnadami na 15 vybraných druzích dřevin. Obecně bylo zaznamenáno poměrně široké spektrum pozorovaných predátorů generalistů (ptáci 59.7 %, mravenci 13.4 %, ploštice 11.8 %). Na základě zobecněného aditivního modelu (quasibinomický model) konstruovaného pomocí manuální forward selection (použita GCV a Mallowsova Cp statistika) se ukázal jako nejvýznamnější vliv mikrohabitatu (ekoton vs. střed lesa), hodiny během dne a období v roce. Finální model ukázal nejvyšší predaci v ekotonovém pásu lesa na konci srpna a počátku září mezi 13. a 15. hodinou. Rozdíl mezi testovanými dřevinami nebyl prokázán, ačkoliv některé rostliny byly predovány průměrně více než jiné (vysoký průměrný počet napadení na vzorek pro *Corylus avellana* 0.75 a *Tilia cordata* 0.7, naopak nízký pro *Sambucus nigra* 0.2 nebo *Ulmus laevis* 0.2). Výsledná míra predace však nekorelovala jak s frekvencí a abundancí dřevin tak ani s abundancí a druhovou pestrostí herbivorů (uvedené údaje k jednotlivým dřevinám byly převzaty z práce Novotného et al. 2006). Vzhledem k velkému počtu vzorků s nulovou predací nebylo možné otestovat jednotlivé taxony predátorů samostatně, přesto lze konstatovat, že různé taxony predátorů vykazovaly pro sledované faktory různé výsledky. Nejintenzivnější ptačí predace byla naměřena v květnu a červnu během ranních hodin, zatímco bezobratlí predátoři dominovali v červenci v dopoledních i odpoledních hodinách.

Podrobnější analýza prostorového rozmístění útoků ukázala, že distribuce predace na jednotlivých vzorcích odpovídá převážně nahloučené distribuci. Z důvodů eliminace vlivu času na distribuci predace byly testovány vždy vzorky pro každou kombinaci faktorů

samostatně. Ve více než 75 % případů odpovídá poměr variance a průměru i Morisitův index nahlučené distribuci (další případy odpovídají převážně kombinacím s minimální predací).

Vzhledem k tomu, že výše uvedený výzkum prokázal významné rozdíly v predačním tlaku mezi ekotonem a stanovišti uvnitř lesa, byly následující experimenty (s optimalizovanou metodikou) zaměřeny na změny predačního tlaku v prostoru podél vertikálního i horizontálního gradientu. Na předchozí výsledky navazoval výzkum probíhající opět v lužním lese (CHKO Poodří), který zjišťoval predační tlak na epigeické bezobratlé s předpokládanými rozdíly predace v závislosti na stupni zápoje lesa (Příloha č. 4). Porovnána byla otevřená stanoviště se stanovišti u paty solitérních stromů, na okraji lesa a uvnitř lesa. V rámci těchto testů byla kromě již zjištěného významného vlivu období v roce zjištěna také interakce mezi obdobími v roce a habitatem. Na počátku vegetační sezóny byla nejvyšší predace naměřena na loukách a okraji lesa, naopak ke konci vegetační sezóny byl pozorován trend posunu predace dovnitř lesa. Tyto rozdíly se týkaly nejen vyšší průměrné predace, ale také odlišné skladbě taxonů pozorovaných predátorů, což odpovídá různé abundanci a aktivitě nejvýznamnějších predátorů ve zmíněných habitatech: mravenci (*Myrmica rubra*, *Lasius platythorax*) dominovali v lesním zápoji, brouci (*Poecilus* sp., *Amara* sp.) a pavouci (*Pardosa palustris*, *P. amentata*) dominovali na loukách a okraji lesa. Na rozdíl od předchozího výzkumu na listech dřevin, dominovali v experimentech na povrchu hrabanky mravenci (65 %) a brouci (21 %). Maximální predace obratlovců byla shodně s předchozím výzkumem naměřena v období května a června.

Relativní predační tlak podél vertikálního gradientu byl testován v lužním lese (CHKO Poodří) a ve smíšeném lese horského ekosystému (CHKO Beskydy a CHKO Jeseníky). V lužním lese byla predace měřena na lípě srdčité (*Tilia cordata* Mill.) a lípě velkolisté (*T. platyphyllos* Scop.) u báze stromů, na kmenech stromů a na listech, přičemž polovina experimentů byla provedena na okraji a druhá polovina ve středu lesa (Příloha č. 5). Analýza pomocí zobecněného lineárního modelu (s binomickým rozdělením) prokázala signifikantní změny predačního tlaku podél vertikálního gradientu. Nejvyšší predační tlak byl naměřen na bázi stromů (s dominantními mravenci) a nejnižší na kmeni stromů a listech (v těchto mikrohabitacích byla aktivita mravenců výrazně nižší). Podle očekávání také CCA analýza ukázala rozdíly v predaci mezi různými mikrohabitaty. Na zemi vždy dominovali mravenci (61 % všech napadení představovali mravenci – nejčastěji *Myrmica lugubris*, *Lasius brunneus* a *L. platythorax*), na listech a větvích pak vosy (*Vespula vulgaris*) a hmyzožraví ptáci.

V horách pak byly obdobné experimenty provedeny na porostech borůvčí (*Vaccinium myrtillus* L.), a to pod porostem, uvnitř porostu a na vrcholu borůvčí a dále na mechových polštářích (*Dicranella* sp., *Polytrichum* sp.) Pozorována byla opět odlišná skladba predátorů v různých typech mikrohabitátů s podobnou kompozicí jako u předchozích experimentů s vertikální stratifikací predačního tlaku (Příloha č. 3). Vysoký predační tlak mravence lesního (*Formica lugibris*) pod porosty borůvčí byl naměřen na lokalitách v Jeseníkách (lokalita blízko Mravencovky), kde je abundance tohoto druhu mravence vysoká (Bezděčka 1999). V porostech testovaných mechů a pod keříky borůvčí byla pozorována také vysoká predace pavouků, brouků a stonožek.

Závěr

Ačkoliv je predace na hmyzí společnosti v temperátní oblasti velmi důležitým tématem ekologických výzkumů již řadu let, některé otázky týkající se tohoto interspecifického vztahu jsou stále ještě nezodpovězeny. Předložená práce představuje poměrně komplexní analýzu dosud málo studovaných aspektů predace na hmyzu s následujícími výsledky:

- Nebyla prokázána rozdílná predace mezi jednotlivými druhy dřevin v temperátním lužním lese. Míra predace nekoreluje s abundancí a frekvencí dřevin ani s druhovou pestrostí a abundancí herbivorů.
- Dominantními skupinami byli ve všech testech především mravenci, vosy, pavouci a v neposlední řadě také ptáci. Kompozice predátorů byla závislá na charakteru testovaného habitatu a na čase.
- Z hlediska vertikálního gradientu byla kromě odlišných taxonů predátorů pozorována také odlišná míra predace, s maximálním predačním tlakem na povrchu půdy a s klesajícím trendem směrem do vyšších vegetačních pater (z technických důvodů však nebylo možné studovat korunové patro).
- Na základě získaných dat se obecně ukazuje, že existuje signifikantní interakce mezi vertikální a horizontální stratifikací. Na listech dřevin byla naměřena vyšší predace na okraji lesa než uvnitř lesa, naopak měření na zemi ukázala opačný trend (vyšší predace v lesních habitatech a nižší na okraji lesa).

- Rozdíly v celkové intenzitě predace jsou signifikantní v průběhu dne i roku, jednotlivá lokální maxima predace v čase jsou důsledkem aktivity různých taxonů predátorů.
- Jako velmi efektivní se dle mého názoru jeví používání standardizované metodiky, která umožňuje přímé sledování predčního tlaku a následné srovnávání míry predace v gradientu prostředí (dokonce včetně srovnání mezi biomy).

Jako u většiny výzkumů přináší dosažené výsledky další řadu otázek a problémů. V současné době proto společně s kolegy intenzivně připravujeme další experimenty zaměřené na témata týkající se například defenzivního chování kořisti, změn predčního tlaku během 24 hodin, predace v korunovém patře nebo interakce mezi pravými predátory a parazitoidy.

Citovaná literatura

- ABRAMS P.A., 2000: The evolution of predator-prey interactions: theory and evidence. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 31: 79-105.
- ABRAMS P.A. & GINZBURG L.R., 2000: The nature of predation: prey dependent, ratio dependent or neither? *Trends in Ecology and Evolution* 15(8): 337-341.
- AGRAWAL A.A., 1998: Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science* 279:1201-1202.
- AGRAWAL A.A., 2000: Mechanisms, ecological consequences and agricultural implications of tri-trophic interactions. *Current Opinion in Plant Biology* 3(4): 329-335.
- AGRAWAL A.A., 2011: Current trends in the evolutionary ecology of plant. *Functional Ecology* 25: 420-432.
- AGUSTÍ N., SHAYLER S.P., HARWOOD J.D., VAUGHAN I.P., SUNDERLAND K.D. & SYMONDSON W.O.C., 2003: Collembola as alternative prey sustaining spiders in arable ecosystems: prey detection within predators using molecular markers. *Molecular Ecology* 12: 3467-3475.
- ANDREWARTHA H.G., 1961: *Introduction to the Study of Animal Populations*. Chapman and Hall, London.
- ARDITI R. & GINZBURG L.R. 1989: Coupling in predator-prey dynamics: ratio-dependence. *Journal of Theoretical Biology* 139: 311-326.
- ARDITI R., GINZBURG L.R. & AKCAKAYA H.R., 1991: Variation in plankton densities among lakes: a case for ratio-dependent models. *The American Naturalist* 138: 1287-1296.
- BARBER N.A., 2009: *Tritrophic interactions in forests: Direct and indirect interactions between birds, insect herbivores, and oaks*. Dissertation, University of Missouri-Saint Louis.
- BARBER N.A. & MARQUIS R.J., 2011a: Leaf quality, predators, and stochastic process in the assembly of a diverse herbivore community. *Ecology* 92(3): 699-708.
- BARBER N.A. & MARQUIS R.J., 2011b: Light environment and the impacts of foliage quality on herbivorous insect attack and bird predation. *Oecologia* 166: 401-409.
- BARTON A.M., 1986: Spatial variation in the effect of ants on an extrafloral nectary plant. *Ecology* 67(2): 495-504.

- BASSET Y., 2001: Communities of insect herbivores foraging on saplings versus mature trees of *Pourouma bicolor* (Cecropiaceae) in Panama. *Oecologia* 129: 253-260.
- van der BERG and COCK 1993 in Remmel 2011
- BEAUCHAMP G., 2002: Higher-level evolution of intraspecific flock-feeding in birds. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51: 480-487.
- BEGON M., TOWNSEND C.R. & HARPER L., 2006: *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing, UK.
- BELSKY A.J., 1986: Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *The American Naturalist* 127(6): 870-892.
- BENGTSON S., 2002: Origins and early evolution of predation. *Paleontological Society Papers* 8: 289–317.
- BENTON T.G., SOLAN M., TRAVIS J.M.J. & SAIT S.M., 2007: Microcosm experiments can inform global ecological problems. *Trends in Ecology and Evolution* 22(10): 516-521.
- BERDEGUE M., TRUMBLE J.T., HARE J.D. & REDAK R.A., 1996: Is it enemy-free space? The evidence for terrestrial insects and freshwater arthropods. *Ecological Entomology* 21(3): 203-217.
- BERGELSON J.M. & LAWTON J.H., 1988: Does foliage damage influence predation on the insect herbivores of birch? *Ecology* 69(2): 434-445.
- BERGER D., WALTERS R. & GOTTHARD K., 2006: What keeps insects small? – Size dependent predation on two species of butterfly larvae. *Evol Ecol* 20: 575-589.
- BERGER J.R. & WIRTH R., 2004: Predation-mediated mortality of early life stages: a field experiment with nymphs of an herbivorous stick insect (*Metriphasma diocles*). *Biotropica* 36(3): 424-428.
- BERNAYS E.A., 1997: Feeding by lepidopteran larvae is dangerous. *Ecological Entomology* 22: 121-123.
- BERNAYS E. & GRAHAM M., 1988: On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology* 69(4): 886-892.
- BERRYMAN A.A., 1992: The origins and evolution of predator-prey theory. *Ecology* 73(5): 1530-1535.
- BERNSTEIN R.A., 1979: Schedules of foraging activity in species of ants. *Journal of Animal Ecology* 48: 921-930.
- BEZDĚČKA P., 1999: Vývoj komplexu hnízd *Formica lugubris* Zett. v Jeseníkách. *Formica* 2: 65-70.

- BLAUSTEIN L., KIFLAWI M., EITAM A., MANGEL M. & COHEN J.E., 2004: Oviposition habitat selection in response to risk of predation in temporary pools: mode of detection and consistency across experimental venue. *Oecologia* 138: 300-305.
- BLUM M.S., 1981: *Chemical Defenses of arthropods*. Academic Press, New York.
- BOEGE K. & MARQUIS R.J., 2006: Plant quality and predation risk mediated by plant ontogeny: consequences for herbivores and plants. *Oikos* 115: 559-572.
- BORER E.T., HALPERN B.S. & SEABLOOM E.W., 2006: Asymmetry in community regulation: effects of predators and productivity. *Ecology* 87(11): 2813-2820.
- CADOTTE M.W., DRAKE J.A. & FUKAMI T., 2005: Constructing nature: laboratory models as necessary tools for investigating complex ecological communities. *Advances in Ecological Research* 37: 333-353.
- CHALFOUN A.D. & MARTIN T.E., 2009: Habitat structure mediates predation risk for sedentary prey: experimental tests of alternative hypotheses. *Journal of Animal Ecology* 78: 497-503.
- CHASE J.M., ABRAMS P.A., GROVER J.P., DIEHL S., CHESSON P., HOLT R.D., RICHARDS S.A., NISBET R.M. & CASE T.J., 2002: The interaction between predation and competition: a review and synthesis. *Ecology letters* 5: 302-315.
- CHESSON P., 2000: Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual review of Ecology and Systematics* 31: 334-366.
- CHONG C.S., D'ALBERTO C.F., THOMSON L.J. & HOFFMANN A.A., 2010: Influence of native ants on arthropod communities in a vineyard. *Agricultural and Forest Entomology* 12: 223-232.
- CHURCH S.C., JOWERS M. & ALLEN J.A., 1997: Does prey dispersion affect frequency-dependent predation by wild birds? *Oecologia* 111: 292-296.
- COCROFT R.B., 2001: Vibrational communication and the ecology of group-living, herbivorous insects. *American Zoologist* 41: 1215-1221.
- COCROFT R.B., 2002: Antipredator defense as a limited resource: unequal predation risk in broods of an insect with maternal care. *Behavioral Ecology* 13(1): 125-133.
- CONNELL J.H., 1961: Effects of competition, predation by *Thais lapillus*, and other factors on natural populations of the barnacle *Balanus balanoides*. *Ecological Monographs* 31(1): 61-104.
- COUTURE J.J., SERVI J.S. & LINDROTH R.L., 2010: Increased nitrogen availability influences predator-prey interactions by altering host-plant quality. *Chemoecology* 20: 277-284.

- CREEL S. & CHRISTIANSON D., 2007: Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology and Evolution* 23(4): 194-201.
- CUDDINGTON K., 2001: The „Balance of Nature“ metaphor and equilibrium in population ecology. *Biology and Philosophy* 16: 463-479.
- DALY H.V., DOYEN J.T. & PURCELL A.H., 1998: *Introduction to insect biology and diversity*. Oxford University Press, Oxford, New York.
- DANNER B.J. & JOERN A., 2003: Resource-mediated impact of spider predation risk on performance in the grasshopper *Ageneotettix deorum* (Orthoptera: Acrididae). *Oecologia* 137: 352-359.
- DENNO R.F., GRATTON C., DÖBEL H. & FINKE D.L., 2003: Predation risk affects relative strength of top-down and bottom-up impacts on insect herbivores. *Ecology* 84(4): 1032-1044.
- DENNO R.F., LARSSON S. & OLMSTEAD K.L., 1990: Role of enemy-free space and plant quality in host-plant selection by willow beetles. *Ecology* 71(1): 124-137.
- DIDHAM R.K., GHAZOUL J., STORK N.E. & DAVIS A.J., 1996: Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology and Evolution* 11(6): 255-259.
- DLUSSKI G.M., 1984: Are dipteran insects protected by their similarity to stinging hymenoptera? *Byull Mosk O-Va Ispytatelei Prirody Otd Biol* 89(5): 25-40.
- DUNNE J.A., 2006: The network structure of food webs. In: *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs* (Eds: Pascual M. & Dunne J.A.), Oxford University Press, Oxford.
- DYER L.A., 1997: Effectiveness of caterpillar defenses against three species of invertebrate predators. *Journal of Research on the Lepidoptera* 34: 48-68.
- DYER M.I., 1975: The effects of red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus* L.) on biomass production of corn grains (*Zea mays* L.). *Journal of Applied Ecology* 12: 719-726.
- EDMUNDS M., 1974: *Defence in animals: a survey of anti-predator defences*. Prentice Hall Press.
- ELEWA A.M.T., 2007: *Predation in Organisms. A Distinct Phenomenon*. Springer.
- ENDLER J.A. 1991: Interactions between predators and prey. In: *Behavioural ecology – an evolutionary approach* (Eds: Krebs J.R. & Davies N.B.), Blackwell Scientific, Oxford.
- ERRINGTON P.L., 1946: Predation and vertebrate populations. *The Quarterly Review of Biology* 21(2): 144-177.

- ESTES J., CROOKS K. & HOLT R., 2001: Ecological role of predators. In: *Encyclopedia of Biodiversity* (Ed: Levin S.), Academic Press, San Diego.
- EUBANKS M.D. & DENNO R.F., 2000: Health food versus fast food: the effects of prey quality and mobility on prey selection by a generalist predator and indirect interactions among prey species. *Ecological Entomology* 25: 140-146.
- EVANS E.W., STEVENSON A.T. & RICHARDS D.R., 1999: Essential versus alternative foods of insect predators: benefits of a mixed diet. *Oecologia* 121: 107-112.
- FOGGO A., OZANNE C.M.P., SPEIGHT M.R. & HAMBLER C., 2001: Edge effects and tropical forest canopy invertebrates. *Plant Ecology* 153: 347-359.
- FORKNER R.E. & HUNTER M.D., 2000: What goes up must come down? Nutrient addition and predation pressure on oak herbivores. *Ecology* 81(6): 1588-1600.
- FOURNIER V., HAGLER J., DAANE K., DE LEÓN J. & GROVES R., 2008: Identifying the predator complex of *Homalodisca vitripennis* (Hemiptera: Cicadellidae): a comparative study of the efficacy of an ELISA and PCR gut content assay. *Oecologia* 157: 629-640.
- FOX L.R., 1975: Cannibalism in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 87-106.
- FRETWELL S.D., 1977: The regulation of plant communities by the food chains exploiting them. *Perspectives in biology and Medicine* 20: 169-185.
- FRETWELL S.D., 1987: Food chain dynamics: the central theory of ecology? *Oikos* 50: 291-301.
- FRYER G., 1986: Enemy-free space: a new name for an ancient ecological concept. *Biological Journal of the Linnean Society* 27: 287-292.
- FUTUYAMA D.J. & AGRAWAL A.A., 2009: Macroevolution and the biological diversity of plants and herbivores. *PNAS* 106(43): 18054-18061.
- GAGNON A.E., HEIMPEL G.E. & BRODEUR J., 2011: The ubiquity of intraguild predation among predatory arthropods. *PLoS ONE* 6(11): e28061, doi:10.1371/journal.pone.0028061.
- GALLET R., ALIZON S., COMTE P.A., GUTIERREZ A., DEPAULIS F., VAN BAALEN M., MICHEL E. & MÜLLER-GRAF C.D.M., 2007: Predation and disturbance interact to shape prey species diversity. *The American Naturalist* 170(1): 143-154.
- GAUSE G.F., SMARAGDOVA N.P. & WITT A.A., 1936: Further studies of interaction between predators and prey. *Journal of Animal Ecology* 5(1).

- GILLER P.S., 1986: The natural diet of the Notonectidae: field trials using electrophoresis. *Ecological Entomology* 11(2): 163-172.
- GINGRAS D., DUTILLEUL P. & BOIVIN G., 2002: Modeling the impact of plant structure on host-finding behavior of parasitoids. *Oecologia* 130: 396-402.
- GINZBURG L. R. & AKCAKAYA H.R., 1992: Consequences of ratio-dependent predation for steady state properties of ecosystems. *Ecology* 73: 1536-1543.
- GONZÁLES-GÓMEZ P.L., ESTADES C.F. & SIMONETTI J.A., 2006: Strengthened insectivory in a temperate fragmented forest. *Oecologia* 148 (1): 137-143.
- GOTELLI N.J., 2001: *A primer of ecology*. Sinauer Associates, Massachusetts.
- GOTTHARD K., 2000: Increased risk of predation as a cost of high growth rate: an experimental test in a butterfly. *Journal of Animal Ecology* 69: 896-902.
- GOTTHARD K., MARGRAF N., RASMANN S. & RAHIER M., 2005: The evolution of larval foraging behavior in response to host plant variation in a leaf beetle. *Oikos* 109: 503-512.
- GUILFORD T., 1990: The evolution of aposematism. In: *Insect Defense: Adaptive Mechanisms and Strategies of Prey and Predator* (Eds: Evans D.I. & Schmidt J.O.), NY: State University of New York Press, New York.
- GUNNARSSON B., 1996: Bird predation and vegetation structure affecting spruce-living arthropods in a temperate forest. *Journal of Animal Ecology* 65: 389-397.
- HAEMIG P.D., 1999: Predation risk alters interactions among species: competition and facilitation between ants and nesting birds in a boreal forest. *Ecology letters* 2: 178-184.
- HAGLER J.R. & JACKSON C.G., 2001: Methods for marking insects: current techniques and future prospects. *Annual Review of Entomology* 46: 511-543.
- HAGLER J.R. & NARANJO S.E., 2005: Use of a gut content ELISA to detect whitefly predator feeding activity after field exposure to different insecticide treatments. *Biocontrol Science and Technology* 15: 321-339.
- HAIRSTON N.G., SMITH F.E. & SLOBODKIN L.B., 1960: Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist* 94(879): 421-425.
- HANSKI I., 1999: *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, Oxford.

