

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Pavel Karel Bystřický

Ekologické interakce a diferenciacie nik koexistujících sladkovodních blešivců
Ecological interactions and niche differentiation of coexisting freshwater
amphipods

Bakalářská práce

Školitel: prof. RNDr. Adam Petrušek, Ph.D.

Praha, 2017

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 9. 8. 2017

Pavel Karel Bystřický

Poděkování

Rád bych poděkoval svému školiteli, Adamu Petruskovi, za vedení této práce a za dlouhodobou možnost zajímavé a obohacující spolupráce. Dále pak mým přátelům Jaromíru Novákovi za pomoc s úpravou obrázku a Kateřině Justové za trpělivé čtení a připomínky k mé práci. Na závěr také děkuji mým rodičům a všem mým blízkým, kteří se mi snažili poskytnout kvalitní zázemí pro práci.

Abstrakt

Sladkovodní blešivci jsou ekologicky významní korýši ze skupiny Amphipoda. Působí hlavně jako detritovoři a škrabači rostlinného opadu v rychle tekoucích a chladných vodách, čímž přispívají ke koloběhu živin v ekosystému. Ekologické interakce v rámci této skupiny jsou z výzkumného hlediska zajímavé, mimo jiné v souvislosti s rozkrýváním značné míry kryptické diverzity, a také vzhledem ke studiu interakcí invazních a původních druhů. Tato práce se zabývá doposud studovanými ekologickými interakcemi mezi syntopicky se vyskytujícími druhy, či liniemi druhových komplexů. Jedná se obzvláště o ty interakce, které mohou mít vliv na koexistenci či případné kompetiční vyloučení, jako například: různá míra selektivní predace, ekologicky významné rozdíly v morfologii či chování, odlišná míra agresivity či intragildové predace, anebo rozdíly v habitatových preferencích či schopnostech využívat zdroje prostředí. Vzhledem k velkému množství nově objevených kryptických linií je zatím tématu jejich ekologických interakcí věnováno jen velmi málo prostoru. Výzkum se prozatím omezil pouze na otázky sexuálních interakcí, jako je reprodukční interference či potenciální hybridizace, možné rozdíly v habitatových preferencích nebo na studium různé míry rizika napadení příslušníků odlišných linií parazity. Je potřeba zmínit, že takto bylo zkoumáno jen několik málo linií a poznatky, které byly získány z těchto několika prací, zatím nelze generalizovat na ekologii celé tak výrazně divergované skupiny, jakou jsou sladkovodní různonožci. Ve své práci se zaměřuji na kryptické druhové komplexy, kde došlo ke zkoumání alespoň některých ekologických interakcí anebo habitatových preferencí. Převážně se jedná o linie z druhových komplexů *Hyaella azteca*, *Gammarus fossarum* a *Gammarus pulex*. Značnou část mé práce ale tvoří spekulace na základě ekologických interakcí mezi invazními a původními druhy, které by alespoň částečně mohly ukázat, kterým směrem by se mohl výzkum ekologie u kryptických linií sladkovodních blešivců rozvíjet. Lepší pochopení těchto interakcí nám může pomoci pochopit důvody současné distribuce jednotlivých linií a procesů, které k této distribuci vedly.

Klíčová slova: *Gammarus*, *Hyaella*, kryptická diverzita, invazní biologie, kompetice, funkční morfologie

Abstract

Freshwater amphipods are ecologically important crustacean group. They act mainly as shredders of detritus in fast-running and cold waters, contributing to the nutrient cycles. Ecological interactions within this group are interesting especially in connection with a considerable degree of cryptic diversity, as well as due to contacts of invasive and native species. This thesis deals with so far studied interactions between syntopic species or lineages, especially those that may affect coexistence or competitive exclusion, such as: different levels of selective predation, ecologically significant differences in morphology or behavior, varying degrees of aggressiveness or intraguild predation, and differences in habitat preferences or resource use ability. Due to the large number of newly discovered cryptic lineages, only little effort has been invested to studies of their ecological interactions. For the time being, research has been limited to sexual interactions (potential reproductive interference or hybridization), differences in habitat preferences, or infestation rates by parasites. It is worth mentioning that only a few lineages have been explored in this way, and the lessons learned from these few works cannot yet be generalized. In my work, I focus on cryptic species complexes in which at least some ecological interactions or habitat preferences were investigated. These are predominantly *Hyaella azteca*, *Gammarus fossarum* and *Gammarus pulex* complexes. However, a major part of my work builds upon ecological interactions between invasive and indigenous species that could at least partially indicate in which direction research on ecology in the cryptic amphipod lineages could develop in the future. A better understanding of these interactions can help us explaining the current distribution patterns and processes that led to them.

Key words: *Gammarus*, *Hyaella*, cryptic diversity, invasion biology, competition, functional morphology

Obsah

1 Úvod	1
2 Biologie blešivců	4
3 Kryptická diverzita a významné invazní druhy blešivců	7
4 Sexuální interakce	10
4.1 Prekopulační párování a jeho důsledky	10
4.2 Reprodukční interference a hybridizace	11
5 Predace a obranné mechanismy	14
5.1 Selektivní predace a antipredační mechanismy	14
5.2 Intragildová predace	15
6 Habitatové nároky a koexistence	18
6.1 Distribuce mezi habitaty a kompetice o prostor	18
6.2 Funkční morfologie a životní strategie	20
7 Vlivy parazitů	23
8 Experimentální přístupy	25
9 Závěr	27
10 Seznam literatury	29

1 Úvod

Sladkovodní blešivci jsou ekologicky významní korýši z řádu Amphipoda (Väinölä et al. 2008). Díky rozměňování rostlinného opadu mají vliv na tok živin v ekosystému (Kelly et al. 2002). Tato skupina je značně diverzifikovaná, což je dobře popsáno například u blešivců žijících převážně v podpovrchových vodách (zejména rod *Niphargus*) (Väinölä et al. 2008) či ve starých jezerech, např. rod *Hyaletta* v jezeře Titicaca (Coleman & Gonzalez 2006) nebo rod *Gammarus* v jezeře Bajkal (Kamaltynov 1999). V posledních letech se navíc ukazuje i výrazná kryptická diverzita (Cothran et al. 2013b; Lagrue et al. 2014; Galipaud et al. 2015b; Copilaș-Ciocianu & Petrusek 2015; Copilaș-Ciocianu et al. 2017a), a to i v habitatech, jako jsou chladné, prokysličené potoky s velkým množstvím rostlinného opadu, které jsou charakteristické pro značnou část povrchově žijících blešivců (Copilaș-Ciocianu et al. 2014; Eisenring et al. 2016). Značná míra diverzifikace (ať již kryptické či jiné) je přisuzována nízkým disperzním schopnostem a náchylnosti k alopatické speciaci (Hou et al. 2014; Copilaș-Ciocianu & Petrusek 2015; Copilaș-Ciocianu et al. 2017a). Jednotlivé linie mohou alespoň v Evropě být velmi staré a vznikly zejména v důsledku geologických procesů až miocénního stáří (Copilaș-Ciocianu & Petrusek 2015; Copilaș-Ciocianu et al. 2017a).

Vlivem procesů, jako je například disperze během vhodného období či spojování toků, se mohou tyto staré linie opětovně dostat do kontaktu a následně spolu ekologicky interagovat. O vlivu a samotném průběhu těchto interakcí na koexistenci či kompetiční vyloučení se zatím mnoho neví, protože rozkrývání kryptické diverzity je poměrně recentní záležitost (Cothran et al. 2013b; Lagrue et al. 2014; Galipaud et al. 2015b; Copilaș-Ciocianu & Petrusek 2015; Copilaș-Ciocianu et al. 2017a). V celé řadě případů se ukazuje, že jednotlivé linie se mohou vyskytovat i syntopicky (Lagrue et al. 2014; Galipaud et al. 2015a; Rutová nepublikovaná data).

Syntopický výskyt více linií může být důsledkem dlouhodobé koexistence, ale může se jednat i o nový kontakt, ke kterému došlo v důsledku působení člověka na vodní prostředí či vlivem náhodných invazí. Po kolonizaci novým druhem můžeme pozorovat nové ekologické interakce, které by mohly vést ke změně složení a struktury daného společenstva. Pro pochopení procesů, ke kterým v rámci společenstva dochází mezi kryptickými liniemi blešivců se syntopickým výskytem, jsou proto relevantní i interakce, které byly popsány mezi původními a nepůvodními, či přímo invazními druhy (Dick & Platvoet 2000; Grabowski et al.

2007; Beggel et al. 2016) a to hlavně proto, že studií věnovaných ekologickým interakcím mezi liniemi druhových komplexů je zatím velmi málo.

Tato práce by se měla zabývat různými typy interakcí v rámci ekologie blešivců, a to hlavně mezi syntopicky se vyskytujícími druhy a kryptickými liniemi, které mohou vést buď ke koexistenci či kompetičnímu vyloučení. Ke koexistenci dvou druhů může dojít diverzifikací jejich nik, anebo pomocí neutrální dynamiky a náhodných procesů mezi ekologicky ekvivalentními (či alespoň velmi podobnými) druhy (Leibold & McPeck 2006).

Ke vzniku kryptických druhů, které by alespoň na začátku své existence mohly být ekologicky ekvivalentní, pravděpodobně nejčastěji dochází alopatickou speciací (Leibold & McPeck 2006). Důsledkem může být vznik prezygotické reprodukční bariéry, například na základě behaviorální neschopnosti rozeznat při sekundárním kontaktu geneticky vzdáleného příslušníka odlišné linie jako vhodného partnera k párování (Cothran et al. 2013b; Lagrue et al. 2014; Galipaud et al. 2015b). Při alopatické speciaci tedy může dojít ke vzniku reprodukčně izolovaných linií, u kterých ale nemuselo dojít k diverzifikaci jejich nik či k významným morfologickým změnám. Takto vzniklé druhy by teoreticky mohly koexistovat při sekundárním kontaktu díky neutrální dynamice (Leibold & McPeck 2006). U mnohých zdánlivě kryptických linií se při bližším zkoumání alespoň drobné fenotypové rozdíly našly (Cothran et al. 2013b), což ale nutně neznamená, že mají tyto rozdíly význam pro jejich ekologii. U některých zkoumaných linií se však ukázalo, že se odlišily ve své ekologii či preferencích pro podmínky prostředí, a to v důsledku rozdílných selekčních tlaků (Müller et al. 2000; Wellborn & Cothran 2007; Eisenring et al. 2016).

Ke koexistenci syntopických druhů či linií může dopomoci diferenciaci jejich nik. Jednou z možností, jak může k této diferenciaci dojít, je pomocí vynucených kompromisů, kdy spolu dva druhy žijí ve stejném prostředí, ale každý ho využívá jiným (nekonkurenčním) způsobem (Leibold & McPeck 2006). Tento jev nastává, když existuje nějaké omezení (např. morfologické), které vede jedince z jednotlivých linií k využívání prostředí pouze jedním způsobem (Leibold & McPeck 2006). Příkladem může být odlišný způsob životních strategií vzhledem k velikosti těla u různých linií druhového komplexu *Hyaella azteca*, kdy větší velikost u jedné linie sice zvyšuje konkurenceschopnost, ale zároveň zvyšuje riziko predace, zatímco příslušníci druhé syntopické linie se naopak zmenšili, pravděpodobně aby unikli rybí predaci, ale za cenu snížení konkurenceschopnosti (Wellborn & Cothran 2004). Obě strategie logicky nejsou kombinovatelné, protože blešivec nemůže být velký i malý zároveň.

