Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Bakalářská práce

Jak významné jsou kanibalismus a intraguild predace ve společenstvech vodního hmyzu?

Miroslav Peroutka

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

České Budějovice 2010

Peroutka M. 2010: Jak významné jsou kanibalismus a intraguild predace ve společenstvech vodního hmyzu? [How important are cannibalism and intraguild predation for aquatic insect communities? Bc. Thesis, in Czech] – 37 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

Anotace :

Cannibalism and intraguild predation in the communities of aquatic insects are reviewed. Special attention is paid to the relationship of predator and prey size and to the impact of cannibalism and intraguild predation on population dynamics and individual life histories. Detection of prey and predator and antipredator strategies are also reviewed. The review is complemented by laboratory experiments on selected species of dragonflies.

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 20.12. 2010 …….....

Miroslav Peroutka

Poděkování:

Chtěl bych poděkovat především svému školiteli Davidu Boukalovi za pomoc všeho druhu. Dále děkuji Janu Klečkovi a Luboši Havlanovi zejména za pomoc při odchytech larev vážek, pomoc při jejich chovu v klimaboxu a některé podnětné připomínky k mojí práci. Velký dík patří také Františku Sládečkovi za zasvěcení do tajů programu R a užitečné rady k práci s daty. Nakonec bych rád poděkoval svým rodičům za podporu při studiu.

Cíle práce

Cílem literární rešerše je shromáždit a analyzovat literární údaje týkající se intenzity interakcí a role velikosti predátora a kořisti u kanibalismu a intraguild predace (IGP, IG predace) v potravních sítích malých vodních nádrží se zaměřením na vodní hmyz.

Cílem experimentální části práce je na základě laboratorních pokusů s larvami vybraných druhů vážek vyhodnotit míru kanibalismu a intraguild predace a zjistit, zda predátoři preferují určitou velikost kořisti a zda může kanibalismus a intraguild predaci ovlivnit typ podkladu.

Obsah

1. Úvod 1

1.1 Vodní hmyz 1

1.2 Charakteristika larev vážek 2

2. Rešerše 3

2.1 Uvedená literatura 3

2.2 Kanibalismus 4

2.2.1 Příčiny kanibalismu 4

2.2.2 Následky kanibalismu 5

2.2.3 Role velikostní distribuce v populaci kanibalů 6

2.2.4 Vliv velikosti těla na vztah predátor-kořist u kanibalismu 7

2.3 Intraguild predace 10

2.3.1 Vliv velikosti těla na vztah predátor-kořist u IGP 11

2.4 Způsob detekce kořisti/predátora 14

2.5 Antipredační chování 15

2.6 Přehled vybraných kanibalistických a IGP experimentů 18

3. Praktická část 21

3.1 Úvod 21

3.2 Materiál a metodika 21

3.2.1 Modelové organismy 21

3.2.2 Experimentální uspořádání 22

3.2.3 Měření jedinců 23

3.2.4 Testované hypotézy 23

3.2.5 Použitá statistika 24

3.3 Výsledky 24

3.3.1 Vliv velikosti kořisti a predátora na uskutečnění kanibalismu 25

3.3.2 Vliv podkladu na dobu přežití kořisti 26

3.4 Diskuse 26

3.5 Závěr 27

4. Summary 29

5. Použitá literatura 30

6. Přílohy 34

1. Úvod

1.1 Vodní hmyz

Mezi vodní hmyz patří druhy, které žijí část svého života nebo celý život ve vodě. Je to velmi diverzifikovaná skupina, u které se nezávisle na sobě vyvinulo mnoho podobných forem a strategií napomáhajících životu ve vodě (Usinger 1956). Naprostá většina je vázána na sladkovodní prostředí a jen minimum druhů najdeme ve vodě slané. Mezi vodní hmyz spadají druhy z 29 řádů, přičemž u většiny z nich ve vodě žijí nedospělá stádia, zatímco dospělec je suchozemský. Zástupci některých skupin žijí ve vodě po celý život. Vodní hmyz hraje důležitou roli v dynamice vodních společenstev. Například larvy komárů, jepic či chrostíků se živí rostlinným materiálem a mají tak významné postavení v přeměně organické hmoty. Jiné skupiny jako vážky, někteří vodní brouci a ploštice jsou predátoři (Usinger 1956).

Jedním z řádů, který má dospělce žijící mimo vodní prostředí, zatímco jeho nedospělá stádia žijí ve vodě, jsou vážky (Odonata). Vážky jsou hmyzem s proměnou nedokonalou. Rozdělujeme je do dvou hlavních větví (podřádů), a to Anisoptera a Zygoptera. Jejich larvy (nymfy) žijí v nejrůznějších vodních stanovištích jako jsou rybníky, mokřady, rašeliniště, pískovny, různé tůně, ale i tekoucí vody (Hanel a Zelený 2000). Larvy vážek jsou hlavním předmětem zájmu mé práce vzhledem k tomu, že nejvíce prací na kanibalismus a intraguild predaci u vodního hmyzu se věnuje právě jim (viz kapitola 2.1) a zvolil jsem je také jako modelové organismy v experimentální části práce.

1.2 Charakteristika larev vážek

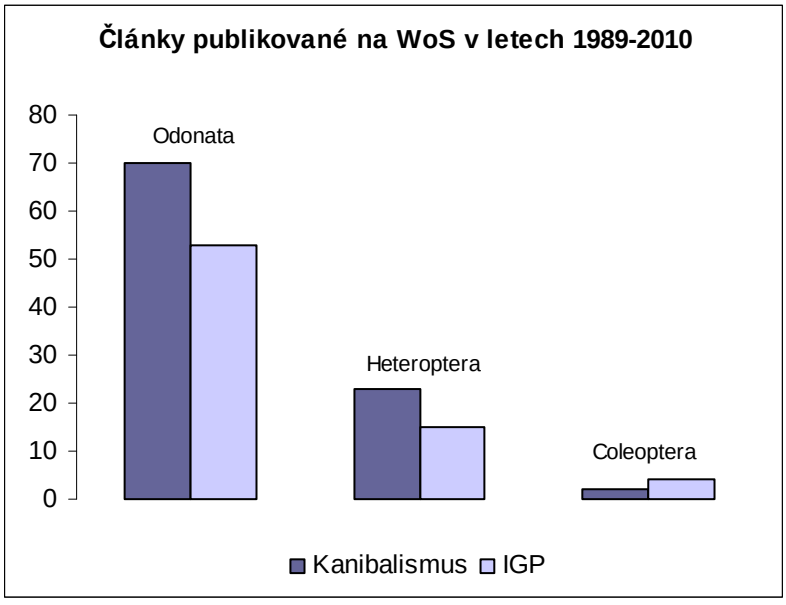
V larválním stádiu mohou vážky žít i několik let a během svého vývoje projdou zpravidla 10–15ti stadii, i když tento počet není stálý a může se, stejně jako doba vývoje, měnit. Larvy vážek ve vodě dýchají zprvu celým povrchem těla, později pomocí rektálních tracheálních žaber. Pohybují se za pomoci končetin, vlněním těla nebo výtryskem vody z anální dýchací dutiny (Hanel a Zelený 2000). Larvy jsou stejně jako dospělci dravé a zejména larvy velkých vážek patří ve společenstvech menších vodních tůní bez ryb a jiných dravých obratlovců mezi vrcholné predátory (McPeek 1998). Svou kořist detekují zrakem, pomocí chemických, ale i mechanických stop (Ferris a Rudolf 2007, Rebora *et al*. 2004). Velmi často loví larvy jiných druhů vážek a běžně se u nich setkáme s kanibalismem. Své kořisti se larvy zmocňují pomocí speciálně vyvinutého ústního ústrojí. Jejich spodní pysk je přeměněn ve vymrštitelnou masku, která zachytí kořist a přisune ji k ústům. Malou kořist polykají celou, větší rozmělní v čelistech (Hanel a Zelený 2000).

2. Rešerše

2.1 Uvedená literatura

Rešeršní část mé práce se zabývá kanibalismem a tzv. intraguild predací u dravého vodního hmyzu a jevy, které je mohou ovlivňovat. Tato problematika není zcela pochopená a věnuje se jí relativně málo prací. Při vyhledávání prací na tato témata jsem zjistil, že zejména v případě dravých vodních ploštic a brouků bylo dosud publikováno jen málo studií (u vodních ploštic to bylo 23 prací zaměřených na kanibalismus a 15 na IG predaci, u brouků 2 práce zaměřené na kanibalismus a 4 na IG predaci) a nejvíce pozornosti bylo věnováno vážkám (71 prací se zaměřením na kanibalismus a 53 na IG predaci) (Obrázek 1).

Především mě zajímalo, jak ovlivňuje velikost predátora a kořisti kanibalismus a intraguid predaci a jaké důsledky má tento vztah na fungování populací, jejich dynamiku a přežívání jedinců. Dále jsem se zaměřil na to, jak predátor vnímá přítomnost kořisti a naopak a dále způsoby, kterými se kořist snaží detekci zabránit. Rešerše je zakončena přehledem vybraných článků experimentálně zkoumajících problematiku kanibalismu a intraguild predace u larev vážek (Tabulka 1).



Obrázek 1. Počty článků publikovaných v letech 1989–2010 a uvedených na Web of Science se zaměřením na kanibalismus a intraguild predaci (IGP) u vážek (Odonata), vodních ploštic (Heteroptera) a vodních brouků (Coleoptera). Způsob vyhledávání článků viz Přílohy.

2.2 Kanibalismus

Vnitrodruhová predace (kanibalismus) označuje proces zabití a zkonzumování jedince stejného druhu (Polis 1981). Protože se kanibalismus ve většině případů vyskytuje u jedinců z téže populace, je to jedna z nejjednodušších trofických interakcí.

Dříve byl kanibalismus považován za jakýsi nenormální proces, nebo snad dokonce za něco, co nemá ve správném fungování přírodních procesů co dělat. S rostoucí informovaností se ekologové o kanibalismus začali více zajímat, ale přesto převažovaly názory, že jde o děj velice vzácný (Polis 1981).

Dnes víme, že kanibalismus je v živočišné říši naprosto běžný a je jedním z hlavních faktorů v biologii mnoha živočišných druhů (Polis 1981). Ovlivňuje vývoj jedinců, jejich chování, vnitrodruhové i mezidruhové vztahy jako je kompetice o zdroje, ale i strukturu celých populací, čímž zasahuje i do fungování ekosystémů.

2.2.1 Příčiny kanibalismu

Ke kanibalismu se jedinci uchylují zejména v případech, kdy mají nedostatek alternativní kořisti. Favorizován je zejména tehdy, když je energetická ziskovost z jedinců vlastního druhu vysoká (Nishimura a Isoda 2004). Zabití a konzumace jedince téhož druhu pak kanibalovi poskytne dostatek živin a navíc ho zbaví konkurence nebo dokonce budoucího potenciálního predátora (Hopper *et al*. 1996). Kanibalismus proto s velkou pravděpodobností slouží k regulaci populací tam, kde jsou omezené zdroje potravy (Fincke 1994). Kanibalismus se však může vyskytnout i v jiných případech. Sežráním konkurentů, budoucích potenciálních predátorů nebo malých konkurence neschopných jedinců může kanibal zvýšit svou zdatnost (fitness) i v případě, pokud je ostatního jídla dostatek, čímž si zajistí například větší velikost v dospělosti a s ní související výhody (Hopper *et al*. 1996).