- HARVEY P.H. & GREENWOOD P. J., 1978: Anti-predator defence strategies: some evolutionary problems. In: *Behavioural Ecology* (Eds: Krebs J.R. & Davies N. B.). Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- HARVEY P.H., 1981: The evolution of aposematic coloration. *Oikos* 37: 391-396.
- HASSEL M.P., 1976: Arthropod predator-prey system. In: *Theoretical Ecology – Principles and Applications* (Ed: May R.M.), Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- HAWKINS B.A., CORNELL H.V. & HOCHBERG M.E., 1997: Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect population. *Ecology* 78: 2145-2152.
- HOLL K.D. & LULLOW M.E., 1997: Effects of species, habitat and distance from edge on post-dispersal seed predation in tropical rainforest. *Biotropica* 29(4): 459-468.
- HOLLING C.S., 1959: Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist* 91: 385-398.
- HOLMES R.T., BONNEY R.B. & PACALA S.W., 1979a: Guild structure of the Hubbard Brook bird community. *Ecology* 60(3): 512-520.
- HOLMES R.T., SCHULTZ J.C. & NOTHNAGLE P., 1979b: Bird predation on forest insects: an enclosure experiment. *Science* 206(26): 462-463.
- HOLT R.D., 1977: Predation, apparent competition and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology* 12(2): 197-229.
- HOLT R.D., GROVER J. & TILMAN D., 1994: Simple rules for interspecific dominance in systems with exploitative and apparent competition. *American Naturalist* 144(5): 741-771.
- HOOGENDOORN M. & HEIMPEL G.E., 2001: PCR-based gut content analysis of insect predators: using ribosomal ITS-1 fragments from prey to estimate predation frequency. *Molecular Ecology* 10: 2059-2067.
- HUFFAKER C.B., 1958: Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia* 27: 343-383.
- HUTTO R., 1981: Temporal patterns of foraging activity in some wood warblers in relation to the availability of insect prey. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 9: 195-198.
- ISHIHARA M. & OHGUSHI T., 2008: Enemy-free space? Host preference and larval performance of a willow leaf beetle. *Population Ecology* 50: 35-43.

- IWAO K., NAKAMURA S. & OHSAKI N., 2001: Plant-based host preference and larval competition of the tachinid parasitoid *Epicampocera succincta*. *Population Ecology* 43: 149-155.
- JANZEN D.H., 1970: Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104(940): 501-528.
- JEFFRIES M.J. & LAWTON J.H., 1984: Enemy free space and the structure of ecological communities. *Journal of the Linnean Society* 23(4): 269-286.
- JOHNSON M.T.J., SMITH S.D. & RAUSHER M.D., 2009: Plant sex and the evolution of plant defenses against herbivores. *PLoS ONE* 106(43): 18079–18084.
- JOST C. & ARDITI R., 2001: From pattern to process: identifying predator-prey models from time-series data. *Population Ecology* 43: 229-243.
- JOST C. & ELLNER S.P., 2000: Testing for predator dependence in predator-prey dynamics: a non-parametric approach. *Proceedings of the Royal Society of London* 267: 1611-1620.
- JUEN A. & TRAUGOTT M., 2005: Detecting predation and scavenging by DNA gut-content analysis: a case study using a soil insect predator-prey system. *Oecologia* 142: 344-352.
- KAPLAN I. & THALER J.S., 2009: Plant resistance attenuates the consumptive and non-consumptive impacts of predators on prey. *Oikos* 119: 1105-1113.
- KARBAN R., AGRAWAL A.A., THALER J.S. & ADLER L.S., 1999: Induced plant responses and information content about risk of herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 443-447.
- KARHU K.J. & NEUVONEN S., 1998: Wood ants and a geometrid defoliator of birch: predation outweighs beneficial effects through the host plant. *Oecologia* 113: 509-516.
- KASPARI M. & JOERN A., 1993: Prey choice by three insectivorous grassland birds: reevaluating opportunism. *Oikos* 68(3): 414-430.
- KEESE M.C., 1997: Does escape to enemy-free space explain host specialization in two closely related leaf-feeding beetles (Coleoptera: Chrysomelidae)? *Oecologia* 112: 81-86.
- KLIMEŠ P., JANDA M., IBALIM S., KUA J. & NOVOTNY V., 2011: Experimental suppression of ants foraging on rainforest vegetation in New Guinea: testing methods for a whole-forest manipulation of insect communities. *Ecological Entomology* 36: 94-103.
- KOH L.P. & MENGE D.N.L., 2006: Rapid assessment of lepidoptera predation rates in neotropical forest fragments. *Biotropica* 38(1): 132-134.

- KREBS C.J., 2003: *Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Benjamin Cummings, San Francisco.
- LANG A., FILSER J. & HENSCHER J.R., 1999: Predation by ground beetles and wolf spiders on herbivorous insects in a maize crop. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 72: 189-199.
- LANGERHANS R.B., 2007: Evolutionary consequences of predation: avoidance, escape, reproduction, and diversification. In: *Predation in Organisms: A Distinct Phenomenon* (Ed Elewa A.M.T.), Springer.
- LAWTON J.H., 1994: What do species do in ecosystems? *OIKOS* 71: 367-376.
- LAWTON J.H. & STRONG D.R., 1980: Community patterns and competition in folivorous insects. *The American Naturalist* 118(3): 317-338.
- LEPONCE M., ROISIN Y. & PASTEELS J.M., 1999: Community interactions between ants and arboreal-nesting termites in New Guinea coconut plantations. *Insectes sociaux* 43: 126-130.
- LESLIE P.H., 1948: Some further notes on the use of matrices in population dynamics. *Biometrika* 35(3,4): 213-245.
- LEV-YADUN S., DAFNI A., FLAISHMAN M.A., INBAR M., IZHAKI I., KATZIR G. & NE'EMAN G., 2004: Plant coloration undermines herbivorous insect camouflage. *BioEssays* 26:1126-1130.
- LI Z., GAO M., HUI C., HAN X. & SHI H., 2005: Impact of predator pursuit and prey evasion on synchrony and spatial patterns in metapopulation. *Ecological Modelling* 185: 245-254.
- LICHTENBERG J.S. & LICHTENBERG D.A., 2003: Predation of caterpillars on understory saplings in an ozark forest. *Southeastern Naturalist* 2(3): 423-432.
- LILL J.T. & MARQUIS R.J., 2001: The effects of leaf quality on herbivore performance and attack from natural enemies. *Oecologia* 126: 418-428.
- LIMA S.L. & DILL L.M., 1989: Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68: 619-640.
- LOSEY J.E. & DENNO R.F., 1998: Positive predator-predator interactions: enhanced predation rates and synergistic suppression of aphid populations. *Ecology* 79(6): 2146-2152.
- LUNDGREN J.G., HAYE T., TOEPFER S. & KUHLMANN U., 2009: A multifaceted hemolymph defense against predation in *Diabrotica virgifera virgifera* larvae. *Biocontrol, Science and Technology* 19(8): 871-880.

- MALTHUS T.R., 1798: *An Essay on the Principle of Population*. An essay on the principle of population as it affects the future improvement of society with remarks on the speculations of Mr. Godwin, M. Condorcet, and other writers. London.
- MÄND T., TAMMARU T. & MAPPES J., 2007: Size dependent predation risk in cryptic and conspicuous insects. *Evol Ecol* 27: 485-498.
- MAPPES J. & KAITALA A., 1995: Host-plant selection and predation risk for offspring of the parent bug. *Ecology* 76(8): 2668-2670.
- MARQUISE R.J. & WHELAN C.J., 1994: Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects. *Ecology* 75(7): 2007-2014.
- MARSTON N.L., SCHMIDT G.T., BIEVER K.D. & DICKERSON W.A., 1997: Reaction of five species of soybean caterpillars to attack by the predator *Podisus maculiventris*. *Environmental Entomology* 7(1): 53-56.
- MARTIN T.E., 1993: Nest predation and nest sides. *Bioscience* 43: 523-532.
- MARTIN T.E. & ROPER J.J., 1988: Nest predation and nest side selection in a western population of the hermit thrush. *Condor* 90: 51-57.
- MATSON P.A. & BERRYMAN A., 1992: Special feature: ratio-dependent predator-prey theory. *Ecology* 73(5): 1529.
- MAY R.M., 1976: Simple mathematical models with very complicated dynamics. *Nature* 261: 459.
- MAZÍA C.M., KITZBERGER T. & CHANETON E.J., 2004: Interannual changes in folivory and bird insectivory along a natural productivity gradient in northern Patagonian forests. *Ecography* 27: 29-40.
- MENGE B.A., BERLOW E.L., BLANCHETTE C.A., NAVARRETE S.A. & YAMADA S.B., 1994: The keystone species concept: variation in interaction strength in a rocky intertidal habitat. *Ecological Monographs* 64(3): 249-286.
- MENGE B.A. & SUTHERLAND J.P., 1976: Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition and temporal heterogeneity. *The American Naturalist* 110(973): 351-369.
- MERFIELD C.N., WRATTEN S.D. & NAVNTOFT S., 2004: Video analysis of predation by polyphagous invertebrate predators in the laboratory and field. *Biological Control* 29: 5-13.
- MEYHÖFER R., 2001: Intraguild predation by aphidophagous predators on parasitised aphids: the use of multiple video cameras. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 100: 77-87.

- MILLS L.S., SOULÉ M.E. & DOAK D.F., 1993: The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience* 43(4): 219-224.
- MOON D.S., STILING P. & CATTELL M.V., 1999: Experimental tests of trophic dynamics: taking a closer look. *Oecologia* 119(2): 275-280.
- MOONEY K.A., 2007: Tritrophic effects of birds and ants on a canopy food web, tree growth, and phytochemistry. *Ecology* 88(8): 2005-2014.
- MORIN P.J., 1999: *Community Ecology*. Blackwell Science, UK.
- MORRIS R.J. & LEWIS O.T., 2002: The role of indirect interactions in structuring tropical insect communities. *Oikos* 97(2): 308-311.
- MORRIS R.J., LEWIS O.T. & GODFRAY H.C.J., 2004: Experimental evidence for apparent competition in a tropical forest food web. *Nature* 428: 310-313.
- MURCIA C., 1995: Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10(2): 58-62.
- MURDOCH W.W., 1969: Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecological Monographs* 39: 335-354.
- MURDOCH W.W., CHESSON J. & CHESSON P.L., 1985: Biological control in theory and practice. *The American Naturalist* 125(3): 344-366.
- MURDOCH W.W., BRIGGS C.J. & NISBET R.M., 2003: *Consumer-resource dynamics*. Princeton University Press, Princeton, Oxford.
- NAEEM S., LAWTON J.H., THOMPSON L.J., LAWLER S.P. & WOODFIN R.M., 1995: Biotic diversity and ecosystem processes: using the Ecotron to study a complex relationship. *Endeavour* 19(2): 58-63.
- NAVARRETE S.A. & MENGE B.A., 1996: Keystone predation and interaction strength: interactive effects of predators on their main prey. *Ecological Monographs* 66(4): 409-429.
- NEVES F.S., FAGUNDES M., SPERBER C.F. & FERNANDES G.W., 2011: Tri-trophic level interactions affect host plant development and abundance of insect herbivores. *Arthropod-Plant Interactions* 5(4): 351-357.
- NOLDUS L.P.J.J., SPINK A.J., TEGELENBOSCH R.A.J., 2002: Computerised video tracking, movement analysis and behaviour recognition in insects. *Computers and Electronics in Agriculture* 35: 201-227.

- NOVOTNÝ V., BASSET Y., AUGA J., BOEN W., DAL C., DROZD P., KASBAL M., ISUA B., KUTIL R., MANUMBOR M. & MOLEM K., 1999: Predation risk for herbivorous insects on tropical vegetation: A search for enemy-free space and time. *Australian Journal of Ecology* 24: 477-483.
- NOVOTNÝ V., DROZD P., MILLER S.E., KULFAN M., JANDA M., BASSET Y. & WEIBLEN G.D., 2006: Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rainforests? *Science* 313(5790): 1115-1118.
- NYGARD J.P., SANDERS N.J. & CONNOR E.F., 2008: The effects of the invasive Argentine ant (*Linepithema humile*) and the native ant *Prenolepis imparis* on the structure of insect herbivore communities on willow trees (*Salix lasiolepis*). *Ecological Entomology* 33: 789-795.
- OKSANEN L., FRETWELL S.D., ARRUDA J. & NIEMELA P., 1981: Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *The American Naturalist* 118(2): 240-261.
- OLIVEIRA P.S., OLIVEIRA-FILHO A.T. & CINTRA R., 1987a: Ant foraging on ant-inhabited *Triplaris* (Polygonaceae) in western Brazil: a field experiment using live termite-baits. *Journal of Tropical Ecology* 3: 193-200.
- OLIVEIRA P.S., DA SILVA A.F. & MARTINS A.B., 1987b: Ant foraging on extrafloral nectaries of *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae) in cerrado vegetation: ants as potential antiherbivore agents. *Oecologia* 74: 228-230.
- OLSON D.M., 1992: Rates of predation by ants (Hymenoptera: Formicidae) in the canopy, understory, leaf litter, and edge habitats of a lowland rainforest in southwest Cameroon. In: *Biologie D'une Canopée De Forêt Équatoriale - II. Rapport De Mission: Radeau Des Cimes Octobre Novembre 1991, Réserve De Campo, Cameroun* (Eds : F.Hallé & O.Pascal), Foundation Elf, Paris.
- OLSSON O., WIKTANDER U., MALMQVIST A. & NILSSON S.G., 2001: Variability of patch type preferences in relation to resource availability and breeding success in a bird. *Oecologia* 127: 435-443.
- OPITZ S.E. & MÜLLER C., 2009: Plant chemistry and insect sequestration. *Chemoecology* 19: 114-154.
- OVADIA O. & SCHMITZ O.J., 2004: Weather variation and trophic interaction strength: sorting the signal from the noise. *Oecologia* 140: 398-406.
- PAINE R.T., 1966: Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* 100(910): 65-75.
- PIMM S.L., LAWTON J.H. & COHEN J.E., 1991: Food web patterns and their consequences. *Nature* 350: 669-674.

- POLIS G.A., SEARS A.L.W., HUXEL G.R., STRONG D.R. & MARON J., 2000: When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends in Ecology and Evolution* 15(11): 473-475.
- Power M.E., Tilman D., Estes J.A., Menge B.A., Bond W.J., Mills L.S., Daily G., Castilla J.C., Lubchenco J. & Paine R.T., 1996: Challenges in the quest for keystones. *BioScience* 46(8): 609-620.
- PROVOST C., LUCAS É., CODERRE D. & CHOUINARD G., 2006: Prey selection by the lady beetle *Harmonia axyridis*: the influence of prey mobility and prey species. *Journal of Insect Behavior* 19(2): 265-277.
- RAI V., ANAND M. & UPADHYAY R.K., 2007: Trophic structure and dynamical complexity in simple ecological models. *Ecological Complexity* 4: 212-222.
- RAFFEL T.R., MARTIN L.B. & ROHR J.R., 2008: Parasites as predators: unifying natural enemy ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 23(11): 610-618.
- REMMEL T. & TAMMARU T., 2009: Size-dependent predation risk in tree-feeding insects with different colouration strategies: a field experiment. *Journal of Animal Ecology* 78: 973-980.
- REMMEL T., TAMMARU T. & MÄGI M., 2009: Seasonal mortality trends in feeding insects: a field experiment. *Ecological Entomology* 34: 98-106.
- REMMEL T., DAVISON J. & TAMMARU T., 2011: Quantifying predation on folivorous insect larvae: the perspective of life-history evolution. *Biological Journal of the Linnean Society* 104: 1-14.
- RICHARDS L.A., COLEY P.D., 2007: Seasonal and habitat differences affect the impact of food and predation on herbivores: a comparison between gaps and understory of a tropical forest. *Oikos* 116: 31-40.
- RIECHERT S.E. & LAWRENCE K., 1997: Test for predation effects of single versus multiple species of generalist predators: spiders and their insect prey. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 84: 147-155.
- RITCHIE E.G., ELMHAGEN B., GLEN A.S., LETNIC M., LUDWIG G. & McDONALD R.A., 2012: Ecosystem restoration with teeth: what role for predators? *Trends in Ecology and Evolution* (in press).
- RITCHIE M.E., 2000: Nitrogen limitation and trophic vs. abiotic influences on insect herbivores in a temperate grassland. *Ecology* 81(6): 1601-1612.
- ROSENZWEIG M.L., 1969: Paradox of enrichment: destabilization of exploitation systems in ecological time. *Science* 171: 385-387.

- ROSENZWEIG, M. L. & MACARTHUR R.H. 1963: Graphical representation and stability conditions of predator-prey interaction. *American Naturalist* 97: 209-223.
- ROYAMA T., 1970: A comparative study of models for predation and parasitism. *Researches on Population Ecology, Supplement Number 1*: 1-91.
- SCHILTHUIZEN M., VAN TIL A., SALVERDA M., LIEW T.S., JAMES S.S., ELEHAN B. & VERMEULEN J.J., 2006: Microgeographic evolution of snail shell shape and predator behavior. *Evolution* 60(9): 1851–1858.
- SCHOENER T.W., 1983: Field experiments on interspecific competition. *The American Naturalist* 122(2): 240-285.
- SHEPPARD S.K. & HARWOOD J.D., 2005: Advances in molecular ecology: tracking trophic links through predator-prey food-webs. *Functional Ecology* 19: 751-762.
- SHIOJIRI K., OZAWA R. & TAKABAYASKI J., 2002: Plant volatiles, rather than light, determine the nocturnal behavior of a caterpillar. *PLoS Biology* 4(6):e164.DOI:10.1371/journal.pbio.0040164.
- SHURIN J.B., GRUNER D.S. & HILLEBRAND H., 2006: All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs. *Proceedings of the Royal Society London Series B – Biological Science* 273: 1-9.
- SIH A., CROWLEY P, MCPEEK M., PETRANKA J. & STROHMEIER K., 1985: Predation, competition, and prey communities: A Review of Field Experiments. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 16: 269-311.
- SIH A., ENGLUND G. & WOOSTER D., 1998: Emergent impacts of multiple predators on prey. *Trends in Ecology and Evolution* 13(9): 350-355.
- SIH A., ZIEMBRA R. & HARDING K.C., 2000: New insights on how temporal variation in predation risk shapes prey behavior. *Trends in Ecology and Evolution* 15(1): 3-4.
- SIPURA M., 1999: Tritrophic interactions: willows, herbivorous insects and insectivorous birds. *Oecologia* 121: 537-545.
- SKELHORN J. & ROWE C., 2006: Predator avoidance learning of prey with secreted or stored defences and the evolution of insect defences. *Animal behaviour* 72: 827-834.
- SLOGGETT J.J., OBRYCKI J.J. & HAYNES K.F., 2009: Identification and quantification of predation: novel use of gas chromatography-mass spectrometric analysis of prey alkaloid markers. *Functional Ecology* 23: 416-426.

- SNYDER W.E. & IVES A.R., 2003: Interactions between specialist and generalist natural enemies: parasitoids, predators and pea aphid biocontrol. *Ecology* 84(1): 91-107.
- SNYDER W.E. & WISE D.H., 2001: Contrasting trophic cascades generated by a community of generalist predators. *Ecology* 82(6):1571-1583.
- SOBRINHO T.G. & SCHOEREDER J.H., 2007: Edge and shape effects on ant (Hymenoptera: Formicidae) species richness and composition in forest fragments. *Biodiversity and Conservation* 16: 1459-1470.
- SOLOMON M.E., 1949: The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 18: 1-35.
- SOPP P.I., SUNDERLAND K.D., FENLON J.S. & WRATTEN S.D., 1992: An improved quantitative method for estimating invertebrate predation in the field using an enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA). *Journal of Applied Ecology* 29: 295-302.
- SOUTHWOOD T.R.E. & HENDERSON P.A., 2000: *Ecological methods*. Blackwell Science.
- STAMP N., 2001: Enemy-free space via host plant chemistry and dispersion: assessing the influence of tri-trophic interactions. *Oecologia* 128: 153-163.
- STIEFEL V.L. & MARGOLIES D.C., 1998: Is host plant choice by a clytrine leaf beetle mediated through interactions with the ant *Crematogaster lineolata*? *Oecologia* 115: 434-438.
- STORCH I., WOITKE E. & KRIEGER S., 2005: Landscape-scale edge effect in predation risk in forest-farmland mosaics of central Europe. *Landscape Ecology* 20: 927-940.
- STRAUSS S.Y., 1997: Lack of evidence for local adaptation to individual plant clones or site by a mobile specialist herbivore. *Oecologia* 110: 77-85.
- STRAUSS S.Y. & AGRAWAL A.A., 1999: The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution* 14(5): 179-185.
- STRONG A.M., SHERRY T.W. & HOLMES R.T., 2000: Bird predation on herbivorous insects: indirect effects on sugar maple saplings. *Oecologia* 125: 370-379.
- STUART M.K. & GREENSTONE M.H., 1990: Beyond ELISA: A rapid, sensitive, specific immunodot assay for identification of predator stomach contents. *Annals of the Entomological Society of America* 83(6): 1101-1107.
- SUNDERLAND K.D., 1988 Quantitative methods for detecting invertebrate predation occurring in the field. *Annals of Applied Biology* 112: 201-224.