Cílem mé práce je shrnout významné doposud studované ekologické interakce, které mohou blešivce ovlivnit. Samozřejmě zmíním i faktory, které studium těchto ekologických interakcí ovlivňují či narušují. Znalosti získané při psaní této bakalářské práce bych rád v budoucnu využil ke studiu kryptických linií druhového komplexu *Gammarus fossarum*. V rámci mé práce si nekladu za cíl rozebrat biologické invaze blešivců dopodrobna, přestože se jim věnuje značná část mojí práce. Pouze používám invazní literaturu jako zdroj o možných ekologických interakcích, protože mnohé z těchto interakcí zatím nebyly studovány na liniích kryptických druhových komplexů.

2 Biologie blešivců

Blešivci (Crustacea: Malacostraca: Amphipoda) mají obvykle laterálně zploštělé tělo a ve svém životním cyklu postrádají trvalé či larvální vývojové stádium (Väinölä et al. 2008), což výrazně snižuje možnost jejich disperze. V důsledku toho jsou náchylní na vznik izolovaných populací, a tím i k alopatické speciaci. Tyto faktory by mohly být klíčovými důvody jejich vysoké diverzifikace, přinejmenším u sladkovodních druhů (Copilaș-Ciocianu & Petrušek 2015).

Zástupci této skupiny se vyskytují ve slaných, brakických i sladkých vodách (Väinölä et al. 2008). Já se ve své práci budu zaměřovat primárně na sladkovodní a v povrchových vodách se vyskytující blešivce, i když existují velmi diverzifikované skupiny i v jiných prostředích, například rod *Niphargus*, který zahrnuje slepé a převážně podpovrchové vody obývací druhy (Väinölä et al. 2008; Fišer et al. 2015). Pro blešivce povrchových vod z rodu *Gammarus* je obvyklý výskyt v menších, rychle tekoucích, a hodně prokysličených tocích, které zároveň obsahují velké množství rostlinného opadu (Copilaș-Ciocianu et al. 2014; Eisenring et al. 2016). Existují samozřejmě i výjimky, jako například *Gammarus roeseli*, který preferuje spíše nížinné a teplejší toky (Copilaș-Ciocianu et al. 2014). Dalším možným areálem výskytu sladkovodních blešivců jsou stará a velká jezera (Kamaltynov 1999; Coleman & Gonzalez 2006; Cothran et al. 2013b), která jsou navíc známá vysokou diverzitou různonožců (např. jezero Bajkal) (Kamaltynov 1999).

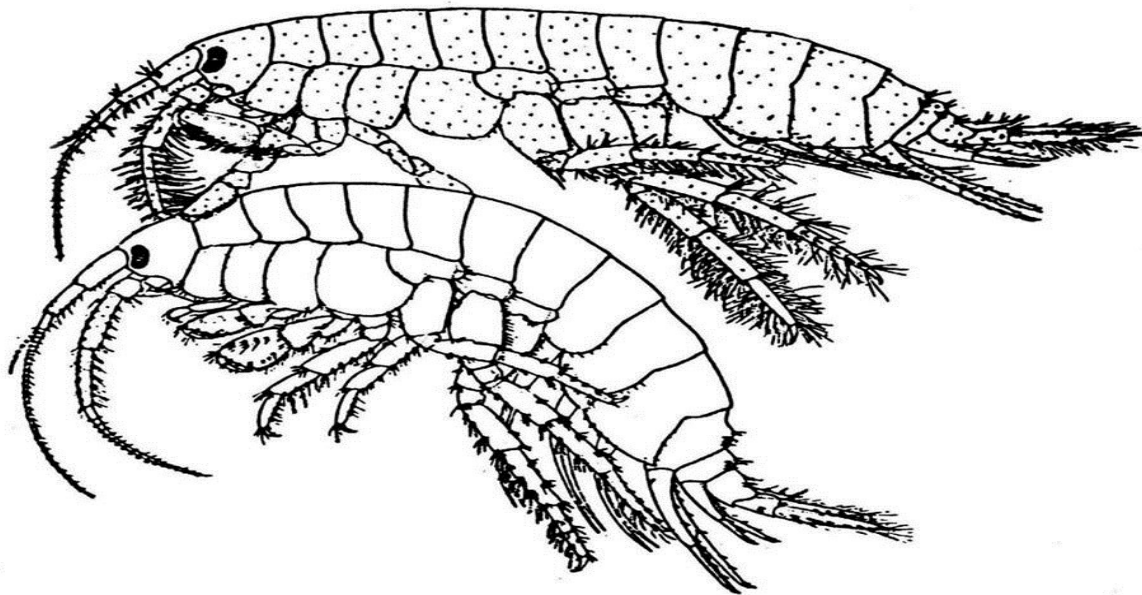
Různé druhy blešivců mají rozdílné preference a míru tolerance na vlivy prostředí, jako je salinita (Dick & Platvoet 1996; MacNeil & Prenter 2000), množství kyslíku (MacNeil & Dick 2014) či nadmořská výška (Müller et al. 2000; Eisenring et al. 2016). To neplatí jen pro morfologicky dobře divergované druhy, ale i pro některé linie morfologicky kryptických druhových komplexů (Müller et al. 2000; Feckler et al. 2012; Eisenring et al. 2016).

Blešivci se živí zejména jako drtiči a detritovoři rostlinného opadu (Kelly et al. 2002). V poslední době se navíc ukazuje, že je masožravost (obzvláště predace velkých bezobratlých) v rámci této skupiny mnohem významnější, než se dříve myslelo (Macneil et al. 1997; Kelly et al. 2002). Přestože kompetice o potravu u blešivců asi nehraje významnou roli (rostlinného opadu je jen zřídka kdy nedostatek), určitě dochází ke kompetici o samotný životní prostor (Luštrik et al. 2011; Beggel et al. 2016). Je možné, že kompetice o prostor je jedním z důvodů, proč u celé řady druhů pozorujeme agresivní chování včetně kanibalismu a intragildové predace (*intraguild predation*, dále jen IGP) (Dick et al. 1995; Dick & Platvoet

1996; MacNeil et al. 1999; Dick 2008). Druhy s výrazně dravým chováním jsou například *Dikerogammarus villosus* (MacNeil & Platvoet 2005) či *Gammarus pulex* (Dick et al. 1993), ale samozřejmě i mnoho dalších.

Reprodukce blešivců probíhá celoročně a často i několikrát do roka. Vajíčka nosí samice v marsupiu (váček nacházející se mezi hrudními končetinami), kde se mláďata vyvinou a juvenilní stadia po vypuštění dospějí bez metamorfózy. Aby mohlo dojít k přesunu vajíček do marsupia, a následně k oplodnění samcem, se kterým samice předem vytvořila prekopulační pár (viz obr. 1), je potřeba, aby stěna vejcovodu byla flexibilní, k čemuž dochází během krátké doby po svlékání. Reprodukční cyklus je tak pevně spojený s výměnou exoskeletu (Sutcliffe 1992). To, že je samice plodná jenom po limitovaný časový úsek, vedlo patrně k tomu, že samci blešivců vytvářejí prekopulační páry se samicemi (tzv. *mate guarding*), aby si tak zajistili kopulaci během krátkého fertilního okénka, a tím i paternitu (Jormalainen 1998). Zároveň tím dochází ke konfliktu mezi pohlavími o délku prekopulačního párování, kdy samci zpravidla vyžadují jeho delší dobu (Jormalainen 1998). Mezi oběma pohlavími existuje sexuální dimorfismus (Strong Jr. 1973) a samec bývá v prekopulačním páru většinou větší než samice (Adams & Greenwood 1983; Naylor & Adams 1987; Cothran 2008b).

Pohlaví se během ontogeneze neurčuje působením gonád, ale vlivem androgenní žlázy, jejíž vliv při vývoji blešivce, spolu s podmínkami prostředí, určuje, zda se vyvine z jedince samec či nikoliv (Beracko et al. 2012). Zajímavé je, že vlivem tzv. feminizujících intracelulárních parazitů (jako jsou některé mikrosporidie), kteří ovlivňují právě androgenní žlázu, může u blešivců během vývoje dojít ke změně pohlaví ze samčího na samičí (Kelly et al. 2004; Jahnke et al. 2013). Vlivem těchto parazitů můžeme pozorovat i výskyt intersexuálních jedinců, kteří mají znaky typické pro obě pohlaví (Kelly et al. 2004). Působení těchto parazitů by tedy mohlo vést ke změnám v poměrech pohlaví v rámci populace. Pro konkrétní jedince to zase může znamenat pokles jejich kompetiční zdatnosti nebo reprodukčního úspěchu. Obzvláště zajímavé by bylo, kdyby se příslušníci z jednotlivých linií lišili v míře ovlivnění těmito parazity, což by teoreticky mohlo ovlivnit průběh a výsledky jejich koexistence či kompetičního vyloučení. Jedná se však o pouhou spekulaci, přestože různá míra vlivu parazitů z jiných skupin na odlišné linie z kryptického druhového komplexu blešivce *G. fossarum* již byla pozorována (Westram et al. 2011a).



Obr. 1 - prekopulační pár dvou blešivců z rodu *Gammarus*. Převzato a upraveno z Borowsky (1984).

3 Kryptická diverzita a významné invazní druhy blešivců

V posledních letech se ukazuje, že celá řada druhů různonožců s velkým areálem výskytu, nejsou ve skutečnosti jednotlivé druhy, ale morfologicky kryptické druhové komplexy (Feckler et al. 2012; Cothran et al. 2013b; Lagrue et al. 2014; Galipaud et al. 2015a; Fišer et al. 2015; Copilaș-Ciocianu & Petrusek 2015; Copilaș-Ciocianu et al. 2017a). Já se ve své práci zaměřím na ty kryptické druhové komplexy blešivců, u kterých již došlo ke zkoumání ekologických interakcí mezi jednotlivými liniemi. Jmenovitě se jedná o druhový komplex *Hyalpella azteca*, který se vyskytuje v Severní i Jižní Americe (Wellborn & Cothran 2004; Cothran et al. 2013b), poté komplexy *Gammarus fossarum* (Müller et al. 2000; Feckler et al. 2012; Lagrue et al. 2014; Galipaud et al. 2015a; Copilaș-Ciocianu & Petrusek 2015; Copilaș-Ciocianu et al. 2017a) a *G. pulex* (Lagrue et al. 2014; Galipaud et al. 2015a), které se oba vyskytují v evropských sladkých vodách.