2.2.2 Následky kanibalismu

Zkoumání vlivu kanibalismu na populaci má zásadní význam v pochopení jeho fungování. Kanibalismus může mít na populaci pět hlavních účinků (Claessen *et al*. 2004):

- regulace velikosti populace
- stabilizace populace
- destabilizace populace
- bistabilita, kdy se populace může ustálit ve 2 stabilních stavech
- změny ve velikostní struktuře dané populace.

Tyto účinky kanibalismu pak mohou vyústit například v cyklickou populační dynamiku, vznik velikostně rozdělené populace, zahrnující hustou trpasličí třídu živící se na alternativních zdrojích a třídu obrů, kteří se živí hlavně kanibalisticky, případně ve složité změny v potravním řetězci (Claessen *et al*. 2004). Vedle těchto širších souvislostí kanibalismus ovlivňuje samotné jedince. Studie rizika predace na larvách vážek *Libellula depressa* například prokázaly v larválním vývoji velkou plasticitu typickou pro různá pohlaví (Mikolajewski *et al*. 2007). V důsledku rizika predace dochází k různým změnám v tempu růstu, velikosti, aktivitě i délce vývoje jedinců (Johansson a Rowe 1999, Wohlfahrt *et al*. 2007). Pokud jsou například později vylíhlé instary vodního hmyzu vystaveny kanibalismu, mění se jejich chování a aktivita, což může vyústit v jejich urychlený rozvoj a jejich ještě větší kanibalistické chování vůči další generaci. Navíc takoví jedinci často dospějí rychleji, ale jejich velikost v dospělosti je menší (Johansson a Rowe 1999). To vše může mít dopad na velikost a stabilitu celé populace.

2.2.3 Role velikostní distribuce v populaci kanibalů

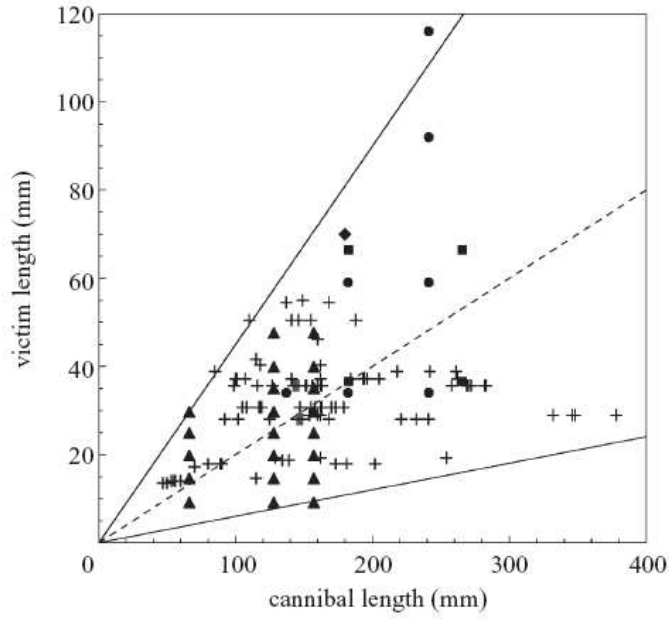
Velikost těla ovlivňuje klíčové procesy v životní historii jedinců, jako je jejich růst, spotřeba potravy, úmrtnost nebo výběr stanoviště a určuje sílu ekologických interakcí (Rudolf 2006). Distribuce velikosti jedinců v populaci má tedy zásadní význam pro pochopení chování samotných jedinců i celých populací, a také pro pochopení ekologických a evolučních procesů (Van Buskirk 1989, 1992, 1993).

Většina druhů podstoupí během své ontogeneze značné změny ve velikosti, což vede ke koexistenci různých velikostních tříd (Rudolf 2008). Díky této diverzifikaci může prostředí poskytnout populaci dostatek potravy, protože různé velikostní třídy jedinců využívají jiný druh potravy a nekonkurují si o zdroje. Na druhou stranu zde mohou vznikat interakce, které dlouhodobě mění dynamiku populace. Především ve vodních potravních sítích má většina druhů mnoho odlišných velikostních tříd a kanibalismus je zde velmi častý (Rudolf 2007). Přítomnost menších jedinců stejného druhu je totiž jedním z rozhodujících faktorů, které vznik kanibalismu umožňují. Kanibalismus, který populaci mohl stabilizovat v době nedostatku zdrojů, může tuto populaci i ohrozit, pokud velcí kanibalové způsobují vysokou mortalitu malých jedinců a přežití některé z velikostních tříd je tak ovlivněno většími velikostními třídami.

Vlivy kanibalismu na strukturu populace, přežití a růst jedinců a jejich chování zkoumal například Van Buskirk (1992). Ve své práci se zabýval interakcemi věkových a velikostních tříd larev vážky *Aeshna juncea*, která má obvykle 12 instarů. Počátkem léta jsou přítomny ve vodě 3 kategorie larev: tři roky staré larvy v závěrečné fázi vývoje, asi dva roky staré středně velké larvy a malé larvy staré asi jeden rok. Studie prokázala, že jídelníček velkých larev je širší než u malých larev: obecně byly v potravě *A. juncea* nejvíce zastoupeny druhy pakomárovitých (Chironomidae) a perlooček (Cladocera), u malých larev pak nejvíce lasturnatky (Ostracoda). Velké larvy měly navíc významný negativní vliv na přežití dvou menších kategorií larev, což mělo za následek i změny v jejich chování. Menší dvě velikostní kategorie se mnohem méně vyskytovaly v místech, kde byly i larvy velké a navíc se změnila i jejich aktivita během dne. Zatímco velké larvy byly asi 5,1× hojnější v noci než za denního světla, malé byly v noci hojnější jen 1,5×. To znamená, že velké larvy vyvolávají u malých larev antipredační chování (viz kapitola 2.5), které minimalizuje riziko střetu s kanibalem.

2.2.4 Vliv velikosti těla na vztah predátor-kořist u kanibalismu

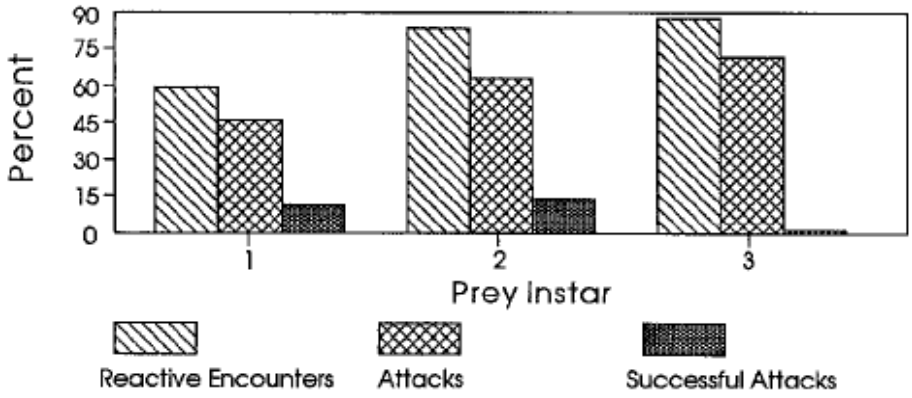
Na velikosti závisí, jestli bude predátor schopen kořist ulovit nebo ne. Rozlišujeme jak spodní hranici velikosti, kdy daný predátor malou kořist nedokáže zachytit, tak horní hranici, kdy už je pro něho nemožné kořist přemoci (Claessen *et al*. 2004) (Obrázek 2). Ačkoliv se kanibalismus v naprosté většině případů objevuje mezi větším predátorem a menší kořistí, v některých výjimečných případech se může objevit v situaci opačné. Například tehdy, pokud u většího jedince probíhá ekdyze nebo kuklení a je tedy vůči menšímu bezbranný nebo tehdy, když na většího jedince zaútočí skupina menších jedinců (Polis 1981).



Obrázek 2. Délka kořisti vynesená proti délce kanibala pro okouna říčního, *Perca fluviatilis*. Symboly bodů: jednotlivá pozorování. Plné čáry: předpokládaný spodní a horní limit velikosti kořisti a kanibala pro výskyt kanibalismu. Přerušovaná čára: předpokládaná optimální délka kořisti pro daného kanibala. Převzato z práce Claessen *et al*. (2000).

Větší jedinci bývají mnohem více agresivní vůči okolí než ti menší. To může být dáno tím, že mají větší energetické nároky, a tak se snaží útočit a ulovit více kořisti. Bylo zjištěno, že u největších jedinců s rostoucí velikostí kořisti dochází ke zvýšení četnosti setkání a útoků, ale míra úspěšnosti útoku na většího jedince naopak klesá (Streams 1994). Při experimentech s larvami znakoplavky *Notonecta undulata* tak Streams (1994) například zjistil, že 4. instar *N. undulata* mnohem více útočil na 3. instar než na 2. a 1. instar, ale úspěšnost ulovení takto

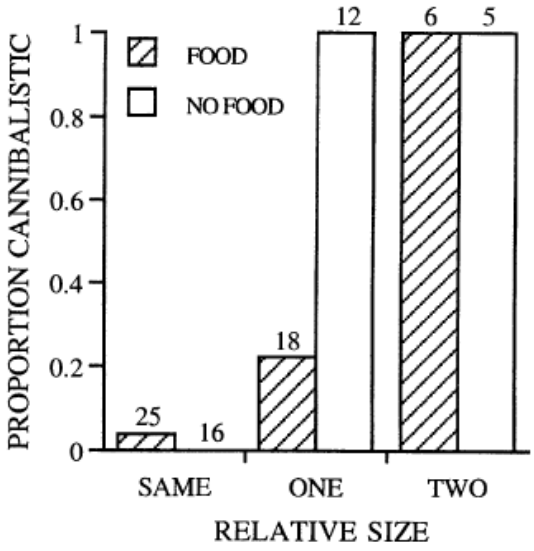
velké kořisti rapidně klesla (Obrázek 3). To podporuje tvrzení ze studie autorů Claessen *et al*. (2004) o existenci horní hranice velikosti kořisti. Zvýšenou míru útoků na větší kořist Streams (1994) vysvětluje zvětšením reaktivní vzdálenosti, protože pokud je kořist větší, snáze ji dravec zahlédne. V jeho zorném poli se tak pravděpodobně nalézá více potenciálních kořistí či konkurentů, na které pak útočí.



Obrázek 3. Vztah mezi procentem všech setkání, kdy došlo k reakci na druhého jedince („reactive encounters“), setkání, která vyústila v útok („attacks“) a setkání, která vyústila v úspěšný útok („successful attacks“) u *Notonecta undulata*. Převzato z práce Streams (1994).

V populacích s kanibaly tedy existuje velikostní hierarchie, podle které jsou větší jedinci dominantnější a agresivnější vůči menším (Fincke 1994, Hopper *et al*. 1996). Kanibalismus byl v experimentu Hoppera *et al*. (1996) na vážkách *Epitheca cynosura* neobvyklý u larev stejného instaru, vyšší u larev lišících se o jeden instar a téměř všudypřítomný tam, kde se larvy lišily o dva instary (Obrázek 4).

