

Reakcie makrozoobentosu na prítomnosť predátorov

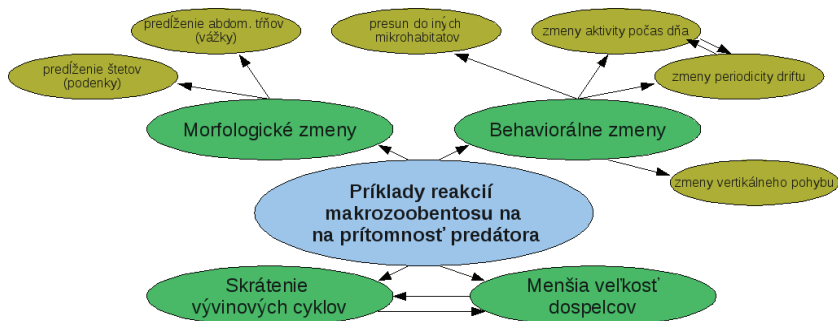
Peter MANKO

Katedra ekológie FHPV Prešovskej univerzity, 17. novembra 1, 081 16 Prešov;
manko@unipo.sk

Bezstavovce reagujú na hrozbu predácie rôzne. Bernard (2004) vo svojom prehľade uvádza niekoľko zmien (morfologické, behaviorálne, čas maturácie/emergencie, prírastky) vyvolaných predátormi, pričom tieto sa prejavujú rôzne medzidruhovo, aj u jedného druhu v prítomnosti rôznych predátorov.

Často sa mení aktivita počas dňa (Kohler & McPeak, 1989; Douglas et al., 1994; Forrester, 1994; Tikkanen et al., 1994; Muotka et al., 1999; Diehl et al., 2000). Soluk & Collins (1988) zistili, že sa podenky v prítomnosti dravých pošvatiek menej vyskytovali na spodných častiach kameňov a častejšie na ich vrchnej strane, no prítomnosť hlaváčov ich rozmiestnenie výrazne neovplyvnila. Peckarsky (1980) a Peckarsky & Dodson (1980) pri štúdiu interakcií medzi larvami podeniek a pošvatiek zistili, že podenky unikajú pred ulovením lezením, plávaním, driftom a plávaním, alebo jednoduchým driftom. Takto vlastne predátor môže meniť dennú periodicitu driftu, relatívnu abundanciu bentosu v drifte, ale aj distribúciu bezstavovcov v toku (Peckarsky, 1979). Podobne pri pôsobení pachu rakov Richmond & Lasenby (2006) zistili zmeny v drifte a horizontálnom pohybe, častejšom zaujímaní obranného „škorpiónovitého“ postoja, ako aj častejšie využívanie refúgií podenkami rodu *Stenonema*. Flecker (1984) potvrdil význam predátorov v distribúcii bentontov. Denná aktivita spásáčov bola iná v toku s vizuálnymi rybami predátormi ako v toku bez rýb (Flecker, 1992). Zmeny vertikálneho pohybu a driftu, ako reakciu na prítomnosť predátorov a bentofágov, potvrdili napr. Walton (1980), Flecker (1992), Douglas et al. (1994), či Forrester (1994), Tikkanen et al. (1994), Huhta et al. (2000), Myasaka & Nakano (2001), McIntosh et al. (2002) v prítomnosti rýb, aj vo vode z potoka s rybami (chemické stopy). Naopak, Dahl (1998) a Dahl & Peckarsky (2002) nezistil žiaden vplyv na drift. O zmenách v drifte spôsobených predátormi (rybami a pošvatkami) pojednáva množstvo ďalších prác, ich výsledky zhrnuli Brittain & Eikeland (1988), Wooster & Sih (1995) a Svendsen et al. (2004).

Ďalším mechanizmom ochrany sú morfologické zmeny vyvolané prítomnosťou predátora (niekedy len jeho pachu). U podeniek boli popísané rozdielne dĺžky štetov za aj bez prítomnosti rybieho predátora (Peckarsky, 1987; Peckarsky & Penton, 1988; Soluk, 1990; Dahl & Peckarsky, 2002; Dahl & Peckarsky, 2003a), pričom výsledky práce Dahla & Peckarskej (2002) poukazujú na reálne vyššiu mieru prežívania jedincov s dlhšími štetmi. Samozrejme, s menšou veľkosťou dospelcov vodného hmyzu sa znižuje aj fekundita a dĺžka života (Flecker et al., 1988; Taylor et al., 1998). Podobne, Arnqvist & Johansson (1998) popisujú morfologické zmeny (veľkosť abdo-minálnych trňov) u lariev vážok, ktoré boli vyvolané prítomnosťou predátora. V závislosti od druhu predátora sa môžu i u jedného druhu bentonta preja-viť rôzne mechanizmy ochrany pred ním a ten istý druh môže modifikovať



