

Katedra biologie ekosystémů

Přírodovědecká Fakulta

Jihočeská Univerzita

České Budějovice



Velikostní selektivita dravého vodního hmyzu

Bakalářská práce

Luboš Havlan

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

České Budějovice

2009

Havlan, L., 2009: Poměr velikosti dravce a kořisti: jak ovlivňují predaci ve společenstvech vodního hmyzu? [Size selectivity of predaceous aquatic insects. Bc. Thesis, in Czech.] – 29 pp., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Annotation

I studied the size-selective predation of various species of aquatic insect in laboratory experiments. The main goal was to evaluate the selectivity of these predators and to search for general relationship between predator and prey body sizes. The difference in selectivity among various groups of predators was of particular interest.

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 – v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Přírodovědeckou fakultou - elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejich internetových stránkách.

V Českých Budějovicích dne 29. 4. 2009

Luboš Havlan

Poděkování:

Chtěl bych poděkovat svému školiteli ing.MgA. Davidu Boukalovi Ph.D. za podporu a rady při vedení mé bakalářské práce, Bc. Janu Klečkovi za pomoc při návrhu experimentálního uspořádání a pomoc se statistickým vyhodnocením dat.

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Rešerše.....	2
2.1. Poměr velikosti predátora a kořisti.....	2
2.2. Faktory ovlivňující velikost preferované kořisti.....	2
2.3. Metody studia.....	3
2.4. Shrnutí dosavadních experimentů týkajících se velikostně závislé predaci u vodních organismů.....	4
3. Metodika vlastní práce (pokusy).....	9
3.1. Doba provádění pokusů a použití predátorů.....	9
3.2. Použitá kořist.....	11
3.3. Rozvržení vlastních pokusů.....	11
3.4. Použité statistické metody.....	13
4. Výsledky pokusů.....	14
4.1. Výsledky jednotlivých predátorů.....	14
4.2. Celková analýza.....	19
5. Diskuze.....	21
5.1. Diskuze rešerše.....	21
5.2. Diskuze výsledků.....	22
6. Literatura.....	24

1. Úvod

Hmyz patří mezi důležité predátory ve vodních ekosystémech, ve kterých může mít velký vliv na organizmy a na složení celého ekosystému. V některých vodních nádržích může být hmyz dokonce vrcholovým predátorem, proto je dobré poznat a pochopit, jaký vliv na ekosystém má. K tomu je potřeba pochopit interakce mezi samotným predátorem a jeho kořistí. Mezi jednu z nich patří selekce kořisti predátora podle velikosti a poměr velikosti predátora a kořisti. To může pomoci pochopení role hmyzu ve vodních ekosystémech.

Cílem této práce bylo provést literární rešerši zaměřenou na velikostně selektivní predaci u vodních organismů a experimentálně testovat velikostní selektivitu většího počtu druhů dravého vodního hmyzu dominantních skupin stojatých vod (brouci, vážky a ploštice). Chtěl jsem také testovat, jestli u vodního hmyzu existuje obecný trend ve vztahu velikosti predátora a kořisti a jestli se tento vztah liší mezi jednotlivými skupinami predátorů.

Změny ve zpracovatelnosti jsou zároveň ovlivněny i velikostí samotné kořisti. Tyto výběžky slouží také k obraně a v některých případech můžou i predátora odradit před útokem.

Další ochranou před predátorem může být vnější schránka, například u měkkýšů nebo larev chrostíků. Síla a tuhost schránky ovlivňuje, jestli se predátor dostane ke kořisti a snižuje velikost preferované kořisti oproti kořisti bez schránky. Jak velkou kořist se schránkou je schopen predátor ulovit, závisí na jeho morfologii a síle, kterou může na překonání schránky vyvinout (Mascaró a Seed 2000).

Velikost ulovené kořisti je také ovlivněna schopností predátora kořist detekovat. Predátor například nemůže ulovit hodně malou kořist, pokud jí nedokáže už zaregistrovat či s ní nedokáže manipulovat. Například larvy potápníků nemohou s velmi malou kořistí manipulovat kvůli stavbě ústních orgánů.

Faktory, které ovlivňují velikost selektované potravy mohou být i abiotické podmínky prostředí jako je osvětlení, znečištění vodního prostředí atd. Tyto podmínky totiž snižují pravděpodobnost, že kořist bude zaregistrována a ulovena. Například u nočních ryb hraje velkou roli při selekci kořisti viditelnost ve vodě (Holtzman a Genin 2005).

2.3. Metody studia

Při studiu poměru velikosti predátora a jeho kořisti se používají tři hlavní metodické přístupy. Jsou to terénní pozorování, laboratorní experimenty a analýza trávícího traktu. Každá z používaných metod má své výhody i nevýhody, ne všechny metody se dají použít na všechny možné predátory a za všech okolností.

Při terénním pozorování jsou sledované interakce mezi predátorem a kořistí v přirozeném prostředí. Nevýhodou terénního pozorování je, že ne všechny údaje o kořisti jdou zjistit, například velikost kořisti. Ale na druhou stranu se získají informace o způsobu lovu a preferenci kořisti predátora přímo životního prostředí zkoumaného druhu (Quinn a Kinnison 1999, Shealer 1998).

U laboratorního experimentu se nabídne predátorovi kořist různých velikostních kategorií. Po ukončení se vyhodnotí preference predátora podle sežraných jedinců kořisti z daných velikostních kategorií. Například Mascaró a Seed (2000) studovali potravní

preferenci kraba *Carcinus maenas* na čtyřech druzích mlžů. Při pokusech použili různě velké juvenilní kraby, kdy použili v experimentech vždy jen kořist jednoho druhu a takovýto experiment provedli se všemi velikostními kategoriemi kraba, které měli k dispozici, a podle mortality kořisti zjistili preferovanou velikost použitých druhů kořisti. Hlavní výhodou laboratorních experimentů je, že probíhají v kontrolovatelných podmínkách a umožňují získat přesné kvantitativní informace.

Analýza trávicího traktu je jedna z nejčastějších metod zkoumání selektivní predace u ryb. Pomocí této metody zkoumali poměr dravce a kořisti ve svých pracích např. Ellis a Gibson (1995), Grutter (1997), Katunzi et al. (2006) a Saint-Jacques et al. (2000). Hlavní nevýhodou je, že občas není možné ze zbytků určit sežranou kořist a špatně se určuje velikost kořisti z natrávených zbytků. To se řeší měřením zachovalé části kořisti a následným porovnáním se vzorky možné kořisti na místě odchytu predátora. Tento vzorek také slouží ke zjištění denzity dané kořisti, která se pak porovná s densitou sežrané kořisti a určí se preferovaná kořist a její velikost (Ellis a Gibson 1995). Z toho vyplývá, že hlavní výhodou je otestování všech možných kořistí predátora najednou bez laboratorních experimentů. Tuto metodu lze však použít pouze u predátorů, kteří kořist polykají, nikoliv u predátorů vysávajících kořist.

