

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta



Bakalářská práce

**Scavenging na mrtvých bezobratlých v různých typech
agroceóz**

Jan Fiala

(od chyb očištěná verze)

Vedoucí práce: RNDr. Pavel Foltan, Ph.D.

(PřF JU; i2LResearch Ltd.)

České Budějovice, duben 2011

Fiala J. (2011): Scavenging na mrtvých bezobratlých v různých typech agrocenóz

[Scavenging on invertebrate carcass in different agricultural habitats. Bachelor thesis, in Czech.] 20 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Tato práce byla vytvořena jako grantová žádost o financování projektu, jež se zabývá trofickým významem a četností bezobratlých mrchožroutů žijících se na mrtvých bezobratlých ve dvou modelových kulturních ekosystémech (louka a pole).

Annotation:

This thesis was created as a grant application for project funding. The thesis deals with trophic functions and abundances of invertebrates scavengers on dead invertebrates in two model agriculture habitats (meadow and field).

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

V Českých Budějovicích dne 29. 4. 2011

Jan Fiala

Shrnutí projektu

Všeobecně známá teorie potravní pyramidy uvažuje přechody organických látek a energie mezi trofickými vrstvami, s tím, že mrtvá těla jsou dostupná pouze rozkladačům. Možnost recyklace hmoty a energie v rámci jedné trofické vrstvy či dokonce její přechod do vyšších vrstev (sekundární konzumenti - mrchožrouti) nebere v potaz. Mrchožroutství je oproti predaci opomíjené, ačkoliv je pro predátora/mrchožrouta výhodnější než predace. Živá kořist se predátorům často úspěšně brání či uniká, úspěch lovu je proto nejistý a nese s sebou rizika ve formě energetických ztrát či dokonce poranění a smrti predátora. Oproti tomu se mršina nebrání ani neuniká. Energetické výdaje na její získání jsou tvořeny prakticky pouze jejím vyhledáváním, přitom je stejně hodnotným potravním zdrojem jako kořist živá. Mnoho predátorů je proto zároveň fakultativními mrchožrouty. Do jaké míry tak činí, není jasné. Velké množství studií se v minulosti zabývalo identifikací a sukcesí mrchožroutů na mrtvolách obratlovců, o konzumaci bezobratlých mrtvol je toho, navzdory nezanedbatelné hmotě biomasy, kterou mrtví bezobratlí představují, známo mnohem méně. Mrchožroutstvím na mrtvolách bezobratlých se do r. 2011 zabývalo pouze 7 studií. Dominantními bezobratlými mrchožrouty byli ve většině těchto studií prováděných povětšinou v subtropických ekosystémech insektivní druhy mravenců, kteří díky svému počtu a rozvinutým foragingovým strategiím mršiny nalézají nejrychleji. Studie, která by se systematicky zabývala mrchožroutstvím kdekoliv v temperátní zóně prozatím chybí. Stejně tak chybí více znalostí o jiných než mravenčích mrchožroutech. Některé studie se letmo zmiňují o případné preferenci určitých mršin nebo se tážou, zda jsou mršiny vyhledávány aktivně, či pasivně, tyto otázky tedy teprve čekají na vyřešení.

Navrhovaný projekt bude schopen zodpovědět otázku preference určitých druhů bezobratlých mrchožroutů pro určité mršiny, problematiku aktivního či náhodného vyhledávání mršin, a identifikovat další nemravenčí konzumenty mrtvol. Tato studie bude provedena, ve dvou interakčně jednoduchých modelových ekosystémech – louka a orná půda. Tyto informace přispějí k lepšímu porozumění tokům energie a trofickým interakcím v ekosystému.

Poděkování:

Moc rád bych poděkoval svému školiteli RNDr. Pavlovi Foltanovi, Ph.D. za vedení práce, trpělivost a cenné rady a Mgr. Janu Okrouhlíkovi za originální nápady. Oběma velice děkuji za úžasnou ochotu cokoliv mi vysvětlit a zejména za podnětné připomínky.

Obsah

1 Shrnutí současných znalostí	1
1.1 Konzumace mrtvol a potravní pyramida	1
1.1.1 Mrchožroutství vs. predace	1
1.1.2 Vznik mršin jako potravního zdroje	2
1.2 Problematika mrchožroutství při studiu interakce predátor-kořist	3
1.3 Kompetice o mršiny	5
1.4 Bezobratlí mrchožrouti	6
2 Cíle projektu	11
3 Hypotézy	11
4 Návrh experimentu.....	11
4.1 Vnazení pastí.....	11
4.2 Výběr lokality a prostorové rozmístění pastí.....	11
4.3 Zemní pasti.....	12
4.4 Průběh experimentů.....	13
4.5 Opakování experimentů.....	14
4.6 Časový harmonogram projektu.....	14
4.7 Finanční náročnost projektu.....	14
4.7.1 Podrobnější rozepsání finanční náročnosti projektu	15
5 Závěry	17
6 Použitá literatura.....	18

1. Současný stav poznání

1.1 Konzumace mrtvol a potravní pyramida

Koloběh energie a živin v rámci různých trofických úrovní je často popisován různými variantami teorie potravní pyramidy (popsána např. v Townsend *et al.* 2008), která zjednodušeně řečeno předpokládá, že na její bázi stojí primární producenti, kteří vytváří z anorganických a energeticky chudých látek látky organické, bohaté na obsah využitelné energie a biogenních prvků. Nad vrstvou primárních producentů stojí v potravní pyramidě vrstva primárních konzumentů, následovaná sekundárními a vyššími konzumenty. Organismy ve vyšších vrstvách pyramidy se živí organismy nižších vrstev a odumřelé organismy v každé vrstvě podléhají rozkladu saprofágními organismy stojícími mimo vlastní schéma pyramidy, čímž jsou v nich obsažené látky vráceny do bazální úrovně pyramidy. Jedině mikrobiální a houbové saprofágní organismy jsou všeobecně uvažovány za schopné využití exkrementů a odumřelých těl organismů ostatních trofických vrstev. Tento základní model nepředpokládá významnou recyklaci (či posun do vyšších vrstev) živin z odumřelých organismů organismy vyšších trofických úrovní – mrchožrouty¹ (anglicky scavenger). S tím související úmrtnost nezpůsobená predátory je často podceňována a málokdy uvažována v bioenergetických studiích (Seastedt *et al.* 1981). Tím vzniká významná řada nepřesností při zkoumání trofických a energetických vztahů, jejichž znalost je zásadní pro porozumění struktuře a funkci rostlinných a živočišných společenstev (Juen *et al.* Traugott 2005).