svoje správanie podľa miery rizika akútneho ohrozenia predátorom (Peckarsky, 1980, 1987; Peckarsky & Penton, 1988; McIntosh & Townsend, 1994). Reakcie sú presne vyladené v závislosti na potravnjej stratégii predátora, prípadne kombinácie predátorov a sú rozdielne u jednotlivých veľkostných skupín (Huhta et al., 1999). Populácie bezstavovcov sú teda „lokálne adaptované“, pričom pri neustále hroziacom riziku sa bentonty neustále bránia (constitutive defension), ale na druhej strane môžu svoju obranu modifikovať podľa miery rizika meniacej sa v závislosti napr. od sezónnej zmeny aktivity predátorov, či reagovať na akútnu hrozbu (inducible defenses; Lampert & Sommer, 2007). Neboli však zistené genetické rozdiely medzi populáciami s prítomnosťou rybích predátorov a bez nich (Peckarsky et al., 2005).

Okrem zmeny správania a morfológických zmien boli potvrdené aj fakultatívne posuny v životných cykloch, napr. u podeniek (Delucchi & Peckarsky, 1989; Peckarsky et al., 2001, 2002a; Dahl & Peckarsky, 2003b). Tiež je rybami – predátormi často ovplyvnená veľkosť (a tým aj fekundita a kondícia) bentontov (Flecker et al., 1988; Taylor et al., 1998; Peckarsky et al., 2001; Dahl & Peckarsky, 2002, 2003a). S menšou veľkosťou dospelca je spojená aj kratšia dĺžka života, čo má význam hlavne u pošvatiek, ktoré počas dlhšej terestrickej fázy dospelca prijímajú potravu (Hynes, 1942; Brittain & Saltveit, 1996; De Figueroa & Sanchez-Ortega, 2000), a tak zabezpečujú dozrievanie vajíčok. Dôležitý je poznatok, že aj krátkodobá prítomnosť predátora môže vyvolať dlhotrvajúce zmeny u potenciálnej koristi (Peckarsky et al., 1993).

Tikkanen et al. (1994) vo svojich experimentoch potvrdili výraznejšie zmeny správania lariev podeniek v priamej prítomnosti predátora, ako len v prítomnosti chemických látok indikujúcich ich prítomnosť. Kombinácia pachu a priameho kontaktu (vizuálny, alebo hydrodynamický vnem) má teda silnejší efekt. Chemické látky sa uplatňujú skôr pri dlhodobejšej reakcii na prítomnosť predátora, kedy dochádza nielen k zmenám správania, ale často aj k morfológickým zmenám (Peckarsky, 1987). Pokusmi bolo dokázané (Peckarsky & McIntosh, 1998; Dahl & Peckarsky, 2003a, 2003b), že samotný pach rýb (pstruh) spôsobil zmenšenie veľkosti lariev i dospelcov (zníženie

fekundity), no aj zmeny správania (vyššia nočná aktivita) podeniek (Tikkanen et al., 1994; McIntosh & Peckarsky, 2004). Pri pokuse s vplyvom pachu rýb na správanie sa podeniek (*Baetis*) McIntosh & Peckarsky (2004) zistili, že správanie znižujúce riziko predácie sa mení proporcionálne s intenzitou pachu rýb (množstvo chemických látok). Chemické signály sa uplatňujú aj pri detekcii predátorov – bezstavovcov. Peckarsky & Dodson (1980) potvrdili reakcie podeniek na pach pošvatiek, Richmond & Lasenby (2006) na pach rakov.

Predácia hrozí dospelcom vodného hmyzu hlavne zo strany rýb, vtákov, netopierov, pavúkov, či plazov (Jackson & Fisher, 1986; Collier et al., 2002; Sabo & Power, 2002; Sanzone et al., 2003), pričom asi najväčšie riziko zo strany rýb, vtákov a netopierov podstupujú podenky. Súvisí to s emergenciou, párením v rojoch vo voľnom priestranstve nad hladinou, aj s kladením vajčiek. Pošvatky zase podstupujú vyššie riziko zo strany pavúkov a plazov počas ich dlhšieho života v pobrežnej vegetácii a pobyte na zemi pri kmeni.

Podakovanie

Práca vznikla s podporou grantov VEGA č. 1/3273/06, VEGA č. 1/4355/07 a APVV-01554-07.