2.4. Shrnutí dosavadních experimentů týkajících se velikostně závislé predace u vodních organismů

Články jsem vyhledával pomocí databáze Web of Science. K vyhledávání jsem použil termíny „size-selective predation“, „prey size predation“ a „predat* and prey and body size“. Z takto nalezených článků jsem sestavil tabulku, která shrnuje pokusy zabývající se velikostní selekcí kořisti. Vypracoval jsem ji z informací, které nejlépe popisují experimenty, kterými se v článcích autoři zabývali.

Všechny práce jsou z vodních ekosystémů až na tři výjimky, které se zabývají organizmy na přechodu vodního a terestrického ekosystému (Hamilton et al. 1999, Quinn a Kinnison 1999, Shealer 1998). Mezi nejčastěji používané predátory ve zpracovaných článcích patřili korýši (Crustacea) a ryby (Osteichthyes).

Hlavní metodický přístup v těchto studiích byl přímý experiment. Pouze dvě studie použily jako metodu výzkumu pozorování (Quinn a Kinnison 1999, Shealer 1998) a tři použily analýzu trávicího traktu (Grutter 1997, Katunzi et al. 2006, Saint-Jacques et al. 2000).

Tyto práce dávají základní informace o velikostní selekci kořisti predátorem ve vodním ekosystému. Ukazují různé přístupy ke studiu dané problematiky. Z výsledků těchto článků si můžeme udělat přehled o tom, jakou kořist selektují různí predátoři a co všechno ji ovlivňuje.

Tabulka 1: Přehled publikovaných experimentů

Práce	Predátoři	Taxon	GL	Predator habit	Kořist	Taxon	Ekosystém	T/A	Pokus/Pozorování	kategorie kořisti	Délka pokusu	Výsledky
Ejdung a Elmgren (2001)	<i>Saduria entomon</i>	Crustacea	N	kousání	<i>Macoma balthica</i>	mlž	bentos	A		navazující		selektce větší kořist, ta se také s rostoucí velikostí predátora zvětšovala
Ellis a Gibson (1995)	různí predátoři			?	platýz	Osteichthyes	moře	A	analýza trávicího traktu	?		s velikostí predátora rostla i velikost kořisti, ale platýzi > 45mm nebyli žraní
Gittelman (1987)	<i>Neoplea striola</i>	Insecta (Heteroptera)	N	sání	<i>Daphnia magna</i>	Crustacea	tůň	A	pokusy s 1 predátorem a kořisti různých densit	navazující	45-150 min	konzumována kořist malých kategorií
	<i>Notonect lunata</i>				<i>Corixidae</i>	Insecta (Heteroptera)			pokusy s 10 predátory a kořisti různých densit	navazující	60 min	nejvíce žraná kořist 3. nejmenší kategorie
	<i>Notonecta undulata</i>											nejvíce žraná kořist 3. nejmenší kategorie
	<i>Notonecta irrarata</i>											nejméně žraná nejmenší kategorie kořisti, ostatní žrané ve skoro stejném množství
	<i>Notonecta insulata</i>											nejvíce žraná kořist 3. nejmenší kategorie
Grutter (1997)	<i>Labroides dimidiatus</i>	Osteichthyes	A	polykání	Gnathiidae		moře	A	analýza trávicího traktu	4 kategorie	?	ryby selektovaly velké parazity, pokud byli dostupní v lokalitě
Hamilton et al. (1999)	<i>Somateria mollissima</i>	Aves	?	polykání	<i>Mytilus edulis</i>	Bivalve	moře	A/T	terénní práce, podložky čtvercově rozdělené s různou densitou 4 kategorií kořisti	4 kategorie		preference dvou nejmenších kategorií
Hirvonen a Ranta (1996)	larva <i>Aeshna juncea</i>	Insecta (Odonata)	A	kousání	<i>Daphnia magna</i>	Crustacea	sladkovodní nádrž	A	akvárium s 1 predátorem a množstvím kořisti	diskrétní	30 min	se zvyšující se densitou kořisti predátor kořist častěji ulovil; selektce ve prospěch velké kořist

Holtzman a Genin (2005)	<i>Apogon annularis</i>	Osteichthyes	A	polykání	<i>Artemia salina</i>	Crustacea	korálový útes	A	pokusy s různou intenzitou světla	4 kategorie	?	se zvyšujícím se osvětlením se zvětšuje pravděpodobnost chycení kořisti a vzdálenost, na kterou ryba reaguje, se zmenšuje
Johansson et al. (2004)	<i>Crenicichla saxatilis</i>	Osteichthyes	A	polykání	<i>Poecilia reticulata</i>	Osteichthyes	pobřeží	A	nádrže s 1 kořistí z každé kategorie	4 kategorie	max. 15 min	preference největší kořisti
Katunzi et al. (2006)	<i>Lates niloticus</i>	Osteichthyes	A	polykání	<i>buchanky</i>	Crustacea	jezero	A	analýza trávicího traktu	?		ryby velikosti 1-3cm selektovaly velké buchanky
Kinner, et al. (1998)		Nanoflagelata	?	pohlcování		Bacteria	podzemní voda	A	pokusy se známou koncentrací bakterií v nádobkách		20 h	preference poměrně velké kořisti
Laurich et al. (2003)	<i>Culaea inconstans</i> <i>Pimephales promelas</i>	Osteichthyes	A	polykání	<i>Daphnia and copepods</i>	Crustacea	jezera a mokřady	A	nádrž s předem danou densitou kořisti	3 kategorie	1 h	s rostoucí velikostí predátora rostla velikost kořisti
Lienesch a Gophen (2005)	<i>Menidia beryllina</i>	Osteichthyes	A	polykání	<i>Daphnia lumholtzi</i>	Crustacea	jezera	A	pokusy se známou koncentrací kořisti	4 kategorie	80 min	s velikostí predátora rostla velikost kořisti
MacIsaac (1994)	<i>Orconectes propinquus</i>	Crustacea	N	kousání	<i>Dreissena polymorpha</i>	Bivalve	jezera	A	nádrž do ní se dali kameny s mušlemi 15 z každé kat.	3 kategorie	48h	selektce ve prospěch malých jedinců mušlí
Mascaró a Seed (2000)	<i>Carcinus maenas</i>	Crustacea	N	kousání	<i>Mytilus edulis</i> <i>Cerastoderma edule</i> <i>Ostrea edulis</i> <i>Crassostrea gigas</i>	Bivalve	moře	A	pokusy v nádržích s různě velkými kraby, vždy v jen jeden druh kořisti, od každé kat. 5 kusů	5-40 mm	?	selektce malé kořisti