- SVENSSON E.I. & RABERG L., 2010: Resistance and tolerance in animal enemy-victim coevolution. *Trends in Ecology and Evolution* 25(5): 267-274.
- SYMONDSON W.O.C., 2002: Molecular identification of prey in predator diets. *Molecular Ecology* 11: 627-641.
- SYMONDSON W.O.C., SUNDERLAND K.D. & GREENSTONE M.H., 2002: Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annual Review of Entomology* 47: 561-594.
- TANHUANPÄÄ M., RUOHOMÄKI K., KAITANIEMI P. & KLEMOLA T., 1999: Different impact of pupal predation on populations of *Epirrita autumnata* (Lepidoptera: Geometridae) within and outside the outbreak range. *Journal of Animal Ecology* 68: 562-570.
- TER HORST C.P., MILLER T.E. & LEVITAN D.R., 2010: Evolution of prey in ecological time reduces the effect size of predators in experimental microcosms. *Ecology* 91(3): 629-636.
- THOMPSON J.N., 1988: Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 47: 3-14.
- TKADLEC E., 2008: *Populační ekologie: struktura, růst a dynamika populací*. Univerzita Palackého v Olomouci.
- TOWNSEND C.R., BEGON M. & HARPER J.L., 2010: *Základy ekologie*. Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc.
- TRANIELLO J.F.A., 1989: Foraging strategies of ants. *Annual Review of Entomology* 34: 191-210.
- TRUMBLE J.T., KOLODNY-HIRSCH D.M. & TING I.P., 1993: Plant compensation for arthropod herbivory. *Annual Reviews of Entomology* 38: 93-119.
- TSCHARNTKE T. & BRANDL R., 2004: Plant-insect interactions in fragmented landscapes. *Annual Review of Entomology* 49: 405-430.
- TURCHIN P., TAYLOR A.D. & REEVE J.D., 1999: Dynamical role of predators in population cycles of a forest insect: an experimental test. *Science* 285: 1068-1071.
- VALLADARES G., SALVO A. & CAGNOLO L., 2006: Habitat fragmentation effects on trophic processes of insect-plan food webs. *Conservation Biology* 20: 212-217.
- VERHOEF H.A. & MORIN P.J., 2010: *Community ecology*. Oxford University Press.
- VERHULST P.F., 1838: Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Cossespondence mathématique et physique* 10: 113-121.

- VERMEIJ G.J., 1994: The evolutionary interaction among species: Selection, Escalation and Coevolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 25: 219-236.
- VUCETICH J.A., PTERSON R.O. & SCHAEFER C.L., 2002: The effect of prey and predator densities on wolf predation. *Ecology* 83: 3003-3013.
- WALTER A. & LAMBRECHT S.C., 2004: Biosphere 2 Center as a unique tool for environmental studies. *Journal of Environmental Monitoring* 6: 267-277.
- WESELOH R.M., 1988: Effects of microhabitat, time of day, and weather on predation of gypsy moth larvae. *Oecologia* 77: 250-254.
- WHITE T.C.R., 1978: The importance of a relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia* 33(1): 71-86.
- WHITE T.C.R., 2008: The role of food, weather and climate in limiting the abundance of animals. *Biological Reviews* 83: 227-248.
- WIKLUND C. & FRIBERG M., 2008: Enemy-free space and habitat-specific host specialization in a butterfly. *Oecologia* 157: 287-294.
- WILDER S.M., MAYNTZ D., TOFT S., RYPSTRA A.L., PILATI A. & VANNI M.J., 2010: Intraspecific variation in prey quality: a comparison of nutrient presence in prey and nutrient extraction by predators. *Oikos* 119: 350-358.
- WILSON S.E., ALLEN J.A. & ANDERSON K.P., 1990: Fast movement of densely aggregated prey increases the strength of anti-apostatic selection by wild birds. *Biological Journal of the Linnean Society* 41: 375-380.
- WIRTH R., MEYER S.T., LEAL I.R. & TABARELLI M., 2008: Plant herbivore interactions at the forest edge. *Progress in Botany* 69(4): 423-448.
- WOODWARD G. & HILDREW A.G., 2002: Differential vulnerability of prey to an invading predator: integrating field surveys and laboratory experiments. *Ecological Entomology* 27: 732-744.
- ZABEL J. & TSCHARNTKE T., 1998: Does fragmentation of *Urtica* habitats affect phytophagous and predatory insects differentially? *Oecologia* 116: 419-425.
- ZEHNDER C.B., STODOLA K.W., COOPER R.J. & HUNTER M.D., 2010: Spatial heterogeneity in the relative impacts of foliar quality and predation pressure on red oak, *Quercus rubra*, arthropod communities. *Oecologia* 164: 1017-1027.

ZHENG D. & CHEN J., 2000: Edge effects in fragmented landscapes: a generic model for delineating area of edge influences (D-AEI). *Ecological Modelling* 132: 175-190.

Seznam příloh

Příloha č. 1 – Seznam publikací

Příloha č. 2 – Publikace I

Příloha č. 3 – Publikace II

Příloha č. 4 – Publikace III

Příloha č. 5 – Publikace IV

Příloha č. 6 – Seznam dalších výstupů disertační práce

Příloha č. 1 – Seznam publikací

Disertační práce vychází z následujících publikací (pomocí římských číslic jsou jednotlivé publikace označeny v samotném textu práce, pod každou konkrétní publikací je uveden podíl autorky):

- I. **Drozdová M.**, Šipoš J. & Drozd P.: Key factors affecting predation risk for insects on leaves in temperate floodplain forest. *European Journal of Entomology*.
(submitted after major revision, EJE-12-049.R1)
DM nasbírala terénní data, podílela se na analýze dat a na sepsání publikace.
- II. **Drozdová M.**, Šipoš J. & Drozd P., 2009: Predation risk for insects living in moss cushions: comparison between different strata of mountain forest. *Nowellia Bryologica* 38: 16-21.
DM nasbírala část terénních dat a sepsala publikaci.
- III. Šipoš J., **Drozdová M.** & Drozd P.: Increasing forest openness negatively correlate with predation rate on epigeic arthropods. *Central European Journal of Biology*.
(submitted, CEJB-D-12-00046)
DM se podílela na přípravě designu experimentů, analýze dat a sepsání publikace.
- IV. Šipoš J., **Drozdová M.** & Drozd P.: Variation of predation pressure in different forest strata on insects in temperate flood-plain forest (climb to escape). *Ecological Entomology*.
(submitted, 12-0139EEN)
DM se podílela na přípravě designu experimentů, analýze dat a sepsání publikace.

Příloha č. 2 – Publikace I

Drozdová M., Šipoš J. & Drozd P., 2012

Key factors affecting predation risk for insects on leaves in temperate floodplain forest.

European Journal of Entomology

(submitted after major revision 5.5.2012, EJE-12-049.R1)

Key factors affecting predation risk for insects on leaves in temperate floodplain forest

MICHAELA DROZDOVA^{1*}, JAN SIPOS² and PAVEL DROZD³

¹Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacky University, 77146
Olomouc, Czech Republic

²Global Change Research Centre Academy of Sciences of the Czech Republic, 60300 Brno, Czech
Republic

³Faculty of Science, University of Ostrava, 71000 Ostrava, Czech Republic

*Corresponding author; michaela.drozдова@centrum.cz

Key words. insect predators, living prey, temporal and spatial differences, clumped dispersal of attacks

Abstract. 1. Direct observation of predation on insects on leaves using living *Calliphora vicina* (Diptera: Calliphoridae) larvae as bait was performed on 15 common woody species in temperate floodplain forest. Predation rate was measured as the proportion of missing or attacked larvae after 30 minutes of larvae exposition on leaves.

2. Despite that major predator taxa differ during the season, birds and ants were recorded as the most frequent while wasps and spiders were observed in lower abundances.

3. Tests for distribution pattern confirmed that a negative binomial distribution prevails in time, which corresponded with a clumped dispersal of the predation.

4. Based on the best fitted generalized additive model, we cannot reject equal probability of attacks for woody species. Predation on the forest edge was notably higher than in forest interior.

5. Notable variation during time of day and season is predicted by our model, as attacks are concentrated into three time periods during the year and two peaks during the day.

6. In general, the described sampling method could be used as a standard approach for measuring direct predation risk on insects.

INTRODUCTION

Despite recent advances in ecological methodology and quantitative analyses in support of testing a complex of interactions between organisms and their environment (Bolker et al., 2009; Kilkenny et al., 2009; Csillery et al., 2010), the potential for using a multifactorial approach to studying predation risk on insects has been only poorly examined. Some aspects of predation risk on insects have been studied in both tropical (Olson, 1992; Berger & Wirth, 2004; Koh & Menge, 2006) and temperate ecosystems (Steward et al., 1988; Weseloh, 1988; Church et al., 1997; Haemig, 1999; Lichtenberg & Lichtenberg, 2003), but mostly one factor has been tested (or a class of factors, such as spatial, temporal, taxonomical) for many predator taxa separately (e.g. birds: Bernays, 1997; Strong et al., 2000; spiders: Riechert & Lawrence, 1997; Lang et al., 1999; ants: Barton, 1986; Leponce et al., 1999).

For example, significant differences in predation risk on various tree species due to differing plant attractiveness for predators are known particularly from tropical rainforest (Janzen, 1966; Novotny et al., 1999; Basset, 2001). Some differences correlated with abundance of herbivores were also found on three species of *Salix* (Ishihara & Ohgushi, 2008) in a temperate ecosystem. There are also experimental studies of spatial variability in predation risk along vertical (Weseloh, 1988; Basset, 2003) and horizontal gradients, such as forest interior and edge or between open and closed canopy

(Koh & Menge, 2006; Valladares et al., 2006). Diurnal and seasonal activity of predators has rarely been studied (Barton, 1986; Kaspari & Joern, 1993; Reichert & Lawrence, 1997; Rimmel et al., 2011) and only occasionally tested (temperate: Lichtenberg & Lichtenberg, 2003; Rimmel et al., 2009; tropics: Richards & Coley, 2007), even though variability in predation risk through the day and year is logically to be expected and can be explained by temperature changes in ecosystems (Bernays, 1997; Lill & Marquis, 2001).

The results of the experiments cited above are criticised (e.g. Sih et al., 2000) for underestimating interaction between factors. Unfortunately, the use of various approaches does not allow simple synthesis and comparison of individual outcomes from different studies. Two key methods are generally used for predation risk measurements on trees. Free predator access to prey is prevented during enclosure experiments (Marquis & Whelan, 1994; Sipura, 1999; Berger & Wirth, 2004). The method is used particularly to study such complex multitrophic interactions as bottom-up effects and top-down effects, and fitness of the prey or fitness of host plant foraging by prey are the main findings (Gunnarsson, 1996; Strong et al., 2000). By contrast, experiments with various types of baits (Olson, 1992; Karhu & Neuvonen, 1998; Novotny et al., 1999; Lichtenberg & Lichtenberg, 2003) allow direct contact between prey and predator and provide more information on characteristics of predator taxa or guilds, such as species structure of predator guilds, impact of prey dispersal (Church et al., 1997; Beauchamp, 2002), vegetation structure (Gunnarsson, 1996) or seasonal changes (Lang et al., 1999; Lill & Marquis, 2001; Lichtenberg & Lichtenberg, 2003).

In addition to the aforementioned factors affecting accumulation of predation risk in space and time, many authors note higher risk of predation induced by density of prey (e.g. Crawley, 1975; Turchin et al., 1999; Abrams & Ginsburg, 2000; Lombaert et al., 2006) and found that predation risk influences prey behaviour and leads to avoidance and dispersal of the prey population (Jeffries & Lawton, 1984, Berdegue et al., 1996; recently e.g. Skelhorn et al., 2011; Gonthier, 2012). On the other hand, there is a lack of information to confirm that dispersal of attacks is patchily distributed in space even though the searching patterns of predators are well known.

It is clear from what has been stated above that multifactorial models including various predator taxa and interactions between factors have been described very rarely, and then primarily in tropical rainforest while similar studies from temperate ecosystems remain lacking. Our goal, therefore, was to identify significant factors affecting predation on insects on leaves and consequently to suggest a complex model for predation risk. We tested the following ecological variables: a) tree species (15 tree species with different abundance and species diversity of herbivores), b) habitat (forest interior and edge), c) time of day, and d) time of year.

MATERIAL AND METHODS

Study site

The predation field study was situated in lowland floodplain forest within the Poodri Protected Landscape Area (18°03-13'E, 49°42-48'N, Northern Moravia, Czech Republic, 300 ha in total). The area includes three fragments of primary floodplain forest in close proximity to the regional capital of Ostrava along a 20 km embankment of the meandering River Odra. This area is characterised by flooded meadows and a number of shallow ponds. The forest vegetation is dominated by *Quercus*, *Ulmus*, *Tilia*, *Prunus* and *Fraxinus*.

Field experiment

Our sampling design was originally suggested for comparing predation risk between temperate floodplain forest and tropical lowland rainforest (Novotny *et al.*, 2006). For the experiments, 15 locally common woody species: *Acer campestre* L., *Acer platanoides* L., *Alnus glutinos* (L.) Gaertn., *Alnus incana* (L.) Moench., *Carpinus betulus* L., *Corylus avellana* L., *Fraxinus excelsior* L., *Padus avium* Mill., *Populus tremula* L., *Quercus robur* L., *Sambucus nigra* L., *Swida sanguinea* (L.) Opiz.,

Tilia cordata Mill., *Ulmus glabra* Huds., *Ulmus laevis* Pallas., typical for the temperate floodplain forest were selected.

The ecological attributes of the woody species (meaning abundance and diversity of herbivores as well as tree abundance and frequency) were adopted from our plant–herbivore study performed simultaneously with the predation experiments. Only feeding folivorous insects were hand-collected from the foliage of 14 tree species throughout the 1999–2001 growing seasons. Sampling effort amounted to 150 m² of foliage inspected per tree species. Estimates of woody plant species richness and frequency were based on total enumeration of woody stems in 62 quadrates of 25 × 25 m (for details see Novotny et al., 2006).

Predation risk was estimated by recording attacked or missing baits from foliage (see Olson, 1992; Novotny et al., 1999). Baits consisted of living larvae (last instar; size 1–1.5 cm) of blowfly *Calliphora vicina* Robineau-Desvoidy (Diptera: Calliphoridae). The larvae are palatable and have minimal defensive mechanisms (Lundgren et al., 2009), and thus they have been used to model artificial palatable prey in several predator–prey experiments (Wilson et al., 1990; Lundgren et al., 2009; Rimmel et al., 2009). The last instars also are of a suitable size for both vertebrate and invertebrate predators (Lang et al., 1999).

In each experiment (sample) 25 living larvae were pinned onto each tree (one larvae per twig with minimum distance about 25–30 cm) using entomological pins to the upper leaf venation for 30 min at breast height. Tacking pins to the leaf venation prevents accidental drop off and also makes withdrawal of the pins by invertebrate predators impossible. Pins were marked with small coloured tags to avoid oversight of accidentally fallen baits. Baits were actively moving for the entire time. After the tested time (during which we moved away from the tested tree) attendance of predators or missing larvae was recorded (proportions of attacked larvae per tree were used as a response variable). Experimental sites were systematically changed during the year to eliminate the possibility that birds would learn to find larvae by searching for tags. Based on our experiences from a preliminary study in 2001 and other published experiments (Lichtenberg & Lichtenberg, 2003), disappeared pins (so

determined after careful searching for baits on the ground or vegetation) were assumed to reflect bird predation. On the other hand, ants and wasps, comprising the most frequently recorded invertebrate predators, were always observed feeding on the baits.

In total, 300 experiments with 7500 baits were conducted during May–September 2002 from 9:00 a.m. to 6:00 p.m. The following factors were recorded for each experiment: time of day (Hour), time of year (Day), woody species (Species) and habitat type (MicHab, being forest interior or edge of forest). Regarded as forest interior were such samples as were minimally 20 meters distant from the edge of the forest. With respect to maximising balance in the design, the experiments were replicated two times in each month for each tree species and for each given habitat type.

Data analysis

Index of dispersion (variance-to-mean ratio), Morisita's index of dispersion and goodness of fit for negative binomial with aggregation parameter k estimated by maximum likelihood were used to identify distribution patterns of attacks (Krebs, 1999). Dispersal of attacks was analysed separately for each combination of habitat (interior, edge), month and time interval (two hours per interval) to distinguish between spatial and temporal distribution. For this reason, we also used data from 2001 (inapplicable for other analyses due to unbalanced design for species and daytime). Such approach allowed to increase the number of samples for each combination and improve the validity of the results. We did need to omit some combinations, however, due to low numbers of attacks.

Generalized additive models (GAM) were used to investigate the effect of the studied factors on probability of attack. For such case as when the response variable is a probability and the model is overdispersed (dispersion index was approximately 1.7 for our data), quasibinomial distribution gives more reasonable results. The numerical variables Time and Day were smoothed by thin plate regression splines (Wood, 2006). The basis dimensions for both terms were selected manually ($k = 4$ for Time, $k = 6$ for Day) following the generalized cross validation criterion (GCV). All tested factors were added sequentially into the model by GCV and Cp Mallow's statistics also was calculated.

The final model fitting the probability of attacks was constructed using the ranking by GCV, but Mallows' Cp statistics were also calculated. Both criteria are based on the maximum parsimony approach recently suggested for model selection, but mixing of criterion-based selection with standard measurement of significance is not recommended (Anderson, 2008).

All analyses were performed in R software (R core development team, 2009) using several specific libraries: lattice (Deepayan, 2008), vegan (Oksanen et al., 2011), gam (Hastie, 2011), and vcd (Meyer et al., 2011).

RESULTS

A total 119 of 7500 baits (1.6%) were attacked by predators, meaning that on average 0.4 baits were attacked per experiment (SD = 0.85, SE = 0.05, the values reached at maximum 6 baits per experiment). The dominant groups of predators were birds (59.7%), ants (13.4%), Heteroptera (11.8%), Mecoptera (5.9%) and wasps (4.2%). Several other groups were rarely recorded (spiders and carabid beetles). Maximum predation risk, measured as the average number of baits attacked per experiment, was found on *Corylus avellana* (0.75), *Tilia cordata* (0.7) and *Quercus robur* (0.65) while minimum numbers of attacked baits per tree were on *Ulmus laevis* (0.20) and *Sambucus nigra* (0.20) (Fig. 1).

Predation risk correlated neither with abundance and frequency of the tree species nor with abundance and diversity of insect herbivores (Pearson correlation coefficient reaches the maximum for abundance of herbivores, $r = 0.43$, $p > 0.1$).

All tests for distribution pattern confirmed the expected negative binomial distribution. We found the variance-to-mean ratio of attacks per experiment to be significantly greater than 1 ($I = 1.793$, $\chi^2_{299} = 536.0$, $p < 0.0001$), Morisita's index is 2.98 (standardized Morisita's index = 0.5026), and also goodness-of-fit test (maximum likelihood estimate of $k = 0.506$, $\chi^2_2 = 0.011$, $p = 0.995$) does not support rejecting negative binomial distribution (Fig. 2), which evidently reflects temporal distribution

of attacks. However, we found similar results as to distribution pattern of attacks also for each combination of temporal and spatial variables. More than 75% of calculated standardized Morisita's indices were positive (Fig. 2). Negative indices were found only for samples with low number attacks, and especially autumn samples.

The best fitted GAM model chosen by forward selection includes three terms: microhabitat, time of day, and day of the year (Table 1). It is obvious that all terms in the final model are substantial in spite of the weak significance estimated by analysis of deviance ($p\text{-value}_{\text{MicHab}} = 0.096$, $p\text{-value}_{\text{Hour}} = 0.067$, $p\text{-value}_{\text{Day}} = 0.049$). By contrast, we clearly cannot reject the hypothesis of identical predation risk for woody species. The final model predicts the highest predation risk at the edge of forest during late August and early September in the period 13:00–15:00 (Fig. 3).

Despite the overall low number of predation events, we performed separate analysis for invertebrate and vertebrate taxa and found apparent temporal differences between predation by arthropods and birds. We did not find correlation between the two groups (Pearson correlation coefficient $r = -0.22$, $t = -0.99$, $df = 19$, $p\text{-value} = 0.3349$). The peak of bird predation was observed during morning in May and June while arthropods dominated in July from 9:00 to 11:00 and from 15:00 to 17:00 (Fig. 4).

DISCUSSION

Our predation experiments show clumped distribution of predator attacks on leaves with no significant differences between tree species, but with important effects of habitat (higher predation risk at the forest edge than in forest interior), time of day and season. Major predator taxa were birds and ants, but frequency of their attacks varied during the year according to their seasonal activity.

Tests for negative binomial distribution point to a clumped dispersal of attacks, which means that for patches with equal densities of prey there are unequal rates of predation. This probably reflects random search for the first prey and then systematic searching in surrounding area. Such behaviour is

often mentioned as a typical searching pattern of birds and ants (Church et al., 1997; Beauchamp, 2002). On the other hand, these results should be interpreted cautiously, because we did not distinguish the two groups for spatial distribution analyses and also due to the low frequencies of the attacks.