1.1.1 Mrchožroutství vs. predace

Chycení a usmrcení kořisti je pro predátora energeticky velice nákladná záležitost. Predátoři v průběhu koevoluce se svou kořistí neustále vylepšují své lovecké strategie, jejich kořist naopak zdokonaluje možnosti své obrany, přičemž rozdíl mezi ztrátou energie při neúspěšném lovu na straně predátora a ztrátou života na straně kořisti je značně asymetrický. Predátoři proto nejsou ve svém loveckém úsilí vždy úspěšní, například vlci se svou rozvinutou strategií lovu úspěšně uštvou a zabijí losa v jednom případě z dvaceti (Branson 1993). Navíc predátor nemusí být nasycen ani v případě

¹ Za mrchožroutství se obvykle považuje konzumace mrtvol obratlovců obratlovci, v této práci je tento termín vnímán poněkud obecněji – i pro konzumaci mršin bezobratlých bezobratlými.

úspěchu, protože může být odehnán od mrtvé kořisti někým silnějším. Lov je pro predátora riziková záležitost, při které se, kromě ztráty energie a času při pronásledování a utilizaci kořisti, může zranit či dokonce zahynout. Mršina představuje energeticky stejně hodnotný potravní zdroj jako živá kořist, který je však nepohyblivý, nebrání se a je relativně snadno manipulovatelný, ačkoliv čerpání ze zdroje není bez vlastních nákladů (De Vault *et al.* 2003). Možným rizikem je, že konkurenti mohou rychle zaměřit a bránit potravní zdroj (Jackson *et Hallas* 1986), navíc agregace dalších mrchožroutů v bezprostřední blízkosti mršiny se může jevit pro jejich predátory atraktivní a zvýšit tak riziko predace (Young 1984). Možné zisky jsou stejně velké jako při predaci za relativně nižší míry rizika. Vzhledem k obecně rozšířené lidské averzi k rozkládajícím se mrtvolám a nemožnosti odlišit potravu získanou žráním mršiny a přímou predací ve střevech, vývržcích či výkalech predátorů, je mrchožroutství považováno spíše za zajímavou behaviorální kuriozitu než za důležitý ekologický proces (De Vault *et al.* 2003). Malé množství studií zaměřených na studium interakce mezi bezobratlými mrchožrouty a mršinami bezobratlých je rovněž způsobeno tím, že obratlovci jsou obecně lidem sympatičtější a nevzbuzují všeobecnou paniku jako hmyz a jiní bezobratlí, případný výzkum potravních vztahů mezi bezobratlými je pak povětšinou zaměřen na interakci predátor-kořist.

Mezi kořistí ulovenou a zkonsumovanou po uhynutí nemusí být rozdíl patrný – konzument byl nasycen. Ekologický rozdíl je však značný. Mnoho druhů dnes popisovaných jako predátoři, konzumuje ve větší či menší míře mrtvolu a tím ovlivňuje populační dynamiku své kořisti v jiném měřítku, než se předpokládá. Mrchožroutství má ekonomický a stejně tak i ekologický význam (Buckle 1923). Přímý vliv může mít například při biologické ochraně polních plodin pomocí hád'átkových biopesticidů. Pokud je na poli použit hád'átkový biopesticid, a mravenci odstraní nebo zničí kolem 45 % hád'átky zabitého hmyzu (Baur *et al.* 1998), může být zásadně snížena úspěšnost ochrany plodin.

1.1.2 Vznik mršin jako potravního zdroje

Živočichové žijí jen určitou dobu a po této době z různých příčin umírají. Příčiny úmrtí mohou být např. stáří, nemoc, vyhladovění, paraziti, setkání se s lidskou

technikou, dehydratace, zranění z neúspěšné predace či predace samotná. Ve všech případech, kdy není kořist zabita a kompletně zkonsumována predátorem, je výsledkem mršina. Empirická data potvrzují, že podstatné množství živočichů v mnoha různých ekosystémech umírá z jiných příčin, než je predace (De Vault *et al.* 2003). Přestože rozklad mrtvého organického materiálu je v ekosystémech klíčovým procesem (Putman 1983), mrchožrouti odstraňují z většiny terestrických ekosystémů mezi 50 a 100 % mršin (např. Seastedt *et al.* 1981, Fellers *et Fellers* 1982, Young 1984, Retana *et al.* 1991, Bestelmayer *et Wiens* 2003, De Vault *et al.* 2003) a ve většině společenství jsou zapojeni v prvních stádiích odbourávání velkých částí mrtvé organické hmoty (Young 1984). Dostupná data ukazují, že potencionálně podstatná část energie získávaná obratlovci predátory je čerpána z mrtvol, tvorba mrtvol a jejich konzumace pak musí být nedílnou součástí každého realistického modelu toku energie (De Vault *et al.* 2003). Analogickou situaci lze předpokládat u bezobratlých, protože živí bezobratlí jsou rovněž významným zdrojem bílkovin a energie, který je však pro svoji pohyblivost a rozvinutou obranu energeticky nákladný k získání (Carroll *et Janzen* 1973). Problém s dostupností mršin pak tkví v podstatě jen v naprosté nepředvídatelnosti a nejistotě svého umístění v čase a prostoru (Carroll *et Janzen* 1973). Místo, kde živočich zemře, ovlivňuje, jestli se k němu dostanou mrchožrouti a kteří to budou, protože například mrtvolky v lesní hrabance jsou odstraňovány pomaleji, než na povrchu hrabanky (Seastedt *et al.* 1981). De Vault *et al.* (2003) tvrdí, že využití mršin jako doplňkového zdroje potravy může mít během nedostatku kořisti podstatný dopad na populační dynamiku predátora a jeho kořisti.