Mascaró a Seed (2001)	<i>Carcinus maenas</i>	Crustacea	N	kousání	<i>Mytilus edulis</i>	Bivalve	moře	A	pokusy v nádržích s různě velkými kraby, vždy v jen jeden druh kořisti, od každé kat. 5 kusů	5-40 mm	?	tito dva krabi se liší v selekci 2 ze 4 druhů kořisti a selektovaná kořist je závislá na jejím druhu
					<i>Cerastoderma edule</i>							
					<i>Ostrea edulis</i>							
	<i>Cancer pagurus</i>				<i>Crassostrea gigas</i>							
Nylström a Perez (1998)	<i>Pacifastacus leniusculus</i>	Crustacea	N	kousání	<i>Lymnaea stagnalis</i>	Gastropoda	tůň	A	pokusy vždy jeden predátor a 2 velikostní kategorie, provedeno všech 6 kombinací	4 kategorie	18h	predátor požírá jen dvě nejmenší kategorie
Quinn a Kinnison (1999)	medvěd	Mammalia	N	kousání	Losos	Osteichthyes	řeky a rybníky	A/T	pozorování připlouvajících lososů a jejich predace			preference ve prospěch větších a barevnějších samců
Saint-Jacques et al. (2000)	<i>Catostomus commersoni</i>	Osteichthyes	A	polykání	chironomid	Insecta (Diptera)	jezero	A	analýza trávicího traktu	?		selekcce ve prospěch jedinců larev pakomárů
Shealer (1998)	<i>Sterna dougallii</i>	Aves	A	polykání		Osteichthyes	moře	A/T	pozorování, jakou kořisti krmí svá mláďata			krmí vždy tou největší možnou kořistí v daném období
Streams (1994)	<i>Notonecta undulata</i>	Insecta (Heteroptera)	N	sání	<i>Notonecta</i>	Insecta (Heteroptera)	tůň	A	larvy 1.-3. instaru, měření setkání a interakce při lovu			nejvíce loven 2. instar
Turreson, et al. (2002)	<i>Stizostedion lucioperca</i>	Osteichthyes	A	polykání	plotice	Osteichthyes	jezero	A	Akvárium s 5 různě velkými kořistmi	diskrétní	?	ryby nejvíce preferovaly malou kořist
Velasco a Millan (1999)	<i>Abedus herberti</i> a <i>Thermonectus marmoratus</i>	Insecta (Hemiptera) a Insecta (Dytiscidae)	N/?	sání/kousání	různé druhy vodních organismů	Insecta (Coleoptera, Ephemeroptera, Hemiptera, Odonata), Mollusca a Pisces	potok v poušti	A	pokus v 3,7 l akváriu, jeden predátor na 5 živých a 5 mrtvých druhů kořist	malá (4-7 mm), střední (7-12 mm) a velká (> 12 mm)	< 4 h	preference střední a velké kořisti a mrtvé kořisti nad živou

Legenda: ? = nejasné údaje, A/T = vodní/terestrické prostředí, GL = limitace ústním aparátem.

3. Metodika vlastní práce (pokusy)

3.1. Doba provádění pokusů a použití predátorů

Praktické pokusy probíhaly od 22. 6. 2008 do 27. 7. 2008. Zvířata použitá v experimentech jsem sbíral v mokřadní olšině v PR Vrbenské rybníky v blízkosti Českých Budějovic a v tůňkách v nivě řeky Lužnice u Dvorů nad Lužnicí. V experimentech byli použiti predátorů ze čtyř skupin vodního hmyzu: larvy vážek (Odonata), imaga vodních ploštice (Heteroptera) a larvy a imaga brouků z čeledi potápníkovitých (Dytiscidae). Z každé skupiny bylo použito několik druhů, které se liší velikostí těla: larva vážky *Lestes* sp. (Odonata), larva vážky *Sympetrum* sp. (Odonata), larva vážky *Libellula* sp. (Odonata), larva vážky *Aeschna* sp. (Odonata), dospělec ploštice *Corixa* sp. (Heteroptera), dospělec ploštice *Ilyocoris cimicoides* (Heteroptera), dospělec ploštice *Nepa cinerea* (Heteroptera), dospělec potápníka *Ilybius guttiger* (Dytiscidae), dospělec potápníka *Ilybius subtilis* (Dytiscidae), dospělec potápníka *Ilybius ater* (Dytiscidae), dospělec potápníka *Hydaticus seminiger* (Dytiscidae), dospělec potápníka *Acilius canaliculatus* (Dytiscidae), larva 3. instaru potápníka *Acilius canaliculatus* (Dytiscidae), larva 2. instaru potápníka *Hydaticus seminiger* (Dytiscidae) a larva 3. instaru potápníka *Dytiscus* sp. (Dytiscidae).

Dospělci potápníka *Ilybius guttiger* jsou 8,7-10 mm dlouzí. Tento druh žije v převážně stálých vodních útvarech, jako jsou jezera a rybníky (Nilsson a Holmen 1995).

Dospělci potápníka *Ilybius subtilis* jsou 9-10,7 mm dlouzí. Vyskytuje se ve více či méně dočasných tůňkách (Nilsson a Holmen 1995).

Dospělci potápníka *Ilybius ater* jsou 13-14,5 mm dlouzí. Vyskytuje se ve všech typech vegetací hustě zarostlých vodních tělech. Například močály, jezera a tůňky (Nilsson a Holmen 1995).

Dospělci potápníka *Hydaticus seminiger* jsou 13,5-14,5 mm dlouzí. Larvy 2. instaru jsou 20 mm dlouhé. Vyskytuje se v tůňkách s hustou vegetací, které jsou často v lese (Nilsson a Holmen 1995).

Dospělci potápníka *Acilius canaliculatus* jsou 14-15,5 mm dlouzí. Larvy 3. instaru potápníka *Acilius canaliculatus* jsou 15 mm dlouhé. Larva má úzkou hlavu. Hlavní výskyt je

v různých stojatých vodách, které nejsou příliš nestabilní s alespoň nějakou vegetací (Nilsson a Holmen 1995).

Larvy 3. instaru potápníka *Dytiscus* sp. mohou být jeden z druhů: *D. marginalis*, *D. circumflexus* a *D. circumcinctus*. S největší pravděpodobností to je ale *D. marginalis* protože je hojný narozdíl od toho druhého. Larvy 3. instaru jsou 50 mm dlouhé. Žijí v stojatých nepříliš malých vodních nádržích (Nilsson a Holmen 1995).

Larvy vážky *Lestes* sp. mohou být jeden z těchto druhů: *Lestes barbarus*, *L. dryas*, *L. sponsa*, *L. virens vestalis* a *L. macrostygma*. Z nich je nejpravděpodobnější *L. sponsa*, která je 14-15 mm dlouhá. Tělo je poměrně úzké. Vyskytuje se v severní a centrální Evropě. Žije v tůních a jezerech s vegetací (Askev 2004).

Larvy vážky *Sympetrum* sp. mohou patřit jedné z vážek: *S. danae*, *S. flaveolum*, *S. meridionale*, *S. striolatum* a *S. vulgatum*. Nejpravděpodobnější je *S. vulgatum*, které je 15-16 mm dlouhé. Žijí ve stojatých vodách i v částečně brakických (Askev 2004).

Larva vážky rodu *Libellula* sp. může být jedním ze druhů: *L. depressa*, *L. fulva* či *L. quadrimaculata*. Asi to byla *L. fulva*, která je 18-19 mm dlouhá. Žijí při břehu tůní a jezer s mírnou vegetací (Askev 2004).

Larvy vážky *Aeschna* sp. můžou patřit jednomu z těchto druhů: *A. affinis*, *A. cearulea* a *A. juncea*. Pravděpodobně je to *A. juncea*, která je cca 20-30 mm dlouhá. Žijí v tůních a jezerech s oligotrofní a lehce kyselou vodou (Askev 2004).