As we expected, our data did not provide a basis for rejecting the hypothesis of non-random distribution of attacks between woody species. This result is also supported by correlation tests between average predation risk and the observed tree species features (abundance, frequency, and number of herbivores and their diversity), where no significant correlation was found. In contrast with parasitoids (Iwao et al., 2001), true predators probably have not evolved close interspecific interactions with plants in temperate forest (Olsson et al., 2001), as is also the case for tropical rainforest (Basset, 1995, 1996; Novotny et al., 1999). Significant differences were found only for species where mutualism between ants and plants had been previously confirmed (Janzen, 1966; Floren & Linsenmair, 1997; Fiala et al., 1994; Di Gusto et al., 2001).

Higher predation risk at the edge of the forest (Fig. 5), as predicted by our final model, has been observed in some studies with the same predator taxa composition as in our experiments (Olson, 1992; Haemig, 1999; Lichtenberg & Lichtenberg, 2003; Valladares et al., 2006). This fact could be explained by higher abundance and activity of insects (mostly herbivores) and favourable microhabitat conditions at the forest edge (Murcia, 1995; Didham et al., 1996; Cadenasso & Pickett, 2000; Zheng & Chen, 2000; Wirth et al., 2008). Moreover, wasps can have notable impact at the forest edge due to the higher temperature there (Steward et al., 1988; Lichtenberg & Lichtenberg, 2003).

Despite that we cannot involve the entire range of diurnal and seasonal predation activity (see Fig. 3), our fitted model does show that there are three main peaks of predation risk during the growing season and two peaks during the day. Only limited and indirect findings have been published on diurnal variation in predation risk (Barton, 1986; Novotny et al., 1999; Berger & Wirth, 2004), and our model, too, cannot predict predation either in the night or in early morning when the peak of bird predation is observed (e.g. Hutto, 1981). However, more intensive early morning predation is partially

apparent also in our model (our model described decline of predation rate after expected early morning peak), and particularly notable is a shift of peak predation during the year (Fig. 3, dark grey areas in the bottom of the left figure). Montllor & Bernays (1993) explain higher predation risk during midday by higher activity of invertebrates as a consequence of temperature increase and relative humidity decrease. During the night, significantly lower foraging activity can be expected in temperate ecosystems among ants and other invertebrate predators (Bernstein, 1979; Traniello, 1989). Moreover, for visually oriented predators (including insectivorous birds) searching for prey is less effective at night. Experimental data in this area are uncommon, however, because measuring predator attacks during night brings with it numerous methodological difficulties. Novotny et al. (1999) studied variance in predation risk using termites (*Microcerotermes biroi*) during day and night in Papua New Guinea rainforest. They found noticeably uneven composition of predators while differences in the probabilities of attack were not significant. That was in contrast with the research of Berger & Wirth (2004), who conducted enclosure experiments on phasmids in Panama rainforest, where the predation pressure was significantly higher during night compared to the daytime ($P < 0.001$).

In conformity with Holmes et al. (1979), Lill & Marquis (2001), Lichtenberg & Lichtenberg (2003) and our unpublished data from the previous year (not used due to unbalanced design for species and daytime), we found accumulation of predation risk at the beginning of May (using extrapolation we can estimate the peak at the end of April) with birds as a major group of predators, at the end of June with the dominant groups being birds and ants, and at the end of August when wasp colonies tend to grow and their activity increase (MacDonald & Matthews, 1981; Stamp & Bowers, 1996).

Predation risk measurements present numerous technical difficulties in practice, and we are conscious of possible bias caused by a given method and measurement features. For this reason, enclosure and predator removal experiments are generally chosen as the most useful methods for estimating the real effect of predation (absolute predation risk). On the other hand, it is important to recognise that our experiments were performed under identical conditions for each factor combination and that it is thus possible to correlate relative differences in the rate of attacks with predator activity within a study site (Novotny et al., 1999). Another issue usually discussed is that of which bait is most

suitable (Kaspari & Joern, 1993; Eubanks & Denno, 2000; Berger et al., 2006; Skelhorn & Rowe, 2006; Mänd et al., 2007). For such generalist predators as birds and ants, size (Lang et al., 1999; Di Giusto et al., 2001; Berger et al., 2006; Mänd et al., 2007; Rimmel & Tammaru, 2009; Rimmel et al., 2011), palatability (Skelhorn & Rowe, 2006; Lundgren et al., 2009), mobility (Eubanks & Denno, 2000) and colour (Church et al., 1997; Skelhorn & Rowe, 2006; no effect was found in: Rimmel & Tammaru, 2009; Rimmel et al., 2011) have been detected as main characteristics affecting the probability of a bait's being attacked. The most appropriate baits used in tropical forest studies were termites, which were regarded as highly palatable prey for ants – the major herbivorous insect predators in the tropics (Olson, 1992; Leponce et al., 1999; Novotny et al., 1999). However, the most preferred baits in temperate ecosystems are caterpillars (Bernays, 1997; Lill & Marquis, 2001; Lichtenberg & Lichtenberg, 2003). The larvae of *Calliphora vicina* chosen for our experiments are probably reasonably analogous with termite baits in the tropics (see Lundgren et al., 2009). Very important is that the larvae mounted on leaves are highly active and they attract the most visually oriented predators searching for prey. It has been shown that prey's moving can increase predation by beetles (e.g. Marston et al., 1978; Eubanks & Denno, 2000) and spiders (Reichert & Lawrence, 1997). Visual prey-localising behaviour has been noted also in birds (Beauchamp, 2002) and wasps (Bernays, 1997). In most cases, prey mobility seems to be even more important than is its nutritional quality (Bernays, 1997; Eubanks & Denno, 2000; Beauchamp, 2002). Although *Calliphora* larvae are not herbivores, the structure of the predator taxa nevertheless does not differ notably from the predator composition found in the caterpillar experiments cited above. The low frequency of bird predation detected by Lichtenberg & Lichtenberg (2003) can be affected by the facts that disappeared baits were not counted and baits were mounted to the underside of leaves.

Despite the aforementioned difficulties, our results represent the most complex model of predation risk on insects in temperate forest while using very simple and effective experiments with palatable baits that are attractive to most insectivorous generalists. We consider our method to be very useful and that it could be a standard method for measuring direct predation risk in future.

ACKNOWLEDGEMENTS. We are very grateful to T. Kocurek and B. Varkockova for help with field experiments. The project was supported by the Grant Agency of the Academy of Sciences of the Czech Republic (GAAV B6187001), the Grant Agency of the Czech Republic (GACR 206/99/1112, GACR 206/07/0811), and the Institute of Environmental Technologies project, reg. no. CZ.1.05/2.1.00/03.0100.

REFERENCES

- ABRAMS P.A. & GINZBURG L.R. 2000: The nature of predation: prey dependent, ration dependent or neither? *Trends Ecol. Evol.* **15**: 337-341.
- ANDERSON D.R. 2008: *Model Based Inference in the Life Sciences: A Primer on Evidence*. Springer, New York, 184 pp.
- BARTON A.M. 1986: Spatial variation in the effect of ants on an extrafloral nectary plant. *Ecology* **67**: 495-504.
- BASSET Y. 1995: Arthropod predator-prey ratios on vegetation at Wau, Papua New Guinea. *Science in New Guinea* **21**: 103-112.
- BASSET Y. 1996: Local communities of arboreal herbivores in Papua New Guinea: predictors of insect variables. *Ecology* **77**: 1906-1919.
- BASSET Y. 2001: Communities of insect herbivores foraging on saplings versus mature trees of *Pourouma bicolor* (Cecropiaceae) in Panama. *Ecology* **129**: 253-260.
- BASSET Y., HAMMOND P.M., BARRIOS H., HOLLOWAY J.D. & MILLER S.E. 2003: Vertical stratification of arthropod assemblages. In Basset Y., Novotny V., Miller S.E. & Kitching R.L. (eds):

Arthropods of tropical forests: spatio-temporal dynamics and resource use in the canopy. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 17-27.

BEAUCHAMP G. 2002: Higher-level evolution of intraspecific flock-feeding in birds. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **51**: 480-487.

BERDEGUE M., TRUMBLE J.T., HARE J.D. & REDAK R.A. 1996: Is it enemy-free space? The evidence for terrestrial insects and freshwater arthropods. *Ecol. Entomol.* **21**: 203-217.

BERGER J.R. & WIRTH R. 2004: Predation-mediated mortality of early life stages: A field experiment with nymphs of herbivorous stick insect (*Metriophasma diocles*). *Biotropica* **36**: 424-428.

BERGER D., WALTERS R. & GOTTHARD 2006: What keeps insects small? – Size dependent predation on two species of butterfly larvae. *Evol. Ecol.* **20**: 575-589.

BERNAYS E.A. 1997: Feeding by lepidopteran larvae is dangerous. *Ecol. Entomol.* **22**: 121-123.

BERNSTEIN R.A. 1979: Schedules of foraging activity in species of ants. *J. Anim. Ecol.* **48**: 921-930.

BOLKER B.M., BROOKS M.E., CLARK C.J., GEANGE S.W., POULSEN J.R., STEVENS M.H.M. & WHITE J.S.S. 2009: Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* **24**: 127-135.

CADENASSO M.L. & PICKETT S.T.A. 2000: Linking forest edge structure to edge function: mediation of herbivore damage. *Journal of Ecology* **88**: 31-44.

CHURCH S.C., JOWERS M. & ALLEN J.A. 1997: Does prey dispersion affect frequency-dependent predation by wild birds? *Oecologia* **111**: 292-296.

CSILLERY K., BLUM M.G.B., GAGGIOTTI O.E. & FRANCOIS O. 2010: Approximate Bayesian Computation (ABC) in practice. *Trends Ecol. Evol.* **25**: 410-418.

CRAWLEY M.J. 1975: The numerical responses of insect predators to changes in prey density. *J. Anim. Ecol.* **44**: 877-892.

- DEEPAYAN S. 2008: *Multivariate Data Visualization with R*. Springer, New York.
- DI GIUSTO B., ANSTETT M.C., DOUNIAS E. & MCKEY D.B. 2001: Variation in the effectiveness of biotic defence: the case of an opportunistic ant-plant protection mutualism. *Oecologia* **129**: 367-375.
- DIDHAM R.K., GHAZOUL J., STORK N.E. & DAVIS A.J. 1996: Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends Ecol. Evol.* **11**: 255-260.
- EUBANKS M.D. & DENNO R.F. 2000: Health food versus fast food: the effects of prey quality and mobility on prey selection by a generalist predator and indirect interactions among prey species. *Ecol. Entomol.* **25**: 140-146.
- FIALA B., GRUNSKY H., MASCHWITZ U. & LINSENMAIR K.E. 1994: Diversity of ant-plant interactions: protective efficacy in *Macaranga* species with different degrees of ant association. *Oecologia* **97**: 186-192.
- FLOREN A. & LINSENMAIR K.E. 1997: Diversity and recolonization dynamics of selected arthropod groups on different tree species in a lowland rainforest in Sabah, Malaysia with special reference to Formicidae. In Stork N.E., Adis J. & Didham R.K. (eds): *Canopy arthropods*. Chapman & Hall, London, pp. 344-381.
- GONTHIER D.J. 2012: Do herbivores eavesdrop on ant chemical communication to avoid predation? *PLoS One* **7**: e28703. doi:10.1371/journal.pone.0028703
- GUNNARSSON B. 1996: Bird predation and vegetation structure affecting spruce-living arthropods in a temperate forest. *J. Anim. Ecol.* **65**: 389-397.
- HAEMIG P.D. 1999: Predation risk alters interactions among species: competition and facilitation between ants and nesting birds in a boreal forest. *Ecol. Lett.* **2**: 178-184.
- HASTIE T. 2011: *Generalized Additive Models*. R package version 1.04.1.
- HOLMES R.T., SCHULTZ J.C. & NOTHNGALE P. 1979: Bird predation on forest insects: an enclosure experiment. *Science* **206**: 462-463.

- HUTTO R. 1981: Temporal patterns of foraging activity in some wood warblers in relation to the availability of insect prey. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **9**: 195-198.
- ISHIHARA M. & OHGUSHI T. 2008: Enemy-free space? Host preference and larval performance of a willow leaf beetle. *Popul. Ecol.* **50**: 35-43.
- IWAO K., NAKAMURA S. & OHSAKI N. 2001: Plant-based host preferences and larval competition of the tachinid parasitoid *Epicampona succinata*. *Popul. Ecol.* **43**: 149-155.
- JANZEN D.H. 1966: Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Ecology* **20**: 249-275.
- JEFFRIES M.J. & LAWTON J.H. 1984: Enemy free space and the structure of ecological communities. *Biological Journal of the Linnean Society* **23**: 269-286.
- KARHU K.J. & NEUVONEN S. 1998: Wood ants and a geometrid defoliator of birch: predation outweighs beneficial effects through the host plant. *Oecologia* **113**: 509-516.
- KASPARI M. & JOERN A. 1993: Prey choice by three insectivorous birds: reevaluating opportunism. *Oikos* **68**: 414-430.
- KILKENNY C., PARSONS N., KADYSZEWSKI E., FESTING M.F.W., CUTHILL I.C., FRY D., HUTTON J. & ALTMAN D.G. 2009: Survey of the quality of experimental design, statistical analysis and reporting of research using animals. *PloS One* **4**: e7824.
- KOH L.P. & MENGE D.N.L. 2006: Rapid assessment of lepidoptera predation rates in Neotropical forest fragments. *Biotropica* **38**: 132-134.
- KREBS C. 1999: *Ecological methodology*. Benjamin/Cummings, Menlo Park, 620 pp.
- LANG A., FILSER J. & HENSCHER J.R. 1999: Predation by ground beetles and wolf spiders on herbivorous insects in a maize crop. *Agric., Ecosyst. Environ.* **72**: 189-199.

- LEPONCE M., ROISIN Y. & PASTEELS J.M. 1999: Community interactions between ants and arboreal-nesting termites in New Guinea coconut plantations. *Insectes Soc.* **46**: 129-130.
- LILL J.T. & MARQUIS R.J. 2001: The effects of leaf quality on herbivore performance and attack from natural enemies. *Oecologia* **126**: 418-428.
- LICHTENBERG J.S. & LICHTENBERG D.A. 2003: Predation of caterpillars on understory samplings in an Ozark forest. *Southeast. Nat.* **2**: 423-432.
- LOMBAERT E., BOLL R. & LAPCHIN L. 2006: Dispersal strategies of phytophagous insects at a local scale: adaptive potential of aphids in an agricultural environment. *BMC Evolutionary Biology* **6**: 75.
- LUNDGREN J. G., HAYE T., TOEPFER S. & KUHLMANN U. 2009: A multifaceted hemolymph defence against predation in *Diabrotica virgifera virgifera* larvae. *Biocontrol Science and Technology* **19**: 871-880.
- MARQUIS R.J. & WHELAN C.J. 1994: Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insects. *Ecology* **75**: 2007-2014.
- MACDONALD J. F. & MATTHEWS R.W. 1981: Nesting biology of the eastern yellowjacket, *Vespa maculifrons* (Hymenoptera: Vespidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* **54**: 433-457.
- MÄND T., TAMMARU T. & MAPPES J. 2007: Size dependent predation risk in cryptic and conspicuous insects. *Evol. Ecol.* **21**: 485-498.
- MARSTON N.L., SCHMIDT G.T., BIEVER K.D. & DICKERSON W.A. 1978: Reaction of five species of soybean caterpillars to attack, by the predator, *Podisus maculiventris*. *Environ. Entomol.* **7**: 53-56.
- MEYER D., ZEILEIS A. & HORNIK K. 2011: Visualizing Categorical Data. R package version 1.2-12.
- MONTLLOR C.B. & BERNAYS E.A. 1993: Invertebrate predators and caterpillar foraging. In Stamp N.E. & Casey T.M. (eds): *Caterpillars: ecological and evolutionary constraints on foraging*, Chapman and Hall, New York, pp. 170-220.

- MURCIA C. 1995: Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends Ecol. Evol.* **10**: 58-62.
- NOVOTNY V., BASSET Y., AUGA J., BOEN W., DAL C., DROZD P., KASBAL M., ISUA B., KUTIL R. & MANUMBOR M. 1999: Predation risk for herbivorous insects on tropical vegetation: A search for enemy-free space and time. *Aust. J. Ecol.* **24**: 477-483.
- NOVOTNY V., DROZD P., MILLER S.E., KULFAN M., JANDA M., BASSET Y. & WEIBLEN G.D. 2006: Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rainforests? *Science* **313**: 1115-1118.
- OKSANEN J., BLANCHET F.G., KINDT R., LEGENDRE P., MINCHIN P.R., O'HARA R.B., SIMPSON G.L., SOLYMOS P., STEVENS M.H.H. & WAGNER H. 2011: *Community Ecology Package*. R package version 2.0-1.
- OLSON D.M. 1992: Rates of predation by ants (Hymenoptera: Formicidae) in the canopy, understory, leaf litter, and edge habitats of a lowland rainforest in Southwestern Cameroon. In Halle F. & Pascal O. (eds): *Biologie D'une Canopée De Forêt Équatoriale*, Réserve de Campo, Cameroon, pp. 101-109.
- OLSSON O., WIKTANDER U., MALMQVIST A. & NILSSON S.G. 2001: Variability of patch type preferences in relation to resource availability and breeding success in a bird. *Oecologia* **127**: 435-443.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM 2009: *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, URL <http://www.R-project.org>.
- REMMEL T., DAVISON J. & TAMMARU T. 2011: Quantifying predation on folivorous insect larvae: the perspective of life-history evolution. *Biol. J. Linn. Soc.* **104**: 1-18.
- REMMEL T. & TAMMARU T. 2009: Size-dependent predation risk in tree-feeding insects with different colouration strategies: a field experiment. *J. Anim. Ecol.* **78**: 973-980.
- RICHARDS L.A. & COLEY P.D. 2007: Seasonal and habitat differences affect the impact of food and predation on herbivores: a comparison between gaps and understory of a tropical forest. *Oikos* **116**: 31-40.

RIECHERT S.E. & LAWRENCE K. 1997: Test for predation effects of single versus multiple species of general predators: spiders and their insect prey. *Entomol. Exp. Appl.* **84**: 147-155.

SIH A., ZIEMBA R. & HARDING K.C. 2000: New insights on how temporal variation in predation risk shapes prey behavior. *Trends Ecol. Evol.* **15**: 3-4.

SIPURA M. 1999: Tritrophic interactions: willows, herbivorous insects and insectivorous birds. *Oecologia* **121**: 537-545.

SKELHORN J. & ROWE C. 2006: Predator avoidance learning of prey with secreted or stored defences and the evolution of insect defences. *Anim. Behav.* **72**: 827-834.

SKELHORN J., ROWLAND H.M., DELF J., SPEED M.P. & RUXTON G.D. 2011: Density-dependent predation influences the evolution and behavior of masquerading prey. *PNAS* **108**: 6532-6536.

STAMP N.E. & BOWERS M.D. 1996: Consequences for hostplant chemistry and performance of plantain (*Plantago lanceolata*) when its herbivores are attacked by predatory wasps and stinkbugs. *Ecology* **77**: 535-549.

STEWART V. B., SMITH K. G. & STEPHEN F. M. 1988: Predation by wasps on lepidopteran larvae in an Ozark forest canopy. *Ecol. Entomol.* **13**: 81-86.

STRONG A.M., SHERRY T.W. & HOLMES R.T. 2000: Bird predation on herbivorous insects: indirect effects on sugar maple samplings. *Oecologia* **125**: 370-379.

TRANIELLO J.F.A. 1989: Foraging strategies of ants. *Annu. Rev. Entomol.* **34**: 191-210.

TURCHIN P., TAYLOR A.D. & REEVE J.D. 1999: Dynamical role of predators in population cycles of a forest insect: an experimental test. *Science* **285**: 1068-1071.

VALLADARES G., SALVO A. & CAGNOLO L. 2006: Habitat fragmentation effects on trophic processes of insect-plant food webs. *Conserv. Biol.* **20**: 212-217.

WESELOH R.M. 1988: Effects of microhabitat, time of day, and weather on predation of gypsy moth larvae. *Oecologia* **77**: 250–254.

WIRTH R., MEYER S.T., LEAL I.R. & TABARELLI M. 2008: Plant herbivore interactions at the forest edge. *Progress in Botany* **69**: 423-448.

WOOD S.N. 2006: *Generalized Additive Models. An Introduction with R*. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, London, New York, 391 pp.

ZHENG D. & CHEN J. 2000: Edge effects in fragmented landscapes: a generic model for delineating area of edge influences (D-AEI). *Ecological Modelling* **132**: 175-190.

Table 1. Characteristics of the fitted GAM models used in forward selection (GCV – generalized cross validation, Cp – Mallow’s Cp, DevExpl – explained deviance).

Model	GCV	Cp	DevExpl
null	1.2594	377.70	0.000
Species	1.3039	390.20	0.059
Hour	1.2358	370.67	0.037
MicHab	1.2328	369.82	0.028
Day	1.2098	362.79	0.070
MicHab+Hour	1.2182	365.37	0.057
MicHab+Day	1.2046	361.21	0.080
Hour+Day	1.1917	357.23	0.100
MicHab+Hour+Day	1.1903	356.74	0.107

Fig. 1. Mean number of attacks per experiment with standard error bars for studied woody species. ACC – *Acer campestre*, ACP – *Acer platanoides*, ALG – *Alnus glutinosa*, ALI – *Alnus incana*, CAB – *Carpinus betulus*, COA – *Corylus avellana*, FRE – *Fraxinus excelsior*, PAA – *Padus avium*, POT – *Populus tremula*, QUR – *Quercus robur*, SAN – *Sambucus nigra*, SWS – *Swida sanguinea*, TIC – *Tilia cordata*, ULG – *Ulmus glabra*, ULL – *Ulmus laevis*.