Fincke (1994) prováděl měření u motýlice *Megaloprepus coerulatus* a zkoumal, jak kanibalismus různě velkých jedinců ovlivňuje tyto populace. Zjistil, že ačkoli byl v daném prostoru (jednalo se o zaplavené dutiny stromů) dostatek potravy, velká larva přesto většinou zabila tu menší. To souhlasí s tím, že by se jednalo o zbavení se potravní konkurence (Hopper *et al*. 1996). Z laboratorního experimentu mimo dutiny, kdy Fincke (1994) kombinoval dvojice různě velkých larev, které spolu umístil do jedné nádoby, vyplynulo, že středně velké a malé larvy rostou v přítomnosti těch velkých pomaleji, než když žijí samostatně. Velké larvy rostou stejně rychle jak v přítomnosti ostatních menších larev, tak samostatně.



Obrázek 4. Experiment zkoumající kanibalismus u párů larev vážky *Epitheca cynosura* lišících se o 0 („same“), 1 („one“) a 2 („two“) instary. Čísla nad sloupci zobrazují celkový počet zkoumaných párů. Na ose y je vynesena míra kanibalismu. Převzato z práce Hopper *et al*. (1996).

Hopper *et al*. (1996) také zmiňují, že hustota larev a jejich velikost mění míru kanibalismu přímo, zatímco množství potravy nepřímo. Nicméně podrobné studium přímých a nepřímých vlivů v populacích s výskytem kanibalismu je složité a pravděpodobně je ovlivněno mnoha vedlejšími vlivy od různých faktorů prostředí po predaci jinými druhy. I když je tato problematika v současnosti podrobně zkoumána, zatím stále mnohému nerozumíme (Rudolf 2008).

Přehled hlavních experimentů vztahujících se k tématu této kapitoly (Fincke 1994, Hopper *et al*. 1996, Johansson a Rowe 1999, Streams 1994, Van Buskirk 1989, Van Buskirk 1992, Van Buskirk 1993) jsem shrnul v kapitole 2.6 v Tabulce 1.

2.3 Intraguild predace

Analogií kanibalismu u mezidruhových interakcí je intraguild predace (IGP, IG predace). Ta je charakterizována jako predace mezi konkurenty různých druhů, t.j. jeden predátor se vedle společné kořisti živí i druhým predátorem (Claessen *et al*. 2004). Podobně definují IG predaci Holt a Polis (1997), podle kterých se jedná o zabíjení a pojídání kořisti predátorem jiného druhu, kdy predátor může ke krmení využít i zdrojů potravy této kořisti, a proto jsou v této interakci predátor a kořist potenciálně vykořisťovatelskými konkurenty.

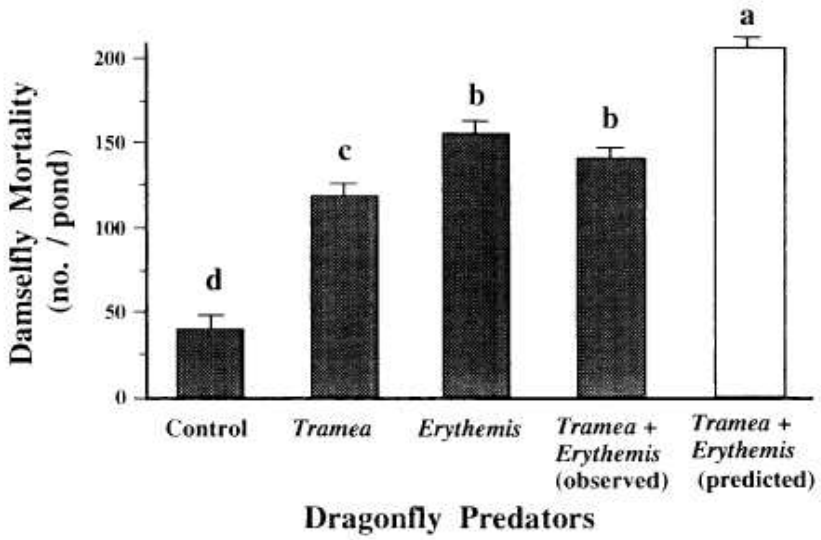
Jak silnou interakci představuje IG predace ve vodních ekosystémech ve srovnání s kanibalismem? Předpokládalo se, že pokud vedle sebe žijí dvě populace různých druhů, je míra útoků a zabití výrazně vyšší u IG predace než u kanibalismu, i když se různě velcí jedinci stejné populace a tedy potenciální kanibalové setkávají mnohem častěji (např. Ilmonen a Suhonen 2006). Tuto domněnku však vyvracejí jiná pozorování, kdy byla míra predace vyšší u kanibalismu než u IG predace. Má se za to, že právě vyšší míra úmrtnosti v důsledku kanibalismu než v důsledku IG predace umožňuje soužití populací dvou druhů, přičemž s rostoucí hustotou populace odlišného druhu se míra kanibalismu snižuje (Nishimura a Isoda 2004, Rudolf 2008). Dosavadní poznatky v tomto směru však nejsou jednoznačné, protože IGP interakce jsou komplikované a mechanismy vedoucí k rozdílu v míře kanibalismu a IG predace jsou málo prozkoumané.

Vedle mnohých přímých i nepřímých vlivů, které mohou IG predaci ovlivnit, se předpokládá, že rozdíly mezi mírou IG predace a kanibalismu mohou být druhově specifické a mohou se výrazně lišit i u blízce příbuzných druhů. Bylo například zjištěno, že aktivita a agrese vůči jedincům stejného nebo jiného druhu může být u odlišných druhů různá (Ilmonen a Suhonen 2006). Vedle toho míru kanibalismu a IG predace může ovlivnit fakt, že kořist i predátor mohou mít nahraditelné či nenahraditelné účinky (Crumrine 2005). Nahraditelnost znamená, že jeden druh predátora může být ve své funkci zastoupen jiným, který má na kořist stejné účinky jako předchozí (viz část 2.3.1). Tato nahraditelnost se může měnit s velikostí jedinců (Griffen a Byers 2006).

2.3.1 Vliv velikosti těla na vztah predátor-kořist u IGP

Stejně jako u samotného kanibalismu hraje velikost významnou roli i v IG predaci. IG predace má také na jedince podobné účinky jako kanibalismus, to znamená, že podobně působí na vývoj jedinců, jejich rychlost růstu či na jejich aktivitu (Suhling a Lepkojus 2001). Suhling a Lepkojus (2001) při zkoumání IG predace u larev druhů *Sympetrum fonscolombii* a *Orthetrum cancellatum* také zaznamenali nejvíce střetů mezi dravci podobné velikosti, stejně jako jiní autoři u kanibalismu (Streams 1994), přičemž úspěšnost zachycení kořisti stoupá, je-li predátor větší. Stejně jako u kanibalismu jsou vrámci IG predace jedinci vylíhlí dříve obecně zvýhodněni oproti jedincům, kteří se vylíhnou později (Padeffke a Suhling 2003).

Významným zjištěním je, že interakce mezi různými velikostními kategoriemi mohou při IG predaci podporovat přežití kořisti, přičemž různé velikosti dravců podporují jejich vzájemné soužití tam, kde k IG predaci dochází (Crumrine 2005, Wissinger a McGrady 1993). V experimentech s vážkami *Erythemis simplicicollis* a *Tramea lacerata*, které provedli Wissinger a McGrady (1993), se účinek dvou predátorů na kořist nesčítal a byl menší, než se předpokládalo (Obrázek 5).



Obrázek 5. Úmrtnost motýlic v experimentu se dvěma predátory, vážkami *Tramea lacerata* a *Erythemis simplicicollis*. Převzato z práce Wissinger a McGrady (1993).

Crumrine (2005) tento jev vysvětluje pomocí tří možností:

1. IG predace snižuje celkovou hustotu dravců a tím zvyšuje přežití kořisti;
2. aby se jedinci vyhnuli IG predaci, může dojít ke změnám v jejich chování, v jejichž důsledku se zmenší tlak na sdílenou kořist;
3. oba dravci se mohou kvůli snížení vzájemné kompetice zaměřit na jinou kořist.

Vzájemné soužití IG predátorů je pravděpodobně podporováno kombinací těchto faktorů, ale jejich přesné mechanismy nejsou známy. V systémech s kanibalismem a IG predací totiž mohou na jedince působit různé stresory, které stimulují produkci hormonů, jež mohou různě modulovat aktivitu a agresivní chování nebo mohou ovlivnit metabolismus jedinců (McPeek *et al*. 2001). V přítomnosti predátora tak obvykle jedinci zpomalí svůj růst v důsledku snížení aktivního vyhledávání potravy (Garcia a Sih 2003), protože vyšší aktivita by je vystavila riziku odhalení a predace, ale někteří jedinci přesto rostou při stejném množství potravy rychleji než ostatní a dříve se tak vyhnou riziku predace (McPeek *et al*. 2001), protože se dostanou z velikostního optima stravy predátora a ten je pak nucen zaměřit se na jinou kořist. Zatímco jedna kořist tedy reaguje na přítomnost predátora změnami tempa růstu, jiná kořist může změnit chování tak, aby ji predátor nemohl snadno detekovat (viz kapitola 2.5). Tyto změny s sebou nicméně vždy zároveň nesou nějaké výhody i nevýhody („trade-offs“). Trade-offs mohou napomáhat vzájemnému soužití druhů a velikostních tříd (McPeek *et al*. 2001). Fyziologické procesy, které změny v chování a růstu vyvolávají jsou nicméně s největší pravděpodobností druhově specifické, což přesné porozumění této problematice výrazně ztěžuje.

Vedle výše uvedených zjištění Crumrine (2005) také uvádí, že různé druhy predátorů jsou nahraditelné, pokud jejich společné účinky na kořist v kombinaci jsou stejné jako účinky jednoho druhu predátora při té samé hustotě (viz poslední odstavec kapitoly 2.3). V jeho experimentech to konkrétně znamenalo, že účinky velkých i malých larev *Anax junius* na společnou kořist, kterou sdílely s *Pachydiplax longipennis*, byly nahraditelné. Naopak účinky velkých i malých larev *A. junius* na *P. longipennis* nahraditelné nebyly. *Pachydiplax longipennis* měl totiž větší úmrtnost v přítomnosti velkých larev *A. junius* než v přítomnosti malých larev *A. junius*. Úmrtnost *P. longipennis* byla menší v přítomnosti obou velikostí larev *A. junius* než za přítomnosti pouze velkých larev *A. junius*. To dokazuje, že různé velikosti hlavního predátora v IG predaci mohou mít na dalšího predátora, s nímž sdílejí kořist, významný vliv. Crumrine (2005) proto očekával, že když má *P. longipennis* v přítomnosti dvou různých velikostí larev *A. junius* menší úmrtnost, jeho větší množství tak bude mít

zpětné účinky na přežití *A. junius*, které se sníží. K tomu ale nedošlo a do konce experimentu přežily všechny larvy *A. junius*. Crumrine (2005) to zdůvodnil tím, že malé larvy *A. junius* se v takovém případě více živí larvami společné kořisti *Ischnura verticalis* než *P. longipennis*.