O druhovém komplexu *G. fossarum* se nyní rozepíši dopodrobna, jednak protože je relevantní i na našem území (Copilaș-Ciocianu et al. 2017a), ale i kvůli tomu, že se mu plánuji v budoucnu věnovat. Komplex *G. fossarum* má velmi velký areál rozšíření. Nachází se v západní (Lagrue et al. 2014), střední (Copilaș-Ciocianu et al. 2017a) i jihovýchodní Evropě (Copilaș-Ciocianu et al. 2014; Copilaș-Ciocianu & Petrusek 2015). Zastoupení a množství doposud objevených linií a míra jejich genetické divergence se v rámci Evropy liší, například ve Švýcarsku se potkávají tři linie (běžně označované jako A, B a C) (Müller et al. 2000), které zmiňují, protože kromě objevu samotných linií u nich byly již studovány rozdíly v habitatových preferencích a nárocích mezi liniemi. Výsledky genetických studií naznačují, že místa kde se potkávají linie A, B a C jsou sekundárními kontakty po návratu z rozdílných refugii (Müller et al. 2000; Westram et al. 2013). Tato izolace mohla dát vznik dostatečné genetické bariéry na to, aby již nedocházelo k hybridizaci. Jak ukazuje analýza prekopulačních párů, je zde vysoká preference pro příslušníky z vlastní linie (Westram et al. 2011b). To by navíc podporovalo tvrzení, že v rámci této skupiny existují spíše prezygotické reprodukční bariéry (Lagrue et al. 2014), více viz podkapitola 4.2.

Aktuálnější práce na tomto druhovém komplexu ovšem ukazují, že úroveň „rozpadu“ do samostatných linií je mnohem větší, než se myslelo (Lagrue et al. 2014; Copilaș-Ciocianu & Petrusek 2015; Galipaud et al. 2015b), a to hlavně ve střední a jihovýchodní Evropě (Copilaș-Ciocianu & Petrusek 2015; Copilaș-Ciocianu et al. 2017a). U těchto nově objevených skupin navíc ještě nedošlo ke studiu toho, jestli tyto linie (které jsou geneticky více divergované, než ty ze západní Evropy) mají rozdíly v ekologii či habitatových preferencích. Přesto, že jsou si

tyto linie na větší a hrubší škále ekologicky rozhodně podobné, mohou u nich existovat lokální rozdíly v ekologii, o kterých se ovšem zatím neví. Je navíc možné, ba pravděpodobné, že značná část kryptické diverzity v málo studovaných částech areálu tohoto komplexu stále ještě není objevena (Copilaș-Ciocianu et al. 2017a).

Speciální, a od předchozích se ekologicky lišící, jsou druhové komplexy v rámci rodu *Niphargus*, které jsou výjimečné tím, že se jedná, na rozdíl od předchozích jmenovaných, o slepé a převážně v podpovrchových vodách se vyskytující blešivce (Väinölä et al. 2008; Fišer et al. 2015), i když existují i druhy jako *N. hrabei* a *N. valachicus*, které žijí epigeicky (Copilaș-Ciocianu et al. 2017b). Já se sice rodem *Niphargus* dopodrobna zabývat nebudu, protože většina příslušníků tohoto rodu nežije v povrchových vodách, ale vzhledem k tomu, že se jedná o nesmírně diverzifikovanou a ekologicky studovanou evropskou skupinu blešivců (Väinölä et al. 2008), považuji za dobré, je alespoň krátce představit, protože se o nich několikrát v mé práci zmíním.

Kromě druhových komplexů se bude moje práce také výrazněji zabývat kompeticí invazních a původních druhů, proto krátce představím nejvýznamnější evropské invazní druhy. Jedním z nejdůležitějších je pontokaspický *Dikerogammarus villosus*, který je sice potravně spíše oportunistický omnivor (Mayer et al. 2012), ale skrze IGP se ukazuje jako velmi silný kompetitor, který původní druhy často vytlačí (Dick & Platvoet 2000; Grabowski et al. 2007; Beggel et al. 2016). Severoamerický *Crangonyx pseudogracilis* je oproti tomu malý a kompetičně slabý druh, zato je však schopen obývat prostředí s takovými fyzikálními a chemickými podmínkami, které obvykle evropským druhům nevyhovují, a tak si najde vlastní niku (Mayer et al. 2012; MacNeil & Dick 2014). Podobně je tomu u dalšího severoamerického druhu *G. tigrinus*, který je ovšem větší, zdatnější a díky své fyziologii schopný snášet vody s vyšší salinitou, což mu spolu s případnými mikrohabitatovými rozdíly v preferencích umožňuje koexistovat s původními druhy (Dick & Platvoet 1996; MacNeil & Prenter 2000). Ovšem i výše zmíněné druhové komplexy lze v rámci Evropy považovat za invazní, například druhový komplex *G. pulex* skrze vyšší agresivitu a IGP obsazuje vody v Irsku, kde vytlačuje původního *G. duebeni celticus*, a to i přestože je původní druh větší než *G. pulex* (Dick et al. 1993; Dick et al. 1995).

Problematika invazních druhů blešivců se týká i České republiky. Výše zmíněný *D. villosus* se dostal na naše území protiproudovou migrací přes Labe z Německa, a byl před několika lety nalezen až v Praze ve Vltavě (Berezina & Ďuriš 2008). *G. roeseli* je sice

původní na Moravě, ale nedávno se rozšířil i na území Čech v povodí Labe (zřejmě v důsledku lidské činnosti). Výskyt těchto druhů (obzvláště *D. villosus*) může výrazně ovlivnit složení populací blešivců v obsazených povodích (Petrušek 2006).

4 Sexuální interakce

4.1 Prekopulační párování a jeho důsledky

Jak jsem již psal výše, reprodukční cyklus samic je spojený se svlékáním exoskeletu a střežením samci (Sutcliffe 1992). Samci si přitom nemusí nutně vybírat největší samice (s potenciálně největší možnou snůškou), ale spíše ty, co jsou nejbližší svlékání (fertilnímu období) (Dick & Elwood 1992; Galipaud et al. 2015b). Prekopulační střežení se vyskytuje u korýšů, když je samice fertilní jen po omezený časový úsek. Samotné párování i délka jeho trvání jsou ovlivněny mezipohlavním konfliktem a obecně platí trend, že samci vyžadují delší dobu párování, než samice umožňují (Jormalainen 1998; Cothran 2008a). Důsledkem utvoření páru se změní relativní velikost a možnost úniku predátorům. Například vůči larvám vážek či jiným bezobratlým predátorům se pro samice může jednat o účinnou antipredační strategii. Naopak ve vztahu k predaci rybami je dlouhé párování (obzvláště pro samice) nevýhodné a selekce vede ke kratší době strávené v prekopulačním páru. Mezipohlavní konflikt tak může být výrazněji zaznamenanatelný v tocích s rybí predací (Cothran 2004).

Obecně platí, že větší samci mají větší párovací i reprodukční úspěšnost (Adams & Greenwood 1983; Naylor & Adams 1987; Cothran 2008b), i když existují vlivy jako například predace, které mohou poupravit selekční tlaky tak, že jsou při párování stejně úspěšní středně velcí i velcí jedinci (Wellborn & Bartholf 2005). Samice nejsou jen pasivní při utváření prekopulačního páru (Cothran 2008a), ale mohou samy iniciovat spárování s menším samcem. Tato výměna tradičních rolí může být reakce na blížící se svlékání, kdy i nekvalitní samec je lepší než promarněná reprodukční příležitost (Cothran 2008b).

Selekce na větší velikost samce mohla být způsobena několika faktory. Jedná se samozřejmě o možnost, že větší samec s větší silou a gnathopody snadněji přemůže samici (Wellborn & Bartholf 2005). Větší velikost může také poskytovat výhodu při kompetici s jinými samci, ovšem jako významný vliv pro selekci na větší velikost samců se jeví i souvislost mezi velikostí jejich těla a plovacími schopnostmi. Když je samec v páru větší než samice, výrazně to zvýší plovací dovednosti páru (Adams & Greenwood 1983) a riziko unesení páru proudem je nižší, než když jsou oba partneři stejně velcí (Naylor & Adams 1987). Párování na základě velikosti by tak mohlo být výraznější v tocích se silnějším proudem (Adams & Greenwood 1983; Naylor & Adams 1987).

V případě koexistence různých druhů, zejména druhů příbuzných, by mohlo dojít k pokusům o párování či kopulaci s příslušníky jiného druhu, či jiné linie. Faktorem, o němž se

v rámci druhového komplexu *G. fossarum* uvažovalo, že by mohl zvyšovat riziko párování s jedinci z jiných linií, je preference samců pro větší samice. Samec s takovou preferencí by poté mohl dát přednost větší samici z jiné linie než výrazně menší samici z vlastní linie. Ukazuje se však, že preference příslušnic z vlastní linie jsou při párování významnější než preference větších samic (Galipaud et al. 2015b). Samci mají navíc v takovém případě při kompetici s jinými samci tendenci vyhrávat ty souboje, kdy soupeří o samici z vlastní, anebo geneticky velmi příbuzné linie (Galipaud et al. 2015b).

4.2 Reprodukční interference a hybridizace

Dvě významné mezidruhové sexuální interakce, které mohou u blešivců mezi jednotlivými druhy či liniemi druhových komplexů nastat, jsou reprodukční interference a hybridizace. Reprodukční interference je párování dvou odlišných druhů, při kterém dochází ke ztrátě zdrojů (čas, energie, promarněné sexuální příležitosti) alespoň u jednoho ze zúčastněných druhů. Možným výsledkem takového párování může být ovšem i hybridizace, tudíž zkřížení těchto dvou druhů (či linií). Hybridní potomstvo může i nemusí být životaschopné, může být neplodné nebo mít výrazně snížené kompetiční schopnosti. Zatím jsem nenalezl práci, která by se věnovala tématu možné úspěšnosti hybridů blešivců. Doposud proběhlé výzkumy se spíše zaměřují na preference při prekopulačním párování mezi liniemi a na reprodukční interferenci, protože na základě několika málo doposud provedených prací se předpokládá, že ke vzniku hybridů v rámci této skupiny vlivem reprodukčních bariér v přírodě příliš často nedochází (Cothran et al. 2013b; Lagrue et al. 2014).

I když existuje práce, která se zabývá možností párování a kopulace mezi invazním a původním druhem (oba z rodu *Gammarus*), výsledky této studie ukazují, že sice k asymetrické snaze o utvoření páru se samicemi může dojít, ale ke kopulaci již nedojde (Dick & Elwood 1992). Jako významnější interakcí pro kompetici těchto dvou druhů se jeví například IGP (Dick 2008).

Identifikace vhodné samice může být ovlivněna předchozí zkušeností. Naivní samci (bez předchozí zkušenosti se samicemi jiného druhu) mohou strávit více času rozpoznáváním nevhodné partnerky. Po získání této zkušenosti ke snahám o mezidruhové párování téměř nedochází (Dick & Elwood 1992). Riziko mezidruhového párování se zvyšuje, když je samice blízko svlékání (reprodukcí) (Dick & Elwood 1992; Galipaud et al. 2015b).

O něco zajímavější, z hlediska zaměření mé práce, je možnost hybridizace a reprodukční interference u syntopicky žijících, anebo alespoň potkávajících se linií v rámci

morfologicky kryptických druhových komplexů, například druhových komplexů *H. azteca* (Cothran et al. 2013b), *G. pulex* (Lagruet et al. 2014) či *G. fossarum* (Lagruet et al. 2014; Galipaud et al. 2015b).