Dospělci ploštice *Corixa* sp. můžou být jeden z druhů: *Corixa punctata*, *C. dentipes* a *C. panzeri*. Nejvíce pravděpodobná je *C. punctata*, která je 11,2-13,5 mm dlouhá. Žijí v různých typech stojatých vod (Wróblewski 1980).

Dospělci ploštice *Ilyocoris comicoides* jsou 12-15,5 mm dlouzí. Žije ve stojatých vodách všech typů s vegetací i bez ní (Wróblewski 1980).

Dospělci ploštice *Nepa cinerea* jsou 17-23 mm dlouzí. Tělo mají oválné a dorzoventrálně zploštělé. Žijí ve všech typech stojatých vod (Wróblewski 1980).

3.2. Použitá kořist

Jako kořist jsem používal korýše berušku vodní *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda). Tento korýš dorůstá maximální délky těla 10-15 mm. Žije ve stojatých a mírně tekoucích vodách a živí se rostlinnými zbytky a detritem, převážně spadným listím.

Tento korýš byl vybrán, protože patří mezi preferované druhy kořisti použitých predátorů (J. Klečka a D. Boukal, nepublikovaná data). Kořist byla rozdělena do 5 velikostních kategorií s průměrnou velikostí 2,08 mm (kategorie I); 3,77 mm (kategorie II); 5,12 mm (kategorie III); 6,74 mm (kategorie IV); a 8,30 mm (kategorie V). Jako kategorie 4 byly použity dospělé samice, aby se minimalizovala interakce kořisti kategorie V (samci) s kategorií IV, ke které docházelo při použití juvenilních jedinců, kdy dospělí samci hlídali juvenilní samice před vylíhnutím (Benesh at al. 2007). Tyto velikosti odpovídají zřejmě jednotlivým vývojovým stádiím (instarům), ale nepodařilo se mi v literatuře nalézt přesné údaje, které by pomohly zjistit, o které instary se jedná.

3.3. Rozvržení vlastních pokusů

Pokusy byly prováděny za kontrolovaných podmínek v klimaboxu na Entomologickém ústavu Akademie věd v Českých Budějovicích. Teplota v klimaboxu byla 18°C. Fotoperioda byla nastavena na 18 hodin světla a 6 hodin tmy (01:00-07:00). Na jednotlivé experimenty jsem použil plastové nádoby o objemu 2,5 litru s plátnem nalepeným na dně. Toto plátno sloužilo k usnadnění pohybu kořisti po dně pokusné nádoby. Dále jsem do nádoby zavěsil pět obdélníkových pruhů plastové síťoviny, která sloužila jako umělá vegetace.

Jako první byl proveden kontrolní pokus ve čtyřech replikacích jen s kořistí, který určil mortalitu kořisti během pokusu. V těchto kontrolách byla minimální mortalita (4,5 %), proto jsem ji v pokusech s predátory zanedbal.

Při vlastních pokusech se do experimentální nádoby přidalo 10 jedinců každé velikostní kategorie kořisti. Následně se přidal jeden predátor, který byl před vlastním pokusem jeden den aklimatizován v klimaboxu a pak následně nechán 24 hodin před pokusem vyhladovět. Jednotlivé pokusy probíhaly po dobu 24 hodin (začátky v rozmezí 16:00-20:00). Po ukončení pokusů byli použítí predátoři usmrceni a uchováni v etanolu za účelem změření délky těla. Následně se roztřídila a spočítala živá kořist.

Počet replikací pokusů u jednotlivých predátorů o průměrné velikosti byl následující: dospělec potápníka *Ilybius guttiger* (n=6, průměr velikosti těla $\bar{o}=9,3$ mm), dospělec potápníka *Ilybius subtilis* (n=2, $\bar{o}=10,2$ mm), dospělec potápníka *Ilybius ater* (n=5, $\bar{o}=13,6$ mm), dospělec potápníka *Hydaticus seminiger* (n=6, $\bar{o}=13,6$ mm), dospělec potápníka *Acilius canaliculatus* (n=7, $\bar{o}=15,3$ mm), larva 2. instaru potápníka *Hydaticus* sp. (n=3, $\bar{o}=18,9$ mm), larva 3. instaru potápníka *Acilius canaliculatus* (n=2, $\bar{o}=23,2$ mm), larva 3. instaru potápníka *Dytiscus* (n=1, 26,6 mm), ploštice *Corixa* sp. (n=7, $\bar{o}=11,8$ mm), ploštice *Ilyocoris comicoide* (n=6, $\bar{o}=13,1$ mm), ploštice *Nepa cinerea* (n=7, $\bar{o}=18,5$ mm), larva vážky *Lestes* sp. (n=5, $\bar{o}=14,7$ mm), larva vážky *Sympetrum* sp. (n=8, $\bar{o}=15,8$ mm), larva vážky *Libellula* (n=1, velikost těla 18,6 mm), larva vážky *Aeschna* sp. (n=3, velikosti těla 21,1 mm, 26,3 mm a 30,8 mm). Larvy vážky *Aeschna* sp. jsou ve statistických analýzách bráni jako tři různí predátoři z důvodu velkého rozpětí délky těla.

Predátoři, pro které mám malý počet replikací, se nepodařilo chytit v době, kdy byli hojní v terénu. Poté už je nebylo prakticky možné ulovit a tudíž je použit v pokusech.

Ze získaných dat jsem spočítal Manlyho index selektivity (Manly et al. 1972, Manly 1974), který jsem použil ve statistických analýzách. Index selektivity predátora dané kategorie α_j se spočítá podle vztahu

$$\alpha_j = \frac{\ln\left(\frac{K_{v,j} - K_{s,j}}{K_{v,j}}\right)}{\sum_i \ln\left(\frac{K_{v,i} - K_{s,i}}{K_{v,i}}\right)}$$

kdy $K_{v,i}$ je počáteční počet kořisti dané kategorie a $K_{s,i}$ je počet sežrané kořisti. Pokud predátor sežere všechny jedince kořisti dané kategorie, vzorec nelze použít, protože ve jmenovateli je nula. Tento problém jsem zaznamenal pouze ve čtyřech případech, kdy jsem ho obešel tak, že jsem výraz v čitateli pro úplně zkonsumovanou kořist modifikoval následujícím způsobem:

$$\ln\left(\frac{K_{v,j} + 1 - K_{s,j}}{K_{v,j} + 1}\right) \quad \text{nebo} \quad \ln\left(\frac{K_v + 0,1 - K_s}{K_v + 0,1}\right)$$

Tím dochází pouze k mírnému podhodnocení selektivity pro úplně zkonsumovanou kořist.

Preferovaná kategorie kořisti je taková, kdy α_j je větší než průměrná hodnota

$$\bar{\alpha} = \frac{1}{k}$$

kde k je počet kategorií kořisti. V mém případě je tedy index selektivity preferované kořisti větší než 0,2.

Pro každý druh predátora jsem vypočítal preferovanou velikost kořisti jako průměrnou velikost zkonsumované kořisti váženou indexem selektivity, tedy:

$$P = \sum_{j=1}^5 v \alpha_j$$

kde P je preferovaná kořist a v je velikost kořisti. Výslednou preferovanou kořist jsem použil v analýze závislosti velikosti preferované kořisti na velikosti a taxonomické příslušnosti predátora.