Kanibalismus i IG predace jsou komplikované jevy, které je třeba i nadále zkoumat. Zejména velikostní distribuce jedinců v populacích s kanibalismem a IG predací může vytvářet složité změny v jejich dlouhodobé dynamice (Claessen *et al*. 2004). Zaměřit bychom se měli jak na problematiku známějších vztahů, které však mohou být ve skutečnosti výsledkem mnohem jemnějších interakcí, než jsme dosud mysleli, tak na věci dosud málo známé jako jsou přímé a nepřímé vlivy, které na kanibalismus a IG predaci působí. Při studiu těchto interakcí je třeba brát na vědomí, že vedle patrných jevů jsou tyto interakce ovlivněny různými podmínkami okolního prostředí, možností jedinců měnit své stanoviště, změnami v chování jedinců, jinými organismy apod. (Holt a Polis 1997).

Přehled hlavních experimentů vztahujících se k tématu této kapitoly (Crumrine 2005, Ilmonen a Suhonen 2006, Padeffke a Suhling 2003, Suhling a Lepkojus 2001, Wissinger a McGrady 1993) jsem shrnul v kapitole 2.6 v Tabulce 1.

2.4 Způsob detekce kořisti/predátora

Míru kanibalismu a IG predace ovlivňuje detekce kořisti/predátora (viz poznámky o zorném poli predátora v části 2.2.4). Larvy vážek používají v zásadě tři způsoby detekce kořisti, a to pomocí vizuálních, chemických a mechanických podnětů (Ferris a Rudolf 2007, Rebora *et al*. 2004). U jednotlivých druhů pak hrají rozdílné způsoby detekce různě důležitou roli. Některé larvy vážek, často pohybující se aktivně a vyhledávající kořist, např. druhy rodu *Aeshna*, používají především detekce vizuálních a chemických podnětů. Jiné druhy, zejména ty, které se pohybují po dně a číhají na kořist, jako je tomu u rodu *Libellula*, používají detekce vizuálních a zejména mechanických stop, zatímco detekce chemických stop vůbec nevyužívají nebo je u nich v porovnání s jinými způsoby detekce téměř zanedbatelná (Rebora *et al*. 2004).

Rebora *et al*. (2004) zkoumali, jak významné jsou mechanické a vizuální podněty u druhu *Libellula depressa*, zda reaguje i na podněty chemické a jakou roli hraje pozice kořisti. Na základě experimentů, kdy docházelo k interakci predátor-kořist, určili kolem zvířete reakční oblast, v níž jedinec reaguje na přítomnost kořisti útokem. Tato oblast se nacházela kolem celého těla a největší byla kolem hlavy. Nebyl zjištěn žádný významný rozdíl v útocích na kořist mezi pokusy za světla a za tmy. Naopak počet útoků klesl na polovinu, pokud bylo zvířeti v pokusu zamezeno mechanicky detekovat kořist. To naznačuje, že důležitou roli hraje u tohoto druhu detekce mechanických podnětů.

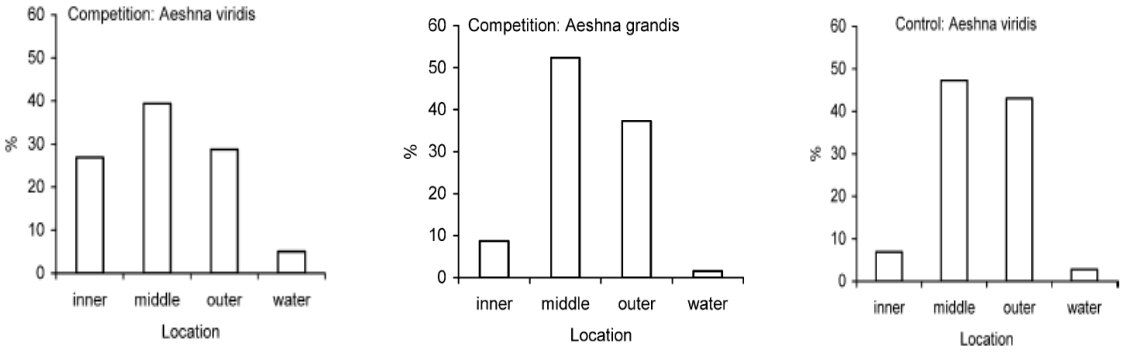
Podobně jako při hledání kořisti mohou larvy používat různých podnětů ke zjištění přítomnosti predátora. Brodin a Johansson (2002) poukazují na fakt, že účinek chemického působení a následné antipredační chování kořisti se může v takovém případě výrazně zvýšit až tehdy, dojde-li v okolí k predaci na jiném jedinci a vypouštění kairomonů do vodního prostředí.

Detekcí predátorů se také zabývali například Ferris a Rudolf (2007), kteří zkoumali reakce larev vážky *Plathemis lydia*. Zjistili, že k detekci predátora larvy využívají detekce vizuálních a chemických stop, přičemž detekují i velmi malé rozdíly ve fenotypu predátora. Zajímavé je, že kombinace vizuálních a chemických podnětů podle jejich závěrů vyvolá slabší reakci na hrozící nebezpečí, než samostatné podněty. Experiment autorů Ferrise a Rudolfa (2007) jsem shrnul v kapitole 2.6 v Tabulce 1.

2.5 Antipredační chování

Vedle úniku z velikostního rozsahu náchylného k predaci, který přímo ovlivňuje složení populací tím, že menší jedinci mění tempo růstu a unikají tak z predátorova velikostního optima pro ulovení kořisti, existují i jiné způsoby, jak se kořist může predaci vyhnout. Živočich tak na riziko predace často odpovídá změnou své polohy, morfologie, chování, nebo barevnosti (Juliano a Gravel 2002, Garcia a Sih 2003). U živočichů s více vývojovými stadii bylo navíc zjištěno, že antipredační strategie se může měnit během různých vývojových stádií a tyto změny jsou ovlivňovány přítomností potravy, rizikem predace a aktivitou larev (Wohlfahrt *et al*. 2007).

Jednoduchým řešením, jak se vyhnout predaci, je přesun na jiné stanoviště. Takové chování bylo předmětem experimentální studie Suutariho *et al*. (2004). Tito autoři se zajímali o vliv IG predace na prostorové rozmístění larev vážek druhů *Aesha viridis a Aeshna grandis*. Zjistili, že zatímco v nepřítomnosti větších jedinců *A. grandis* se *A. viridis* vyskytovala ve střední třetině i na okrajích růžice rostliny řezanu pilolistého, v přítomnosti *A. grandis* tyto pozice ovládala právě *A. grandis* a *A. viridis* se vyskytovala více na vnitřní části rozety rostliny (Obrázek 6).



Obrázek 6. Vliv predátora na prostorové rozmístění kořisti u larev vážek druhů *Aesha viridis a Aeshna grandis*. Přítomnost *A. viridis* a *A. grandis* současně („Competition“). Pozice *A. viridis* v případě nepřítomnosti *A. grandis* („Control“). Na ose x jsou zobrazeny oblasti výskytu larev: vnitřní („inner“), střední („middle“), vnější („outer“) třetina růžice a voda mimo růžici („water“). Převzato z práce Suutari *et al*.(2004).

Za účelem obrany mohou živočichové na povrchu svého těla také vytvářet různé struktury zamezující jejich chycení, popřípadě pozření. Nejčastěji to bývají různě dlouhé trny.

Zajímavé je, že ačkoli se všeobecně očekává, že zvířata s lepší morfologickou obranou budou na přítomnost predátora reagovat menší změnou chování, některé pokusy s vážkami rodu *Leucorrhinia* ukazují opak (Mikolajewski a Johansson 2004).

Velké množství živočichů využívá ochranné zbarvení, které snižuje riziko, že budou cílem predace (Stevens 2007). Jedním typem ochranného zbarvení je tzv. aposemantismus. V takovém případě dávají živočichové prostřednictvím výstražných zbarvení najevo svojí nepoživatelnost či nebezpečnost. Jiní, často poživatelní živočichové pak tohoto jevu využívají ve svůj prospěch a předstírají, pomocí napodobování varovného zbarvení, svou nebezpečnost. Tyto strategie však nejsou u vodního hmyzu známy.

Pokud živočich nechce být predátorem zaznamenán vůbec, může se snažit vyhnout odhalení pomocí krypse. Organismus je kryptický, má-li rysy, které brání jeho odhalení jako diskrétní jednotky a lokalizování jeho pozice (Ruxton 2009). Krypse nemusí nutně být jen vizuální, může se týkat zvuku, chemických signálů nebo dokonce elektrických signálů (Ruxton 2009). Přesto je vizuální krypse ta nejvíce známá. Spadá sem několik způsobů maskování. Zaprvé jde o jednoduché napodobení barev pozadí. Tento druh však nemusí být zdaleka účinný. I když zvíře dokonale napodobí barvu a vzor pozadí, stále ho může prozradit jeho trojrozměrný tvar a stín, který živočich vrhá, hrany těla, nohy či oči (Cuthill a Székely 2009). Proto někteří živočichové vyvinuli další uzpůsobení, jak se maskovat. Nazývá se disruptivní zbarvení. V takovém případě se na těle živočicha nacházejí vzory a kontury, které zdánlivě narušují jeho tvar nebo jednotlivé části jeho těla (Cuthill a Székely 2009, Stevens a Merilaita 2009). Podobně působí i tzv. countershading, tedy případ, kdy má živočich jednu část těla, často tu horní, jenž je vystavena světlu, zbarvenou tmavě a druhou, spodní, světle. Tímto zbarvením je možné narušit trojrozměrné vnímaní jeho těla či kompenzovat vlastní stín (Behrens 2009, Caro 2009, Merilaita a Dimitrova 2009). Vedle toho má countershading zřejmě ještě další funkce, jako je ochrana před UV zářením či termoregulace (Rowland 2009). Aby byla krypse účinná, je také důležité vybrat si pozadí, na kterém bude maskování nejúčinnější. Zejména vizuálně složité prostředí usnadňuje maskování a je velice těžké detekovat živočicha, který má tomuto prostředí přizpůsobené zbarvení (Merilaita 2003, Merilaita a Lind 2005, Merilaita a Dimitrova 2009), bez ohledu na jeho velikost (Mänd *et al*. 2007). Svou roli pak při krypsi hraje také orientace těla živočicha na příslušném pozadí (Webster *et al*. 2009). U vodního hmyzu byla krypse zkoumána například u potápníků (Nyklíčková 2009).

Druhým způsobem jak je možné se predátorovi zcela vyhnout, je se mu jednoduše schovat za nějaký předmět, zahrabat se, zpomalit, či zastavit svojí aktivitu, stát na místě,

nevydávat zvuky atd. (Ruxton 2009, Stevens a Merilaita 2009, Suhling a Lepkojus 2001). Takové jednání je často spojované také s krypsí, ale panují dohady, kdy toto jednání krypsí skutečně je a kdy ne. Například skrytí se za určitý předmět, tedy pryč z dohledu predátora, krypsí není, protože není žádná možnost takto skrytou kořist vizuálně detekovat, ale snížení aktivity se za krypsi považuje, protože napomáhá snížení detekce v případě, že je kořist v zorném poli predátora (Stevens a Merilaita 2009). Spory se týkají také výše uvedeného disruptivního zbarvení či countershadingu, kdy někteří autoři spekulují nad tím, že pokud predátor přejde takto maskovanou kořist bez její detekce, jde o krypsi, avšak když si jí všimne, ale nevyhodnotí ji jako vhodnou potravu, o krypsi se nejedná (Stevens a Merilaita 2009).