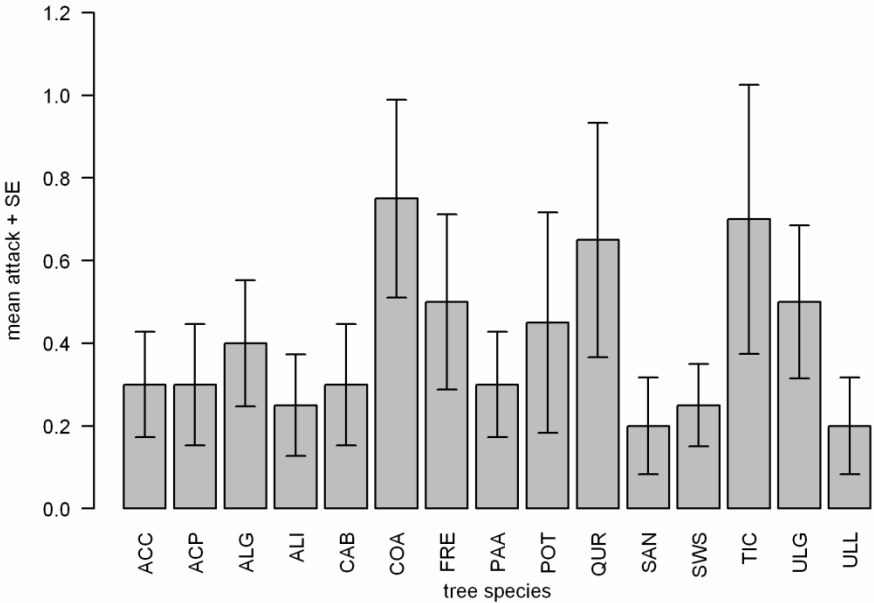


Fig. 2. Observed (grey) and theoretical negative binomially distributed (white) frequencies of attacks per tree on a logarithmic scale (left), probability density of standardized Morisita's indices for each combination of temporal and spatial variables (middle) and box plot comparing standardized Morisita's indices between edge and interior (right).

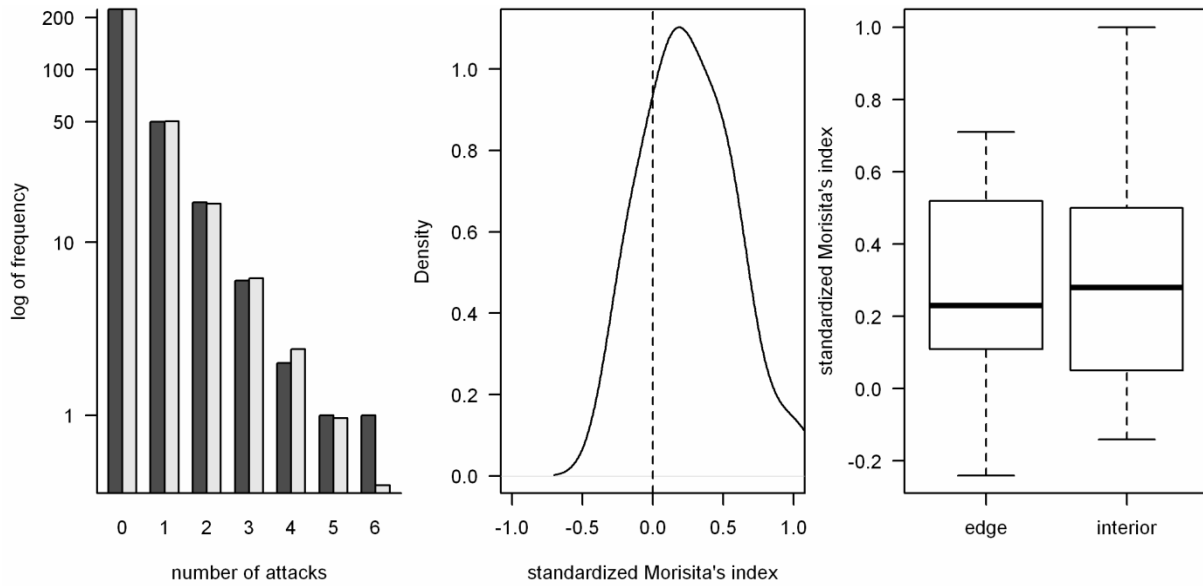


Fig. 3. Contour plot with predicted probabilities of predator attack for the best model (left –forest edge, right – forest interior).

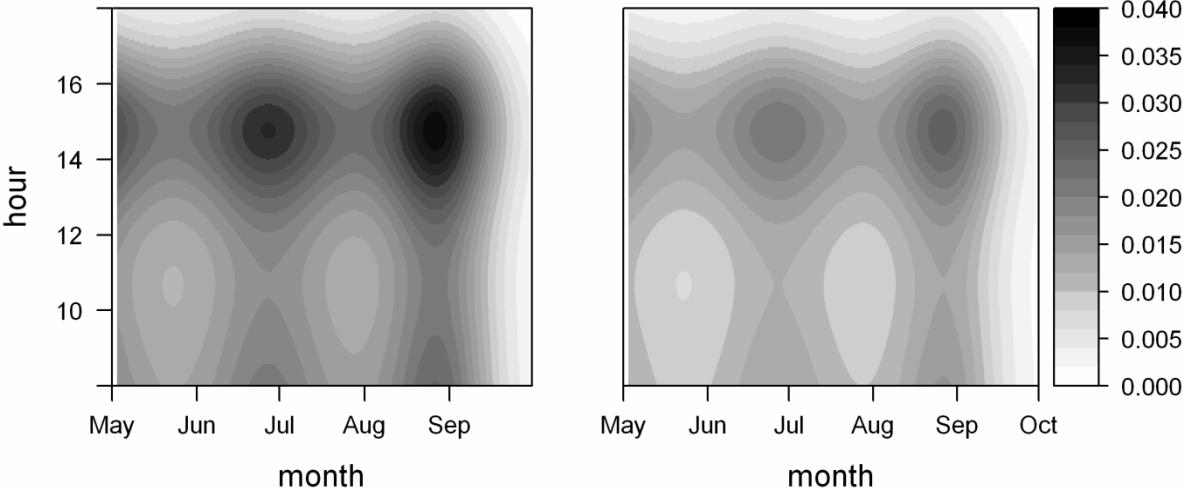


Fig. 4. Comparison of mean numbers of attacks between birds and arthropods through time (with standard error bars).

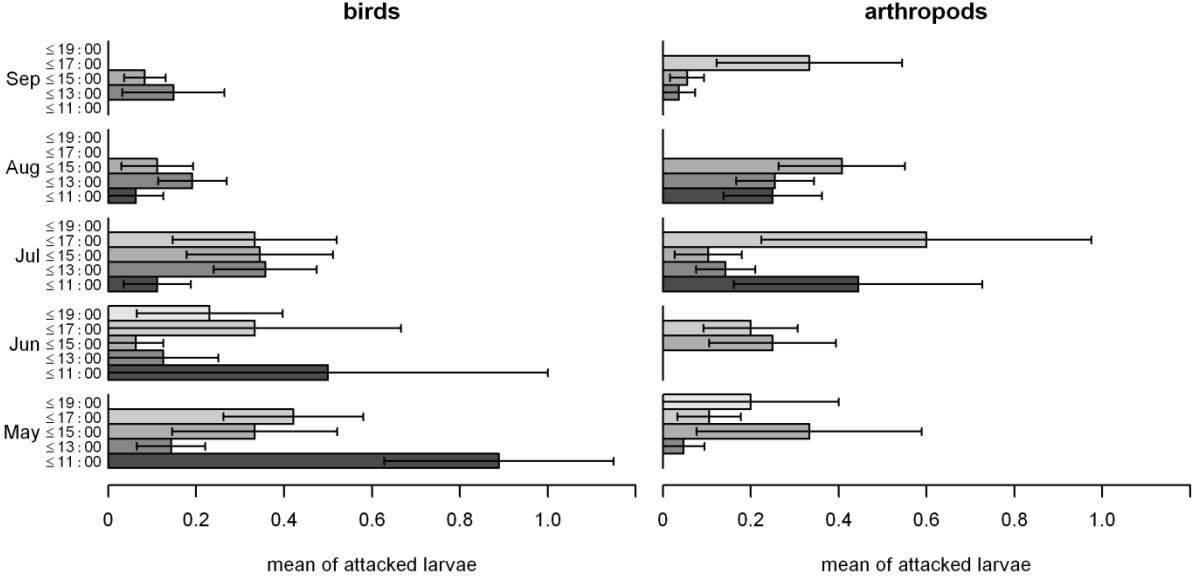
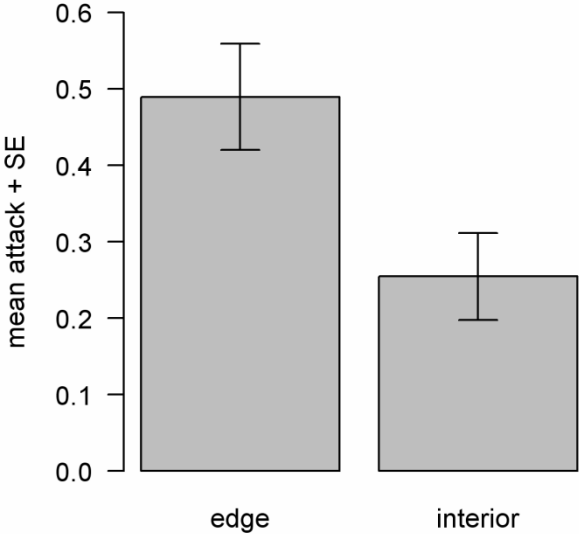


Fig. 5. Mean numbers of attacks for forest edge and forest interior (with standard error bars).



Příloha č. 3 – Publikace II

Drozdová M., Šipoš J. & Drozd P., 2009

Predation risk for insects living in moss cushions: comparison between different strata of mountain forest.

Nowellia Bryologica 38: 16-21

(Kopie článku (Příloha č. 3) je přetištěna se svolením Nowellia Bryologica, Belgium.)

Predation risk for insects living in moss cushions:
comparison between different strata of mountain forest

Drozdová M., Šipoš J. & Drozd P.

Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacky University
tř. Svobody 26, 771 46, Olomouc, Czech Republic
Department of Biology, University of Ostrava
Chittussiho 10, 710 00 Ostrava, Czech Republic

Résumé

Le risque de prédation est un des plus importants facteurs pouvant affecter la vie de chaque espèce animale. Il existe bon nombre d'adaptations qui permettent d'éviter la détection ou la capture par des prédateurs et qui sont la conséquence directe des effets de la prédation.

Nous appelons ces manières de vivre réduisant ou éliminant le risque de prédation (ou la vulnérabilité des espèces) «l'espace sans ennemi».

De récentes études mettent en évidence que la distribution spatiale de la proie peut également être le résultat de la prédation, spécialement quand les espèces préfèrent «s'échapper du champ de bataille» vers des refuges au faible risque de prédation occasionné par plusieurs facteurs.

L'hypothèse principale de notre recherche est que les coussins de mousses sont un habitat unique qui peut servir de refuge contre les prédateurs. En nous basant sur la comparaison du risque de prédation dans deux habitats montagneux et micro-habitats au sol (coussins de mousse vs. litière), nous avons découvert la structure spécifique des prédateurs d'insectes, probablement unique pour les micro-habitats composés de mousses.

Cette étude a été subventionnée par le grant NO. 206/07/0811 (spécificité des hôtes et diversité des espèces des communautés d'insectes bryophages - analyse des facteurs clé) de la Grant Agency de la République tchèque.

Abstract

Predation is a process of a major importance affecting the distribution, abundance, and diversity of species in ecosystems. Thus ecological research of predation is very intensive at present and very sophisticated designs are proposed to measure complex phenomena such as existence of an enemy-free space and tritrophic interactions. In our research we used living baits for a measurement of the predation risk in various microhabitats along vertical gradient (surface level, moss cushions, bushes and trunk of trees). The main hypothesis of our research is that moss cushions are unique habitat that can provide a shelter against predators. Based on the comparison of the predation risk in different strata in two mountain habitats and ground microhabitats (moss cushions vs. litter) we tried to describe specific structure of insect predator guild probably unique for the moss microhabitats.

Introduction

Predation risk is one of the very important factors affecting the whole life history of each



animal species (Hairston et al., 1960). The existence of predation strongly influences the host-enemy coevolution (Kniskern & Rausher 2001). As the consequence of a predation pressure there is a number of various adaptations to avoid detection or capture by predator (Lichtenberg & Lichtenberg 2003, Novotný et al. 1999). These ways of living that reduce or eliminate predation risk or species vulnerability are commonly called "enemy free space" (Jeffries & Lawton 1984, Strong et al. 2000, Weseloh 1988, Denno et al. 1990). Recent studies give us evidence that also spatial distribution of the prey can be the result of predation especially when species prefer to "escape from the battlefield" to refuges with low predation risk caused by various factors (Novotný et al. 1999, Schuler 1990).

The most of the studies that tested predation pressure measure the predator impact by comparison of sites where predator is eliminated and control sites (e.g. Gunnarsson 1996, Hæmigmig 1999). Various cages or boxes that avoid the access of natural enemies are often used in these "enclosure" experiments (Low & Conner 2003). Contrary we can study the contrast between a number of baits attacked by predator under different conditions. First method is more sufficient for total predation pressure estimates when second method can measure relative predation rate and it is more flexible and less difficult. Of course there is also a problem with the type of the bait (Church et al. 1997).

Despite a number of predation studies concerned tritrophic interactions of predator, prey and major plant taxonomic groups, especially woody species important for pest management and plant herbivorous studies (Bianchi et al. 2005, Jones & Sieving 2006) informations about predation risk within moss cushions are very sporadic (Wotton & Mcritt 1988). Although mosses are mentioned as potential shelters for arthropods and bryophytes provide them great camouflage (Gerson 1982).

The main object of our study was to describe diversity and structure of insect predators within moss cushions in comparison with other vertical strata.

Methods

Experiments were performed on two sites in the submontane forest of the Beskydy Mountains and the Jeseníky Mountains in the Northern Moravia (Czech Republic) during the years 2004-2008. Living larvae of blowfly *Calliphora vicina* (Calliphoridae, Diptera) that are palatable and tasteful for most of insect predators were used as a baits. The great advantage is also their agility during all exposition interval. All the time 20 baits for each test were pinned on leaves, trunk, phylloids or forest floor in studied microhabitats: bushes of blueberries (*Vaccinium myrtillus*), moss cushions (*Polytrichastrum formosum*, *Polytrichum commune*, *Dicranella* sp.), trunk of spruce (*Picea abies*). Attacked and missing larvae were counted and presence predators were identified into higher taxonomical levels after 30 minutes of the exposition time.

Results and discussion

Taxonomical structure of predators is approximately same for similar microhabitats at the both localities (Fig 1 and Fig 2). The most dominant taxa of predators on the surface level are Formicoidea and Araneida - the major groups of diurnal surface active invertebrate predators in temperate forests. Ecological dominance of ants is represented by their biomass, and estimation for different environments shows that they contribute 15-20% of the total temperate ter-



restrial animal biomass (Schultz 2000). Also spiders are established in all terrestrial ecological niches (Platnick & Norman 2009, Greenstone 1999).

Predation rate inside the moss cushions is almost same to rate on the ground (litter), but there are obvious differences in the taxonomical structure of the predators (cf. Fig 1 and Fig 2). Millipedes (Chilopoda) were found as a dominant predators on *Dicranella* and inside the cushions of *Polytrichum* followed by spiders and beetles (Carabidae and Staphylinidae). Simultaneously Chilopoda were recorded also from the ground below *Vaccinium*, where mosses occurred. It is evident that they are well adapted to dense vegetation typical for moss cushions.

Bird predation that dominated on the leaves of *Vaccinium* can be explained by better accessibility for birds in the Jeseníky site where the sampling was maintained near forest clearance.

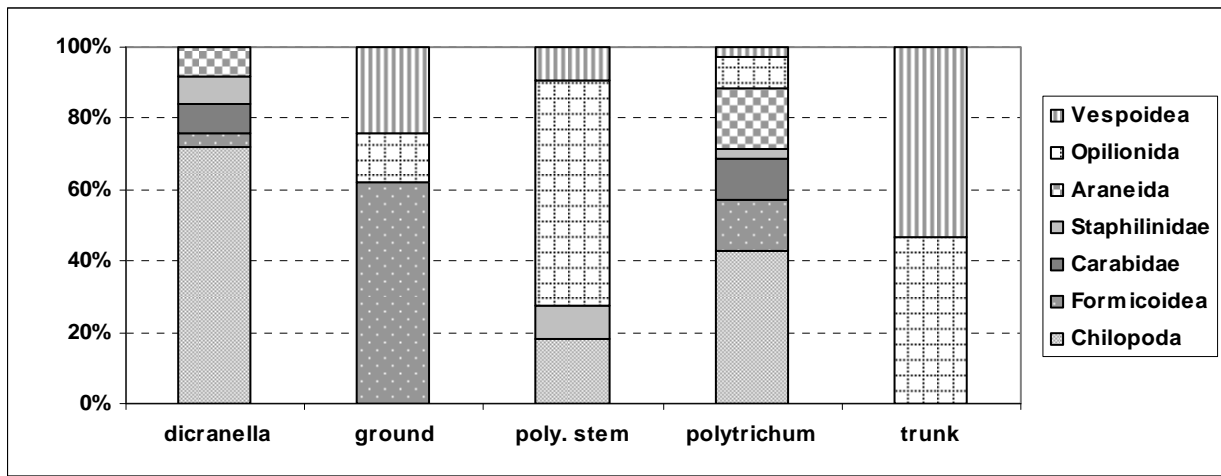


Fig 1: Proportion of predator taxa in different microhabitats in the Beskydy Mountains. (poly.stem = terminal part of *Polytrichum*, polytrichum = inside cushion of *Polytrichum*)

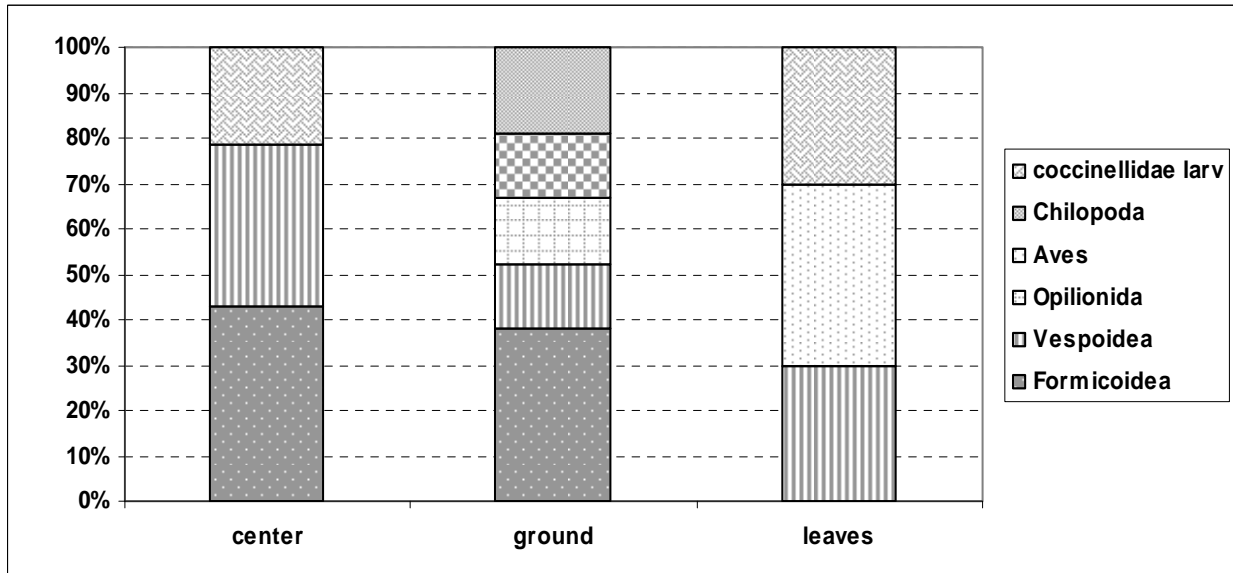


Fig 2: Proportion of predator taxa in different microhabitats within *Vaccinium* in the Jeseníky Mountains.

Analysis of variance shows significant differences of predation risk between different microhabitats within moss cushion and other strata in the Beskydy site ($p < 0.001$, Fig 3). The highest probability of predation was found inside the cushion of *Polytrichum*. Predation of the baits



mounted on the terminal parts of *Polytrichum* was same as predation rate on the trunk of trees.

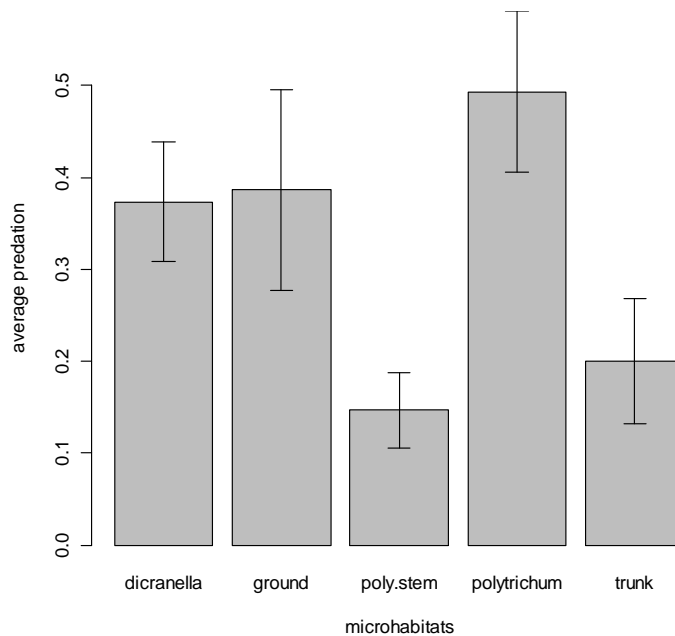


Fig 3: Mean number of attacks per experiment (with standard error).