3.4. Použité statistické metody

Všechny statistické výpočty byly provedeny pomocí programu Statistica 8 (StatSoft). Pomocí metody ANOVA jsem testoval velikostní preference jednotlivých druhů predátorů. Tuto analýzu jsem neprováděl s predátory, u kterých byl v pokusech jen jeden jedinec.

Poté jsem analyzoval závislost velikosti preferované kořisti na velikosti a taxonomické příslušnosti predátora (Dytiscidae – imago, Dytiscidae – larva, Odonata, Heteroptera). Použil jsem obecný lineární model. Do této analýzy byli použiti všichni predátoři z pokusů.

4. Výsledky pokusů

4.1. Výsledky pokusů jednotlivých predátorů

Tabulka 2 shrnuje výsledky potravní selektivity pro jednotlivé druhy predátorů. Velikostní selekce kořisti je u dospělců potápníka *Ilybius guttiger* signifikantní. Tento predátor preferuje kořist kategorie II (obr. 1). Signifikantní jsou i výsledky selekce kořisti pro dospělé potápníka *Ilybius subtilis* (tab. 2) a dospělé potápníka *Ilybius ater* (tab. 2). Tyto dva druhy selektují stejnou kořist jako *Ilybius guttiger* tj. kategorii II (obr. 1). *Ilybius ater* také nepatrně selektuje kořist kategorie IV. Velikostní selekce kořisti u dospělců potápníka *Hydaticus seminiger* není signifikantní (tab. 2). Tento potápník nepreferuje žádnou z nabízené škály kořisti. Ačkoliv z grafu lze vyčíst preferenci pro kategorie II a IV, tak rozdíly oproti zbylým kategoriím jsou minimální. Pro dospělé potápníka *Acilius canaliculatus* není velikostní selekce signifikantní (tab. 2), ale výsledky jsou hraniční a při vyšším počtu opakování by mohly vyjít signifikantně. Vyhýbá se kořisti kategorie I (obr. 1).

Tabulka 2: Výsledky analýzy preferované kořisti metodou ANOVA. DF značí stupně volnosti a F je výsledná hodnota F-testu. Průkazné výsledky vyznačeny tučně.

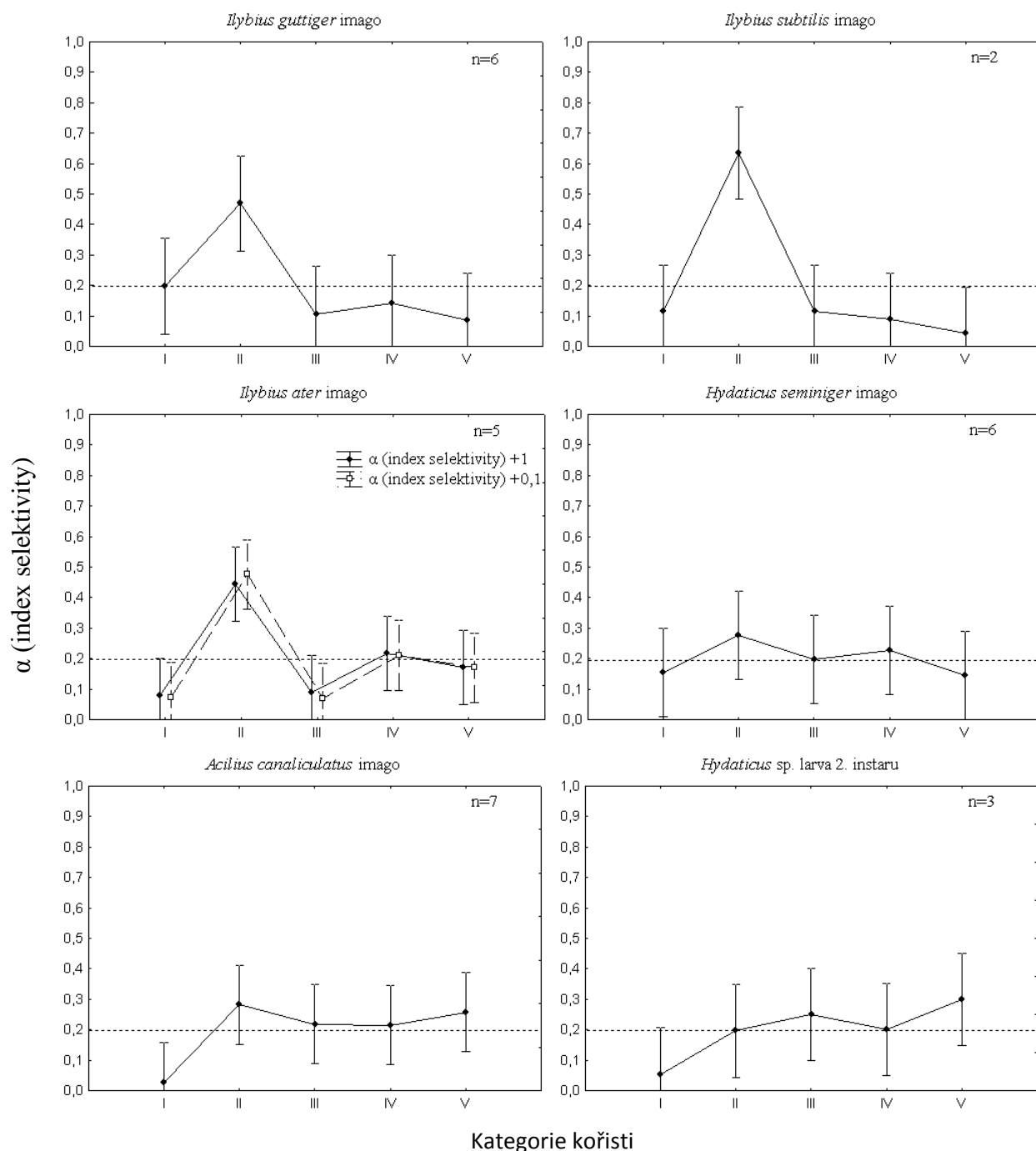
predátor	DF	F	P
<i>Ilybius guttiger</i> imago	5, 4	4,20	0,009
<i>Ilybius subtilis</i> imago	5, 4	17,51	0,003
<i>Ilybius ater</i> imago	5, 4	6,42	0,001
<i>Hydaticus seminiger</i> imago	5, 4	0,58	0,677
<i>Acilius canaliculatus</i> imago	5, 4	2,49	0,064
<i>Hydaticus</i> sp. L2	5, 4	1,81	0,202
<i>Acilius canaliculatus</i> L3	5, 4	0,78	0,582
<i>Lestes</i> sp.	5, 4	31,25	<10⁻⁵
<i>Sympetrum</i> sp.	5, 4	11,18	<10⁻⁵
<i>Corixa</i> sp.	5, 4	23,92	<10⁻⁵
<i>Ilyocoris cimicoides</i>	5, 4	13,08	<10⁻⁵
<i>Nepa cinerea</i>	5, 4	4,39	0,006

Výsledky pro larvy brouků z čeledi Dytiscidae jsou zatím jenom orientační, protože jednotlivé pokusy s těmito predátory mají malý počet replikací. Larva 2. instaru potápníka *Hydaticus* sp. (tab. 2) signifikantně nepreferuje žádnou kořist, ale z grafu (obr. 1) je vidět selektivita ve prospěch větších velikostních kategorií a při větším počtu opakování by mohla být preference signifikantní. To samé platí i pro larvu 3. instaru potápníka *Acilius canaliculatus* (tab. 2, obr. 2). Podle výsledků pro jedinou larvu 3. instaru potápníka *Dytiscus* sp. se zdá, že tento instar neloví malou kořist kategorií I a II (obr. 2).