Ačkoli jsou tedy antipredační strategie u různých druhů velice působivé, důležitým zjištěním zůstává fakt, že antipredační chování vyvolané jedním predátorem, často zvyšuje zranitelnost vůči jinému predátorovi a vedle výhod s sebou přináší i různé nevýhody, jako je snížení tempa růstu, menší konečná velikost a pokles plodnosti (Garcia a Sih 2003).

Přehled hlavních experimentů vztahujících se k tématu této kapitoly (Mikolajewski a Johansson 2004, Stevens a Merilaita 2009, Suutari *et al*.2004) jsem shrnul v kapitole 2.6 v Tabulce 1.

2.6 Přehled vybraných kanibalistických a IGP experimentů

V následující tabulce jsem shrnul některé experimenty týkající se kanibalismu a IG predace použité v rešerši. Vybíral jsem zejména experimenty zahrnující velikostní interakce jedinců a zabývající se vlivem kanibalismu a IG predace na chování jedinců. Tabulka sleduje zkoumaný druh, typ experimentu (terénní/laboratorní; jedinci/populace), téma, které zkoumal, zda byly v experimentu zahrnuty různé velikosti zkoumaného druhu a zda měli jedinci k dispozici alternativní kořist. Následuje výsledné shrnutí experimentu.

Tabulka 1. Vybrané experimenty zkoumající vliv kanibalismu a IG predace na populační dynamiku a životní historii jedinců.

zkoumaný druh	**typ experimentu**	**sledováno**	**velikostní struktura**	**alternativní kořist**	**hlavní výsledek**	**citace**
Anax junius, Pachydiplax longipennis	a) terénní experiment b) jednotlivci	1. vliv různých velikostí dravců na přežití kořisti 2. nahraditelnost dravců u IG predace	ano	larvy motýlice (*Ischnura verticalis*), zooplankton	1. různé velikostní třídy IG dravců mahou podporovat přežití kořisti 2. účinky predátorů na kořist mohou být nahraditelné	Crumrine (2005)
Plathemis lydia, Anax Junius	a) laboratorní experiment b) jedinci	1. reakce jedinců na přítomnost kanibala a IG predátora 2. detekce predátora	ano	larvy komára	1. aktivita kořisti vyšší v přítomnosti predátora stejného druhu 2. v kombinaci mohou být smyslové vjemy slabší, než jednotlivě	Ferris a Rudolf (2007)
Megaloprepus coerulatus	a) pozorování v terénu/terénní experiment b) jedinci	1. příčiny úmrtí larev	ano	larvy vážky *Gynacantha membranalis* a motýlic *Mecistogaster linearis a M. ornata*, larvy komára, pavouci/pulci	1. kanibalismus je všudypřítomnou příčinou úmrtí a to i při dostatku potravy 2. negativní vliv větších jedinců na menší 3. IG predace při soužití více druhů dravých larev	Fincke (1994)
Epitheca cynosura	a) laboratorní experimenty b) jedinci/populace	1. závislost kanibalismu na hustotě, velikosti jedinců a množství potravy 2. důsledky kanibalismu pro populace	ano	nauplia artemie (*Artemia salina*)	1. kanibalismus především mezi různě velkými jedinci a při absenci potravy kanibalismus i u podobně velkých jedinců 2. přeživší larvy žijící při vysoké hustotě a vylíhlé asynchronně jsou větší než larvy žijící za nízké hustoty	Hopper et al. (1996)

Tabulka 1. Pokračování z předchozí strany.

zkoumaný druh	typ experimentu	sledováno	velikostní struktura	alternativní kořist	hlavní výsledek	citace
Calopteryx virgo, Somatochlora metallica	a) laboratorní experiment b) jedinci	1. IG predace a kanibalismus 2. jejich vliv na prostorové rozmístění jedinců	ano	ne	1. druhy mohou mít různé sklony k agresi 2. využívání různých stanovišť je způsob jak se vyhnout predaci	Ilmonen a Suhonen (2006)
Lestes congener	a) laboratorní experiment b) populace	1. vliv časového omezení na vývoj larvy 2. důsledky tohoto omezení pro kanibalismus	ano	nauplia artemie, prvoci, červ (*Enchytritraeidae*)	1. větší aktivita larev se zkrácenou dobou rozvoje a jejich rychlejší rozvoj a menší velikost v dospělosti 2. vyšší míra kanibalismu u larev se zkrácenou dobou rozvoje	Johansson a Rowe (1999)
Libellula depressa	a) laboratorní experiment b) jedinci	1. rozdíly v larválním vývoji samců a samic 2. důsledky pro vývoj larev při riziku predace a různém množství potravy	ne	nauplia artemie (*Artemia salina*), perloočky	1. velká plasticita typická pro různá pohlaví 2. v důsledku rizika predace dochází k různým změnám v tempu růstu, velikosti, aktivitě i délce vývoje	Mikolajewski et al. (2007)
Sympetrum fonscolombii, Trithemis kirbyi	a) laboratorní experiment/ pozorování v terénu b) jedinci/populace	1. důsledky časového zvýhodnění při vývoji larev v systémech s IG predací	ano	nauplia artemie (*Artemia salina*), larvy pakomárů (*Chironomidae*)	1. obecně jsou časově zvýhodněné larvy úspěšnější než ty, které se vylíhnou později	Padeffke a Suhling (2003)
Notonecta undulata	a) laboratorní experiment b) jedinci	1. vliv velikosti predátora na interakce kanibal-kořist	ano	ne	1. větší počet útoků na větší kořist; menší úspěšnost útoků na větší kořist; největší úspěšnost při útocích na středně velkou kořist	Streams (1994)
Sympetrum fonscolombii, Orthetrum cancellatum	a) laboratorní experiment b) jedinci	1. vliv přítomnosti predátora na růst a chování jedinců	ano	nauplia artemie (*Artemia salina*)	1. přítomnosti predátora ovlivňuje aktivitu, přežití a růst kořisti 2. menší jedinci loveni většími 3. nejvíce setkání u jedinců podobné velikosti	Suhling a Lepkojus (2001)

Tabulka 1. Pokračování z předchozí strany.

zkoumaný druh	typ experimentu	sledováno	velikostní struktura	alternativní kořist	hlavní výsledek	citace
Aeshna viridis, Aeshna grandis, Aeshna juncea	a) laboratorní experiment b) jedinci	1. IG predace 2. vliv IG predace a kompetice na prostorové rozmístění jedinců	ne	ne	1. velká zranitelnost larev *A. viridis* při IG predaci 2. prostorové rozmístění *A. viridis* je ovlivněno přítomností konkurenta	Suutari et al. (2004)
Tramea carolina	a) terénní experimenty b) populace	1. vliv kanibalismu na přežití larev 2. vliv kanibalismu na velikostní distribuci 3. závislost kanibalismu na hustotě jedinců v populaci	ano	směs zooplanktonu	1. kanibalismus má velký podíl na mortalitě jedinců v populaci 2. obětí kanibalismu jsou jedinci menší než predátor 3. efekt kanibalismu silně závisí na hustotě a velikostní distribuci jedinců v populaci	Van Buskirk (1989)
Aeshna juncea	a) sledování populací v přírodních tůních/ terénní experiment b) populace/jedinci	1. vlivy kompetice a kanibalismu na populační dynamiku 2. jejich vliv na život jedince	ano	směs zooplanktonu a larvy Diptera z pozorovaných tůní	1. vznik cyklické populační dynamiky - věková (velikostní) distribuce 2. negativní vliv větších jedinců na menší - snížení aktivity a více skrytý styl života u menších larev	Van Buskirk (1992)
Aeshna juncea	a) terénní experiment b) populace	1. vliv hustoty jedinců na populační dynamiku 2. interakce jedinců v populaci	ano	směs zooplanktonu a bezobratlých, kteří se v bazéncích běžně vyskytovali	1. významná role hustoty jedinců na populační dynamiku 2. vnitrodruhová konkurence pomáhá tlumit rozdíly dané různou hustotou populace	Van Buskirk (1993)
Tramea lacerata, Erythemis simplicicollis	a) terénní experiment/ laboratorní experiment b) populace/jedinci	1. interakce mezi IG predátory a jak mohou ovlivňovat úmrtnost sdílené kořisti	ne	larvy motýlic	1. přítomnost IG predátorů má významný negativní vliv na úmrtnost kořisti 2. účinek obou druhů predátorů na kořist se nesčítá a je menší, než předpokládají modely 3. IG predátor ovlivňuje chování konkurence	Wissinger a McGrady (1993)
Libellula depressa	a) laboratorní experiment b) jedinci	1. vliv rizika predace a množství potravy na aktivitu a růst larev	ano	nauplia artemie (*Artemia salina*), hrotnatky	1. antipredační chování a životní strategie se může měnit během různých vývojových stádií larev	Wohlfahrt et al. (2007)

3. Praktická část

3.1 Úvod

Laboratorními pokusy na vybraných druzích larev vážek jsem v návaznosti na hlavní témata vytyčená v rámci literární rešerše zjišťoval, jakou roli hraje velikost jedince při kanibalismu a IG predaci u vybraných druhů larev vážek, zda predátor v těchto interakcích upřednostňuje určitou velikost kořisti a jak může tyto interakce ovlivnit typ podkladu.

3.2 Materiál a metodika

3.2.1 Modelové organismy

Od dubna do září 2010 jsem testoval především larvy vážky *Libellula quadrimaculata* (Linnaeus, 1758) a dále larvy vážek *Sympetrum vulgatum* (Linnaeus, 1758) a *Aeshna cyanea* (Müller, 1764). Údaje o rozšíření a ekologii jednotlivých druhů jsem čerpal z prací následujících autorů: Hanel a Zelený (2000), Heidemann a Seidenbusch (2002) a Askew (2004).

Libellula quadrimaculata je druh s Holarktickým rozšířením. Vyskytuje se v Severní Americe, téměř celé Evropě a v severní a centrální Asii až po Japonsko. Dospělci jsou aktivní od dubna do září, především pak v červnu a červenci. Larvy mají dvouletý, výjimečně až tříletý vývoj a v konečných instarech dorůstají délky asi 22–27 mm. Nalezneme je především v menších vodních nádržích, často bez rostlin nebo jen s minimem vegetace. Larvy tráví většinu času na dně na povrchu detritu, kde číhají na kořist, kterou registrují především na základě mechanických senzorů. Mechanické stimuly jsou zprostředkovány pomocí hojných chloupků rozmístěných po celém těle (viz též Rebora *et al.* 2004).

Sympetrum vulgatum je druh vyskytující se hojně ve střední a severo-východní Evropě. Západně se vyskytuje až k Pyrenejím, jižně zasahuje jeho rozšíření do severní Itálie, na východ pak jde přes Ural a Sibiř až do Číny. Dospělci jsou aktivní od přelomu května a června až do října, někdy až do listopadu. Larvy v konečných instarech dosahují délky 15–19 mm. Vyskytují se především v mělčích vodách, často v blátě, ale také mezi vodními rostlinami.