The most intensive predation risk was recorded from the forest ground in the Jeseníky Mts site. Higher predation was probably caused by extreme abundance of ant nests (*Formica lugubris*) and relatively high heterogeneity of the habitat in comparison with spruce wood monoculture in the Beskydy Mts. site.

Acknowledgements

This study was supported by the grant No. 206/07/0811 (Host specificity and species diversity of bryophagous insect communities - key factors analysis) from the Grant Agency of the Czech Republic.

References

- BIANCHI F.J.J.A., van WINGERDEN W.K.R.E., GRIFFIOEN A.J., van der VEEN M., van der STRATEN M.J.J., WEGMAN R.M.A. & MEEUWSEN H.A.M., 2005 : Landscape factors affecting the control of *Mamestra brassicae* by natural enemies in Brussels sprout. *Agriculture, Ecosystem and Environment* 107: 145-150.
- CHURCH S.C., JOWERS M. & ALLEN J.A., 1997 : Does prey dispersion affect frequency - dependent predation by wild birds? *Oecologia* 111: 292-296.
- DENNO R.F., LARSSON S. & OLMSTEAD K.L., 1990 : Role of enemy-free space and plant quality in host-plant selection by willow beetles. *Ecology*, Vol. 71: 124-137.
- GERSON U., 1982 : Bryophytes and invertebrates. In Smith A.J.E., *Bryophyte Ecology*. Chapman and Hall, London, pp 291-332.
- GREENSTONE M.H., 1999 : Spider predation - How and why we study it. *The Journal of Arachnology* 27: 333-342.
- GUNNARSSON B., 1996 : Bird predation and vegetation structure affecting spruce-living ar-



thropods in a temperate forest. *Journal of Animal Ecology* 65: 389-397.

- HAEMIG P.D., 1999 : Predation risk alters interactions among species – competition and facilitation between ants and nesting birds in a boreal forest. *Ecology Letters* 2: 178-184.
- HAIRSTON N.G., SMITH F.E. & SLOBOTKIN L.B., 1960 : Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist* 94: 421-425.
- JEFFRIES M.L. & LAWTON J.H., 1984 : Enemy free space and the structure of ecological communities. *Biological Journal of the Linnean Society* 23: 269-286.
- JONES G.A. & SIEVING K.E., 2006 : Intercropping sunflower in organic vegetables to augment bird predators of arthropods. *Agriculture, Ecosystem and Environment* 117: 171-177.
- KNISKERN J. & RAUSHER M.D., 2001 : Two mode of host-enemy coevolution. *Population Ecology* 43: 3-14.
- LICHTENBERG J.S. & LICHTENBERG D.A., 2003 : Predation of caterpillars on understory saplings in an ozark forest. *Southeastern Naturalist* 2: 423-432.
- LOW C. & CONNOR E.F., 2003 : Birds have no impact on folivorous insect huids on a montane willow. *Oikos* 103: 579-589.
- NOVOTNÝ V., BASSET Y., AUGA J., BOEN W., DAL C., DROZD P., KASBAL M., ISUA B., KUTIL R., MANUMBOR M. & MOLEM K., 1999 : Predation risk for herbivorous insects on tropical vegetation: A search for enemy-free space and time. *Australian Journal of Ecology* 24(5): 477-483.
- PLATNICK & NORMAN I., 2009 : The World Spider Catalog. Version 9.5. American Museum of Natural History.
- SCHULER W., 1990 : Avian predatory behavior and prey distribution. In: EVANS D.L. & SCHMIDT J.O., 1990 : *Insect defences*. Chapter 6.
- SCHULTZ T., 2000 : In search of ant ancestors. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97 (26): 14028-14029.
- STRONG A. M., SHERRY T. W. & HOLMES R. T., 2000 : Bird predation on herbivorous insects: Indirect effects on sugar maple saplings. *Oecologia* 125(3): 370-379.
- WESELOH R.M., 1988 : Effects of microhabitat, time of day, and weather on predation of gypsy moth larvae. *Oecologia* 77: 250-254.
- WOTTON R.S. & MCRITT R.W., 1988 : Expeeriments on predation and substratum choice by larvae of the mucidy fly, *Limnopbora riparia*. *Holarctic Ecology* 11: 151-159.



Příloha č. 4 – Publikace III

Šipoš J., **Drozdová M.** & Drozd P., 2012

Increasing forest openness negatively correlate with predation rate on epigeic arthropods

Central European Journal of Biology

(submitted after major revision, CEJB-D-12-00046)

Increasing forest openness negatively correlate with predation rate on epigeic arthropods

Jan Šipos^{1,2}, Michaela Drozdová² and Pavel Drozd³

¹*Global Change Research Centre, Academy of Sciences of the Czech Republic, Brno, Czech Republic,*

²*Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacky University,*

Olomouc, Czech Republic, ³Department of Biology and Ecology, University of Ostrava, Ostrava, Czech Republic

e-mail: Jsipos@seznam.cz

Tel.: +420737777513

Abstract

As canopy structure produces spatial heterogeneity of litter microclimatic conditions and thus is a crucial factor affecting ground insects in forest ecosystems, we hypothesized that high canopy closure density has a positive effect on the activity of ground insect predators. Blowfly larvae were used as bait along the canopy density gradient (forest interior, forest edge, base of a solitary tree and meadow) and the attack rate was assessed after 30 min of exposure. Although the predation rate has a varying pattern throughout the year in different habitats, in contrast to previous studies, we observed a significant positive trend in predation rates toward the forest interior. We found that the trend was strongly influenced by ants as the most abundant taxon of predators (65%) attacking our baits, whereas ground beetles, the second-most dominant predators (21%), showed the opposite trend along the canopy density gradient. Our results indicate that direct measurement of predation rate is associated with measurement of predator abundance and activity. We propose to use direct predation rate

measurement as a simple prediction method for complex studies assessing the effect of forest fragmentation on predation rate in surrounding ecosystems.

Key words arthropod predation, canopy density, living baits, temperate forest

Running title: Predation rate on epigeic arthropods

Introduction

There has long been debate whether canopy complexity significantly influences predation rates on arthropods [1-5]. It is known that canopy complexity in forests does play an important role in the formation of spatial heterogeneity and microclimate stability in forest litter [6,7,8]. Thus, treetops provide stable conditions favoring the activity of arthropod predators which are sensitive to temperature and humidity fluctuations [9,10]. Moreover, accumulation of litter from a canopy leaf area has a positive effect on ground insect predators [7,11,12,13]. Generally, we can say that litter affects predator abundances through at least four mechanisms: (1) access to alternative prey; (2) reduction of interspecific competition and prevention of intraguild predation [9]; (3) provision of overwintering sites, places for reproduction, and shelters to hide from higher trophic level predators [13,14,15]; and (4) reduction of abiotic stressors [6,9,16,17,18]. The use of pitfall trapping to study activity of predators has confirmed that vegetation density positively correlates with activity and abundance of predators [19-22]. On the other hand, pitfall trapping as a method for estimating total predation rate is not accurate because it underestimates beetle populations in dense vegetation and vice versa [23]. Moreover, it is not suitable for trapping vertebrate and flying insect predators.

Stability of habitat conditions influences not only predation rate but also species composition of predator guilds. This results in different predation rate patterns in different habitats and, consequently, in different spatial distribution of arthropod prey [24]. For example, flying predatory insects like wasps prefer a boundary layer between forest and open habitat as a major patch for their activity [3] whereas ants primarily focus on ground insects in forest habitats [25]. This indicates that changes in

total predation rate on a particular arthropod guild in a given habitat are straightforwardly predictable if we are able to estimate the trends in predation rate for dominant predator guilds under given conditions. Such findings are very important and applicable in consideration of recently rapid forest fragmentation and frequent outbreaks of pests.

Despite that many authors have studied changes in predator abundance and activity, and while we can expect significant connectedness between activity and predation rate, there are only few studies explicitly focused on this relationship and that measured direct predation rate on the ground. Experiments focused on the relationship between canopy complexity and predators compared only predation rate between forest edge and forest interior but did not study the wider interval of canopy gradient [1,3]. Furthermore, such studies have focused on different strata (mainly understorey) and found no significant differences in predation rate between interior and forest edge. Such results are inconsistent with studies indicating that the higher trophic level organisms (predators and parasitoids) are more affected by fragmentation than are herbivores [2,26,27].

In our research, we focused on the following questions: (1) Does the total predation rate on the ground differ along the canopy closure density gradient? (2) How does total predation rate vary along the gradient during the season? (3) Which major taxa of generalist predators are significantly affected by canopy density, and can we observe the same trend for all taxa? (4) Is the direct measurement of predation rate linked with predator abundance along the gradient?

Materials and methods

Study site

The study was conducted in a temperate floodplain forest near the towns of Studénka (49°41'44.949"N, 18°2'30.755"E) and Polanka nad Odrou (49°46'39.397"N, 18°11'18.639"E) in the Czech Republic. This area consists of large and small forest fragments with willows, oaks, lindens and poplars as the dominant tree species and of grassland with shrubs and solitary trees.

Field experiment

The predation rate was measured during the daytime (between 7:00 a.m. and 2:00 p.m.), 4 times per month from April to September during 2008. Live baits (larvae of the blowfly *Calliphora vicina*) were affixed to the ground using entomological pins along the canopy density gradient: forest interior, forest edge, base of solitary trees and meadow. The entomological pins were fitted with colored paper markers (0.5 × 0.5 cm) to facilitate counting. Twenty larvae exposed for 30 min comprised one sample, and the proportion (or number) of attacked baits was treated as predation rate. Four sample replicates were made for each factor combination (habitat and day). Based on [3] and our own observation, missing baits were considered as predation by vertebrates (mainly birds). Due to the risk that predators (particularly wasps, ants, as well as mammalian and bird predators) would adapt to bait location, we were changing the placement of pinned baits within the habitat.

Data analysis

We fitted generalized additive mixed models with binomial error distribution and logit link function to analyze the relationships among the canopy closure gradient (a discrete variable, 4 levels) and predation rate. Models were controlled for overdispersion [28]. We used Akaike information criterion (AIC) differences for selection of the best parsimonious model [29]. The date of experiment as a random factor was nested within the month. All analyses were made using the statistical program R [30].

Results

We recorded 741 predator attacks from the total of 5,040 baits (252 samples). The most frequent predators were ants (65%, n = 472), followed by ground beetles (21%, n = 159), spiders (5%, n = 40), vertebrates (4%, n = 30), harvestmen (3%, n = 23), and rove beetles (2%, n = 16). The most abundant ants were *Myrmica rubra* and *Lasius platythorax* and most abundant spiders were *Pardosa palustris* and *P. amentata*. The beetle family *Carabidae* was represented by the genus *Pterostichus*, which was dominant in the forest interior, and the genera *Poecilus* and *Amara*, dominant in meadows. The

vertebrate predators had peak activity during May and June, which probably is associated with breeding season.

We found significant effect of tree canopy gradient on predation rate ($\chi^2 = 12.1$, $P = 0.007$, $n = 252$). Predation rates increased with closure of the crown canopy (Figure 1). The effect can be due to different abundances of major predators in different habitats (Figure 2). The most dominant predator taxon, ants, had its highest predation rates in the forest interior ($\chi^2 = 86.5$, $P < 0.001$, $n = 252$) (Figure 2). In other habitats, except for meadows, ants were also the dominant predators but their predation was less intensive than in the forest interior (Figure 2). There was a significant trend toward the meadow for predation by ground beetles ($\chi^2 = 63.5$, $P < 0.001$, $n = 252$) (Figure 2) and spiders ($\chi^2 = 15.7$, $P < 0.01$, $n = 252$) (Figure 3). The activity of predators culminated between 11:00 and 12:00, with no differences between higher predator taxa.

We observed that predation rate had a different pattern through the year in different habitats ($\chi^2 = 10.9$, $P = 0.027$, $n = 252$) (Figure 3). At the beginning of the growing season (April to May), predation was highest on meadows and under solitary trees. During the rest of the season the highest predation rates were observed in the interior of the forest.

Discussion

The results indicate that we were able to detect diurnal activity for a large spectrum of arthropod and vertebrate generalist predators along the entire canopy density gradient through the growing season. This is in accordance with most studies focused on methodology of predation rate measurement [25,26,31]. Predation rate has predominantly been measured indirectly through predation exclusion techniques [26,32-35], which provide sufficient estimates of absolute predation risk. Although direct predation measurement has been employed only in a minority of studies [3,4,36,37], it is considered a better alternative for comparing different habitats, identifying predators, and estimating time of attack [3,26]. Our research was designed with emphasis on avoiding known issues of direct predation measurements mentioned in previous studies: a) we used a larger interval of canopy gradient; b) we

did more replications for each month and hour; c) baits were exposed for just 30 min to allow identification of predator taxa; and d) we changed the placement of experiments during the season to avoid possible bias caused by the non-random searching pattern found in studies wherein predation experiments were at the same place for a long time period (with only missing or injured baits being replaced). It is known that social insects like wasps and ants can focus their activity upon locations with longer bait exposure time and that vertebrates, especially birds, may learn to find food there [38,39]. The choice of suitable prey is very important in this type of experiment [25]. The bait must be among organisms typical for the particular ecosystem and available through the whole growing season. It should be highly palatable for most invertebrate and vertebrate generalist predators and display minimum defensive behavior toward predators [3,40]. From that perspective, using of *Calliphora* larvae looks very appropriate. Also, the size of larvae (about 1.5 cm) seems sufficient for a wide range of predators [31].

The majority of predation was by arthropods (96%), the rest by vertebrates. Among the arthropods, ants were the dominant predators in our experiments. Similar results have been reported for most studied ecosystems and biomes [4,25,26]. We found an apparent trend in ant predation toward the forest interior, whereas the ground beetles, with second-highest predation rate, attacked more baits in open habitats. Ground beetles showed a trend in predation rate toward open habitat because the most dominant genera, *Amara* and *Poecilus*, are active in daytime and predominantly prefer open habitats [41]. The most dominant ant species showed a trend in predation rate opposite to that of ground beetles, because they prefer moist forest habitats and build their nests and forage in leaf litter or rotten wood [42,43]. These results played only a marginal role in our experiments and are in contrast to predation experiments in temperate ecosystems where birds are assumed to be important predators [44,45,46]. The negligible predation effect attributable to birds could reflect behavioral activity of birds, which use leaf damage as clues in their searching effort for the caterpillars which comprise the most preferred food for their nestlings [47,48]. Therefore, insects living on the ground are not attractive for birds.

As we hypothesized, we observed predation to be lowest on the meadow and at the base of a solitary tree, intermediate at the forest edge, and highest in the forest interior. The highest predation rate at the forest interior accords with the assumption that abundance of predators also declines with increasing forest fragmentation and isolation [2]. Such findings are in agreement with outcomes of pitfall trap studies which confirm positive correlation between canopy density and predation activity [19-22]. Thus, we can predict similar outcomes also for nocturnal predators. Differences between forest edge and interior recorded in our experiments probably result from temperature variability within and between the two habitats. Despite that forest edge does not provide the same microclimatic stability, insect predators, as poikilotherm organisms, are more active in warmer patches. Consistent with this theory, [3] found a trend in predation by wasps toward the forest edge. We recorded no predation by wasps throughout our experiment, however, and probably because wasps search for prey mainly in the treetops [3].

We also found that predation risk among habitats differs during the growing season. This is in agreement with an assumption that predation is highly influenced by seasonal changes of weather [31]. The activity of predators was greatest in open habitats during spring. Such pattern can be caused by a higher temperature in open habitats at the beginning of the growing season. Predators that move in open habitats are more active than are carnivores which seek their prey in shaded places. In addition, at the beginning of the growing season insect predators find their prey mainly in open habitats, where herbivores are feeding on young leaves [49].

In conclusion, the results confirm the great importance of vegetation's spatial characteristics for patterns of predator-prey interactions and for corresponding predator activity. We found that total predation rate in habitats with low canopy density is lower than in forest interior. These results correspond with the predation rate of ants as a dominant group of predators. Although the ants predominate along the entire observed canopy density gradient, increasing forest patchiness affects them negatively and thus the highest predation rate was found in forest interior where we can expect more stable environmental conditions. By contrast, we did not find the same trend for other taxa of abundant predators. The latter findings are, however, in agreement with those reported for other

studies using different methods (e.g. pitfall traps). As the method of direct predation rate measurement is very simple, we propose to use this as an effective alternative method in estimating the impact of deforestation on epigeic arthropod fauna within areas of disturbance and also in the vicinity of such habitats.

Acknowledgements

This study was supported by Grant No. PrF_2010_021 from the Internal Grant Agency of Palacky University in Olomouc and grant MSMT LC 06073 from the Ministry of Education, Youth and Sports of the Czech Republic, the Grant Agency of the Czech Republic (GACR 206/07/0811), and the Institute of Environmental Technologies project reg. no. CZ.1.05/2.1.00/03.0100. We thank Tawny Chandler, Renáta Pešátová, Filip Trnka, Michal Zedek, Kateřina Havlíčková and Irena Šipošová for their help in this project.

References

- [1] Koh L.P., Menge D.N.L., Rapid assessment of Lepidoptera predation rates in neotropical forest fragments, *Biotropica*, 2006, 38, 132-134
- [2] Kruess A., Tschardt T., Habitat fragmentation, species loss, and biological control, *Science*, 1994, 264, 1581-1584
- [3] Lichtenberg J.S., Lichtenberg D.A., Predation of caterpillars on understory saplings in an ozark forest, *Southeastern Naturalist*, 2003, 2, 423-432
- [4] Olson D.M., (1992) Rates of predation by ants (Hymenoptera: Formicidae) in the canopy, understory, leaf litter, and edge habitats of a lowland rainforest in southwestern cameroon. *Biologie d'une canopée de forêt équatoriale – II*, In: Halle F., Pascal O., (Eds.) *Rapport de Mission: radeau des cimes octobre novembre. Réserve de Campo, Cameroun.* Paris: Foundation Elf, 1992

- [5] Riihimäki J., Vehviläinen H., Kaitaniemi P., Koricheva J., Host tree architecture mediates the effect of predators on herbivore survival, *Ecological Entomology*, 2006, 31, 227-235
- [6] Franklin J.F., Van Pelt R., Spatial aspect of structural complexity in old-growth forests, *Journal of Forestry*, 2004, 102, 22-28
- [7] Kara Ö., Bolat İ., Çakiroğlu K., Öztürk M., Plant canopy effect on litter accumulation and soil microbial biomass in two temperate forests, *Biology and Fertility of Soils*, 2008, 45, 193-198
- [8] Tschanz B., Schmid E., Bacher S., Host plant exposure determines larval vulnerability – do prey females know? *Functional Ecology*, 2005, 19, 391-395
- [9] Gruner D.S., Attenuation of top-down and bottom-up forces in a complex terrestrial community, *Ecology*, 2004, 85, 3010-3022
- [10] Perdikis D.Ch., Lykouressis D.P., Economou L.P., The influence of temperature, photoperiod and plant type on the predation rate of *Macrolophus pygmaeus* on *Myzus persicae*, *BioControl*, 1999, 44, 281-289
- [11] Andow D.A., Vegetational diversity and arthropod population response, *Annual Review of Entomology*, 1991, 36, 561-586
- [12] Kondoh M., Habitat fragmentation resulting in overgrazing by herbivores. *Journal of Theoretical Biology*, 2003, 225, 453-460
- [13] De Vasconcelos H.L., Effects of litter collection by understory palms on the associated macroinvertebrate fauna in central Amazonia, *Pedobiologia*, 1990, 34, 157-160
- [14] O’Neal M.E., Zontek E.L., Szendrei Z., Landis D.A., Isaacs R., Ground predator abundance affects prey removal in highbush blueberry (*Vaccinium corymbosum*) fields and can be altered by aisle ground covers, *BioControl*, 2005, 50, 205-222

- [15] Theunis L., Gilbert M., Roisin Y., Leponce M., Spatial structure of litter-dwelling ant distribution in a subtropical dry forest, *Insectes Sociaux*, 2005, 52, 366-377
- [16] Langellotto G.A., Denno R.F., Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis, *Oecologia*, 2004, 139, 1-10
- [17] Polish G.A., Holt R.D., Menge B.A., Winemiller K.O., Time, Space, and Life History: Influences on Food Webs, In: Polis G.A., Winemiller K.O. (Eds.), *Food webs: integration of patterns and dynamics*, Chapman & Hall, New York, 1996
- [18] Sih A., Englund G., Wooster D., Emergent impact of multiple predators on prey. *Trends in Ecology & Evolution*, 1998, 13, 350-355
- [19] Chapman P.A., Armstrong G., McKinlay R.G., Daily movements of *Pterostichus melanarius* between areas of contrasting vegetation density within crops, *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1999, 91, 477-480
- [20] Halaj J., Ross D.W., Moldenke A.R., Importance of habitat structure to the arthropod food-web in douglas-fir canopies, *Oikos*, 2002, 90, 139-152
- [21] Halaj J., Halpern C.B., Yi, H., Response of litter-dwelling spiders and carabid beetles to varying levels and patterns of green-tree retention, *Forest Ecology and Management*, 2008, 255, 887-900
- [22] Menalled F.D., Lee J.C., Landis D.A., Manipulating carabid beetle abundance alters prey removal rates in corn fields, *BioControl*, 1999, 43, 441-456
- [23] Greenslade P.J.M., Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae (Coleoptera), *Journal of Animal Ecology*, 1964, 33, 301-310
- [24] Novotny V., Basset Y., Auga J., Boen W., Dalc C., Drozd et. al., Predation risk for herbivorous insects on tropical Ecology, 1999, 24, 477-483
- [25] Weseloh R.M., Effects of microhabitat vegetation: A search for enemy-free space and time, *Australian Journal of*