Při dlouhodobém styku syntopicky žijících linií druhového komplexu *H. azteca* vychází najevo, že míra reprodukční interference a párování s nevhodným partnerem (z jiné linie) je minimální, čímž samozřejmě nedochází ani k hybridizaci (Cothran et al. 2013b). V práci zaměřené na linie druhových komplexů *G. fossarum* a *G. pulex* se ovšem ukazuje, že v laboratorních podmínkách i velmi geneticky vzdálené linie (16 % divergence mitochondriálního genu pro cytochrom c oxidázu I, COI) obou těchto komplexů (linie *G. fossarum* s jinou linií *G. fossarum* a *G. pulex* s jinou linií *G. pulex*) mohou vytvořit oplodněné a vyvíjející se vajíčko, a to i přesto, že se tyto linie za standardních podmínek v přírodě nepárují. V této skupině se tedy zřetelně uplatňují prezygotické reprodukční bariéry (Lagruet et al. 2014). Ovšem to, že se oplodněné vajíčko v laboratorních podmínkách vyvíjí, neznamená, že by byl vzniklý hybrid životaschopný. I kdyby životaschopný byl, mohl by být málo konkurenceschopný nebo sterilní. Mezi liniemi by tak mohla existovat i plně vyvinutá postzygotická reprodukční bariera, což zatím nebylo předmětem zkoumání.

Pravděpodobnost párování a sexuální interference vzrůstá s genetickou blízkostí zkoumaných linií (Lagruet et al. 2014; Galipaud et al. 2015b). Například samci z komplexu *G. fossarum* vyhrávají při konfliktu s jiným samcem spíše souboje, kde soupeří o samici z vlastní anebo velmi příbuzné linie, než když se jedná o samici z linie geneticky vzdálené (Galipaud et al. 2015b). Do 4 % divergence na COI se jak linie *G. pulex*, tak linie *G. fossarum* párovaly náhodně. S vyšší genetickou divergencí párování mezi liniemi signifikantně ubývalo a okolo 15 % divergence mezi liniemi již k jejich párování v přírodních populacích prakticky nedocházelo (Lagruet et al. 2014).

Proč dochází k tomu, že se jedinci z rozdílných linií navzájem nerozpoznávají jako vhodní k párování, není zcela jasné. Jednou z možností je, že v důsledku alopatrické speciace u nich mohlo dojít k drobným morfologickým změnám, které brání v rozpoznání příslušníka odlišné linie jako vhodného partnera. Dalšími možnostmi jsou například změny v chování nebo v chemické komunikaci. Jedná se však zatím pouze o spekulace a za preferencemi k párování s příslušníky z vlastní nebo geneticky velmi blízké linie může stát i jiný (dosud nezvažovaný) mechanismus. Jak jsem již psal, u celé řady linií se neví, jaká míra preferenčního párování u nich existuje, protože mnoho z nich bylo objeveno teprve nedávno.

Na základě předchozích prací lze předpokládat, že linie druhového komplexu *G. fossarum*, které se syntopicky vyskytují na našem území, se příliš párovat nebudou, protože jsou tyto linie geneticky velmi málo příbuzné (Copilaş-Ciocianu & Petrussek 2015; Copilaş-Ciocianu et al. 2017a).

5 Predace a obranné mechanismy

5.1 Selektivní predace a antipredační mechanismy

Obecně platí, že přítomnost či nepřítomnost predátora ovlivňuje chování blešivců, jejich životní strategie a fungování společenstva (Strong Jr. 1972; Wellborn 1994; Wellborn 1995; Starry et al. 1998; Wellborn & Cothran 2007; Beggel et al. 2016). Záleží také na typu predátora a na způsobu, kterým si vybírá a loví kořist. Podle toho se blešivci přizpůsobují na vzniklé selekční tlaky například změnou tělesné velikosti (Wellborn 1994; Cothran 2004; Cothran et al. 2012). V této kapitole se zaměřím na ty případy, kdy jednotlivé druhy či linie druhových komplexů blešivců čelí různé míře a riziku predace, a na obranné mechanismy, kterými na ni reagují, a ve kterých se potenciálně mohou lišit. Vyhnu se rozebírání selektivní predace, která souvisí s rozmnožovacím procesem a mezipohlavním konfliktem, protože o ní jsem psal výše.

Fyzická přítomnost rybího predátora vede k poklesu plovací aktivity a četnosti pohybu (Starry et al. 1998). K podobné, byť slabší reakci dochází, i když je ve vodě pouze chemická stopa dravce, což je výhodný antipredační mechanismus, kdy se sníží míra pohybu ještě předtím, než predace fyzicky hrozí (Starry et al. 1998; Baumgärtner et al. 2003). V reakci na chemickou přítomnost dravce, a ve snaze vyhnout se predátorovi, se může změnit preference pro substrát směrem k tomu, který nabízí lepší možnost úkrytu (Baumgärtner et al. 2003).

Jak jsem již psal výše, predace může mít dopad i na velikost těla a životní strategie blešivců. Různé predací režimy daly vzniknout u dvou linií komplexu *H. azteca* odlišným ekotypům s různou velikostí těla a životními strategiemi, podle toho, jestli byly vystaveny predacímu tlaku ryb nebo nikoliv (Strong Jr. 1972; Wellborn 1994; Wellborn & Broughton 2008). K podobnému, byť slabšímu efektu docházelo, i když šlo o syntopicky se vyskytující linie téhož komplexu *H. azteca*, kdy linie vystavené větší míře rybí predace měly menší velikost těla a větší ostny na krunýři než linie, která nebyla pod tak velkým predací tlakem. V tomto případě by se mezi těmito liniemi mohlo jednat o kompromis mezi schopností kompetice o zdroje a obranou před predací (Wellborn & Cothran 2004). Tento jev ukazuje reakci na predátora, který si svou kořist aktivně vyhledává a loví podle její velikosti.

Ve studii, která zkoumala různou míru predace rybami mezi invazním *G. roeseli* a původním *G. pulex*, se ukazuje, že mezi těmito druhy existuje selektivní predace v neprospěch původního druhu, a to kvůli výraznějším trnům na dorsální části těla invazního *G. roeseli*. Morfologické rozdíly zvýhodňující jeden druh oproti jinému, co se týče rizika predace, by

kromě změn v chování, mohly být jedním z klíčových faktorů vedoucích ke kompetičnímu vyloučení (Bollache et al. 2006).

Selektivní predace může být posílena nebo vyvolána přítomností invazního a kompetičně silného druhu blešivce, který vytlačí původní druh mimo úkryt a způsobí tak jeho výrazně vyšší predaci. Takový synergický dopad způsobily dva invazní druhy, *Dikerogammarus villosus* a ryba *Neogobius melanostomus*. Přítomnost *D. villosus* vedla k tomu, že byl původní *G. pulex* vytlačen z úkrytů, a to zase vedlo k větší míře jeho výskytu ve vodním sloupci, kde byl následně s vyšší pravděpodobností vystaven rybí predaci, a mohlo tak snadněji dojít k jeho vytlačení (Beggel et al. 2016).

K selektivní predaci může zprostředkovaně docházet i různou mírou ovlivnění chování jednotlivých druhů parazity, kdy se při kompetici původního a invazního druhu kořistí finálních hostitelů stává častěji jen jeden ze zúčastněných (Bauer et al. 2000), více viz kapitola 7.

5.2 Intragildová predace

Jednou z nejpodstatnějších ekologických interakcí v rámci společenstev koexistujících blešivců je intragildová predace (IGP), která hraje často klíčovou roli ve výsledcích biologických invazí a jiných kompeticích (MacNeil et al. 1999; Dick 2008). IGP je myšlena predace mezi jedinci, kteří běžně soupeří o stejné zdroje, ale kteří nejsou příslušníky téhož druhu (v takovém případě by se jednalo o kanibalismus). Jednotlivé druhy se v míře tohoto chování (IGP) liší a při vzájemném kontaktu může být asymetricky více poškozován jen jeden ze zúčastněných druhů. Příkladem takového asymetrického působení je interakce mezi *G. pulex*, který při syntopickém výskytu výrazně napadá a konzumuje příslušníky druhu *C. pseudogracilis*, zatímco *C. pseudogracilis* jedince z druhu *G. pulex* nenapadá ani nekonzumuje (MacNeil et al. 1999).

Rozdílný význam IGP mezi různými druhy může souviset s jejich agresivitou (Dick et al. 1995) a velikostí (MacNeil & Dick 2014), což oboje v rámci jednoho druhu souvisí s pohlavím, protože samci bývají zpravidla větší a agresivnější (Dick & Platvoet 2000). Dalším faktorem, který ovlivňuje rozdíly v IGP, je frekvence a množství fyzických kontaktů, ke kterým mezi druhy dochází, což souvisí s jejich preferencemi pro lokální distribuci v malém měřítku (MacNeil & Dick 2014). V neposlední řadě může IGP a obecně agresivní chování ovlivňovat i přítomnost parazitů (MacNeil et al. 2003a; MacNeil et al. 2003b). Tyto

faktory, které ovlivňují IGP a její důsledky pro případnou kompetici či koexistenci blešivců, rozeberu detailněji níže.

S vyšší pravděpodobností jsou IGP postihnuti svlékající se jedinci, protože mají měkký exoskelet a sníženou možnost obrany (MacNeil & Prenter 2000). Následkům IGP mohou podlehnout i jedinci, kteří se právě nesvlékají, například když jsou z výrazně menšího druhu (MacNeil et al. 1999), či když je jeden z konkurentů výrazně dravější (Dick & Platvoet 2000). Častěji jsou při IGP agresory samci a jejichmi oběťmi jsou zase častěji samice (Dick et al. 1995; Dick & Platvoet 2000; MacNeil et al. 2003a).

V důsledku fyzického napadání a IGP může u více postiženého druhu dojít ke změně substrátu směrem k původně méně vyhovujícímu (van Riel et al. 2007; Luštrik et al. 2011). Ke změně substrátu však může dojít, i když kompetičně silnější druh ten slabší nekonzumuje, ale pouze ho zraňuje nebo přispívá k vyšší hladině jeho stresu či mortality (van Riel et al. 2007). Během výše zmíněné studie však nedošlo ke svlékání, což je u výzkumu IGP významný faktor, a kdyby ke svlékání došlo, třeba by se zaznamenala i dokonaná predace mezi blešivci.

Preference rozdílného mikrohabitatu může být dána čistě povahou druhu, nikoliv až vlivem vzájemných mezidruhových interakcí (MacNeil & Prenter 2000; MacNeil & Dick 2014). Nicméně různé nároky a tolerance v rámci habitatových preferencí mohou umožnit i koexistenci, která by jinak kvůli silné IGP nebyla možná, např. mezi *C. pseudogracilis* a druhy z rodu *Gammarus* (MacNeil & Dick 2014). Z výše uvedeného vyplývá, že je potřeba o jednotlivých interakcích uvažovat v souvislosti s více faktory (vliv a míra IGP v souvislosti s habitatovými preferencemi), aby v rámci zkoumání nedocházelo k dezinterpretaci příčin pozorovaných jevů. Někdy je opravdu náročné odlišit, zda je hlavním mechanismem IGP, či jestli se jedná o mikrohabitatové preference nebo o distribuci, která je vzniklá (či vynucená) přítomností jiného druhu.

Zajímavým, ale málo prostudovaným faktorem potenciálně ovlivňujícím míru IGP je parazitismus. Ví se, že parazité dokáží ovlivnit chování svých hostitelů a mezihostitelů (MacNeil et al. 2003a; MacNeil et al. 2003b). Mikrosporidie *Pleistophora* sp. napadá jen původní *G. d. celticus* a invazní druhy (*G. pulex*, *G. tigrinus* a *C. pseudogracilis*) neinfikuje. Navíc napadení parazitem vedlo ke skryté virulenci, kdy původní *G. d. celticus* nevykazoval snížení fitness sám o sobě, ale ve smíšených pokusech vykazoval nižší míru predace na

menších invazních druzích, a sám byl častěji obětí predace než když nakažen nebyl (MacNeil et al. 2003a).