Literatúra

- ARNQVIST, G. & JOHANSSON, F. 1998. Ontogenetic reaction norms of predator-induced defensive morphology in dragonfly larvae. *Ecology* 79: 1847-1858.
- BERNARD, M.F. 2004. Predator-induced phenotypic plasticity in organisms with complex life histories. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 651-673.
- BRITAIN, J.E. & EIKELAND, T.J. 1988. Invertebrate drift – A review. *Hydrobiologia* 166 (1): 77-93.
- BRITAIN, J.E. & SALTVEIT, S.J. 1996. Plecoptera, Stoneflies, pp. 55-75. In: Nilsson, A.N. (ed.) *Aquatic Insects of North Europe – A taxonomic Handbook*.
- COLLIER, K.J., BURY, S. & GIBBS, M. 2002. A stable isotope study of linkages between stream and terrestrial food webs through spider predation. *Freshw. Biol.* 47: 1651-1659.
- DAHL, J. 1998. Effects of a benthivorous and a drift feeding fish on a benthic stream assemblage. *Oecologia* 116 (3): 426-432.
- DAHL, J. & PECKARSKY, B.L. 2002. Induced morphological defenses in the wild: predator effects on a mayfly *Drunella coloradensis*. *Ecology* 83: 1620-1634.
- DAHL, J. & PECKARSKY, B.L. 2003a. Does living in streams with fish involve a cost of induced morphological defences? *Can. J. Zool.* 81: 1825-1828.
- DAHL, J. & PECKARSKY, B.L. 2003b. Developmental responses to predation risk in morphologically defended mayflies. *Oecologia* 137: 188-194.
- DE FIGUEROA, J.M.T. & SANCHEZ-ORTEGA, A. 2000. Imaginal feeding of twelve Nemouridean stonefly species (Insecta, Plecoptera). *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 93: 251-253.
- DELUCCHI, C.M. & PECKARSKY, B.L. 1989. Life history adaptations of insects in a temporary stream. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 8: 308-321.
- DIEHL, S., COOPER, S.D., KRATZ, K.W., NISBET, R.M., ROLL, S.K., WISEMAN, S.W. & JENKINS, T.M. 2000. Effects of multiple, predator-induced behaviors on short-term producer-grazer dynamics in opensystems. *Am. Nat.* 156: 294-313.

- DOUGLAS, P.L., FORRESTER, G.E. & COOPER, S.D. 1994. Effects of trout on the diel periodicity of drifting in baetid nymphs. *Oecologia* 98: 48-56.
- FLECKER, A.S., ALLAN, J.D. & MCCCLINTOCK, N.L. 1988. Male body size and mating success in swarms of the mayfly *Epeorus longimanus*. *Holarctic Ecol.* 11: 280-285.
- FORRESTER, G.E. 1994. Influence of predatory fish on the drift dispersal and local density of stream insects. *Ecology* 75: 1208-1218.
- HUHTA, A., MUOTKA, T., JUNTUNEN, A. & IRJÖNEN, M. 1999. Behavioural interactions in stream food webs: the case of drift-feeding fish, predatory invertebrates and grazing mayflies. *J. Anim. Ecol.* 68: 917-927.
- HUHTA, A., MUOTKA, T. & TIKKANEN, P. 2000. Nocturnal drift of mayfly nymphs as a post-contact antipredator mechanism. *Freshwat. Biol.* 45: 33-42.
- HYNES, H.B.N. 1942. A study of feeding in adult stoneflies (Plecoptera). *Proc. R. Entomol. Soc. Lond. (A)* 17: 81-82.
- JACKSON, J.K. & FISHER, S.G. 1986. Secondary production, emergence, and export of aquatic insects of a Sanoran desert stream. *Ecology* 67: 629-638.
- KOHLER, S.L. & MCPEEK, M.A. 1989. Predation risk and the foraging behaviour of competing stream insects. *Ecology* 70: 1811-1825.
- LAMPERT, W. & SOMMER, U. 2007. *Limnoecology*. Oxford University Press, 324pp.
- MCINTOSH, A.R., PECKARSKY, B.L. & TAYLOR, B.W. 2002. The influence of predatory fish on mayfly drift: extrapolating from experiments to nature. *Freshw. Biol.* 47: 1497-1513.
- MCINTOSH, A.R. & TOWNSEND, C.R. 1994. Interpopulation variation in mayfly antipredator tactics. Differential effects of contrasting predatory fish. *Ecology* 75: 2078-2090.
- MUOTKA, T., HUHTA, A. & TIKKANEN, P. 1999. Diel vertical movement by lotic mayfly nymphs under variable predation risk. *Ecol. Entomol.* 24: 443-449.
- MYASAKA, H. & NAKANO, S. 2001. Drift dispersal of mayfly nymphs in the presence of chemical and visual cues from diurnal drift- and nocturnal benthic-foraging fishes. *Freshwat. Biol.* 46: 1229-1237.
- PECKARSKY, B.L. 1979. Biological interactions as determinants of benthic invertebrates within the substrate of stony stream. *Limnol. Oceanogr.* 24: 59-68.
- PECKARSKY, B.L. 1980. Predator-prey interactions between stoneflies and mayflies: behavioral observations. *Ecology* 61: 932-943.
- PECKARSKY, B.L. 1987. Mayfly cerci as defense against stonefly predation: deflection and detection. *Oikos* 48: 161-170.
- PECKARSKY, B.L., COEAN, C.A., PENTON, M.A. & ANDERSON, C.R. 1993. Sublethal consequences of stream-dwelling predatory stoneflies on mayfly growth and fecundity. *Ecology* 74: 1836-1846.
- PECKARSKY, B.L. & DODSON, S.I. 1980. Do stonefly predators influence benthic distributions in streams?. *Ecology* 61: 1275-1282.
- PECKARSKY, B.L., HUGHES, J.M., MATHER, P.B., HILLYER, M. & ENCALADA, A.C. 2005. Are populations of mayflies living in adjacent fish and fishless streams genetically differentiated? *Freshwat. Biol.* 50: 42-51.
- PECKARSKY, B.L. & MCINTOSH, A.R. 1998. Fitness and community consequences of avoiding multiple predators. *Oecologia* 113: 565-576.
- PECKARSKY, B.L., MCINTOSH, A.R., TAYLOR, B.W. & DAHL, J. 2002. Predator chemical induce changes in mayfly life history traits: a whole stream manipulation. *Ecology* 83: 612-618.
- PECKARSKY, B.L. & PENTON, A. 1988. Why do *Ephemerella* nymphs scorpion posture: a „ghost of predation past“? *Oikos* 53: 185-193.
- PECKARSKY, B.L., TAYLOR, B., MCINTOSH, A.R., MCPEEK, M.A. & LYTLE, D.A. 2001. Variation in mayfly size at metamorphosis as a developmental response to risk of predation. *Ecology* 82: 740-757.