1.2 Problematika mrchožroutství při studiu interakce predátor-kořist

Interakce predátor-kořist je zkoumána rozmanitým spektrem metod, zahrnujícím přímé a nepřímé pozorování predace v terénu, neinvazivní testy na zbytcích ptačích vývržků nebo výkalů obratlovců. Střevní analýzy *post mortem* (Symondson 2002) fungují na principu odebrání střeva analyzovanému objektu a hledání specifických zbytků kořisti. Mezi dnes nejčastěji používané metody střevních analýz a analýz vývržků a výkalů patří hledání specifických úseků DNA kořisti pomocí PCR (např. Zaidi *et al.* 1999, Whittier *et al.* 1999, Juen *et Traugott* 2005) nebo řady imunologických přístupů využívajících polyklonálních (např. Sunderland 1988) nebo monoklonálních

protilátek (např. Greenstone *et al.* 1991, Symondson *et al.* 2000, Calder *et al.* 2005) k detekci bílkovinných epitopů – povrchových struktur antigenů kořisti (Symondson 2002). Tyto molekulární/biochemické detekční systémy mají nezastupitelnou úlohu při identifikaci jednotlivých potravních spojení a významnou měrou mohou zvětšit naše porozumění trofickým interakcím v ekosystémech (Symondson 2002, Calder *et al.* 2005, Foltan *et al.* 2005). Zásadním limitem těchto metod je jejich neschopnost rozlišit mezi predací a mrchožroutstvím, což může vést k přecenění síly trofických interakcí, identifikování špatných trofických spojení a následně podcenění mrchožroutství jako významného ekologického procesu (Foltan *et al.* 2005). Calder *et al.* (2003) došel ke zjištění, že při použití monoklonálních protilátek k detekci kořisti může mrchožroutství působit významné chyby vedoucí k nepřesnému výkladu četnosti predace v poli. K obdobným závěrům došli i Juen *et Traugott* (2005) tvrdící, že konzumace mrtvé kořisti může představovat významný zdroj chyby ve studiích využívajících PCR. Tato chyba může vést k naprostému nepochopení potravních návyků predátora – např. domnělý predátor loví jeden druh kořisti, ale nevádí mu sežrat mrtvou identifikovanou kořist. K obdobně chybným závěrům o vztahu predátor kořist může při využití výše zmíněných detekčních systémů vést i výskyt druhotné predace – predátor sežere kořist, ale poté se sám stane kořistí jiného predátora, případně uhyne a je zkonzumován mrchožroutem. V obou případech molekulární/biochemické metody naleznou DNA nebo bílkoviny ve střevě predátora. Přestože je fakultativní mrchožroutství běžnou potravní strategií (De Vaul *et al.* 2003), obvykle se předpokládá, že kořist byla sežrána mrchožrouty, pouze když je moc velká na to, aby podlehla predátorovi nebo, když je nalezena v herbivorovi (Foltan *et al.* 2005). Neschopnost molekulárních/biochemických metod rozlišit konzumaci živé či mrtvé kořisti a neochota vědců využívajících těchto metod tyto limity připustit, může vést ke zcela zcela chybným závěrům se širokým dopadem. Např. chybná identifikace klíčových predátorů polních škůdců (Juen *et Traugott* 2005) může vést k nesmyslným managementovým opatřením podporujícím „odklízeče mrtvol“ cílového druhu škůdce, což paradoxně pozitivně působí na zdravotní stav cílové populace škůdce.

1.3 Kompetice o mršiny

Mrtví živočichové se z podstaty mrchožroutům nijak nebrání ani na ně v tomto směru není vyvíjen žádný evoluční tlak (De Vault *et al.* 2003), protože konzumace mrtvol nebo rozklad již neovlivní život živočichův nebo jeho možnost a schopnost rozmnožit se. Naopak odstranění nakažených/parazitovaných mrtvol mrchožrouty má potenciál vylepšit zdravotní stav populace kořisti. Když živočich zemře, stává se cenným zdrojem živin pro další organismy. Mohou to být primární/obligátní mrchožrouti nebo rozkladači, tedy houby a mikroorganismy. Houby a mikroby konzumují všechny mršiny, které jsou pro mrchožrouty nedostupné nebo malé části mršin zůstávší po konzumaci predátorů/mrchožrouty. Houby a mikroorganismy postupně osidlují mršinu, mršinu konzumují a snižují tak její výživovou hodnotu, čímž se během času snižuje využitelnost mršiny mrchožrouty (Janzen 1977, De Vault *et al.* 2003), protože produkty rozkladu jsou často toxické. Hnití masa je cesta, kterou mikroby konkurují větším organismům (Janzen 1977). Když živočichové konzumují zkažené maso, vzrůstá tedy velkou měrou riziko zasažení toxiny, zároveň využívají potravinový zdroj se sníženým výživovým obsahem a riskují infekci sebe sama mikroby (Janzen 1977, De Vault *et al.* 2003). Způsob kompetice mezi makroskopickými mrchožrouty, mikroorganismy a houbami je tedy zřejmý, mrchožrouti musí mrtvolu zkonzumovat rychleji než primární rozkladači (Janzen 1977). Protože v přírodě je existence mršiny extrémně krátkodobou záležitostí (Putman 1983), ukazuje to na dominanci mrchožroutů při odstraňování mrtvol (Fellers *et Fellers* 1982, Foltan *et. al* 2005, Tan *et Corlett* 2011). Fellers *et Fellers* (1982) poukázali na nápadný nedostatek mršin při studiu lesní hrabanky, kde našli jen málo mrtvých živočichů.

Živočichové umírající kvůli jiným příčinám, než je predace, poskytují vytrvalou zásobu mršin ve většině habitatů, příležitost k mrchožroutství se často vyskytuje v sezónních vlnách (Whiles *et al.* 2001), poskytující tak předpověditelné zdroje mršin během nespojitého časového intervalu (De Vault *et al.* 2003). Houby a mikroby obecně nepředstavují pro mrchožrouty vážnou konkurenci, mnohem většími kompetitory jsou jim ostatní mrchožrouti.