Zatímco výše popsáný případ vedl k znevýhodnění původního druhu, lze nalézt i opačný scénář, kde by naopak ovlivnění parazitickým vrtejším *Echinorynchus truttae* mohlo, když ne zvrátit, tak alespoň zpomalit invazi. Tento parazit se častěji vyskytuje v populacích nepůvodního druhu *G. pulex* a má v rámci nakažených populací rovněž větší prevalenci. Za předpokladu, že nebyl nakažen původní *G. d. celticus*, vykazoval *G. pulex* nižší míru IGP (MacNeil et al. 2003b). Vzhledem k významnosti IGP pro fungování společenstev blešivců by bylo zajímavé, kdyby se vlivu parazitů na IGP a obecně agresivní chování, věnovalo v rámci této skupiny více prací.

Zajímavou otázkou je, zda IGP hraje významnou roli i v rámci koexistence kryptických druhů, podobně jako v případě biologických invazí. Žádnou takovou práci jsem nenašel, ale myslím, že různá míra IGP by se mohla vyskytovat například při opětovném setkání linií, které čelily různým predačním tlakům, na základě čehož výrazně divergovaly ve velikosti (Wellborn & Cothran 2004; Wellborn & Bartholf 2005; Cothran et al. 2013a). Je možné, že se jedná o natolik významnou interakci, že když se objeví rozdílná míra IGP mezi do té doby syntopicky se vyskytujícími liniemi, dojde pak v poměrně krátkém časovém horizontu k vytlačení jedné linie druhou.

Při vyhodnocování vzájemné IGP a jejích dopadů na možnou koexistenci či kompetiční vyloučení je potřeba vždy brát do úvahy i míru kanibalismu, která se vyskytuje uvnitř jednotlivých druhů, protože může mít logický dopad na rozsah ovlivnění těchto druhů navzájem (Dick et al. 1993). Na závěr bych rád zmínil práci, která mi přijde unikátní zkoumáním míry IGP a mezidruhových interakcí mezi povrchovými a podpovrchovými druhy blešivců. V ní se ukazuje, že jak IGP od *G. pulex*, tak kanibalismus od dospělců *Niphargus timavi*, poškozují juvenilní jedince podpovrchového *N. timavi*, což může vést ke změně v preferencích pro substrát u těchto juvenilních jedinců (Luštrik et al. 2011). Míra agresivního chování a jevů s ním souvisejících (např. kanibalismus, IGP, kompetice o prostor), má nezastupitelné místo v ekologii sladkovodních blešivců, a to jak při kompetici mezi příslušníky stejného druhu, ale i mezi jednotlivými druhy či liniemi druhových komplexů.

6 Habitatové nároky a koexistence

6.1 Distribuce mezi habitaty a kompetice o prostor

Rozdílné mikrohabitatové preference a rozložení druhů v rámci společného habitatu jsou významným a značně studovaným prvkem jejich soužití (MacNeil et al. 1999; MacNeil & Prenter 2000; Luštrik et al. 2011) a je potřeba ho dávat do souvislosti s jinými studovanými vlivy, jako je například kompetice o prostor mezi samotnými blešivci (MacNeil & Prenter 2000; MacNeil & Platvoet 2005; Luštrik et al. 2011). Distribuci jedinců v rámci habitatu ovlivňuje celá řada faktorů, včetně parazitace (MacNeil et al. 2003d) či predace (Baumgärtner et al. 2003). Možnost rozdílné mikrodistribuce a přizpůsobení se rozdílným podmínkám může vést k umožnění syntopické koexistence více druhů blešivců (MacNeil & Prenter 2000; MacNeil & Platvoet 2005). Druhy ale mohou mít obdobné preference pro substrát (MacNeil et al. 1999) a v takovém případě výsledek jejich interakce výrazně záleží na jiných vlivech, jako například na množství a způsobu interakcí mezi těmito nebo jinými druhy (MacNeil et al. 1999; Dick 2008). V důsledku přítomnosti jiného blešivce, který je silnější ve fyzické kompetici, někdy slabší druh změní typ substrátu, aby se takto vyhnul konfrontaci, kterou by nevyhrál (MacNeil & Platvoet 2005; van Riel et al. 2007; Luštrik et al. 2011).

Distribuce v toku se může měnit i v rámci jednoho druhu, například vlivem rozdílů mezi noční a denní pohybovou aktivitou. Dalšími faktory, které ovlivňují prostorovou distribuci, jsou hustota populace či její složení (jestli se jedná o juvenilní či dospělé jedince) (Elliott 2005). Jednotlivé druhy se zase mohou lišit v míře nočního driftu (MacNeil et al. 2003c; MacNeil & Dick 2014). Výběr mikrohabitatu je do značné míry určen i velikostí těla. Větší jedinci si vybírají substrát tvořený většími částicemi (Adams et al. 1987). Dále se míra pohybu a preference pro klidnější či více tekoucí části toku mohou odvíjet od přítomnosti či absence predátora (Dahl & Greenberg 1996). Například v přítomnosti ryb mohou blešivci méně plovat ve vodním sloupci a spíše se držet u dna (Starry et al. 1998). Vliv na distribuci má i případné nerovnoměrné rozložení potravních zdrojů v habitatu (Dahl & Greenberg 1996). Je dobré zvážit, že i když dospělci mezi sebou přímo soupeřit o prostor nemusí, juvenilní stádia druhu, která jsou více náchylná na IGP a kanibalismus, takto postižena být mohou. V důsledku toho u juvenilních jedinců jednoho z druhů může dojít k změně v substrátových preferencích (Luštrik et al. 2011).

Kompetici mohou ovlivnit i rozdíly v chování, včetně míry, frekvence a načasování nočního driftu, což bylo popsáno u původních druhů rodu *Gammarus* a invazního *C.*

pseudogracilis. Když došlo k syntopickému výskytu, menší a kompetičně slabší *C. pseudogracilis* měl výrazně nižší míru driftu a zůstával spíše zahrabaný v porovnání s výrazně aktivnějšími druhy rodu *Gammarus* (MacNeil & Dick 2014). Podobný scénář byl popsán i v jiné studii zahrnující tentokrát pouze druhy rodu *Gammarus*. Původní a větší *G. d. celticus* má větší míru nočního driftu, než nepůvodní a menší *G. tigrinus* (MacNeil et al. 2003c). Takto se může slabší druh behaviorálně vyhnout kompetici a případně i IGP, která by pro něj mohla být fatální, čímž může dojít k jejich syntopickému výskytu (MacNeil et al. 2003c; MacNeil & Dick 2014). Preferenci pro různé mikrohabitaty a oblast toku s vyšším proudem může ovlivnit i promoření parazity (MacNeil et al. 2003c). Při vyhodnocování jevů souvisejících s habitatovými preferencemi by se proto měl dát pozor na jejich vliv.

Velmi často jsou rozdíly v mikrodistribuci dány čistě rozdílným vývojem a fyziologickými možnostmi druhu snášet například různé koncentrace kyslíku (MacNeil & Dick 2014) či salinitu (Dick & Platvoet 1996). Menší a v kompetici slabší druh *C. pseudogracilis* preferuje méně tekoucí části toku a stojaté vody s nižším obsahem kyslíku, tudíž podmínky, které jsou nepříznivé pro původní druhy z rodu *Gammarus*. Tím je umožněna alespoň částečná koexistence v rámci vodního toku, využitím rozdílných mikrohabitátových stanovišť. Tato schopnost se uplatňuje i ve větším měřítku. *C. pseudogracilis* je schopen obsadit stojaté vody, kde se druhy rodu *Gammarus* vůbec nevyskytují, a najít si tak niku, kterou místní druhy blešivců neobsadily (MacNeil & Dick 2014).

Díky odlišné morfologii se mohou druhy lišit v habitatových preferencích či ve své ekologii (mohou například využívat odlišnou potravní niku, více viz podkapitola 6.2) (Mayer et al. 2012; Copilaș-Ciocianu & Boroș 2016). Rozdílnou distribuci či nároky mohou mít mezi sebou ale i kryptické linie téhož druhového komplexu, což se studovalo například u komplexů *H. azteca* (Wellborn & Cothran 2007) a *G. fossarum* (Eisenring et al. 2016). Části toků ve Švýcarsku, kde se častěji nacházela linie A z druhového komplexu *G. fossarum*, byly charakterizovány širšími koryty, větším množstvím většího štěrku a kamenů a menším množstvím makrofyt, než v úsecích toku, kde se nacházela linie B (Eisenring et al. 2016). Ovšem sami autoři této studie uvádějí, že je potřeba ještě důkladněji prozkoumat rozdělení ekologických nároků, obzvláště v lokálním měřítku a v místech, kde se tyto linie vyskytují syntopicky. Podstatné je, že se v rámci tohoto druhového komplexu vyvinuly, alespoň mezi některými z mála studovaných linií, rozdíly v environmentálních preferencích, jako například pro substrát, nadmořskou výšku či pH (Müller et al. 2000; Eisenring et al. 2016) a v

senzitivě na různé chemické látky (Feckler et al. 2012). Různá míra citlivosti může také souviset s tím, že zatímco linie B se častěji vyskytuje v oblastech bez lesů a s větším lidským vlivem, linie A má distribuci opačnou (Eisenring et al. 2016). Jedná se však o porovnání pouze dvou linií v rámci nesmírně diverzifikovaného druhového komplexu. U celé řady linií se o možných rozdílech v habitatových preferencích neví, a to hlavně proto, že mnoho z nich bylo objeveno teprve nedávno (např. Copilaș-Ciocianu & Petrušek 2015; Copilaș-Ciocianu et al. 2017a). Obdobné rozdíly mohou, ale i nemusí existovat. Záleží na tom, jak dlouho byly jednotlivé linie izolované, a jestli v průběhu tohoto odloučení čelily jiným selekčním tlakům. V důsledku toho se mohou například lehce odlišit v rámci adaptace na lokální podmínky, což se významněji projeví až při následném sekundárním kontaktu (Leibold & McPeck 2006).

Rozdílnou a navzájem komplementární prostorovou distribuci můžeme pozorovat i v rámci vegetační zóny jezera mezi třemi syntopickými liniemi druhového komplexu *H. azteca* (Wellborn & Cothran 2007). Může se jednat o adaptace vedoucí k tomu, aby nedocházelo k vzájemné kompetici. Linie jsou navíc vystaveny různé míře selektivní predace, což má vliv na velikost těla a životní strategie příslušníků jednotlivých linií (Wellborn & Cothran 2004; Cothran et al. 2013a), o čemž pojednávám v následující kapitole.