Aeshna cyanea se vyskytuje takřka v celé Evropě, vyjma Balkánu od Mediteránu po jižní části Skandinávie. Dospělci jsou aktivní od června do října. Larvy dosahují ke konci svého životního cyklu délky 38–45 mm, výjimečně až 48mm. Najdeme je v tůních, menších jezírkách či vodních kanálech, kde jsou jedněmi z vrcholových bezobratlých predátorů.

3.2.2 Experimentální uspořádání

Larvy vážek jsem sbíral v následujících lokalitách v okolí Českých Budějovic a na Třeboňsku: Suchdol nad Lužnicí, Jílovice, Kolné (vše pískovny), České Budějovice – Suché Vrbné (luční periodické tůně). Larvy jsem determinoval pomocí znaků uvedených v klíči: Norling a Sahlén (1997). Experimenty jsem prováděl v klimaboxu na Entomologickém ústavu BC AV ČR (stálá teplota 18°C, fotoperioda 18L/6D).

Metoda byla založena na několika pilotních experimentech, které proběhly v dubnu 2010. Nachytané larvy vážek byly roztříděny a ponechány v klimaboxu 2–5 dní k aklimatizaci, a to jednotlivě (jednotlivci určení k roli predátora) nebo případně v malých skupinkách po 2–4 jedincích (jedinci určení pro roli kořisti) v malých plastových nádobkách o objemu 0,25–0,5 l bez podkladu. 48 hodin před počátkem experimentu byly larvy vyfoceny za použití stereomikroskopu Olympus SZX10 s trinokulární hlavicí a fotoaparátu Olympus E-620; data byla ukládána do počítače pomocí programu QuickPHOTO CAMERA 2.3 (firma Promicra, www.promicra.cz). Následně byly všechny larvy nakrmeny ad libitum (larvy jepice *Cleon dipterum*, *Daphnia*). Po uplynutí 24 hodin jim bylo krmení odebráno a byly ponechány dalších 24 hodin bez potravy. Experimenty začínaly v 15:00 následujícího dne.

Experimenty probíhaly v plastových vaničkách o rozměrech 13×10,5×6,5 cm. Dna vaniček byla pro lepší pohyb larev vylepena bílou látkou pomocí silikonového lepidla a několikrát sterilizována horkou vodou, aby se vyloučil vliv uvolňovaných zbytkových chemikálií ze silikonového lepidla. Pilotní experimenty neprokázaly, že by přítomnost vlepené látky měla vliv na chování jedinců. Polovina vaniček v každém experimentu byla vyplněna vrstvou písku (místo odběru Jílovice, velikost zrn cca 1–3 mm) o tloušťce 1 cm a druhá polovina vaniček zůstala bez písku. Poté byly vaničky naplněny 250–300 ml odstáté vody připravené v klimaboxu (výška vodního sloupce ve vaničce tak činila 2,5–3 cm). Do takto připravených vaniček byly vždy nejprve umístěny náhodně vybrané kořisti a k nim se přidali náhodně vybraní predátoři. Každá vanička obsahovala jednoho predátora a jednu potenciální kořist.

Experiment trval 72 hodin, přičemž jsem vždy po 24 hodinách kontroloval stavy larev a zapisoval případné predace. Po třetí kontrole jsem experiment ukončil a larvy fixoval v 80% etanolu. Celkem jsem tak v 8 termínech otestoval 252 larev vážek, tedy 126 párů (Tabulka 2).

Tabulka 2. Přehled testovaných párů larev

Počet párů	**Predátor**	**Kořist**	**Označení**
82	*Libellula quadrimaculata*	*Libellula quadrimaculata*	L–L
26	*Sympetrum vulgatum*	*Sympetrum vulgatum*	S–S
10	*Aeshna cyanea*	*Libellula quadrimaculata*	A–L
8	*Aeshna cyanea*	*Sympetrum vulgatum*	A–S

3.2.3 Měření jedinců

Každá larva byla focena 3× kvůli vyloučení možných náhodných chyb. Pomocí programu ImageJ jsem na každé fotografii měřil tyto rozměry (Obrázek 7):

a) délka těla larvy od konce masky po počátek análního pyramidy

b) šířka hlavy přes oči.

Ze zjištěných tří hodnot pro každý rozměr jsem u každé larvy stanovil průměrnou hodnotu a maximální hodnotu. Z průměrných a maximálních hodnot vynesených proti sobě do grafu je zřejmé, že několik průměrných hodnot je výrazně nižších než jsou maximální naměřené hodnoty (Obrázek 8). Z toho se dá usuzovat, že hlava byla při některém z focení natočená a odečtený rozměr neodpovídal celé šířce. Na základě obecných doporučení pro měření vážek a grafů alometrií mnou naměřených rozměrů jsem tedy jako nejdůležitější rozměr stanovil maximální šířku hlavy.

3.2.4 Testované hypotézy

Hlavní hypotéza, kterou jsem zkoumal v této práci byla, že velikost predátora a kořisti má hlavní význam pro uskutečnění predace. Přesněji jsem testoval, zda poměr kořisti a predátora bude hlavním faktorem, který o predaci rozhodne. Proto jsem v experimentech

kombinoval různé velikosti predátora a kořisti. Dva typy podkladů jsem zkoumal z toho důvodu, že jsem během pilotních experimentů pozoroval odlišné chování kořistí mezi těmito dvěma podklady. Předpokládal jsem, že podklad může také ovlivnit pravděpodobnost predace nebo oddálit/urychlit její uskutečnění.

3.2.5 Použitá statistika

Získaná data jsem zpracoval pomocí programu R (R Development Core Team 2010). Pro určení významnosti velikosti kořisti a predátora a stejně tak pro zjištění nejvýznamnějšího vlivu na uskutečnění predace jsem použil Bernoulliho distribuce, t.j. vysvětlovaná proměnná má pro každé pozorování hodnotu buď 0 nebo1. Pro zjištění vlivu podkladu na predaci jsem využil analýzu přežívání pomocí Mantel-Haenszelova testu (Šmilauer 2007).

3.3 Výsledky

Výsledky ze všech provedených experimentů shrnuje Tabulka 3. Vzhledem k nedostatečnému množství dat a uskutečněných predací u párů s druhy *Sympetrum vulgatum* a *Aeshna cyanea* byla následujícím analýzám podrobena data zjištěná u párů druhu *Libellula quadrimaculata* (L–L) (Obrázek 9).

Tabulka 3. Přehled výsledků testovaných párů larev

Počet párů	**Predátor–Kořist**	**Písek ano/ne**	**Predace 0–24h**	**Predace 24–48h**	**Predace 48–72h**	**Predace celkem**
41	L–L	ano	6	3	2	11
41	L–L	ne	12	2	1	15
13	S–S	ano	1	1	0	2
13	S–S	ne	1	1	0	2
5	A–L	ano	3	1	0	4
5	A–L	ne	5	0	0	5
4	A–S	ano	4	0	0	4
4	A–S	ne	4	0	0	4

3.3.1 Vliv velikosti kořisti a predátora na uskutečnění kanibalismu

Nejprve jsem testoval, jak významné jsou velikost predátora a kořisti pro uskutečnění kanibalismu bez ohledu na podklad, protože jsem předpokládal, že vliv velikosti predátora a kořisti na predaci je vzájemně relativní.

Šířka hlavy kořisti (H_k) a šířka hlavy predátora (H_p) jsou v lineárním modelu bez interakce obou proměnných podobně významné, ale jejich vliv na uskutečnění kanibalismu je opačný (Tabulka 4). Pravděpodobnost predace klesá s velikostí hlavy kořisti a roste s velikostí hlavy predátora.

Tabulka 4. Význam velikosti hlavy kořisti a predátora. Vysvětlivky: SE = standardní chyba odhadů, Z = hodnota testovaného kritéria, P = dosažená hladina významnosti.

Proměnná	**odhad**	**SE**	**Z**	**P**
Intercept	-0.75	1.07	-0.70	0.48
Velikost kořisti (H_k)	-1.54	0.54	-2.87	0.004
Velikost predátora (H_p)	0.96	0.33	2.87	0.004

Tento výsledek je konzistetní s vysvětlením, že predace je závislá na poměru velikostí hlavy kořisti a predátora, definované jako PPR = H_k / H_p, kdy pravděpodobnost predace klesá s rostoucím PPR (Obrázek 10). Testoval jsem proto dále vliv velikosti kořisti (H_k) a predátora (H_p), jejich poměru (PPR) a podkladu na uskutečnění kanibalismu (Tabulka 5).

Tabulka 5. Významnost vlivů působících na kanibalismus u párů druhu *L. quadrimaculata* v modelu s postupným výběrem proměnných. Vysvětlivky: df = počet stupňů volnosti, deviance = odchylka modelu, AIC = hodnota Akaikeho informačního kritéria. Model bez zahrnutí těchto proměnných (konstantní závislost, nulový model) má hodnotu AIC = 104.44.

Proměnná	**df**	**deviance**	**AIC**
PPR	1	85.54	89.54
Velikost kořisti (H_k)	1	98.79	102.79
Velikost predátora (H_p)	1	101.22	105.22
Podklad	1	101.54	105.54

Na základě nejnižší hodnoty AIC (viz Tabulka 5; úspornější modely mají nižší hodnotu AIC) byla do nulového modelu zahrnuta proměnná PPR. Přidání dalších proměnných k proměnné PPR už neposkytne lepší výsledek z pohledu AIC. Pro experimenty s páry druhu *L. quadrimaculata* se tedy ukázal být nejvýznamnějším vlivem na uskutečnění kanibalismu poměr velikosti kořisti a predátora.

3.3.2 Vliv podkladu na dobu přežití kořisti

Zajímalo mě dále, jestli je rozdíl v přežívání kořisti na písku a bez písku. Ačkoli zde byly především v prvních 24 hodinách odlišnosti v počtech predací (Obrázek 11 a 12), rozdíl nebyl statisticky významný (Mantel-Haenszelův test: χ^2 = 1,6; df = 1; P = 0,21) (Tabulka 6).

Tabulka 6. Vliv podkladu na přežívání kořisti. Vysvětlivky: N = počet predací, O = pozorované predace, E = predace očekávané, V = celková variance.

Podklad	**N**	**O**	**E**	**$(O-E)^2/E$**	**$(O-E)^2/V$**
Bez písku	41	15	13.3	0.23	1.59
S pískem	41	11	12.7	0.24	1.59

3.4 Diskuze

Provedené experimenty potvrdily, že velikost hraje významnou roli ve vztahu predátor (kanibal)-kořist. U většiny zaznamenaných predací byl predátor přibližně 2× větší než kořist a s rostoucí velikostí kořisti klesala pravděpodobnost predace, což odpovídá studiím, které ukazují nízkou či žádnou míru predace u stejně velkých jedinců (Streams 1994).