1.4 Bezobratlí mrchožrouti

Naprostá většina prací, které se zabývaly mrchožroutstvím, je zaměřena na interakce mezi obratlovčími mrchožrouty a mrtvolami obratlovců nebo bezobratlými mrchožrouty a mrtvými obratlovci, s převažujícím zaměřením na sukcesi druhů využívajících mrtvolu obratlovce. Přímoú interakcí mezi bezobratlými mrchožrouty a bezobratlými mrtvolami se zabývá jen velmi omezený počet studií (uvádím všechny: Seastedt *et al.* 1981, Fellers *et Fellers* 1982, Young 1984, Retana *et al.* 1991, Bestelmeyer *et Wiens* 2003, Foltan *et al.* 2005 a nejnověji Tan *et Corlett* 2011).

Seastedt *et al.* (1981) provedli studii v dubovo-ořechovcových lesích (Georgia, USA), kde zvážené zmrazením zabité cvrčky umístili do nylonových sáčků s otvory asi 2 mm². Ty umístili do lesní hrabanky a po 2-4 dnech je sbírali. Výsledkem byla identifikace některých druhů mikročlenovců (roztoči a chvostoskoci), kteří byli nalezeni uvnitř sáčků. U chvostoskoků objevili jisté pochybnosti o jejich mrchožravosti, neboť mnozí z nich jsou známi jako fungivoři. Nejvíce mikročlenovců našli na mršině, když její hmotnost dosáhla 10 % počáteční váhy. Druhým experimentem bylo umístění mrtvol cvrček do sáčků s otvory cca. 2 cm², velikost otvorů tak nechránila mršinu. Jedna skupina sáčků byla umístěna na povrch hrabanky a druhá umístěna do hrabanky. Mršiny umístěné v hrabance mizely mnohem pomaleji, než ty na povrchu. Skupina sáčků na povrchu hrabanky byla během 24 hodin odstraněna vosami a mravenci. Druhá skupina umístěná v hrabance se zdála být konzumována mravenci a brouky.

Fellers *et Fellers* (1982) zkoumali v dobovo-borovém lese (Maryland, USA) rychlost mizení tří různých typů těl mrtvého hmyzu – muších larev, mouch a motýlů. Živý hmyz usmrtili zmrazením, umístili na výzkumnou plochu a pozorovali mršinu, dokud nebyla nalezena, zkonzumována nebo odstraněna. Mršiny byly nalezeny a odstraněny nejdéle za 36 minut od umístění, přičemž polovina z nich byla odstraněna či zkonzumována během 3,75 minut. Všechny typy těl byly nalezeny stejně rychle. Všichni mrchožrouti, kteří odnášeli návnady, byli mravenci. Mrchožrouti, kteří by chtěli mravencům konkurovat, by museli být rychlejší v nalézání mršin nebo jim mršinu sebrat dříve než ji donesou do mraveniště.

Young (1984) prováděl experiment na orné půdě osázené kukuřicí a čirokem (USA) s využitím vnačících zemních pastí, částečně vyplněných 50% etylen glykolem, i volně umístěných návnad. Volně umístěné návnady byly pěti typů – velká můra, malý brouk, velká kobylka, velký brouk a malá kobylka, návnady byly zabity zmrazením. Po 24 hodinách neslo 80 % návnad známky nalezení mrchožrouty (zmizení, částečná konzumace) a po 72 hodinách bylo ovlivněno více než 95 % návnad. Méně než 20 % mršin bylo ovlivněno během prvního dne, zato však více než 60 % bylo ovlivněno během první noci. Typ a velikost návnady zřejmě ovlivňovaly její využitelnost. Do zemních pastí v kukuřičném poli bylo lapeno 83 % škvorů a mravenců. V méně narušovaném čirokovém poli nebyl odchycen jediný mravenec, škvoři pak tvořili 75,5 % všeho chyceného hmyzu. V čirokovém poli se do zemních pastí chytlo cca 60 % členovců oproti poli kukuřičnému.

Retana *et al.* (1991) zkoumali na temperátních pastvinách ve Španělsku mizení mrtvol členovců. Jako návnada jim sloužili členovci velcí 2-8 mm chycení v místě pokusu. Návnady umísťovali do dvou typů mikrohabitatů – cesta a pastvina. Měřili uplynulý čas od umístění návnady po její poškození či získání mrchožrouty. V pastvině sledovali rychlost mizení dvaceti návnad na kusu bílého plastu umísťovaných v pětiminutových intervalech do výzkumné plochy. Každé dvě hodiny, kdy probíhaly pokusy, změřili hustotu mravenčích druhů v síti 1x1 m. 97 % mršin bylo odneseno za méně jak 40 minut. Průměrný čas retence návnady byl kratší než 5 minut. Rychlost odstraňování mršin se měnila v průběhu dne a dle aktivity jednotlivých druhů mravenců, která závisí zejména na aktuální teplotě.

Bestelmayer *et Wiens* (2002) zkoumali mrchožroutství mravenců na mrtvolách členovců, zejména vzdálenost, ze které odstraňují mršiny, na dvou typech polopouštních luk a krátkostébelné stepi (USA). Jako návnady použili půlky termitů nebo celé octomilky, poprášené chemicky inertním fluorescentním prachem pro usnadnění pozorování. Návnady pozorovali, dokud nebyly objeveny a odstraněny nebo 20 minut. Někteří mravenci nikdy nepřišli do mraveniště s návnadou, protože jim návnadu sebraly jiné druhy mravenců, ztratili se pozorovatelé, nebo se sami stali kořistí pavouků. Mikroklima bylo kvantifikováno pomocí relativní vzdušné vlhkosti a byl zjištěn pozitivní vztah mezi ní a vzdáleností, ze které mravenci odstraňovali návnady. Větší

druhy mravenců obecně odstraňovaly návnady z větších vzdáleností, než druhy menší. Střídání ve složení druhů mravenců a jejich potravních strategií může produkovat významné střídání poměru přerozdělování materiálu mezi místy.