6.2 Funkční morfologie a životní strategie

Předpokládá se, že rozdělení nik je klíčový faktor, který umožňuje soužití organismů v přírodě. K charakterizaci niky mnohých živočišných druhů, respektive k odhadnutí způsobu a schopnosti využívat odlišné zdroje, se často používá funkční morfologie (Mayer et al. 2012; Fišer et al. 2015; Copilaș-Ciocianu et al. 2017b). Například velikost těla se dává do souvislosti se schopností kompetice o zdroje (Copilaș-Ciocianu et al. 2017b), délka tělních přívěšků může souviset s preferencemi pro substrát. Dlouhé a tenké antény se vyskytují u podpovrchových druhů, které jsou schopny se pohybovat v malých mezerách v substrátu (Copilaș-Ciocianu et al. 2017b). Odlišný tvar a morfologie příústních částí těla může zase napovídat o různých potravních strategiích (Mayer et al. 2012). Celkový tvar těla (to, jestli je blešivec spíše štíhlý nebo robustní) naznačuje, k jakým kompromisům byl v rámci svého evolučního vývoje přiměřen. Tvar těla je totiž ovlivňován hned několika faktory a je potřeba ho optimalizovat, aby vzhledem ke konkrétní životní strategii byly všechny v přiměřeném poměru uspokojeny. Jmenovitě se jedná o schopnost plovat, dýchat a pohybovat se mezi různě velkými částicemi substrátu (Copilaș-Ciocianu et al. 2017b).

Příkladem použití funkční morfologie k odhadnutí rozdílných potravních nik (pomocí morfologie příústních částí těla) je porovnání čtyř syntopicky koexistujících druhů blešivců v Bodamském jezeře, a to i přestože se na první pohled jeví jejich koexistence jako nepravděpodobná (Mayer et al. 2012). Jedná se o druhy: *D. villosus*, *C. pseudogracilis*, *G. roeseli* a *G. lacustris* (Mayer et al. 2012). *D. villosus*, který je díky svému vlivu na společenstva blešivců skrze IGP často považován za značně dravého blešivce (Dick & Platvoet 2000; Grabowski et al. 2007), na základě této morfologické analýzy spadá spíše do kategorie oportunistického omnivora (Mayer et al. 2012). *C. pseudogracilis* je zase uzpůsoben ke konzumaci detritu a mrtvých organismů (Mayer et al. 2012), což mu spolu se schopností snášet habitaty s nižším obsahem kyslíku umožňuje vyhnout se konkurenčně zdatnějším druhům (MacNeil & Dick 2014). *G. roeseli* je zdá se přizpůsoben seškrabávání perifytonu z povrchu substrátu, zatímco *G. lacustris* může efektivně konzumovat potravu tvořenou výrazně menšími částicemi než ostatní blešivci v Bodamském jezeře (Mayer et al. 2012). Každý z druhů si tedy může ve velkém a heterogenním habitatu najít přesně tu svojí potravní a habitatovou niku, která je pro něj optimální (Mayer et al. 2012).

Oproti tomu druhy se stejnou nebo velmi podobnou morfologií mají jen velmi malou možnost divergovat např. v hlavním zdroji potravy, a tak by pro ně selekčním mechanismem mohlo být právě rozdílné chování a nároky na podmínky prostředí (Eisenring et al. 2016), či vlivy selektivní predace (Wellborn & Cothran 2007; Cothran et al. 2013a). Ve studii na kryptických, či alespoň morfologicky a ekologicky podobných druzích z rodu *Niphargus* se ukazuje, že morfologicky podobné druhy a linie se spolu syntopicky vyskytují v lokálním měřítku jen zřídka, přestože ve větším měřítku zastávají v ekosystému téměř stejnou úlohu (Fišer et al. 2015). Naopak druhy blešivců s rozdílnou morfologií a životními strategiemi (jako např. časování rozmnožování) se syntopicky vyskytují s mnohem vyšší frekvencí (např. Mayer et al. 2012; MacNeil & Dick 2014; Copilaș-Ciocianu & Boroș 2016). Morfologicky kryptické druhy by se tedy neměly automaticky považovat za ekologicky ekvivalentní a schopné koexistence přes neutrální dynamiku (Fišer et al. 2015).

Jak jsem již psal výše, tak v rámci druhového komplexu *H. azteca* existují syntopické linie, které čelí různé míře rybí predace a dochází tím u nich k rozdílu ve velikosti těla (Wellborn & Cothran 2004). Takovýto kompromis a diferenciací nik je přesně něco, co by se u morfologicky kryptických (a původně možná i ekologicky ekvivalentních) linií očekávalo při vystavení různým selekčním tlakům (Cothran et al. 2013a). Autoři dříve jmenovaných studií se ovšem na základě empirického testu nedomnívají, že rozdíly ve využívání zdrojů a

schopnosti vyhýbání se predátorům jsou natolik velké, aby spolu mohly tyto linie dlouhodobě koexistovat (Cothran et al. 2015).

Je pochopitelné, že například změna velikosti těla s sebou nese potřebu určitého kompromisu v životních strategiích, jako je množství a kvalita potomstva, a že tyto dvě vlastnosti organismu (morfologie a životní strategie) podléhají společnému vývoji (Wellborn & Cothran 2004; Fišer et al. 2013). Životní strategie ovlivňují fungování a úspěšnost různých druhů blešivců. Například charakteristické vlastnosti pro invazně úspěšné pontokaspické druhy blešivců jsou dřívější dospívání, větší počet rozmnožovacích cyklů za sezónu a vyšší tolerance k nepříznivým podmínkám prostředí, než je tomu u střeoevropských druhů (Grabowski et al. 2007), které během svého vývoje nebyly vystaveny tak častým a náhlým změnám prostředí. Pontokaspické druhy musely čelit častým výkyvům salinity, čímž se patrně staly odolnější i na znečištění prostředí způsobené člověkem (Grabowski et al. 2007). Časté fluktuace prostředí by také mohly souviset se zvýšenou mírou agresivního chování, které může sloužit jako prostředek pro rekolonizace a má za následek lepší konkurenceschopnost při kompetici o prostor a IGP, jak je vidět u *D. villosus* (MacNeil & Platvoet 2005; van Riel et al. 2007; Rewicz et al. 2014).

7 Vlivy parazitů

Paraziti mají často schopnost manipulace s mezipřehostiteli, aby tak zvládli uskutečnit své často komplikované životní cykly (Bakker et al. 1997; MacNeil et al. 2003b; Bauer et al. 2005). Blešivci jsou častými mezipřehostiteli pro parazity, jejichž finálními hostiteli jsou ryby či jiní obratlovci, a mnohdy jsou manipulováni k chování, které vede k většímu riziku predace finálním hostitelem (Bakker et al. 1997; MacNeil et al. 2003b; Bauer et al. 2005). Dochází k tomu snížením fotofobie (Bakker et al. 1997; Bauer et al. 2000), vznikem rozdílu v plovacích aktivitách (MacNeil et al. 2003b; Bauer et al. 2005), změnou preferencí pro mikrohabitat (MacNeil et al. 2003b) anebo tím, že barevně výrazný parazit učiní blešivce, spolu se změnou jeho chování, více viditelným a dostupným pro predaci (Bakker et al. 1997).

Existují i situace, kdy vliv parazitů může mít dopad na fungování celého společenstva blešivců a významně ovlivnit výsledek kompetice či biologické invaze. Jak jsem již detailněji popsal výše v podkapitole o intragildové predaci, rozdílný vliv parazitů na IGP různých druhů blešivců může vést k usnadnění kompetičního vyloučení (MacNeil et al. 2003a), ale i k jejich potenciální koexistenci, či alespoň zpomalení kompetičního vyloučení mezi původními a invazními druhy (MacNeil et al. 2003b).

Tato situace byla pozorována například ve východní Francii u původního *G. pulex* a invazního *G. roeseli*, kdy se tyto dva fotofobní druhy liší ve změnách chování po napadení parazitickým vrtejšem *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala). Původní druh se stal silně fotofilním a náchylným pro predaci rybami, zatímco invazní *G. roeseli* své chování nezměnil (Bauer et al. 2000). V zajímavém kontrastu je reakce stejných druhů na podobného vrtejše (*Polymorphus minutus*), jehož definitivním hostitelem je ale pták. V tomto případě se změnilo chování (vyšší frekvence plování ve vodním sloupci) u invazního *G. roeseli* i původního *G. pulex*. U původního druhu je změna chování opět poněkud větší než u invazního (Bauer et al. 2005).

Vzhledem k nastíněné míře vlivu parazitů se o to zajímavější jeví možné rozdíly v náchylnosti na napadení parazitem mezi jednotlivými liniemi druhových komplexů. Ukazuje se, že vrtejši rodu *Polymorphus* se patrně adaptovali na nejčtetnějšího hostitele, který se ve Švýcarsku vyskytuje (jednu z linií druhového komplexu *G. fossarum*), zatímco druhá zkoumaná linie byla při vystavení parazitovi infikována méně často (Westram et al. 2011a). Rozdílnému působení parazitů na různé linie druhových komplexů blešivců je momentálně

věnováno jen málo prací, ale z hlediska ekologických interakcí syntopických linií se může jednat o významné a relevantní téma, které stojí za bližší prozkoumání.

8 Experimentální přístupy

V návaznosti na tuto bakalářskou práci chci začít pracovat na diplomové práci, ve které budu zkoumat ekologické interakce mezi jednotlivými liniemi druhového komplexu *G. fossarum* na našem území. Ze začátku se budu věnovat hlavně akvariálním pokusům a následně možná budu případné pozorované jevy ověřovat a kombinovat s pomocí vlastních terénních pozorování. V této kapitole uvedu výběr některých zajímavých metodologických výzev a praktických příkladů, které by mohly být při plánování budoucího výzkumu relevantní.

Při zkoumání jakýchkoliv interakcí, jak v akvariálních podmínkách, tak v terénu, je důležité zvážit, jaké jsou potenciální metodologické problémy. Prvním problémem zkoumání kryptických druhů (linií) je jejich rozeznávání. Při zkoumání divergovaných komplexů je vhodné podívat se, zda existují nějaké morfologické znaky, podle kterých by šly linie snadněji odlišit. Objev rozdílného zbarvení mezi liniemi výrazně zjednodušil párovací pokusy v rámci „kryptického“ druhového komplexu *H. azteca* (Cothran et al. 2013b). Pakliže specifické rozdíly v morfologii nejsou nebo ještě nebyly nalezeny, je potřeba použít k odlišení linií jiný přístup, např. molekulární metody, což může být nákladné. Determinaci pomocí DNA lze zefektivnit například tím, že místo sekvenace nebo jiné nákladné koncové metody se navrhnou primery pro druhově specifické sekvence konkrétních genů, které pak slouží k odlišování jednotlivých linií pouze na základě vizualizace výsledků PCR na gelu. Na tomto způsobu identifikace jednotlivých linií druhového komplexu *G. fossarum*, které se vyskytují na našem území, momentálně v rámci své diplomové práce pracuje Tereza Rutová z naší katedry. Pro mnohé typy pokusů by stačilo, kdyby se jedinci z různých linií (získaných z odlišných a lokalit s ověřeným výskytem pouze jedné linie) označily rozdílnou značkou. Já sám jsem si vyzkoušel, že značení olejovými barvami je schopno na krunýřích blešivců vydržet i několik týdnů.

Při zkoumání sexuálních interakcí a potenciální hybridizace mezi liniemi, je dobré nechat samice projít více než jedním svlékacím cyklem (Cothran et al. 2013b). I když u blešivců není uchovávání spermatu doloženo (Sutcliffe 1992), může být výsledek pokusu při prvním svlékání ovlivněn tím, že samice mohly být již oplodněné z doby, kdy měly přístup k samcům svého druhu (linie) v přírodě (Cothran et al. 2013b).