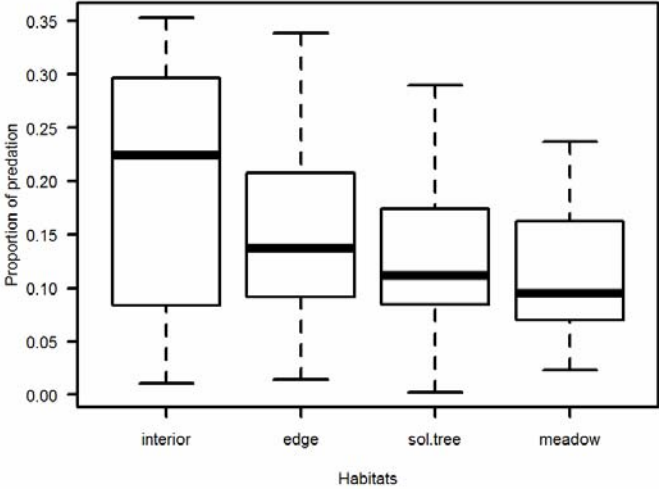
- , time of day, and weather on predation of gypsy moth larvae. *Oecologia*, 1988, 77, 250-254
- [26] Thies C., Tschardt T., Landscape structure and biological control in agroecosystems, *Science*, 1999, 285, 893-895
- [27] Valladares G., Salvo A., Cagnolo L., Habitat fragmentation effect on trophic processes of insect-plant food webs, *Conservation Biology*, 2005, 20, 212-217
- [28] Pinheiro J.C., Bates D.M., Mixed-effect models in S and S-Plus. Springer-Verlag, New York, 2000
- [29] Burnham K.P., Anderson D.R., Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach, Springer-Verlag, 2002
- [30] R Development Core Team (2009) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- [31] Remmel T., Tammaru T., Mägi M., Seasonal mortality trends in tree-feeding insect: a field experiment, *Ecological Entomology*, 2009, 34, 98-106
- [32] Gibb H., Dominant ants affects only their specialist predator in an epigeic arthropod community, *Oecologia*, 2003, 136, 609-615
- [33] Holmes R.T., Schultz J.C., Nothnagel P., Bird predation on forest insects: an enclosure experiment, *Science*, 1979, 206, 462-463
- [34] Marquis R.J., Whelan C.J., Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insect, *Ecology*, 1994, 75, 2007-2014
- [35] Steward V.B., Smith K.G., Stephen F.M., Predation by wasps on lepidopteran larvae in an ozark forest canopy. *Ecological Entomology*, 1988, 13, 81-86
- [36] Liebhold A.M., Raffa K.F., Diss A.L., Forest type affects predation on gypsy moth pupae. *Agricultural and Forest Entomology*, 2005, 7, 179-185

- [37] Loiselle B.A., Farji-Brener A.G., What's up? An experimental comparison of predation levels between canopy and understory in a tropical wet forest, *Biotropica*, 2002, 34, 327-330
- [38] Church S.C., Jowers M., Allen J.A., Does prey dispersion affect frequency-dependent predation by wild birds? *Oecologia*, 1997, 111, 292-296
- [39] Nicolis S.C., Deneubourg J.L., Emerging patterns and food recruitment in ants: an analytical study, *Journal of Theoretical Biology*, 1999, 198, 575-592
- [40] Lundgren J.G., Haye T., Toepfer S., Kuhlmann U., A multifaceted hemolymph defence against predation in *Diabrotica virgifera virgifera* larvae, *Biocontrol science and technology*, 2009, 19, 871-880
- [41] Niemelä J., Langor D., Spence J.R., Effect of clear-cut harvesting on boreal ground-beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) in Western Canada, *Conservation Biology*, 1993, 7, 551-561
- [42] Savolainen R., Vepsäläinen K., A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure, *Oikos*, 1988, 51, 135-155
- [43] Wilson E.O., *The insect societies*. Belknap Press of Harvard University, Cambridge, Massachusetts, USA, 1971
- [44] Holmes R.T., Ecological and evolutionary impacts of bird predation on forest insect: an Overview, *Studies in Avian Biology*, 1990, 13, 6-13
- [45] Royama T., Factor governing the hunting behaviour and selection of food by the great tit (*Parus major* L.), *The Journal of Animal Ecology*, 1970, 39, 619-668
- [46] Tinbergen L., The natural control of insects in pinewoods. I. factors influencing the intensity of predation by songbirds. *Archives néerlandaises de Zoologie*, 1960, 13, 266-343
- [47] Heinrich B., Collins S.L., Caterpillar leaf damage, and the game of hide-and-seek with birds, *Ecology*, 1983, 64, 592-602

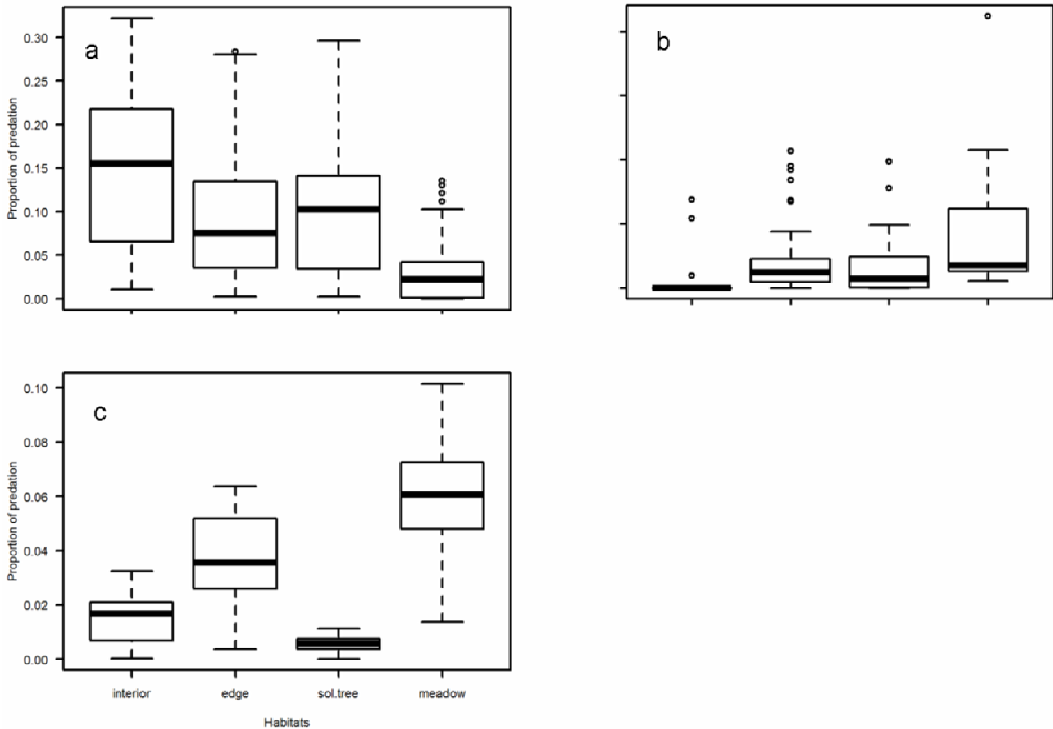
[48] Hino T., Unno A., Nakano S., Prey distribution and foraging preference for tits,
Ornithological Science, 2002, 1, 81-87

[49] Awmack C.S., Leather S.R., Host plant quality and fecundity in herbivorous insects,
Annual Review of Entomology, 2002, 52, 37-55

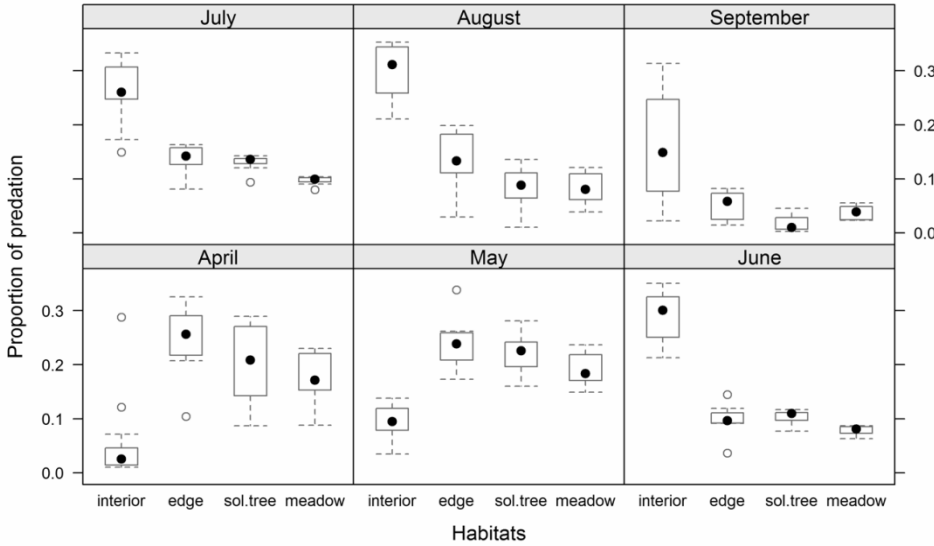
(Figure 1) Proportions of predation predicted by generalized linear mixed models (with predation as dependent variable, canopy closure gradient as explanatory variable and date nested within the month as random factor) in the horizontally organized habitats. Median values with quartile range (box) and total range (whiskers).



(Figure 2) Proportions of predation predicted by generalized linear mixed models (with predation of particular species of predator as dependent variable, canopy closure gradient as explanatory variable and date nested within the month as random factor) between studied microhabitats: a) ants, b) spiders, c) ground beetles. Median values with quartile range (box) and total range (whiskers).



(Figure 3) Proportions of predation predicted by generalized linear mixed models (with predation as dependent variable, interaction between month and canopy closure gradient as explanatory variable and date nested within the month as random factor) in the horizontally organized habitats throughout the growing season. Median values with quartile range (box) and total range (whiskers).



Příloha č. 5 – Publikace IV

Šipoš J., **Drozdová M.** & Drozd P., 2012

Variation of predation pressure in different forest strata on insects in temperate flood-plain forest (climb to escape).

Ecological Entomology

(submitted 7.5.2012, 12–0139EEN)

Variation of predation pressure in different forest strata on insects in temperate flood-plain forest (climb to escape)

J. Šipos^{1,2}, M. Drozdová² & P. Drozd³

(1) Global Change Research Centre Academy of Sciences of the Czech Republic, Bělidla 986/4a, 603 00 Brno

(2) Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacky University, 17. listopadu 1192/12, 771 46 Olomouc, Czech Republic

(3) Faculty of Science, University of Ostrava, Chittussiho 10, 710 00 Ostrava, Czech Republic

Abstract

For predation experiments spatial variability in predation rate are well described only for few predators. Therefore the main objective of our research was to describe seasonal dynamic of insect predators between forest microhabitats. We hypothesize that predation rate will be highest on a forest floor in the central part of the forest due to habitat preferences of predatory species.

The design of our experiments allows direct measurement of relative predation pressure on baits (larvae of the blowfly *Calliphora vicina*) pinned onto selected microhabitats (base of tree, trunk and leaves) at different strata within temperate flood-plain forest along the River Odra (Czech Republic).

The most parsimonious generalized additive model showed significant differences in predation rate along the vertical gradient. High predation rate was measured at the base of a tree and it was low on the tree's leaves. We observed significant differences also in the species structure of predators in various microhabitats. Bird predation was the greatest on the trunk, wasps dominated on the leaves, and ants were mostly observed at the base of trees.

Keywords: predation rate, refugee, temporal variability, spatial variability, biomass

Introduction

Predation is considered one of the most important factors determining species distribution and abundance (Sih et al. 1958, Hairston et al. 1960, Janzen 1966, Scheirs & De Bruyn 2002). As prey availability is limited, predation pressure in specific habitats is affected by the efficiency of searching for prey.

It is well established that biomass production and accumulation differ between forest strata in the forest litter, canopy and understory (Basset et al. 1992, Lowman 1995, Malhi et al. 1999, Basset et al. 2003). Spatial heterogeneity and quantity of diet are positively correlated with amount of biomass (Polish & Winemiller 1996). This correlation positively affects (i) overwintering sites, (ii) magnitude of abiotic stressors, and (iii) access to alternative prey (Halaj et al. 2000, Langellotto & Denno 2004, Riihimäki et al. 2006). Therefore, differences in biomass partitioning along forest strata can alter the abundance of predators towards strata with the greatest amount of biomass (De Dijn 2003, Vance et al. 2007).

This information can be useful in testing whether certain safe refuges for prey exist. For insects, spatial refuges can be located on different scales: (i) various habitats within a plant, (ii) different strata within the forest, and (iii) different types of forest habitat.

Studies from tropical and temperate forests imply that predation activity differs across forest layers (Jeanne 1979, Olson 1992, Weseloh 1988, Loiselle & Farji-Brener 2002). The main disadvantages of recent predation experiments are that they (i) focus only on a few predators (mostly ants and birds), (ii) were carried out only in one or two vegetation periods, and (iii) do not show diurnal or seasonal variability of predation rate in different forest strata (Weseloh 1988, Olson 1992, Floyd 1996, Novotny et al. 1999, Loiselle & Farji-Brener 2002, Lichtenberg & Lichtenberg 2003).

Insect predators are poikilothermic, and so factors like temperature, humidity and solar radiation influence their activity. Therefore, it can be assumed that the forest layer with highest predation rate will not be invariant but rather will change through the day and growing season. A final predation rate will be determined by a spatial and temporal interaction of biotic and abiotic factors (Floyd 1996, Heard et al. 2006).

The majority of predation experiments have been conducted using predator exclusion techniques (Holmes 1979, Steward et al. 1988, Marquis & Whelan 1994). While these techniques can be used to evaluate absolute predation pressure, they (i) cannot identify particular carnivores, (ii) are scarcely applicable in small microhabitats, and (iii) cannot assess the time when the prey was attacked. Direct measurement of predation pressure makes it possible to compare predation in different microhabitats (Olson 1992, Novotny et al. 1999, Lichtenberg & Lichtenberg 2003).

It is assumed that there should be variation of predation pressure in relation to i) various habitats within a plant, ii) different types of forest habitat, and iii) diverse predator abundance and species. To test this hypothesis, we measured relative predation at a tree's base, trunk and leaves. Our research provides more precise information as to spatio-temporal variability of insect predators with major emphasis on differences in predator pressure and composition among forest strata

Materials and Methods

Sampling

The research was conducted in temperate flood-plain forest along the River Odra in the Czech Republic. Two sites within the Poodri Protected Landscape Area were chosen for field experiments (NR Polansky les and NNR Polanska niva). Predation rate was observed from April to September during 2003–2008.

Relative predation pressure was measured as the number of attacked baits (assumed from Novotny et al. 1999) pinned onto the base of a tree, the trunk and leaves, thus representing three

different forest microhabitats along the vertical gradient. Each sample consisted of 20 baits that were fixed at the microhabitats of one tree (the baits on leaves were mounted on their upper surface). After 30 minutes of bait exposure, we counted the number of attacked baits and visually identified predator taxa. As bait we used living larvae of the blowfly *Calliphora vicina* Robineau-Desvoidy, 1930 (Diptera, Calliphoridae). Larvae were pinned using entomological pins and fixed in the abdominal part to allow greater activity of the larvae and decrease their mortality during experiments. Entomological pins were outfitted with small coloured markers (red and yellow) for better visibility to the researchers.

The experiment was performed on the most abundant tree species *Tilia cordata* and *T. platyphyllos*. To exclude potential effect of horizontal stratification, half of the experiments were performed at the forest edge and half within the forest interior. In total, we analysed 2382 samples (47640 baits).

Data analysis

Relationships among predation rate (treated as probability of bait attack within one sample) and studied factors (microhabitats and growing season) were tested using generalized additive mixed models using penalized quasi-likelihood (GAMM) with binomial error distribution (link logit). Models were controlled for overdispersion (Pinheiro and Bates 2000). The best and the most parsimonious model based on the lowest Akaike information criterion was fitted by forward selection. Individual month was used as random variable and was nested within the years. The variables year, time and month were smoothed by cubic regression spline. Degree of smoothness for GAMM model terms was estimated using the generalized cross validation criterion.

As we cannot expect a linear response of species, we use canonical correspondence analysis (CCA) to test whether the structure of predator guild differed between strata. Species data were centred by species and logarithmic transformation of predator frequency was used. Significance of canonical axis and explanatory variables was tested by Monte-Carlo permutation test. Data were

analysed using the statistical programs R (R Development Core Team 2009) and Canoco (Ter Braak & Smilauer, 1998).

Results

We recorded 3167 attacks of baits by predators in our study. Ants were the most abundant predator observed in our experiment (61%, N = 1,935), followed by wasps (11%, N = 358), birds (10%, N = 325), Carabidae (7%, N = 237), Opilionida (4%, N = 118), Araneidae (1%, N = 33), Staphylinidae (1%, N = 28), Mecoptera (1%, N = 24), and Heteroptera (1%, N = 20). Other predator taxa represented only a small proportion of attacks. Three species of ants were distinguished in our experiment. The greatest proportion of predation within ants was by *Myrmica rubra* (54%), followed by *Lasius brunneus* (26%) and *Lasius platythorax* (20%).

The generalized additive model reveals that predation rate varied significantly between the studied microhabitats (Table 1) and held to the same pattern in all studied years (Fig. 1). Significant interaction between forest type (forest edge versus interior) and forest levels was proven (Table 1). In the forest interior, predation rate was highest at the base of the tree (Fig. 2). On the other hand, the difference between predation rate at the base of the tree and on leaves was not significant at the edge of the forest (Fig. 2). The highest probability of attack was found at the base of the tree (Fig. 3), primarily by ants. In addition, CCA analysis shows that different species of predators directed their activity to different microhabitats within the tree (Fig. 4). The high significance of environmental factors and canonical axis in CCA confirms the correctness of the ordination model (Tables 2 and 3).

Predation rate was significantly lowest on the leaf and trunk (Fig. 3). This significantly lower predation of those microhabitats was due to the lesser activity of ants in these microhabitats (Fig. 4.). Baits fixed on leaves and trunks were typically attacked by wasps (*Vespula vulgaris*) and birds (Passeriformes) (Fig. 4.).

Discussion

Experimental design

Our data collection technique did not allow us to assess real predation rate because immobilization of the baits imposes the impossibility of its escaping from a predator and limits its ability to defend itself. Although we did not measure absolute predation, we nevertheless suppose that the assessed differences reflect the real predation rate and composition of predators.

During the fixing of baits, we try to avoid bias caused by larvae immobility. We strive not to damage the bait, because this can cause early death and attract unwanted insect taxa. Church (1997) proved that birds can distinguish among different colours of baits. Therefore, we did not try to situate the research in the same place and same locality. The experiments were made repeatedly over longer periods of time.

Selecting the right baits is very important for this kind of experiment. Novotny et al. (1999) and Olson (1992) used worker termites as bait, which comprise a typical prey in tropical ecosystems. Our experiment was situated in a temperate ecosystem, and therefore the bait had to be a species normally occurring in this kind of ecosystem. Other requirements were that the bait had to (i) occur through the entire vegetation period, (ii) be one having no defensive mechanism, (iii) be edible.

Vertical stratification of predation

We proved significant variation in predation rate between forest layers (Table 1.). Studies from tropical rain forest also have shown significant variability among forest levels, but the location of highest predation rate differs from that of temperate regions (Olson 1992, Novotny et al. 1999). In tropical rain forest, the greatest predation pressure is situated in the canopy and the smallest on the understory leaves. The distribution of biomass production may be the reason why the predation probability does not have the same partitioning among vertically chosen patches in tropical and temperate ecosystems (Lowman 1995, Basset et al. 2003). In tropical rain forest, the understory flora

grows in permanent shade and biomass production is mainly in the canopy. The activity of the majority of tropical insects is situated in the canopy, and that is why the predation pressure occurs mainly in this stratum (Basset et al. 1992, 2001, 2003). In a temperate ecosystem, the difference in biomass production between canopy and forest litter is not so great. Therefore, predation activity will be influenced by the environmental condition, which in temperate ecosystems is more stable and suitable in the understory than in the canopy (Lowman 1995, Basset et al. 1992, Basset et al. 2003).