Foltan *et al.* (2005) se ve Velké Británii zabývali v nemolekulární části studie preferencí střevlíka *Pterostichus melanarius* mezi živou a mrtvou kořistí v laboratorním experimentu a přímém pozorování ve dvou pšeničných polích a na dvou pastvinách. Sledovali rychlost mizení mršin slimáků (*Deroceras reticulatum*) na povrchu půdy, kde kontrolovali každé 3 hodiny přítomnost, nepřítomnost či částečnou konzumaci mrtvoly. Medián retence mršiny byl 10.5-11.7 hodiny (dle habitatu) a závisel na hmotnosti mršiny – těžší mršiny byly odstraněny za delší časový interval. Další experiment využíval zemních pastí, na jejichž středním sloupku byly umístěny buď tři mrtvé mšice, mrtvý slimák, či byly ponechány prázdné. *P. melanarius* byl ve výsledku se zastoupením 80 % identifikován jako dominantní mrchožrout mrtvých slimáků, počty odchycených jedinců v pastech s mrtvými mšicemi se nelišili od kontrol (pastí bez návnady). Posledním experimentem byla zjištěna preference střevlíka mezi živou a mrtvou kořistí. Čerstvě zabití slimáci a mšice byli ponecháni se rozkládat po určitou dobu (v hodinách: 0, 1, 3, 6, 12, 24 a dál po 24 hodinách až do 264 hodin od smrti) a poté zmrazení. Rozmrazená mršina byla umístěna do Petriho misky společně se svou živou analogií a byl přidán 7 dní hladovějící střevlík. Zaznamenávali dva údaje – první útok a konzumaci. U mšic našli nevýrazné rozdíly v preferenci živé a mrtvé kořisti, u slimáků byly nevýrazné rozdíly prvního útoku na živou či mrtvou kořist, ale významné rozdíly ve prospěch žraní na mrtvém slimákově. Mršiny byly oproti živé kořisti preferenčně konzumovány do 96 hodin rozkladu *post mortem* u mšic a do 168 hodin u slimáků.

Tan *et Corlett* (2011) ve studii v tropech v okolí Singapuru zjišťovali vliv narušení prostředí člověkem na rychlost odstraňování mrtvol. 5 typů návnad – mrtvoly cvrčků, žížal, larev potěmníků a dvou druhů babočkovitých motýlů – zabitých zmrazením, umístili do šesti, člověkem různě ovlivněných, habitatů, kde je každých 40 minut kontrolovali až do doby 200 minut a poté je kontrolovali po jednom dni. Pokud byla návnada přemístěna o 10 cm a více z místa umístění nebo byla z více jak 80 % zkonzumována, považovali ji za odstraněnou mrchožrouty. Druh byl považován

za mrchožrouta, jestliže konzumoval návnadu nebo ji odnášel celou nebo její část. V každém habitatu provedli 50 pozorování. Jako zkoumané habitaty vybrali primární les, starý sekundární les, mladý sekundární les, rekreační park, louku a umělý nepropustný povrch. Naprostá většina pozorovaných druhů mrchožroutů byli mravenci. Mravenci byli častěji pozorováni u cvrčků, žížal a larev potemníků než u zbývajících dvou druhů návnad. Časový interval „přežití“ návnady se zvyšoval s narušeností biotopu – nejrychleji mizely návnady z primárního lesa, pak ze starého sekundárního lesa, pak z mladého sekundárního lesa, pomaleji z rekreačního parku, ještě pomaleji z pastviny a nejpomaleji z umělého nepropustného povrchu. Autoři to vysvětlují vyšším zastoupením mrchožroutů v méně narušených biotopech a naznačují, že žraní mrtvol je proces nápadně odolný k masivní antropogenní změně habitatu, a že mrchožroutství je méně účinné na chudších místech.

Z hlediska geografického umístění bylo nejvíce studií provedeno v USA (Seastedt *et al.* 1981, Fellers *et al.* 1982, Young 1984 a Bestelmayer *et al.* 2002) dvě v Evropě (Retana *et al.* 1991 ve Španělsku a Foltan *et al.* 2005 ve Velké Británii) a jedna v tropech (Tan *et al.* 2011), pro střední Evropu zatím výzkum sledující mrchožroutství v rámci interakcí bezobratlí-bezobratlí chybí.

Pouze v jediné z výše uvedených studií (Foltan *et al.* 2005) nebyli dominantními mrchožrouty mravenci, ale střevlíci. S přihlédnutím k faktu, že všechny studie byly řešeny v místech s vyšší průměrnou teplotou, než je u nás, je možné, že mravenci zde nebudou dominantní mrchožrouti, pravděpodobně by to mohli být střevlíci stejně jako ve Velké Británii.

Mezi predací a mrchožroutstvím vede úzká hranice nalezení či nenalezení mršiny. Na příklad Buckle (1923) striktně rozlišoval mezi masožravci a mrchožrouty, jejichž podíl mu vycházel na louce asi 20-30% u obou skupin. Mnohé skupiny členovců se neštítí predace ani odstraňování mrtvol. Početné důkazy naznačují, že mrchožrouti jsou primárně členovci (Young 1984), a mršiny tak mohou být zcela zkonsumovány nebo částečně zkonsumovány odlišnými druhy bezobratlých (Seastedt *et al.* 1981). V mnoha studiích byli jako nejčastější mrchožrouti označeni mravenci. Baur *et al.*

(1998) shledal mravence jako nejčastější bezobratlé mrchožrouty, pozorované při shánění potravy. Carroll *et al.* (1973) dokonce tvrdí, že většina mravenčích druhů jsou mrchožrouti. Přestože mnoho studií (např. Retana *et al.* 1991, Bestelmayer *et al.* 2002) bylo prováděno na mravencích, bylo pozorováno mnoho dalších rodů a druhů bezobratlých, kterak profitují z konzumace mršin. Nemravenčí mrchožrouti jsou nejpravděpodobněji úspěšní při využívání mrtvého bezobratlého příliš velikého, aby ho mravenci rychle odnesli do mraveniště (Fellers *et al.* 1982).

Znalost potravních preferencí bezobratlých predátorů se jeví jako nutnost k porozumění trofickým interakcím, nejen z důvodu obrovského množství biomasy, které bezobratlí zahrnují, ale také z důvodů ekonomických, neboť bezobratlí přichází neustále do konfliktu s člověkem, ať už jako jím využívání (bourec morušový), jemu škodící (polní škůdci) nebo jím ovlivňování (pesticidy, biologická kontrola). Potřeba identifikovat klíčové druhy fenoménu konzumace mrtvých těl je pak dána těmito faktory.