Při studiu kompetice o prostor je zase dobré nechat jedince v pokusu dostatečně dlouho, aby došlo ke svlékání, čímž by se výrazně zvýšila možnost zachycení případné IGP (van Riel

et al. 2007). V případě interakcí, kde je důležitá dostupnost potravy či habitatové preference, je dobré zvažovat, že některý substrát může být zároveň potravou (například zbytky rostlin a vodní vegetace) a je tedy dobré tomuto zkreslení výsledků předcházet, buď použitím umělých rostlin nebo používáním nakrmených (či alespoň srovnatelně hladových) jedinců (MacNeil et al. 1999). Stejně tak v rámci studia distribuce, kompetice o prostor a IGP by se mělo zkontrolovat, zda pokusní jedinci nejsou infikováni parazity, kteří jsou schopni výsledky ve všech těchto oblastech ovlivnit (viz kapitola 7).

9 Závěr

Blešivci jsou z hlediska ekologických interakcí nesmírně zajímavou a v některých aspektech často studovanou skupinou. Značná část publikovaných prací se zabývá invazními druhy, ale s rozkrýváním rozsahu a důležitosti morfologicky kryptických druhových komplexů přibývá i prací zaměřujících se na toto téma. Přesto existuje celá řada otázek, které rozhodně stojí za bližší zkoumání. Vzhledem k objevům velkého množství evolučně odlišných linií v posledních letech nebylo zatím možné prozkoumat jejich ekologii. Dokonce není možné, u drtivé většiny z nich, s jistotou říci, jestli existují mezi liniemi pevně dané rozdíly v morfologii, nebo jestli mají tyto hypotetické rozdíly ekologický význam. Detailnější prozkoumání morfologie jednotlivých linií by mohlo přinést nejenom zjednodušení experimentální metodiky, ale v případě, že by tyto rozdíly byly na částech těla používaných výzkumníky k funkční morfologii, mohly by v takovém případě nastinit i možné divergence v ekologii mezi příslušníky jednotlivých linií.

Na základě doposud provedených studií o sexuálních interakcích se zdá, že míra reprodukční interference při syntopickém výskytu je mezi jednotlivými liniemi nízká, a že při preferenčním párování hraje roli míra genetické rozdílnosti mezi testovanými liniemi. Přesné mechanismy, pomocí kterých k tomu dochází, ale zatím nejsou známy. Také z provedených studií není jasné, jestli v rámci hybridizace může vzniknout životaschopné potomstvo, popřípadě jaká může být kvalita těchto hybridů. Vzhledem k tomu, že v laboratorních podmínkách se po spárování geneticky velmi odlišných linií začalo utvářet vyvíjející se vajíčko, je otázka kvality případných hybridů (či jejich potenciální neživotaschopnost) pro budoucí výzkum více než zajímavá. Všechny případné pokusy by samozřejmě bylo zajímavé porovnat i se skutečností na konkrétních lokacích, například pomocí molekulární analýzy jaderného genomu zjistit, zda v přírodě skutečně dochází či nedochází k hybridizacím. Alternativním přístupem by mohlo být posbírání právě se párujících jedinců a prozkoumání, s jakou frekvencí se párují s příslušníky z vlastní nebo z cizí linie. Kdyby k párování nedocházelo vůbec, logicky by také nedocházelo k hybridizaci.

Při kompetici mezi původními a invazními druhy blešivců se jako nejčastěji studovaný a nejvýznamnější faktor uvádí kompetice o prostor a IGP (či jinak řečeno různé formy agresivního chování). Je zajímavé, že v rámci kryptických druhových komplexů se této ekologické interakci nevěnuje téměř žádný prostor a je zmiňována pouze v diskuzích, když se mezi jednotlivými liniemi vyskytují rozdíly v průměrné velikosti. Vzhledem k tomu, že se kromě IGP u většiny druhů běžně vyskytuje i kanibalismus (obzvláště na menších, juvenilních

či svlékajících se jedincích), je dobře možné, že by mohla různá míra IGP mezi odlišně velkými liniemi existovat, pokud se spolu dostanou do sekundárního kontaktu.

V souvislosti s agresivním chováním a kompeticí o prostor (což oboje může souviset s případnou distribucí blešivců při jejich syntopickém výskytu) je potřeba zmínit, že na tyto (ale i mnohé jiné) aspekty ekologie blešivců mohou mít vliv paraziti. Dopad parazitů může být někdy tak velký, že ovlivní koexistenci či kompetiční vyloučení mezi dvěma či více druhy invazních a původních blešivců. U některých linií kryptického druhového komplexu *G. fossarum* se zjistilo, že se mohou lišit v míře rizika napadení parazitem, a bylo by velmi zajímavé zjistit, jestli se takové rozdíly nalézají i u dalších linií a parazitů, popřípadě jestli mají vliv na jejich ekologii či chování v takové míře, aby také ovlivnily výsledky interakcí mezi jedinci z různých linií.

Vzhledem k tomu, jak málo se ví o ekologii nedávno objevených linií, jsme si spolu s mým školitelem vytipovali dvě otázky, které chceme v budoucnu zkoumat. Jedná se o potenciální párování mezi příslušníky z různých linií *G. fossarum*, které se potkávají na našem území, a jejich lokální distribuci na mikroměřítku a případné habitatové preference.

10 Seznam literatury

- Adams J. & Greenwood P.** (1983). Why are males bigger than females in precopula pairs of *Gammarus pulex*? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 13(4), 239–241.
- Adams J., Gee J., Greenwood P., McKelvey S. & Perry R.** (1987). Factors affecting the microdistribution of *Gammarus pulex* (Amphipoda): an experimental study. *Freshwater Biology*, 17(2), 307–316.
- Bakker T. C. M., Mazzi D. & Zala S.** (1997). Parasite-induced changes in behavior and color make *Gammarus pulex* more prone to fish predation. *Ecology*, 78(5), 1098–1104
- Bauer A., Trouvé S., Grégoire A., Bollache L. & Cézilly F.** (2000). Differential influence of *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala) on the behaviour of native and invader gammarid species. *International Journal for Parasitology*, 30(14), 1453–1457.
- Bauer A., Haine E., Perrot-Minnot M. J. & Rigaud T.** (2005). The acanthocephalan parasite *Polymorphus minutus* alters the geotactic and clinging behaviours of two sympatric amphipod hosts: the native *Gammarus pulex* and the invasive *Gammarus roeseli*. *Journal of Zoology*, 267, 39–43.
- Baumgärtner D., Koch U. & Rothhaupt K. O.** (2003). Alteration of kairomone-induced antipredator response of the freshwater Amphipod *Gammarus roeseli* by sediment type. *Journal of Chemical Ecology*, 29(6), 1391–1402.
- Beggel S., Brandner J., Cerwenka A. F. & Geist J.** (2016). Synergistic impacts by an invasive amphipod and an invasive fish explain native gammarid extinction. *BMC Ecology*, 16(1), 1–13.
- Beracko P., Sýkorová A. & Štangler A.** (2012). Life history, secondary production and population dynamics of *Gammarus fossarum* (Koch, 1836) in a constant temperature stream. *Biologia*, 67(1), 164–171.
- Berezina N. A. & Ďuriš Z.** (2008). First record of the invasive species *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) in the Vltava river (Czech Republic). *Aquatic Invasions*, 3(4), 455–460.
- Bollache L., Kaldonski N., Troussard J. P., Lagrue C. & Rigaud T.** (2006). Spines and behaviour as defences against fish predators in an invasive freshwater amphipod. *Animal Behaviour*, 72(3), 627–633.
- Borowsky B.** (1984). The use of the males gnathopods during precopulation in some Gammaridean Amphipods. *Crustaceana*, 47(3), 245–250.
- Coleman C.O. & Gonzalez E. R.** (2006). New hyalellids (Crustacea, Amphipoda, Hyalellidae) from Lake Titicaca. *Organisms Diversity and Evolution*, 6(3), 218–219.
- Copilaș-Ciocianu D., Grabowski M. & Petrusek A.** (2014). Zoogeography of epigeal freshwater amphipoda (Crustacea) in Romania: Fragmented distributions and wide altitudinal variability. *Zootaxa*, 3893(2), 243–260.
- Copilaș-Ciocianu D. & Petrusek A.** (2015). The southwestern Carpathians as an ancient centre of diversity of freshwater gammarid amphipods: insights from the *Gammarus fossarum* species complex. *Molecular Ecology*, 24(15), 3980–3992.
- Copilaș-Ciocianu D. & Boroș, B. V.** (2016). Contrasting life history strategies in a phylogenetically diverse community of freshwater amphipods (Crustacea: Malacostraca). *Zoology*, 119(1), 21–29.

- Copilaş-Ciocianu D., Rutová, T., Pařil P. & Petrusek A.** (2017a). Epigean gammarids survived millions of years of severe climatic fluctuations in high latitude refugia throughout the Western Carpathians. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 112, 218-229.
- Copilaş-Ciocianu D., Fiřer C., Borza P., Balázš G., Angyal D. & Petrusek A.** (2017b). Low intraspecific genetic divergence and weak niche differentiation despite wide ranges and extensive sympatry in two epigean *Niphargus* species (Crustacea: Amphipoda). *Zoological Journal of the Linnean Society*, doi 10.1093/zoolinnean/zlw031.
- Cothran R. D.** (2004). Precopulatory mate guarding affects predation risk in two freshwater amphipod species. *Animal Behaviour*, 68(5), 1133–1138.
- Cothran R. D.** (2008a). Phenotypic manipulation reveals sexual conflict over precopula duration. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62(9), 1409–1416.
- Cothran R. D.** (2008b). The mechanistic basis of a large male mating advantage in two freshwater amphipod species. *Ethology*, 114(12), 1145–1153.
- Cothran R.D., Chapman K., Stiff A. & Relyea R.** (2012). “Cryptic” direct benefits of mate choice: choosy females experience reduced predation risk while in precopula. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66(6), 905–913.
- Cothran R.D., Henderson K. A., Schmidenberg D. & Relyea R.** (2013a). Phenotypically similar but ecologically distinct: Differences in competitive ability and predation risk among amphipods. *Oikos*, 122(10), 1429–1440.
- Cothran R. D., Stiff A. R., Chapman K., Wellborn G. & Relyea R.** (2013b). Reproductive interference via interspecific pairing in an amphipod species complex. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67(8), 1357–1367.
- Cothran R. D., Noyes, P. & Relyea, R.** (2015). An empirical test of stable species coexistence in an amphipod species complex. *Oecologia*, 178(3), 819–831.
- Dahl J. & Greenberg L.** (1996). Effects of habitat structure on habitat use by *Gammarus pulex* in artificial streams. *Freshwater Biology*, 36, 487–495.
- Dick J. T. A. & Elwood R. W.** (1992). Coexistence and exclusion among *Gammarus* species: behavioral avoidance of interspecific precopulation by male *G. pulex* (Amphipoda). *Oikos*, 64(3), 541–547.
- Dick J. T. A., Montgomery W. I. & Elwood R. W.** (1993). Replacement of the indigenous amphipod *Gammarus duebeni celticus* by the introduced *G. pulex*: differential cannibalism and mutual predation. *Journal of Animal Ecology*, 62(1), 79–88.
- Dick J. T. A., Elwood R. W. & Montgomery W. I.** (1995). The behavioural basis of a species replacement: differential aggression and predation between the introduced *Gammarus pulex* and the native *G. duebeni celticus* (Amphipoda). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 37(6), 393–398.
- Dick J. T. A. & Platvoet D.** (1996). Intraguild predation and species exclusions in amphipods: the interaction of behaviour, physiology and environment. *Freshwater Biology*, 36(2), 375–383.
- Dick J. T. A. & Platvoet D.** (2000). Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminates both native and exotic species. *Proceedings of the Royal Society B – Biological Sciences*, 267(267), 977–983.