Variability in predation between forest strata can reflect distribution in the activity of the dominant predator. The dominant predators of tropical and temperate ecosystems are ants (Olson 1992, Lichtenberg & Lichtenberg 2003). Ants build their nests and search for prey in different strata in tropical versus temperate forest (Olson 1992, Floren et al. 2002, Davidson et al. 2003, Lichtenberg & Lichtenberg 2003). In tropical forest, the canopy provides ants a more stable environment for building nests and hunting prey (Brühl et al. 1998, Floren et al. 2002). In a temperate region, the majority of ant species show strong affinity for foraging in forest litter (Lichtenberg & Lichtenberg 2003). This is confirmed by the most dominant ant species in our work, *Myrmica rubra*, whose activity was significantly directed to the forest litter and the behaviour of which corresponds to the ecology of this species. These ants tend to forage in leaf litter because they find most of their prey there and also obtain honeydew from aphids living on the roots (Wilson 1971). On the other hand, *Lasius brunneus* exhibits a significant trend towards the trunk in its predation. *Lasius brunneus* builds its nests higher above the ground in dead wood or under the bark, and therefore it mainly forages on the tree (Pisarski & Vepsäläinen 1989). *Lasius platythorax* builds its nests in rotten wood, and this may explain why we did not detect its having a clear affinity for a particular habitat (Savolainen & Vepsäläinen 1988). The predation activities of the two less-dominant ant species were not so frequent as to alter the final predation pattern, which was oriented towards forest litter. After ants, the main predators in the forest litter were ground beetles, rove beetles and harvestmen. This type of predator tends to forage in wet habitats, mainly leaf litter. Other important predators in this experiment were flying predators. These predators (*Vespula vulgaris*, Aves, Cantharidae and Mecoptera) direct their activity to the leaves and trunk, probably because of the higher temperature there which they need for flying (Lichtenberg &

Lichtenberg 2003). Wasps attacked baits dominantly at the edge of the forest on the leaves, and this can explain the non-significant difference in predation rate between leaf and base of tree at the forest edge. Predation by wasps and birds was significantly less than by ants in our analysis. Predation by wasps started at the end of June and peaked in September. Wasps are much more sensitive to weather than are ants, because wasps depend on habitats which are suitable for nest building (Madden 1981). In our experiment, predation by wasps fluctuated among the years (data not shown). This fluctuation was probably caused mainly by a shortage of habitats for nesting (Madden 1981). Ants exerted great predation pressure through the entire vegetation season and had stable predation activity between years (data not shown). Birds are assumed to be an important predator in temperate ecosystems (Holmes 1979, Marquis & Whelan 1999). The negligible predation effect observed due to birds could reflect the negative effect of winter starving. This induces birds to appear only in the most profitable habitats (Dhondt et al. 1992). The highest predation by birds occurred through the nestling periods.

Not only spatial but also temporal stability in environmental conditions can be important. There is increasing emphasis on the view that top-down effect cannot be rigorously tested unless between-season fluctuation of carnivores is taken into account (Scheirs & Bruyn 2002). Environmental conditions can change through the year, and changes are more pronounced in temperate ecosystems than in tropical ecosystems. The study's five-year length enabled us to preclude the effect of seasonality and predict that the pattern in vertical stratification of predation is invariant through the years (Fig. 3).

Results reported here mean that there exists a wide range of potential predators of insects in different parts of the trees and a possibly high risk of predation on the ground. Highest predation risk on the ground was caused mainly because of predation activity of *Myrmica rubra* species. We demonstrate that high spectrum of predators should be included in predation experiments. Our study suggests that ants, wasps and birds can be important predators of insects in the temperate forest. These results also imply that we should not underestimate effect of seasonal changes on predation rate. Our results support stable pattern in predation rate among forest levels during 2003-2008.

Acknowledgements

This study was supported by Grant No. PrF_2010_021 from the Internal Grant Agency of Palacký University in Olomouc and Grant MSMT LC 06073 from the Ministry of Education, Youth and Sports of the Czech Republic. Additional support was from the Grant Agency of the Czech Republic (GACR 206/99/1112, GACR 206/07/0811) and the Institute of Environmental Technologies Project (reg. no. CZ.1.05/2.1.00/03.0100).

References

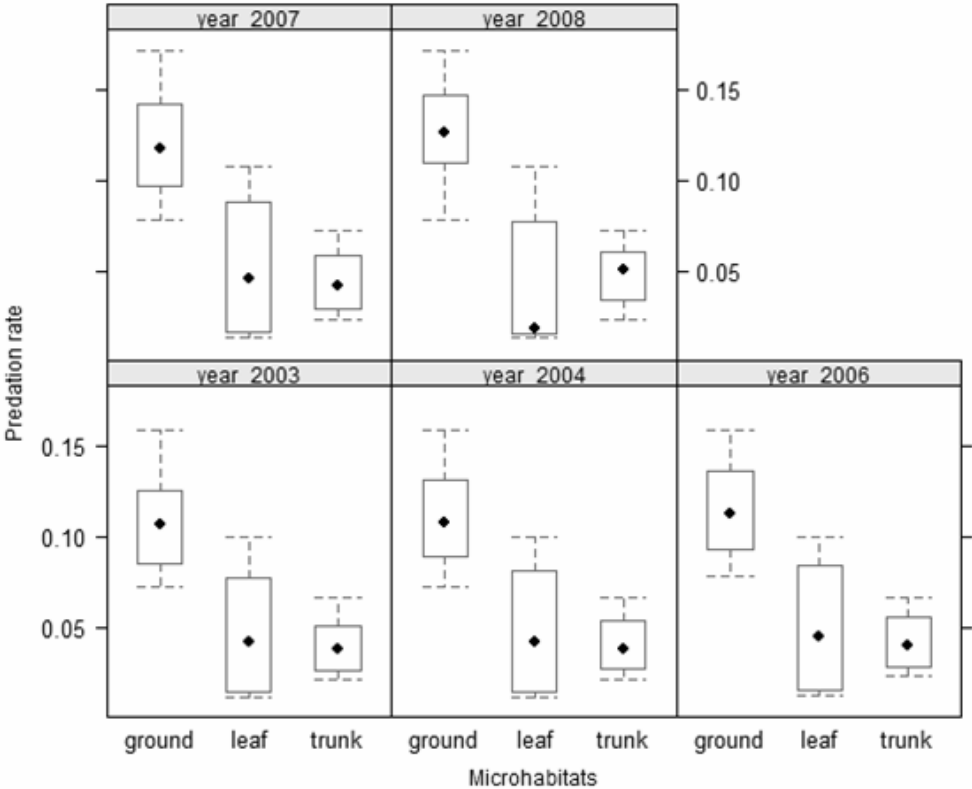
- Basset, Y., Aberlenc, H.P. & Delvare, G. (1992) Abundance and stratification of foliage arthropods in lowland rain forest of Cameroon. *Ecological Entomology*, **17**, 310 - 318
- Basset, Y., Aberlenc, H.P., Barrios, H., Curletti, G., Berenger, J.M., Vecso, J.P. et al. (2001) Stratification and diel activity of arthropod in a lowland rain forest in Gabon. *Biological Journal of the Linnean Society*, **72**, 585 - 607.
- Basset, Y., Hammond, P.M., Barrios, H., Holloway, J.D. & Miller, S.E. (2003) Vertical stratification of arthropod assemblages. In *Arthropods of tropical forests*. Cambridge university press, UK, pp. 17 - 27.
- Bell, A.D., Bell, A. & Dines, T.D. (1999) Branch construction and bud defence status at the canopy surface of a West African rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society*, **66**, 481 - 499.
- Brühl, C.A., Gunsalam, G. & Linsenmair, K.E. (1998) Stratification of ants (Hymenoptera, Formicidae) in a primary rain forest in a Sabah, Borneo. *Journal of Tropical Ecology*, **14**, 424 - 428
- Church, S.C., Jowers, M. & Allen, J.A. (1997) Does prey dispersion affect frequency-dependent predation by wild birds? *Oecologia*, **111**, 292 - 296.

- Damman, H. (1987) Leaf quality and enemy avoidance by the larvae of a pyramid moth. *Ecology*, **68**, 88 - 97.
- Davidson, D.W., Cook, S.C., Snelling, R.R. & Chua, T.H. (2003) Explaining the abundance of ants in lowland tropical rainforest canopies. *Science*, **300**, 969 - 970.
- De Dijn, B.P.E. (2003) Vertical stratification of flying insects in a Surinam lowland rainforest. *Arthropods of tropical forests* (ed. by Y. Basset, V. Novotny, S.E. Miller and R.I. Kitch), pp. 110 - 122. Cambridge University Press, Cambridge.
- Dhondt, A.A., Kempenaers, B. & Adriaensen, F. (1992) Density-dependent clutch size caused by habitat heterogeneity. *Journal of Animal Ecology*, **61**, 643 - 648.
- Floren, A., Biun, A. & Linsenmair, E. (2002) Stratification and diel activity of arthropod in a lowland rain forest in Gabon. *Biological Journal of the Linnean Society*, **72**, 585 - 607.
- Floyd, T. (1996) Top-down impact on creosotebush herbivores in a spatially and temporally complex environment. *Ecology*, **77**, 1544 - 1555.
- Hairston, N.G., Smith, F.E. & Slobodkin, L.B. (1960) Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist*, **94**, 421 - 425.
- Heard, S.B., Stireman III, J.O., Nason, J.D., Cox, G.H., Kolacz, Ch.R. & Brown, J.M. (2006) On the elusiveness of enemy-free space: spatial, temporal, and host-plant-related variation in parasitoid attack rates on three gallmakers of goldenrods. *Oecologia*, **150**, 421 - 434.
- Holmes, R.T. (1990) Ecological and evolutionary impacts of bird predation on forest insect: an Overview. *Studies in Avian Biology*, **13**, 6 - 13.
- Janzen, D.H. (1966) Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution*, **20**, 249 - 275.
- Jeanne, R.L. (1979) A latitudinal gradient in rates of ant predation. *Ecology*, **60**, 1211 - 1224.

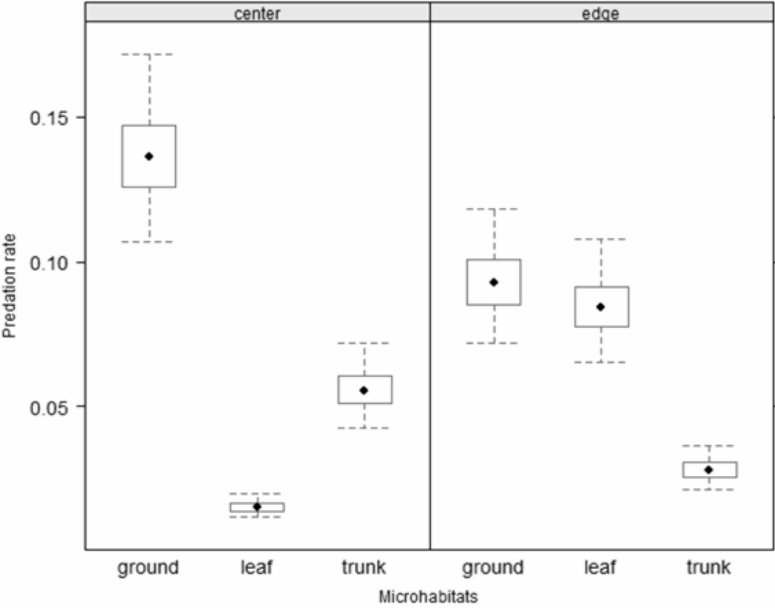
- Lichtenberg, J.S. & Lichtenberg, D.A. (2003) Predation of caterpillars on understory saplings in an ozark forest. *Southeastern Naturalist*, **2**, 423 - 432.
- Loiselle, B.A. & Farji-Brener, A.G. (2002) What's up? An experimental comparison of predation levels between canopy and understory in a tropical wet forest. *Biotropica*, **34**, 327 - 330.
- Lowman, M.D. (1995) Herbivory as canopy process in rain forest trees. *Forest Canopies* (ed. by M.D. Lowman and N.M. Nadkarni), Academic Press, San Diego.
- Madden, J.L. (1981) Factors influencing the abundance of the European wasp (*Paravespula germanica* [F.]). *J. Aust. ent. Soc.*, **20**, 59 - 65.
- Malhi, Y., Baldocchi, D.D. & Jarvis, P.G. (1999) The carbon balance of tropical, temperal and boreal forests. *Plant, Cell and Environment*, **22**, 715 - 740.
- Marquis, R.J. & Whelan, C.J. (1994) Insectivorous birds increase growth of white oak through consumption of leaf-chewing insect. *Ecology*, **75**, 2007 - 2014.
- Novotny, V., Basset, Y., Auga, J., Boen, W., Dalc, C., Drozd, P. et al. (1999) Predation risk for herbivorous insects on tropical vegetation: A search for enemy-free space and time. *Australian Journal of Ecology*, **24**, 477 - 483.
- Olson, D.M. (1992) Rates of predation by ants (Hymenoptera: Formicidae) in the canopy, understory, leaf liter, and edge habitats of a lowland rainforest in southwestern cameroon. *Biologie d'une canope'e de fore't e'quatoriale – II. Rapport de Mission: radeau des cimes octobre novembre 1991* (ed. by F. Halle and O. Pascal), pp. 101 – 109. Re'serve de Campo, Cameroun. Paris: Foundation Elf.
- O'Neal ME, Zontek EL, Szendrei Z, Landis DA, Isaacs R (2005) Ground predator abundance affects prey removal in highbush blueberry (*Vaccinium corymbosum*) fields and can be altered by aisle ground covers. *BioControl* 50, 205-222.

- Pisarski B, Vepsäläinen K (1989) Competition hierarchies in ant communities (Hymenoptera, Formicidae). *Annales Zoologici*, 42 (13): 321-329.
- Polish, G.A., Holt, R.D., Menge, B.A. & Winemiller, K.O. (1996) Time, Space, and Life History: Influences on Food Webs. In: *Food webs: integration of patterns and dynamics* (ed. by G.A. Polis, and K.O. Winemiller), pp. 435-455. Chapman & Hall, New York, USA.
- Ritchie ME (2000) Nitrogen limitation and trophic vs. abiotic influences on insect herbivores in a temperate grassland. *Ecology* 81: 1601-1612.
- Savolainen R, Vepsäläinen K (1988) A competition hierarchy among boreal ants: impact on resource partitioning and community structure. *Oikos*, 51: 135-155.
- Scheirs J, De Bruyn L (2002) Temporal variability of top-down forces and their role in host choice evolution of phytophagous arthropods. *Oikos*: 97: 139-144.
- Sih A, Crowley P, Mcpeck M, Petranka J, Strohmeier K (1985) Predation, competition, and prey communities: a review of field experiments. *Ecology* 66: 269-311.
- Steward VB, Smith KG, Stephen FM (1988) Predation by wasps on lepidopteran larvae in an ozark forest canopy. *Ecological Entomology* 13: 81-86.
- Ter Braak, C.J.F. & Smilauer, P. (1998) *Canoco Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows. Software for Canonical Community Ordination (version 4)*. Centre for Biometry Wageningen (NL) and Microcomputer Power, USA.
- Vance CC, Smith SM, Malcolm JR, Huber J., Bellocq MI (2007) Differences between forest type and vertical strata in the diversity and composition of hymenopteran families and mymarid genera in northeastern temperate forests. *Environ. Entomol.* 36(5): 1073-1083.
- Weseloh RM (1988) Effects of microhabitat, time of day, and weather on predation of gypsy moth larvae. *Oecologia* 77: 250-254.
- Wilson EO (1971) *The insect societies*. Belknap Press of Harvard University, Cambridge, USA.

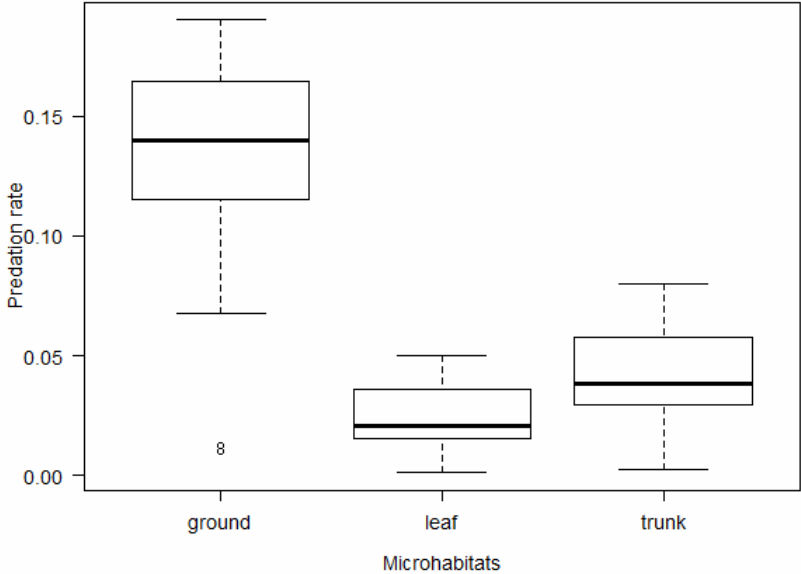
(Figure 1) Effect of forest layers on predation rate. Y coordinates are predicted by generalized additive mixed model using penalized quasi-likelihood. Median values with quartile range (box) and total range (whiskers).



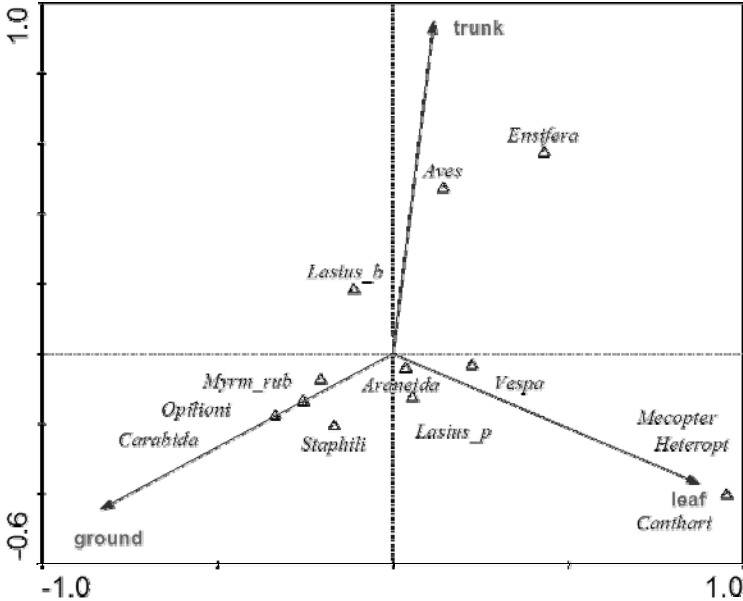
(Figure 2) Interaction between predation rate in forest layers (ground, leaf, trunk) and forest type (edge, interior). Y coordinates are predicted by generalized additive mixed model using penalized quasi-likelihood. Median values with quartile range (box) and total range (whiskers).



(Figure 3) Proportions of predation in forest layers through the years. Y coordinates are predicted by generalized additive mixed model using penalized quasi-likelihood. Median values with quartile range (box) and total range (whiskers).



(Figure 4) CCA ordination graph showing different partitioning of dominant predators among forest layers. (*Lasius_p* = *Lasius platythorax*, *Myrm_rub* = *Myrmica rubra*, *Lasius_b* = *Lasius brunneus*, Mecopter = Mecoptera, Opilioni = Opilionidae, Carabida = Carabidae, Staphili = Staphylinidae, Araneida = Araneida, Vespa = *Vespa vulgaris*, Heteropt = Heteroptera, Canthari = Cantharidae, Aves = *Aves*, Ensifera = *Meconema thalassinum*)



(Table 1) Analysis of deviance for generalized additive mixed model using penalized quasi-likelihood model testing factors influencing predation rate (“bs” representing cubic regression spline). Month nested within the years was used as random variable.

Factors	df	F	p-value
forest level	2	14.414	< 0.001
bs(month)	3	37.802	< 0.001
bs(year)	3	9.183	< 0.001
bs(day time)	3	5.389	0.00108
place	1	3.836	0.06030
forest level:bs(year)	6	2.147	0.04542
forest level:forest type	6	5.108	< 0.001
forest level:bs(month)	6	4.065	< 0.001
bs(month):forest type	6	7.178	< 0.001

R-square (adj) = 0.259

Dispersion parameter = 3.706828

(Table 2) Summary of Monte Carlo test in CCA model

Axes	I.	II.	III.	IV.
Eigenvalues	0.333	0.209	0.091	0.787
Species–environment correlations	0.740	0.552	0.416	0.000
Sum of all eigenvalues		5.744		
Sum of all canonical eigenvalues		0.633		
Test of significance of first canonical axis	F-ratio = 11.022		P-value = 0.0005	
Test of significance of all canonical axes	F-ratio = 7.393		P-value = 0.0005	

(Table 3) Significance of environmental variables in CCA model.

Environmental variable	Lambda 1	Lambda A	p	F
Leaf	0.29	0.29	0.001	9.66
Ground	0.28	0.21	0.001	7.03
Trunk	0.20	0.13	0.001	4.80

Příloha č. 6 – Seznam dalších výstupů disertační práce

Výsledky experimentů, které byly provedeny v rámci mé disertační práce, byly prezentovány na několika vědeckých konferencích:

Krčová M., Kocurek T. & Drozd P., 2003: Existuje predáční tlak na herbivory v lužním lese? In: Bryja J. & Zukal J. (eds.): Zoologické dny, Brno 2003. Abstrakta referátů z konference 13.–14.2.2003. Ústav pro výzkum obratlovců AVČR, Brno.

Drozdová M., Šipoš J. & Drozd P., 2008: Kompozice predátorů hmyzu v temperátních lesních ekosystémech. Zoologické dny, 14. – 15.2.2008, Ústav biologie obratlovců AVČR, České Budějovice.

Drozd P., Dolný A. & **Drozdová M.**, 2009: Diversity indices – magical numbers in conservation biology. Book of Abstracts, 2nd European Congress of Conservation Biology. 1.–5.9.2009 Prague: Czech University of Life Sciences.

Drozdová M., Šipoš J. & Drozd P. 2009: Predation risk for insects living in moss cushions: comparison between different strata of mountain forest. 3rd International bryological meeting, 9.–13.6.2009. Vierves sur Viroin, Belgium.

Šipoš J., **Drozdová M.**, Drozd P., 2009: Stratifikace a kompozice predátorů v podhorském stupni Beskyd a Jeseníků. In: Bryja J., Řehák Z. & Zukal J. (eds.): Zoologické dny – Brno 2009, Sborník abstraktů z konference 12.–13.2.2009. Ústav biologie obratlovců AVČR, Brno.