2. Cíle projektu

1. Zjistit, zda bezobratlí mrchožrouti vyhledávají mrtvou bezobratlou kořist aktivně nebo ji nalézají spíše náhodou.
2. Zjistit, zda není třeba přehodnotit popisované chování některých bezobratlých predátorů.
3. Identifikovat významné druhy nekrofágních bezobratlých
4. Odhalit případné preference určitého typu mrtvé kořisti mrchožrouty.

3. Hypotézy

1. Bezobratlí mrchožrouti aktivně vyhledávají kořist.
2. Mnohé druhy bezobratlých predátorů, dnes popisovaných jako predátoři, jsou zároveň nebo převážně mrchožrouty.
3. Různé typy kořisti jsou preferovány různými mrchožrouty.

4. Návrh projektu

Po dobu tří let trvání projektu bude na dvou různých biotopech opakován jeden typ experimentu několikrát v každé sezóně. Pokaždé bude v pravidelné síti rozmístěno několik druhů vnazených zemní pastí spolu s kontrolní nevnazenou pastí. Chycený hmyz bude pravidelně vybírán a uchován pro identifikaci.

4.1 Vnazení pastí

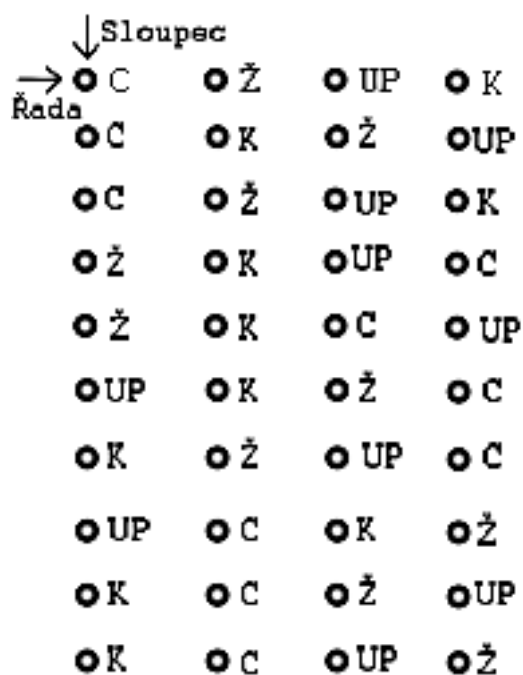
Návnady budou tří morfotypů: cvrček, ulitnatý plž a žížala. Cvrčci (C) budou získáni od dodavatelů krmných organismů, ulitnatí plži (UP) a žížaly (Ž) sesbírání v okolí pokusných ploch. Návnady budou zabity zmrazením a před samotným pokusem rozmrazeny. Návnady budou upevněny špendlíkem na středový sloupek vyjímatelné části zemní pastí. Spolu s vnazenými pastmi budou použity i pasti nevnazené kontrolní (K).

4.2 Výběr lokality a prostorové rozmístění pastí

Dva modelové agroekosystémy – louka a orná půda – byly vybrány pro relativní jednoduchost vztahů tam probíhajících. Louka je jakýkoliv trvalý travní porost, který je dvakrát až třikrát do roka posekán a fytomasa odklizená, nebo trvalý travní porost

sloužící jako pastvina pro dobytek. Ornou půdou se myslí pole oseté zemědělskou plodinou. Je důležité, aby se louka i pole nacházely blízko sebe a byly proto porovnatelné. Na louku i ornou půdu budou umístěny dvě pokusné plochy vzájemně oddělené volným pruhem o šířce ca 50 m. Na louce budou zřízeny dvě dlouhodobé výzkumné plochy, které zde budou po dobu trvání studie. Louka bude obsahovat 80 (2 x 40) zemních pastí. Na poli budou zřízeny dvě výzkumné plochy, které budou zakopány na začátku sezóny po osetí pole a budou vykopány na konci sezóny před zoráním pole. Budou obsahovat opět 80 (2 x 40) zemních pastí.

Pastí budou na pokusné ploše rozmístěny v pravidelné síti tvořené čtyřmi řadami po deseti pastech v sloupci (Obr. 1). Mezi sloupci budou rozestupy ca 10 m, rozestupy mezi pastmi v jednom sloupci budou ca 5 metrů. V každé řadě pastí bude vždy v náhodném pořadí jedna mršina cvrčka, žížala, ulitnatého plže a prázdná past bez návnady, sloužící jako kontrola. Kontrola slouží k odlišení bezobratlých, kteří do pastí spadnou náhodou a bezobratlých, které přivábila návnada. Pro každou pokusnou plochu a opakování pokusu bude pořadí návnad v ploše znáhodnělé *de novo*.



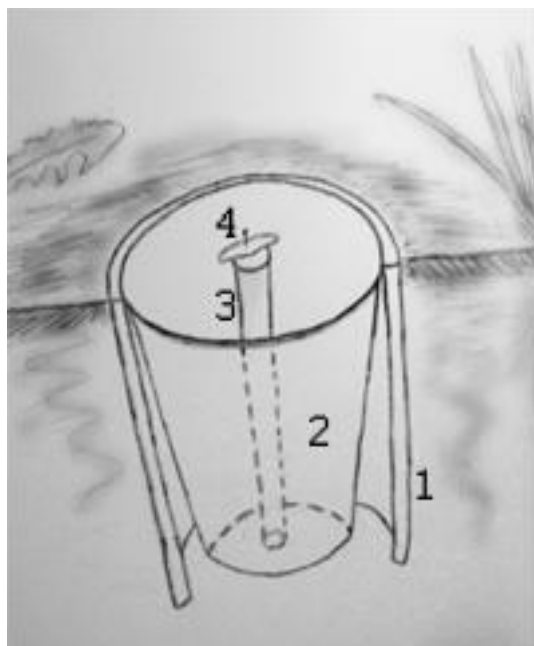
Obr. 1: Síť pastí s ukázkou možného pořadí pastí. C = cvrček, Ž = žížala, UP = ulitnatý plž a K = kontrola

4.3 Zemní pastí

Zemní past je standardní metoda používaná při odchytu hmyzu a jiných bezobratlých v terénu. Použita bude modifikovaná zemní past (Obr. 2), která je tvořena dvěma základními částmi – pevnou a vyjímatelnou. Pevná část je tvořena plastovou trubicí, která je o cca jeden až dva centimetry delší, než je vyjímatelná část.