Larvy vážek *Lestes* sp. jsou signifikantně selektují kořist podle její velikosti (tab. 2). Preferují kořist z nejmenší kategorie I (obr. 2). Totéž platí pro druh *Sympetrum* sp. (tab. 2). Tato vážka selektuje kořist kategorií I a II (obr. 2). Jediný testovaný jedinec larvy vážky *Libellula* sp. preferoval kořist kategorie I (obr. 2), ale v pokusech byl jen jeden exemplář. U larev *Aeschna* sp. jsou výsledky jen předběžné kvůli nedostatku opakování, ale naznačují trend v rostoucí velikosti preferované kořisti během ontogeneze.

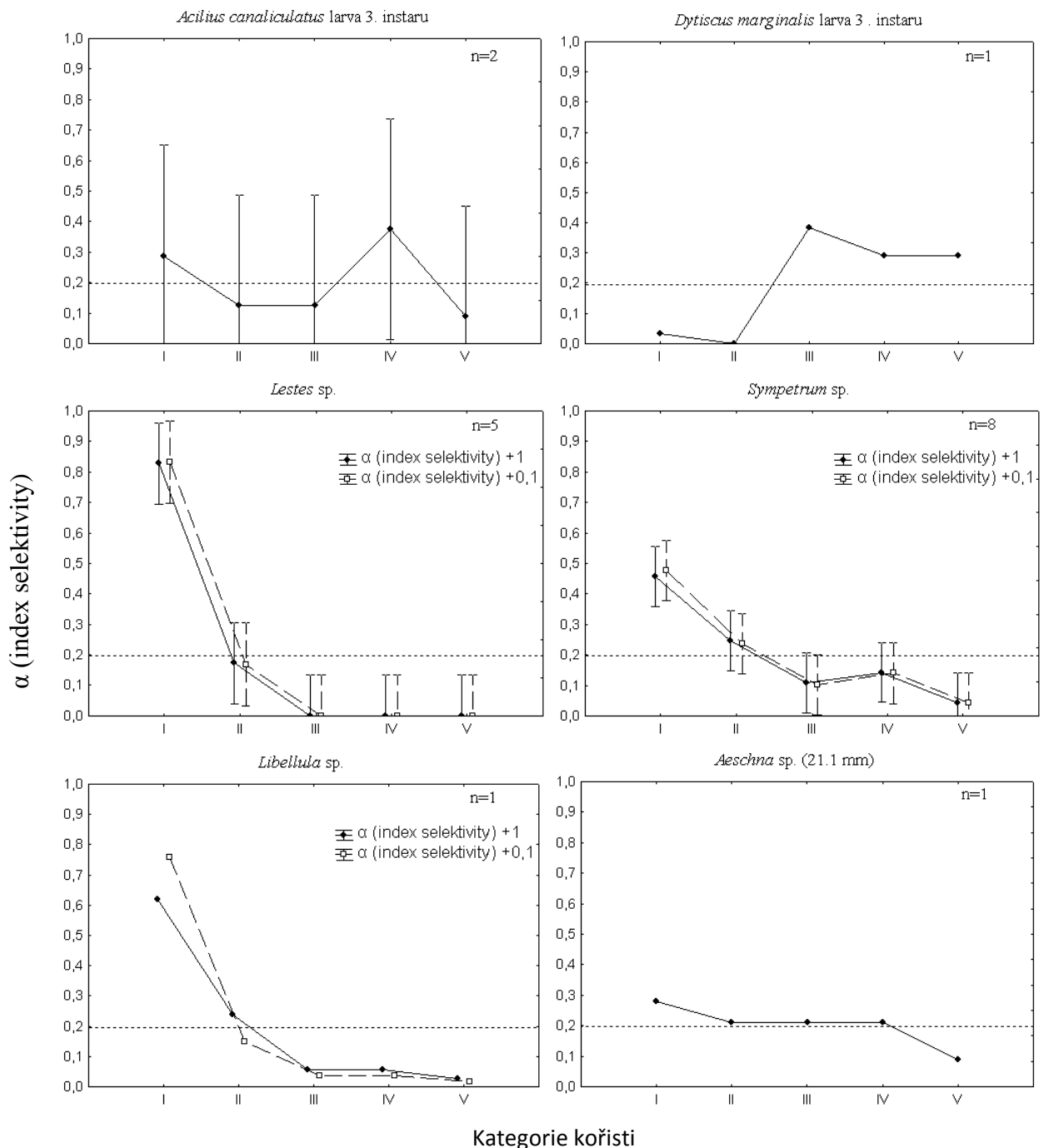
Ploštice *Corixa* sp. signifikantně selektuje svou kořist podle velikosti a preferuje kategorii I jako vážka *Lestes* sp. (tab. 2). Velikostní selekce je u ploštice *Ilyocoris cimicoides* signifikantní (tab. 2). Tato ploštice preferuje kořist velikostních kategorií III-V (obr. 3) a to samé platí i pro ploštici *Nepa cinerea* (tab. 2, obr. 3).

U druhů *Ilybius ater* a larev vážek rodů *Lestes*, *Sympetrum* a *Libellula* bylo nutno provést úpravu indexu selektivity, protože v některém z experimentů dravec zkonsumoval všechny jedince některé velikostní kategorie kořisti. Z obr. 1 a 2 je patrné, že různé typy korekce mají na výsledek jen malý vliv.