- RICHMOND, S. & LASENBY, D.C. 2006. The behavioural response of mayfly nymphs (*Stenonema* sp.) to chemical cues from crayfish (*Orconectes rusticus*). *Hydrobiologia* 560: 335-343.
- SABO, J.L. & POWER, M.E. 2002. River-watershed exchange: effects of riverine subsidies on riparian lizards and their terrestrial prey. *Ecology* 83: 1860-1869.
- SANZONE, D.M., MEYER, J.L., MARTI, E., GARDINER, E.P., TANK, J.L. & GRIMM, N.B. 2003. Carbon and nitrogen transfer from a desert stream to riparian predators. *Oecologia* 134: 238-250.
- SOLUK, D.A. 1990. Postmolt susceptibility of *Ephemere* larva to predatory stoneflies: constraints on defensive armour. *Oikos* 58: 336-342.
- SOLUK, D.A. & COLLINS, N.C. 1988. Balancing risks? Responses and non-responses of mayfly larvae to fish and stonefly predators. *Oecologia* 77: 370-374.
- SVENDSEN, C.R., QUINN, T. & KOLBE, D. 2004. Review of macroinvertebrate drift in lotic ecosystems. Final report for Wildlife Research Program Environmental and Safety Division Seattle City Light, manuscript, 92 pp.
- TAYLOR, B.W., ANDERSON, C.R. & PECKARSKY, B.L. 1998. Effects of size at metamorphosis on stonefly fecundity, longevity, and reproductive success. *Oecologia* 114: 494-502.
- TIKKANEN, P., MUOTKA, T. & HUHTA, A. 1994. Predator detection and avoidance by lotic mayfly nymphs of different size. *Oecologia* 99: 252-259.
- WALTON, O.E. Jr. 1980. Active entry of stream benthic macroinvertebrates into the water column. *Hydrobiologia* 74: 129-139.
- WOOSTER, D. & SIH, A. 1995. A review of the drift and activity responses of stream prey to predator presence. *Oikos* 73 (1): 3-8.

KONFERENCIE – KURZY – SEMINÁRE

Aquatic Biodiversity International Conference Sibiu/Romania 2009

The second Aquatic Biodiversity International Conference Sibiu/Romania is to be held in 8–11 October 2009, at Lucian Blaga University of Sibiu, Faculty of Sciences, Department of Ecology and Environmental Protection.

This edition of ABIC will be organized by "Lucian Blaga" University of Sibiu (Romania) together with "Vasile Goldiș" University (Arad, Romania), University of Prešov (Slovakia), Free International University of Moldova (Chișinău, Moldova), Ecotur Sibiu N.G.O. (Romania), Eberhard Karls University of Tübingen (Germany) and Ecological University Bucharest (Romania).

The event is under the care of: International Association for Danube Research, Romanian Academy – Oceanology and Limnological Commission, Romanian Limnological Society, Romanian Ichthyological Society, Romanian Malacological Society.

More details about the conference are provided on the dedicated web page: http://stiinte.ulbsibiu.ro/aquatic_biodiversity_conference/. Contact person: Dr. Angela Bănăduc angela.banaduc@ulbsibiu.ro, banaduc@yahoo.com.