Pevná část je na výzkumné ploše zakopána tak, aby byla zároveň s povrchem půdy nebo lépe nepatrně pod povrchem půdy, aby bezobratlí past neobcházeli a měla tak svou účinnost.

Vyjímatelná část, která přesně pasuje do pevné části, se skládá ze tří částí – plastový válec s jednou podstavou pevně spojenou s pláštěm, plastový sloupek o průměru jeden cm a víčko přesně padnoucí na válec. Plastový sloupek je pevně spojen se středem podstavy válce, svou výškou nepřesahuje výšku celého válce a je ve své horní části naplněn zeminou, aby byla zajištěna přítomnost běžné mikrobiální flóry pod tlející návnadou. Víčkem se past



Obr. 2: Schéma zemní pasti. 1 – pevná část, 2 – vyjímatelná část, 3 - středový sloupek, 4 – návnada

uzavírá, aby do ní v čase (ca měsíc) mezi opakováními pokusu nemohlo nic spadnout a ovlivnit běh pokusu. V případě selhání ochranné funkce víčka, se vyjímatelná část pasti vymění. Zemní pasti shodné či podobné konstrukce byly použity například ve studiích Young (1984) nebo Foltan *et al.* (2005).

4.4 Průběh experimentů

Na počátku experimentu budou po pokusné ploše rozmístěny vnazené i nevazené pasti. Výběr pastí bude probíhat 8x po šesti hodinách, přes den i noc. Návnady budou rozmístěny ve znáhodněném pořadí (viz Obr. 1). Chycení bezobratlí se každých 6 hodin převedou do plastového sáčku s číslem pasti a zakonzervují 70% etanolem. Pasti budou po každém výběru naplněny do výšky ca jednoho cm směsí vody a detergentu, aby se zabránilo bezobratlým v útěku z pasti, vzájemně se napadat (potažmo konzumovat) a případně požírat návnadu. Frekvence výběrů pastí byla vybrána tak, aby chycení bezobratlí uvnitř pasti nepřitahovali predátory z okolí či konspecifické jedince k páření. Po ukončení experimentu budou sesbírání bezobratlí roztrženi do hlavních skupin (brouci, pavouci, ostatní) a následně budou odeslány na determinaci externím determinátorům – specialistům na určování dané skupiny bezobratlých. Získaná data budou vyhodnocena mnohorozměrnou analýzou.

4.5 Opakování experimentu

Samotný experiment bude opakován ca pětikrát v každé sezóně projektu zhruba od konce dubna do konce září s přibližně měsíčními intervaly. Opakování pokusu během sezóny bude prováděno s ohledem na počasí, protože například dlouhotrvající deště mohou zvednout hladinu podzemní vody a zemní pasti znatelně vyzdvihnout nad zemský povrch, čímž se stanou neúčinnými.

4.6 Časový harmonogram projektu

Rozvrh prací na projektu v průběhu tří let, na které je plánován, ukazuje tab. 1.

Tab. 1: Časový plán navrhovaného experimentu

časový plán pro léta 2012-2014			
Úloha a čtvrtletí provedení	2012	2013	2014
Vytipování vhodných lokalit a získání svolení s jejich využitím	■		
Sběr dat na experimentální ploše	■	■	■
Determinace sebraných bezobratlých		■	■
Statistické vyhodnocení dat		■	■
Sepsání závěrečné zprávy			■

4.7 Finanční náročnost projektu

Souhrnné finanční náklady na realizaci navrhovaného projektu po rocích shrnuje tab. 2.

Tab. 2: Finanční náročnost tříletého projektu (v tisících Kč).

Kategorie nákladů	2012	2013	2014
Provozní náklady	81	51	48
Náklady na služby	60	63	65
Doplňkové (režijní) náklady	69	68	79
Cestovní náklady	25	45	90
Sociální a zdravotní pojištění	110	113	113
Mzdové prostředky	315	324	324
Ostatní osobní náklady	30	30	30
Náklady na rok	690	695	750
Náklady na projekt celkem		2134	

4.7.1 Podrobnější rozepsání finanční náročnosti projektu

Následuje podrobný rozpis požadovaných finančních prostředků potřebných pro realizaci projektu v tisících Kč (údaje mezi lomítky jsou pro jednotlivé roky 2012/2013/2014).

Věcné prostředky

Provozní náklady celkem81/51/48

Materiál na výrobu zemních pastí (plastové trubky, sáčky, lopatky, víčka...) 18/18/15

Materiál pro zpracování a konzervaci vzorku (kapalný dusík, etanol, zalepovací sáčky, poštovní poplatky, drobné entomologické potřeby) 40/15/15

Odborná literatura..... 10/10/10

Kancelářské potřeby (cartridge do tiskárny, papíry) 8/5/5

Pracovní ochranné pomůcky 5/3/3

Náklady na služby celkem.....60/63/65

Knihovni služby 10/8/10

Determinace hmyzu externími determinátory 40/40/40

Další služby (drobné opravy) 10/15/15

Doplňkové (režijní) náklady celkem69/68/79

Overhead ve výši 25 % pro JU..... 69/68/79

Cestovní náklady celkem.....25/45/90

Cestování na pokusné plochy a mezi pracovišti členů řešitelského týmu... 25/20/20

Účast jednoho člena řešitelského týmu na mezinárodní konferenci v Evropě..... 0/25/0

Účast řešitelského týmu na mezinárodní konferenci v Evropě 0/0/70

Sociální a zdravotní pojištění celkem110/113/113

Věcné prostředky celkem:345/341/396

Mzdové náklady:

Mzdy řešitelského týmu zaměstnaného výhradně pro řešení projektu, odpovídající mzdovému tarifu JU, řešitelský tým budou tvořit 4 pracovníci

Úvazek 50%, pro vedoucího projektu..... 126/129/129

Úvazek 25 % 63/65/65

Úvazek 25 % 63/65/65

Úvazek 25 % 63/65/65

Mzdy řešitelského týmu celkem.....315/324/324

Ostatní osobní náklady:

Rutinní manuální práce (pomoc s výrobou pastí, jejich výběrem,
dohody o provedení práce 30/30/30

Ostatní osobní náklady celkem.....30/30/30

Mzdové náklady celkem:.....345/354/354

Projekt celkem.....690/695/750

Finanční náročnost projektu: 2 134 tisíc Kč.