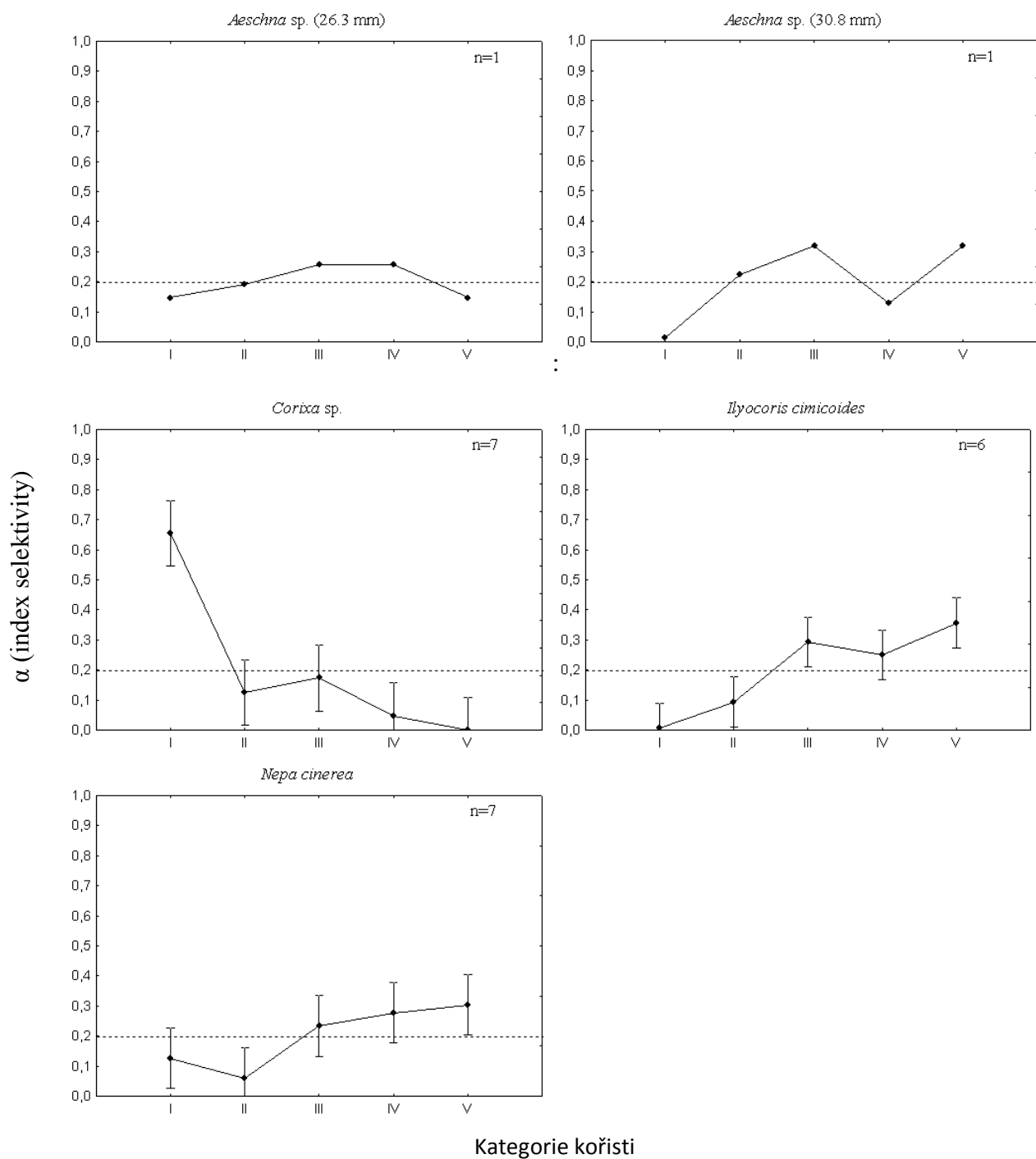
Kategorie kořisti

Obrázek 1: Závislost indexu selektivity na kategorii kořisti pro dospělé potápníky *Ilybius guttiger*, *Ilybius subtilis*, *Ilybius ater*, *Hydaticus seminiger*, *Acilius canaliculatus* a pro larvu 2. instaru potápníka *Hydaticus* sp. (n = počet opakování). U grafu se dvěma různými křivkami jsem použil dvě různé korekce pro výpočet selektivity.



Kategorie kořisti

Obrázek 2: Závislost indexu selektivity na kategorii kořisti pro larvy 3. instaru potápníka, larvy 2. instaru potápníka *Acilius canaliculatus*, larvu 3. instaru potápníka *Dytiscus* sp. a larvy vážek *Lestes* sp., *Sympetrum* sp., *Libellula* sp. a *Aeschna* sp. (n = počet opakování). U grafu se dvěma různými křivkami jsem použil dvě různé korekce pro výpočet selektivity.



Obrázek 3: Závislost indexu selektivity na kategorii kořisti pro larvy vážek *Aeschna sp.* a ploštice *Corixa sp.*, *Ilyocoris cimicoides* a *Nepa cinerea* (n = počet opakování).

4.2. Celková analýza

Analýza pomocí obecného lineárního modelu ukazuje, že velikost kořisti je závislá na velikosti predátora a že je také závislá na taxonu predátora (tab. 3). Z grafu je vidět, že s rostoucí velikostí těla predátora z dané skupiny roste i velikost jeho preferované kořisti. Tento graf také ukazuje vztah mezi predátory lovicími stejnou metodou, kdy aktivní lovci dospělci (imaga) brouků čeledi Dytiscidae a ploštice řadu Heteroptera mají podobně položené regresní přímky ukazující růst velikosti kořisti v závislosti na velikosti predátora. Larvy vážek, které na kořist číhají a loví ji prudkým výpadem masky, mají regresní přímku položenou výrazně níže a loví tak menší kořist než stejně velcí dospělí potápníci a ploštice.

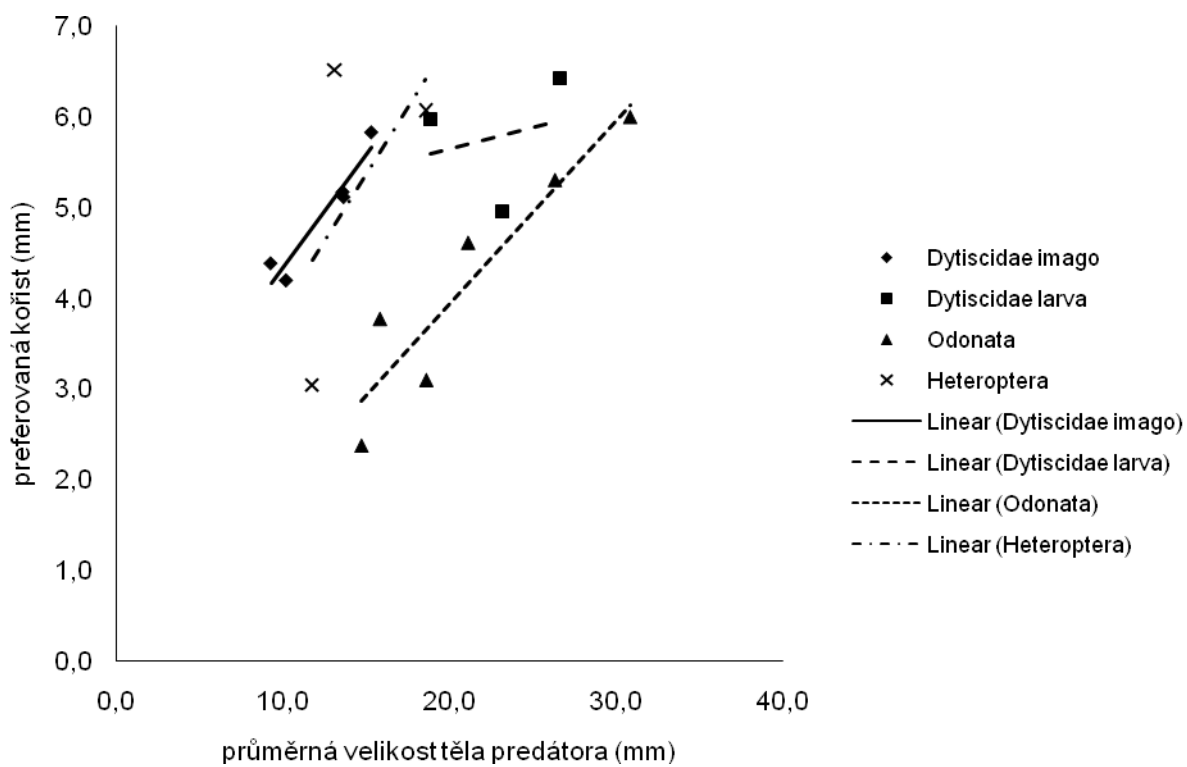
Dále jsem analyzoval tytéž data, ale místo velikosti predátora jsem použil velikost jeho hlavy. Tato analýza vyšla nesignifikantně pro oba efekty (tab. 4). To je pravděpodobně způsobeno výsledky preference kořisti ploštic, u kterých velikost kořisti naopak klesá s velikostí hlavy (velký druh *Nepa cinerea* má výrazně menší velikost hlavy než menší *Ilyocoris* a *Corixa*).