Přestože jsem testoval poměrně velké množství párů, kde byla kořist výrazně menší než predátor, predace proběhla v méně případech, než bych očekával. Tento jev si vysvětluji tím, že larvy vážek jsou zvyklé na déle trvající období bez přísunu potravy, které může trvat dokonce i několik měsíců (Hanel a Zelený 2000), a proto v těchto případech nepřistoupily k predaci, ačkoli byla kořist vhodné velikosti. Dalším možným vysvětlením je, že kořist reaguje na přítomnost predátora změnou chování, které uzpůsobí tak, aby byla pro predátora méně nápadná (Juliano a Gravel 2002). Všiml jsem si, že larvy v pokusech téměř

nevykazovaly aktivitu. Snížení aktivity snižuje šanci predátora na odhalení kořisti (Suhling a Lepkojus 2001). To může být zejména v případě druhu *Libellula quadrimaculata* důvodem, že kanibal nedokáže detekovat pozici svojí kořisti, protože využívá detekce vibrací. Je tak odkázán na vizuální zjištění kořisti, které by mělo být snazší na podkladu bez písku.

Očekával jsem, že podklad bude jedním z hlavních faktorů ovlivňujících predaci, nebo ovlivní dobu expozice kořisti predátorovi, než dojde k predaci, protože na písku bude kryptické chování účinnější a kořist by se tak mohla predaci vyhnout nebo ji oddálit. Vliv podkladu na uskutečnění predace se však v mých experimentech neukázal být významný a nebyl prokázán ani jeho možný vliv na dobu přežití kořisti. Přesto je nutné poznamenat, že v pokusech s druhem *Libellula quadrimaculata* došlo v pokusech bez písku během prvních 24 hodin k 12ti případům usmrcení kořisti z celkových 15ti predací a v pokusech s pískem pouze k 6 predacím z celkových 11ti. To naznačuje, že při větším množství zkoumaných párů by se mohl vliv podkladu potvrdit.

Naproti tomu *Aeshna cyanea* spoléhá zejména na svůj výborný zrak a detekci chemických podnětů, což může vysvětlovat, proč predovala kořist ve všech případech vyjma jednoho, jež si vysvětluji jako důsledek jejího svlékání. *Aeshna cyanea* je také o mnoho větší než byla její kořist a patří k největším vážkám. Může tedy mít výrazně vyšší nároky na množství přijaté potravy (Streams 1994), a proto byly prakticky všechny její kořisti sežrány během 24 hodin.

3.5 Závěr

Teoretická část mé bakalářské práce shrnuje základní informace o kanibalismu a intraguild predaci ve společenstvech vodního hmyzu, zejména vážek. Tyto interakce jsou ve společenstvech vodního hmyzu naprosto běžné a mají silný dopad na populace a jedince v nich žijící.

Je zřejmé, že největší vliv na uskutečnění kanibalismu má nedostatek běžné stravy, různá velikost jedinců a jejich hustota v populaci. Vzájemné působení těchto faktorů není zcela objasněno, a to i proto, že spolu s nimi působí na jedince a populace další vlivy, jako jiní živočichové, změny podmínek prostředí apod. Podobně jako kanibalismus funguje IG predace, která se podobá zejména kanibalismu v populacích s velikostní distribucí jedinců.

Ukazuje se, že vzájemné interakce mezi různými druhy nebo velikostními kategoriemi umožňují jejich vzájemné soužití a regulují stavy populací a děje v nich probíhající.

V experimentální části jsem zkoumal kanibalismus a intraguild predaci larev vážek *Libellula quadrimaculata, Sympetrum vulgatum* a *Aeshna cyanea* se zaměřením na vliv velikosti predátora a kořisti, různého typu podkladu, a také vliv podkladu na dobu expozice kořisti predátorovi. Zjistil jsem, že poměr velikostí kořisti a predátora má významný vliv na míru kanibalismu, přičemž s rostoucí velikostí kořisti vzhledem k predátorovi míra kanibalismu klesá. Ačkoli se nepodařilo prokázat, že typ podkladu ovlivňuje dobu přežití kořisti, získaná data naznačují, že to je dáno pouze nedostatečným množstvím opakování.

4. Summary

In the theoretical part of my thesis, I focused on summarizing the basic information on cannibalism and intraguild predation (IGP, IG predation) in aquatic insect. I was particularly interested in size-dependent cannibalism and IG predation and their implications on the functioning of populations, their dynamics and survival of individuals. I have also reviewed the processes and related mechanisms of prey detection and prey response to predation risk.

The literature review was complemented by laboratory experiments with dragonfly larvae, in which I was interested in the occurrence of cannibalism and IG predation in dragonfly larvae (*Libellula quadrimaculata, Sympetrum vulgatum, Aeshna cyanea*) and the impact of different sizes of the predator and prey and different types of substrate (sand / without sand) on predation rates. I was interested in the impact of different types of substrate on survival time of the prey too. I have found that prey-predator size ratio has the most significant impact on the degree of cannibalism. There was no evidence, that the type of substrate affects survival time of the prey, although the data suggest, that this result could be caused by a small sample size.

5. Použitá literatura

Behrens R.R. 2009. Revisiting Abbott Thayer: non-scientific reflections about camouflage in art, war and zoology. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 364: 497–501

Brodin T., Johansson F. 2002. Effects of predator-induced thinning and activity changes on life history in a damselfly. *Oecologia*, 132: 316–322

Caro C. 2009. Contrasting coloration in terrestrial mammals. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 364: 537–548

Claessen D., De Roos A.M. and Persson L. 2000. Dwarfs and giants: cannibalism and competition in size-structured populations. *American Naturalist*, 155: 219–237

Claessen D., De Roos A.M. and Persson L. 2004. Population dynamic theory of size-dependent cannibalism. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 271: 333–340

Crumrine P.W. 2005. Size structure and substitutability in an odonate intraguild predation systém. *Oecologia*, 145: 132–139

Cuthill I.C., Székely A. 2009. Coincident disruptive coloration. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 364: 489–496

Ferris G., Rudolf V.H.W. 2007. Responses of larval dragonflies to conspecific and heterospecific predator cues. *Ecological Entomology*, 32: 283–288

Fincke O.M. 1994. Population regulation of a tropical damselfly in the larval stage by food limitation, cannibalism, intraguild predation and habitat drtiny. *Oecologia*, 100: 118–127

Garcia T.S., Sih A. 2003. Color change and color-dependent behavior in response to predation risk in the salamander sister species *Ambystoma barbouri* and *Ambystoma texanum*. *Oecologia*, 137: 131–139

Griffen, B.D., Byers J.E. 2006. Intraguild predation reduces redundancy of predator species in multiple predator assemblage. *Journal of Animal Ecology*, 75: 959–966

Holt R.D., Polis G.A. 1997. A theoretical framework for intraguild predation. *American Naturalist*, 149: 745–764

Hopper K.R., Crowley P.H., Kielman D. 1996. Density dependence, hatching synchrony, and within-cohort cannibalism in young dragonfly larvae. *Ecology*, 77: 191–200

Ilmonen J., Suhonen J. 2006. Intraguild predation, cannibalism, and microhabitat use in *Calopteryx virgo* and *Somatochlora metallica* larvae: a laboratory experiment. *Aquatic Ecology*, 40: 59–68

Johansson F., Rowe L. 1999. Life history and behavioral responses to time constraints in a damselfly. *Ecology*, 80: 1242–1252

Juliano S.A., Gravel M.E. 2002. Predation and the evolution of prey behavior: an experiment with tree hole mosquitoes. *Behavioral Ecology,* 13: 301–311

Mänd T., Tammaru T., Mappes J. 2007. Size dependent predation risk in cryptic and conspicuous insects. *Evol. Ecol.,* 21: 485–498

McPeek M.A. 1998. The consequences of changing the top predator in a food web: a comparative experimental approach. *Ecological Monographs,* 68: 1–23

McPeek M.A., Grace M., Richardson J.M.L. 2001. Psychological and behavioral responses to predators shape; The growth/predation risk trade-off in damselflies. *Ecology,* 82: 1535–1545

Merilaita S. 2003. Visual backround compexity facilitates the evolution of camouflage. *Evolution,* 57, 12481–254

Merilaita S., Lind J. 2005. Background-matching and disruptive coloration, and the evolution of cryptic coloration. *Proc. R. Soc. B,* 272: 665–670

Merilaita S., Dimitrova M. 2009. Prey concealment: visual background complexity and prey contrast distribution. *Behavioral Ecology,* 21: 176–181

Mikolajewski D.J., Johansson F. 2004. Morphological and behavioral defenses in dragonfly larvae: trait compensation and cospecialization. *Behavioral Ecology,* 15: 614–620

Mikolajewski D. J., Joop G., Wohlfahrt B. 2007. Coping with predators and food limitation: testing life history theory for sex-specific larval development. *Oikos,* 116: 642–649

Nishimura K., Isoda Y. 2004. Evolution of cannibalism: referring to costs of cannibalism. *Journal of Theoretical Biology,* 226: 291–300

Padeffke T., Suhling F. 2003. Temporal priority and intra-guild predation in temporary waters: an experimental study using Namibian desert dragonflies. *Ecological Entomology,* 28: 3403–47

Polis G.A. 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.,* 12: 225–251

Rebora M., Piersanti S., Gaino E. 2004. Visual and mechanical cues used for prey detection by the larva of *Libellula depressa* (Odonata Libellulidae*). Ethology Ecology and Evolution,* 16: 1331–44

Rowland H.M. 2009. From Abbott Thayer to the present day: what have we learned about the function of countershading? *Phil. Trans. R. Soc. B,* 364: 519–527

Rudolf V.H.W. 2006. The influence of size-specific indirect interactions in predator-prey system. *Ecology,* 87: 362–371

Rudolf V.H.W. 2007. Consequences of stage-structured predators: cannibalism, behavioral effects, and trophic cascades. *Ecology,* 80: 2991–3003

Rudolf V.H.W. 2008. Impact of cannibalism on predator-prey dynamics: size-structured interactions and apparent mutualism. *Ecology*, 89: 1650–1660

Ruxton G.D. 2009. Non-visual crypsis: a review of the empirical evidence for camouflage to senses other than vision. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 364: 549–557

Stevens M. 2007. Predator perception and the interrelation between different forms of protective coloration. *Proc. R. Soc. B*, 274: 1457–1464

Stevens M., Merilaita S. 2009. Animal camouflage: current issues and new perspectives. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 364: 423–427

Streams F. A. 1994. Effect of prey size on attack components of the functional response by *Notonecta undulata*. *Oecologia*, 98: 57–63

Suhling F., Lepkojus S. 2001. Differences in growth and behaviour influence asymmetric predation among early-instar dragonfly larvae. *Canadian Journal of Zoology*, 79: 854–860

Suutari E., Rantala M.J., Salmela J., Suhonen J. 2004. Intraguild predation and interference competition on the endangered dragonfly *Aeshna viridis*. *Oecologia*, 140: 135–139

Van Buskirk J. 1989. Density-dependent cannibalism in larval dragonflies. *Ecology*, 70: 1442–1449

Van Buskirk J. 1992. Competition, cannibalism, and size class dominance in a dragonfly. *Oikos*, 65: 455–464

Van Buskirk J. 1993. Population consequences of larval crowding in the dragonfly *Aeshna juncea*. *Ecology*, 74: 1950–1958