5. Závěry projektu

Bezobratlí tvoří podstatnou část biomasy živočichů v ekosystémech a úmrtí nezpůsobená predátory jsou zcela běžná. Žraní bezobratlých mrtvol je jev zjevně častý avšak doposud při studiu ekosystémů opomíjený a podceňovaný, ačkoliv má zcela zásadní význam pro mnohé zásadní procesy spojené s toky živin a dynamikou společenstev. K výzkumu trofických interakcí je běžně využíváno moderních molekulárních/biochemických metod, které však nerozlišují mezi metodami konzumace. V neznámé míře tak nadhodnocují predaci oproti mrchožroutství a sekundární predaci. Výsledky této studie, vzhledem ke kvantifikaci významu mrchožroutství v potravních návycích konkrétních druhů bezobratlých predátorů s vlivem na dynamiku populací cílových druhů škůdců pak v praxi může být využito pro návrh účinnějších managementových opatření při ochraně plodin.

Ambicí tohoto projektu je přispět k většímu porozumění trofickým interakcím v ekosystémech a posunu v chápání významu slov mrchožrout a predátor, jakož i do určité míry poukázat na zásadní nedostatky obecně přijímaného modelu potravní pyramidy.

6. Použitá literatura

- Baur ME, Kaya HK, Strong DR (1998) Foraging Ants as Scavengers on Entomopathogenic Nematode-Killed Insects. *Biological Control*, **12**, 231-236.
- Bestelmeyer BT, Wiens JA (2003) Scavenging ant foraging behavior and variation in the scale of nutrient redistribution among semi-arid grasslands. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 367-379.
- Branson A (1993) *How Animals Live*, Andromeda Oxford Ltd, ISBN 80-7180-183-6
- Buckle P (1923) On the Ecology of Soil Insects on Agricultural Land. *Journal of Ecology*, **11**, 93-102.
- Calder CR, Harwood JD, Symondson WOC (2005) Detection of scavenged material in the guts of predators using monoclonal antibodies: a significant source of error in measurement of predation? *Bulletin of Entomological Research*, **95**, 57-62.
- Carroll CR, Janzen DH (1973) Ecology of foraging by ants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **4**, 231-257.
- De Vault TL, Rhodes OE, Shivik JA (2003) Scavenging by vertebrates: behavioral, ecological, and evolutionary perspectives on an important energy transfer pathway in terrestrial ecosystems. *Oikos*, **102**, 225-234.
- Fellers GM, Fellers JM (1982) Scavenging rates of invertebrates in an eastern deciduous forest. *American Midland Naturalist*, **107**, 389-392.
- Foltan P, Sheppard S, Konvicka M, Symondson WOC (2005) The significance of facultative scavenging in generalist predator nutrition: detecting decayed prey in the guts of predators using PCR. *Molecular Ecology*, **14**, 4147-4158.
- Greenstone MH, Stuart MK, Haunerland NH (1991) Using monoclonal antibodies for phylogenetic analysis: an example from the Heliiothinae (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **84**, 457-464.
- Jackson RR, Hallas SEA (1986) Comparative biology of jumping spiders. *New Zealand Journal of Zoology*, **13**, 423-489.

- Janzen DH (1977) Why fruits rot, seeds mold, and meat spoils. *The American Naturalist*, **111**, 961-713.
- 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**, 244-252.
- Putman RJ (1983) *Carrion and Dung: The Decomposition of Animal Wastes*. Edward Arnold, London.
- Retana J, Cerdá X, Espadaler X (1991) Arthropods corpses in a temperate grassland: a limited supply? *Holarctic Ecology*, **14**, 63-67.
- Seastedt TR, Mameli L, Gridley K (1981) Arthropod use of invertebrate carrion. *American Midland Naturalist*, **105**, 124-129.
- Sunderland KD (1988) Quantitative methods of detecting invertebrate predation occurring in the field. *Annals of Applied Biology*, **112**, 201–224.
- Symondson WOC, Glen DM, Erickson ML, Liddell JE, Langdon CJ (2000) Do earthworms help to sustain the slug predator *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae) within crops? Investigations using a monoclonal antibody-based detection system. *Molecular Ecology*, **9**, 1279–1292.
- Symondson WOC (2002) Molecular identification of prey in predator diets. *Molecular Ecology*, **11**, 627-641.
- Tan CKW, Corlett RT (2011) Scavenging of dead invertebrates along an urbanization gradient in Singapore. *Insect Conservation and Diversity*, 4: no. doi: 10.1111/j.1752-4598.2011.00143.x
- Townsend CR, Begon M, Harper JL (2008), *Essential of Ecology*, (third edition), Blackwell Publishing Limited, ISBN 978-1-4051-5658-5
- Whiles MR, Callahan MA, Meyer CK, Brock BL, Charlton RE (2001) Emergence of periodical cicadas (*Magicicada cassini*) from a Kansas riparian forest: densities, biomass and nitrogen flux. *American Midland Naturalist*, **145**, 176-187.

Whittier CA, Dhar AK, Stem C, Goodall J, Alcivar-Warren A (1999) Comparison of DNA extraction methods for PCR amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit II (COII) DNA from primate fecal samples. *Biotechnology Techniques*, **13**, 771–779.

Young OP (1984) Utilization of dead insects on the soil surface in row crop situations. *Environmental Entomology*, **13**, 1346-1351.

Zaidi RH, Jaal Z, Hawkes NJ, Hemingway J, Symondson WOC (1999) Can the detection of prey DNA amongst the gut contents of invertebrate predators provide a new technique for quantifying predation in the field? *Molecular Ecology*, **8**, 2081–2087.