- Dick J. T. A.** (2008). Role of behaviour in biological invasions and species distributions; lessons from interactions between the invasive *Gammarus pulex* and the native *G. duebeni* (Crustacea: Amphipoda). *Contribution to Zoology*, 77(2), 91–98.
- Eisenring M., Altermatt F., Westram A. M. & Jokela J.** (2016). Habitat requirements and ecological niche of two cryptic amphipod species at landscape and local scales. *Ecosphere*, 7(5), e01319.
- Elliott J. M.** (2005). Day-night changes in the spatial distribution and habitat preferences of freshwater shrimps, *Gammarus pulex*, in a stony stream. *Freshwater Biology*, 50(4), 552–566.
- Feckler A., Thielsch A., Schwenk K., Schulz R. & Bundschuh M.** (2012). Differences in the sensitivity among cryptic lineages of the *Gammarus fossarum* complex. *Science of the Total Environment*, 439, 158–164.
- Fišer C., Zigmajster M. & Zakšek V.** (2013). Coevolution of life history traits and morphology in female subterranean amphipods. *Oikos*, 122(5), 770–778.
- Fišer Ž., Altermatt F., Zakšek V., Knapič T. & Fišer C.** (2015). Morphologically cryptic amphipod species are “ecological clones” at regional but not at local scale: a case study of four *Niphargus* species. *PLoS ONE*, 10(7), e0134384.
- Galipaud M., Bollache L., Wattier R., Dubreuil C., Dechaume-Moncharmont F. X & Lagrue C.** (2015a). Overestimation of the strength of size-assortative pairing in taxa with cryptic diversity: a case of Simpson’s paradox. *Animal Behaviour*, 102, 217–221.
- Galipaud M., Gauthey Z., Turlin J., Bollache L. & Lagrue C.** (2015b). Mate choice and male–male competition among morphologically cryptic but genetically divergent amphipod lineages. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69(12), 1907–1916.
- Grabowski M., Bacela K. & Konopacka A.** (2007). How to be an invasive gammarid (Amphipoda: Gammaroidea) - Comparison of life history traits. *Hydrobiologia*, 590(1), 75–84.
- Hou Z., Li J. & Li S.** (2014). Diversification of low dispersal crustaceans through mountain uplift: a case study of *Gammarus* (Amphipoda: Gammaridae) with descriptions of four novel species. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 170(4), 591–633.
- Jahnke M., Smith J. E., Dubuffet A. & Dunn A. M.** (2013). Effects of feminizing microsporidia on the masculinizing function of the androgenic gland in *Gammarus duebeni*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 112(2), 146–151.
- Jormalainen V.** (1998). Precopulatory mate guarding in Crustaceans: male competitive strategy and intersexual conflict. *The Quarterly Review of Biology*, 73(3), 275–304.
- Kamaltynov R. M.** (1999). On the higher classification of Lake Baikal amphipods. *Crustaceana*, 72(8), 933–944.
- Kelly D. W., Dick J. T. A. & Montgomery W. I.** (2002). The functional role of *Gammarus* (Crustacea, Amphipoda): shredders, predators, or both? *Hydrobiologia*, 485, 199–203.
- Kelly A., Hatcher M. J. & Dunn A. M.** (2004). Intersexuality in the amphipod (*Gammarus duebeni*) results from incomplete feminization by the vertically transmitted parasitic sex ratio distorter (*Nosema granulosis*). *Evolutionary Ecology*, 18, 121–132.
- Lagrue C., Wattier R., Galipaud M., Gauthey Z., Rullmann J. P., Dubreuil C., Rigaud T. & Bollache L.** (2014). Confrontation of cryptic diversity and mate discrimination within *Gammarus pulex* and

- Gammarus fossarum* species complexes. *Freshwater Biology*, 59(12), 2555–2570.
- Leibold M. A. & McPeck M. A.** (2006). Coexistence of the Niche and Neutral Perspectives in Community Ecology. *Ecology*, 87(6), 1399–1410.
- Luštrik R., Turjak M., Kralj-Fišer S. & Fišer C.** (2011). Coexistence of surface and cave amphipods in an ecotone environment. *Contributions to Zoology*, 80(2), 133–141.
- MacNeil C., Dick J. T. A. & Elwood R. W.** (1997). The trophic ecology of freshwater *Gammarus* spp. (Crustacea: Amphipoda): Problems and perspectives concerning the functional feeding group concept. *Biological Reviews*, 72(3), 349–364.
- MacNeil C., Elwood R. W. & Dick J. T. A.** (1999). Differential microdistributions and interspecific interactions in coexisting *Gammarus* and *Crangonyx* amphipods. *Ecography*, 22(4), 415–423.
- MacNeil C. & Prenter J.** (2000). Differential microdistributions and interspecific interactions in coexisting native and introduced *Gammarus* spp. (Crustacea: Amphipoda). *Journal of Zoology*, 251(3), 377–384.
- MacNeil C., Dick J. T. A., Hatcher M. J., Terry R. S., Smith J. E. & Dunn A. M.** (2003a). Parasite-mediated predation between native and invasive amphipods. *Proceedings of the Royal Society B - Biological Sciences*, 270(1521), 1309–1314.
- MacNeil C., Fielding N. J., Dick J. T. A., Briffa M., Prenter J., Hatcher M. J. & Dunn A. M.** (2003b). An acanthocephalan parasite mediates intraguild predation between invasive and native freshwater amphipods (Crustacea). *Freshwater Biology*, 48(12), 2085–2093.
- MacNeil C., Dick J. T. A., Hatcher M. J. & Dunn A. M.** (2003c). Differential drift and parasitism in invading and native *Gammarus* spp. (Crustacea: Amphipoda). *Ecography*, 26(4), 467–473.
- MacNeila C., Fieldinga N. J., Hume K. D., Dick J. T. A., Elwood R. W., Hatcher M. J. & Dunn A. M.** (2003d). Parasite altered microdistribution of *Gammarus pulex* (Crustacea: Amphipoda). *International Journal for Parasitology*, 33(4), 291–293.
- MacNeil C. & Platvoet D.** (2005). The predatory impact of the freshwater invader *Dikerogammarus villosus* on native *Gammarus pulex* (Crustacea: Amphipoda); influences of differential microdistribution and food resources. *Journal of Zoology*, 267(1), 31–38.
- MacNeil C. & Dick J. T. A.** (2014). Physicochemical tolerance, habitat use and predation are drivers of patterns of coexistence and exclusion among invasive and resident amphipods. *Freshwater Biology*, 59(9), 1956–1969.
- Mayer G., Maas A. & Waloszek D.** (2012). Coexisting native and non-indigenous gammarideans in Lake Constance - comparative morphology of mouthparts (Crustacea, Amphipoda, Gammaridea). *Spixiana*, 35(2), 269–285.
- Müller J., Partsch E. & Link A.** (2000). Differentiation in morphology and habitat partitioning of genetically characterized *Gammarus fossarum* forms (Amphipoda) across a contact zone. *Biological Journal of the Linnean Society*, 69(1), 41–53.
- Naylor C. & Adams J.** (1987). Sexual dimorphism, drag constraints and male performance in *Gammarus duebeni*. *Oikos*, 48(1), 23–27.
- Petrusek A.** (2006). *Crustacea - Korýši*. in **Mlíkovský J. & Stýblo P.** (eds.) *Nepůvodní druhy fauny a flory České republiky*. Praha: ČSOP, 227–241.

- Rewicz T., Grabowski M., MacNeil C. & Bączela-Spychalska K.** (2014). The profile of a “perfect” invader – the case of killer shrimp *Dikerogammarus villosus*. *Aquatic Invasions*, 9(3), 267–288.
- van Riel M. C., Healy E. P., van der Velde C. & bij de Vaate A.** (2007). Interference competition among native and invader amphipods. *Acta Oecologica*, 31(3), 282–289.
- Starry O., Wanzenböck J. & Danielopol D. L.** (1998). Tendency of the amphipod *Gammarus roeseli* Gervais to colonize coarse sediment habitats under fish predation pressure. *International Review of Hydrobiology*, 83(1992), 371–380.
- Strong Jr. D. R.** (1972). Life history variation among populations of an amphipod (*Hyalella azteca*). *Ecology*, 53(6), 1103–1111.
- Strong Jr. D. R.** (1973). Amphipod amplexus, the significance of ecotypic variation. *Ecology*, 54(6), 1383–1388.
- Sutcliffe D. W.** (1992). Reproduction in *Gammarus* (Crustacea, Amphipoda): basic processes. *Freshwater Forum*, 2, 102–128.
- Väinölä R., Witt J. D. S., Grabowski M., Bradbury J. H., Jazdzewski K. & Sket B.** (2008). Global diversity of amphipods (Amphipoda; Crustacea) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595(1), 241–255.
- Wellborn G. A.** (1994). Size-biased predation and prey life histories: a comparative study of freshwater amphipod populations. *Ecology*, 75(7), 2104–2117.
- Wellborn G. A.** (1995). Predator community composition and patterns of variation in life history and morphology among *Hyalella* (Amphipoda) populations in southeast Michigan. *The American Midland Naturalist*, 133(2), 322–332.
- Wellborn G. A. & Cothran R. D.** (2004). Phenotypic similarity and differentiation among sympatric cryptic species in a freshwater amphipod species complex. *Freshwater Biology*, 49, 1–13.
- Wellborn G. A. & Bartholf S. E.** (2005). Ecological context and the importance of body and gnathopod size for pairing success in two amphipod ecomorphs. *Oecologia*, 143(2), 308–316.
- Wellborn G. A. & Cothran R. D.** (2007). Niche diversity in crustacean cryptic species: complementarity in spatial distribution and predation risk. *Oecologia*, 154(1), 175–183.
- Wellborn G. A. & Broughton R. E.** (2008). Diversification on an ecologically constrained adaptive landscape. *Molecular Ecology*, 17(12), 2927–2936.
- Westram A. M., Baumgartner C., Keller I. & Jokela, J.** (2011a). Are cryptic host species also cryptic to parasites? Host specificity and geographical distribution of acanthocephalan parasites infecting freshwater *Gammarus*. *Infection, Genetics and Evolution*, 11(5), 1083–1090.
- Westram A. M., Jokela, J. Baumgartner C. & Keller I.** (2011b). Spatial distribution of cryptic species diversity in European freshwater amphipods (*Gammarus fossarum*) as revealed by pyrosequencing. *PLoS ONE*, 6(8), e23879.
- Westram A. M., Jokela J. & Keller I.** (2013). Hidden biodiversity in an ecologically important freshwater amphipod: differences in genetic structure between two cryptic species. *PLoS ONE*, 8(8), e69576.