Webster R.J., Callahan A., Godin J-G J., Sherratt T.N. 2009. Behaviourally mediated crypsis in two nocturnal moths with contrasting appearance. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 364: 503–510

Wissinger S., McGrady J. 1993. Intraguild predation and competition between larval dragonflies : direct and indirect effects on shared prey. *Ecology*, 74: 207–218

Wohlfahrt B., Mikolajewski D.J., Joop G., Vamosi S.M. 2007. Ontogenetic changes in the association between antipredator responses and growth variables. *Ecological Entomology*, 32: 567–574

Použité knihy a další neperiodické publikace:

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

Hanel L., Zelený J. 2000. Vážky (Odonata), výzkum a ochrana, Metodika ČSOP č. 9. ČSOP Vlašim, Vlašim, Czech Republic

Heidemann H., Seidenbusch R. 2002. Die Libellenlarven Deutschlands – Die Tierwelt Deutschlands 72. Goecke und Evers, Keltern, Deutschland

Norling U., Sahlén G. 1997. Aquatic Insects of North Europe: A Taxonomic Handbook Volume 2. Apollo Books, Stenstrup, Denmark

Nyklíčková M. 2009. Substrátové preference potápníků (Dytiscidae: Coleoptera) – Bc. Thesis. University of South Bohemia, Faculty of Science, České Budějovice, Czech Republic

Šmilauer P. 2007. Moderní regresní metody. University of South Bohemia, Faculty of Science, České Budějovice, Czech Republic

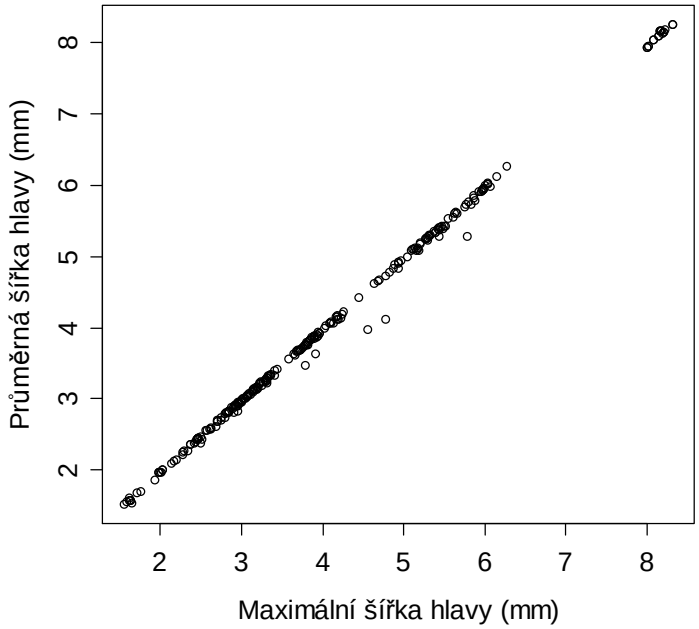
Usinger R.L. (edit.) 1956. Aquatic Insects of California with keys to North American genera and California species. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, California, USA

Použitý software:

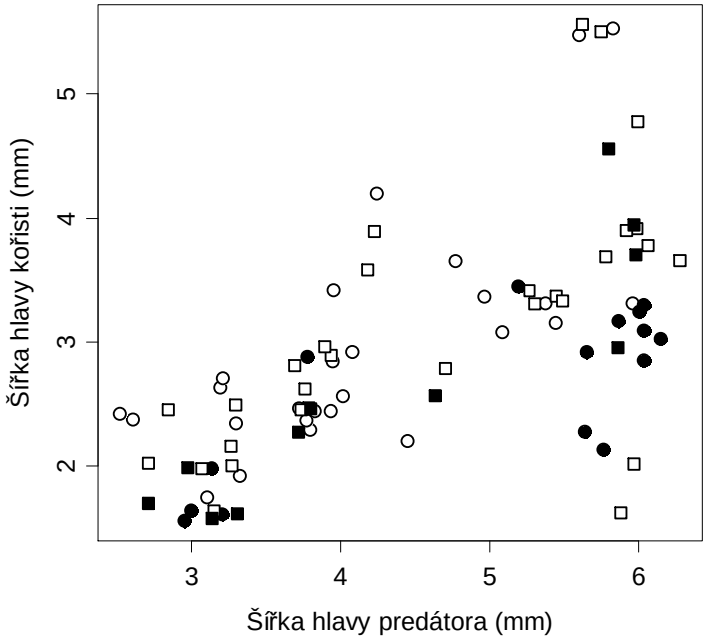
R Development Core Team 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria

6. Přílohy

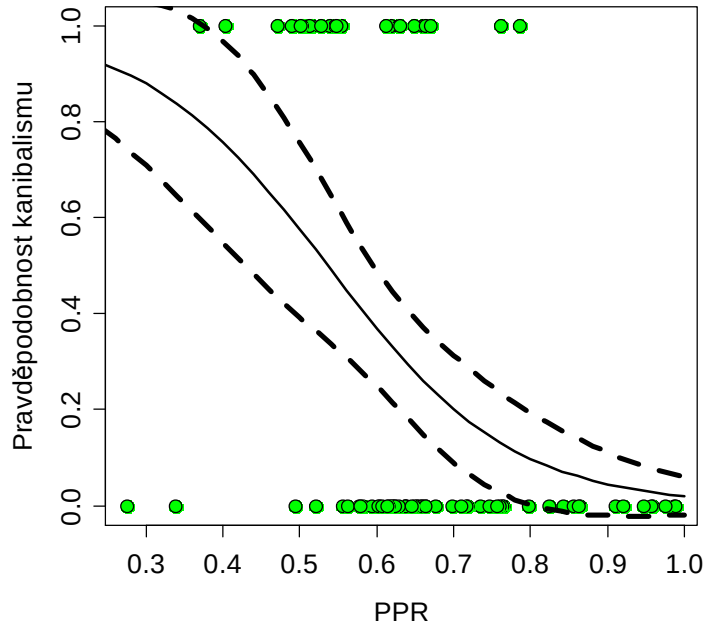
Obrázek 7. Měření délky těla a šířky hlavy jedinců v experimentech.



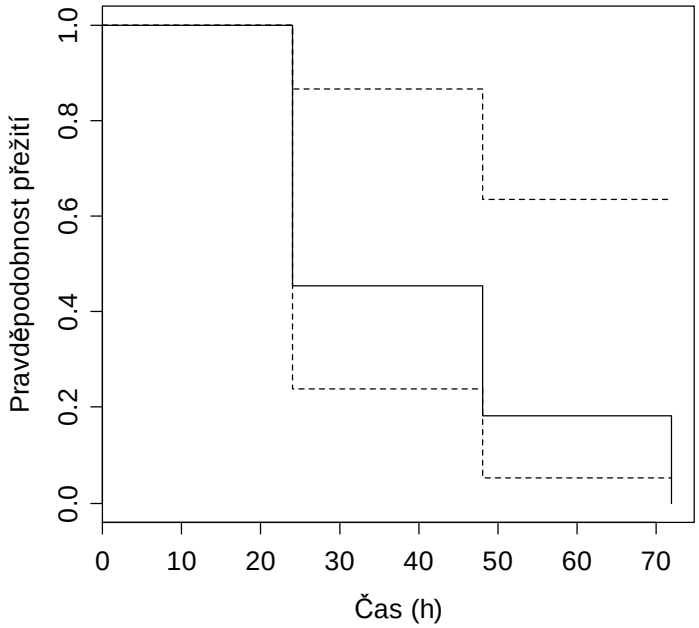
Obrázek 8. Vztah mezi maximální a průměrnou šířkou hlavy u všech měřených larev vážek.



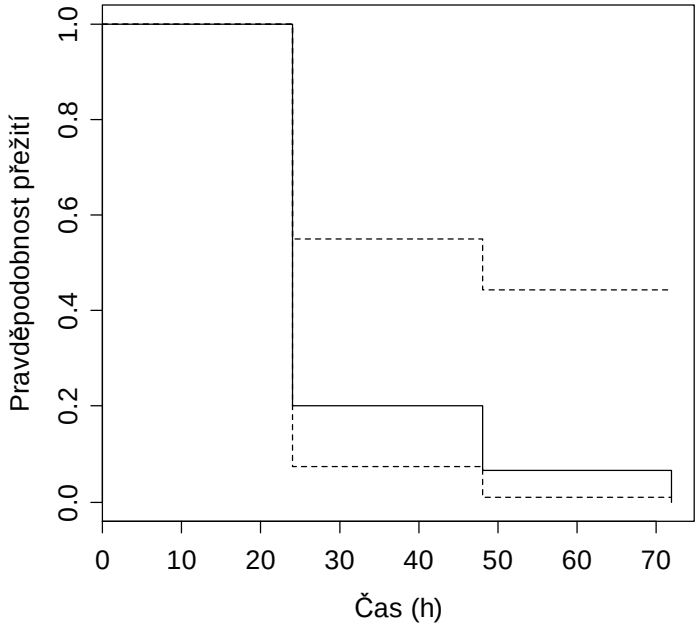
Obrázek 9. Vztah mezi šířkou hlavy predátora a kořisti u všech zkoumaných párů druhu *Libellula quadrimaculata*. Zobrazené symboly: □ – písek, bez predace, ○ – bez písku, bez predace, ■ – písek, predace, ● – bez písku, predace.



Obrázek 10. Vztah mezi poměrem velikostí kořisti a dravce (PPR) a pravděpodobností kanibalismu u druhu *Libellula quadrimaculata*. Body zobrazené v horní části grafu značí PPR párů, kde proběhla predace, body v dolní části grafu značí PPR párů, kde k predaci nedošlo. Nepřerušovaná křivka zobrazuje pravděpodobnost kanibalismu, přerušovaně jsou zobrazeny konfidenční intervaly(± 1,96 SE). S rostoucím poměrem velikostí kořisti a predátora (PPR) klesá míra kanibalismu.



Obrázek 11. Křivka přežívání kořisti pro kanibalismus u druhu *Libellula quadrimaculata* na podkladu s pískem. Nepřerušovaná křivka zobrazuje funkci přežívání, přerušovaně jsou zobrazeny konfidenční intervaly.



Obrázek 12. Křivka přežívání kořisti pro kanibalismus u druhu *Libellula quadrimaculata* na podkladu bez písku. Nepřerušovaná křivka zobrazuje funkci přežívání, přerušovaně jsou zobrazeny konfidenční intervaly.

Způsob vyhledávání článků (viz kapitola 2.1, Obrázek 1):

Vážky:

(Odonata or dragonfl* or damselfl*) and (cannibal*)
(Odonata or dragonfl* or damselfl*) and (intraguild pred* or IGP)

Dravé vodní ploštice:

(Heteroptera or Nepomorpha or Nep* or Notonect* or water bug*) and (cannibal*)
(Heteroptera or Nepomorpha or Nep* or Notonect* or water bug*) and (intraguild pred* or IGP)

Draví vodní brouci:

(Dytisc* or diving beetle* or water beetle* or true beetle*) and (cannibal*)
(Dytisc* or diving beetle* or water beetle* or true beetle*) and (intraguild pred* or IGP)