Tabulka 3: Výsledky analýzy velikosti kořisti vztážené na velikost predátora a jeho taxon. V tabulce jsou uvedeny stupně volnosti DF, Wald Stat. udává hodnotu statistiky a P je pravděpodobnost.

Efekt	DF	Wald Stat.	P
Průměrná velikost predátora	1	13,27	0,0002
Taxon	3	15,95	0,0011

Tabulka 4: Výsledky analýzy velikosti kořisti vztážené na velikost hlavy predátora a jeho taxon. V tabulce jsou uvedeny stupně volnosti DF, Wald Stat. udává hodnotu statistiky a P je pravděpodobnost.

Efekt	DF	Wald stat.	P
Průměrná velikost hlavy	1	0,181	0,669
Taxon	3	4,840	0,183



Obrázek 4: Závislost velikosti preferované kořisti na velikosti těla predátora a taxonu.

5. Diskuze

5.1. Diskuze rešerše

Ve všech pracích zabývajících se velikostní selekcí kořisti predátorem se objevuje trend zvětšování se velikosti kořisti se zvětšující se velikostí predátora. Tento trend není jen podpořen pracemi zabývajících se jednotlivými predátory jako například Mascaró a Seed (2000), ale také velkými pracemi o ekosystémech a potravních sítích (Brose et al. 2006).

Metabolismus se zvětšuje s rostoucí velikostí těla. Metabolismus je ovlivněn několika faktory. Těmi můžou být stechiometrické složení organismu a jeho ontogeneze (Brown et al. 2004). Proto může být predátor nucen selektovat větší kořist, aby pokryl své energetické nároky (Brown et al. 2004).

Velikost preferované kořisti může být ovlivněna i různými obrannými mechanizmy loveného organismu, tak i přizpůsobením dravce na lov své potravy. Mezi obranné mechanizmy u bezobratlých patří různé exoskeletární výběžky a schránky, které chrání před napadením. Dalším důležitým vlivem je schopnost kořist vůbec detekovat (Holtzman a Genin 2005) a po ulovení ji být schopen zpracovat ústním ústrojím. Čehož například nejsou schopny larvy potápníků.

Studovat velikostně selektivní predaci lze mnoha metodami, ze kterých mezi nejpoužívanější patří terénní pozorování, laboratorní experiment a analýza trávicího traktu predátora. Každá z nich má své výhody a nevýhody, které ředurčují její použití. Úplně nejvíce se používá laboratorní experiment, protože umožňuje manipulovat s podmínkami predace.

Zpracované články zabývajících se jednotlivými studii poměru predátora a kořisti ukazují, že mezi nejvíce prozkoumané predátory z vodních ekosystémů patří mořské ryby. Za povšimnutí stojí, jak málo je známo o dravém vodním hmyzu, u které ho se tato problematika zkoumá minimálně. Z těchto studií lze také vyčíst neustále se objevující zákonitost, který ukazuje zvětšování velikosti preferované kořisti na zvětšující se velikosti predátora.

5.2 Diskuze pokusů

Ačkoliv velikostní selekce kořisti predátora je důležitá pro vztahy predátor-kořist a na toto téma se zaměřila řada studií, tak pro dravý vodní hmyz existuje jen velmi malé množství prací.

Na základě výsledků mohu konstatovat, že se mi u většiny druhů podařilo závislost mezi velikostí predátora a jeho kořisti a u vybraných druhů predátorů určit preferovanou velikost kořisti. Obecným trendem bylo zvětšování velikosti preferované kořisti se zvětšováním těla predátora. Tento vztah se potvrdil pro všechny taxonomické skupiny vodního hmyzu, které jsem použil ve své práci.

Zajímavé jsou výsledky pro tři použité druhy dospělého potápníků rodu *Ilybius*, kde ač se tyto predátory liší velikostí, tak preferují víceméně stejně velkou kořist, a to kategorii II (velikostní kategorie 3,77 mm).

Z výsledků larev potápníků to vypadá, že larvy nepreferují žádnou z kategorií kořisti více než ostatní. Se zvětšujícím se tělem larvy inklinují k ignorování nejmenších velikostních kategorií. Podle mého názoru predátor je vůči této kořisti omezen morfologicky velikostní ústního ústrojí a nemůže ji lovit. Graf závislosti velikosti kořisti na taxonu a velikosti predátora má navíc pravděpodobně zkreslenou regresní přímku pro larvy potápníků, protože larva druhu *Dytiscus* sp. neměla v pokusu přístup k dostatečně velké kořisti, kterou téměř jistě preferuje.

U larev vážek výsledky ukázaly, že se zvětšováním těla vážek rostla velikost kořisti. Ty nejmenší vážky jako *Lestes* sp. a *Sympetrum* sp. preferovaly malé kategorie kořisti (I a II). U těch větších se projevovala selekce větší kořisti, ale je potřeba udělat ještě další pokusy, aby se odfiltroval vliv nedostatku opakování.

U ploštic se výsledky podobají zjištěným výsledkům larev vážek. *Corixa* sp. preferuje kořist malých kategorií (I a II) a zbylé dvě zkoumané ploštice selektovali kořist velkou (kategorie III-V).

Na velikostní selekci kořisti u hmyzu je mnoho možností pro další studium a pochopení role hmyzu jako predátora vodního ekosystému. V návaznosti na pokusy vyhodnocené v této práci budu dále testovat predátory, kterých jsem měl nedostatek. Dále mě čeká zodpovězení otázky, jestli se může měnit velikost preferované kořisti ve skupině

predátorů o stejné velikosti. Dále by bylo vhodné použít i jiné druhy než berušku vodní jako kořist (např. larvy pakomárů) a podívat se podrobněji na omezení predátorů, která mohou ovlivňovat preferovanou velikost kořisti.

6. Literatura

- Brown J. H., Gillooly J. F., Allen A. P., Savage van M., West G. B., 2004: Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85: 1771–1789.
- Askew R. R., 2004: The dragonflies of Europe (revised edition). Harley Books, 308
- Benesh D. B., Valtonen E. T., Jormalainen V., 2007: Reduced survival associated with precopulatory mate guarding in male *Asellus aquaticus* (isopoda). *Annales Zoologici Fennici*, 44 (6): 425-434.
- Bertilsson S., Hansson L.-A., Graneli W., Philibert A., 2003: Size-selective predation on pelagic microorganisms in Arctic freshwaters. *Journal of Plankton Research*, 25: 621-631.
- Boukal D.S., et al. 2007: Catalogue of water beetles of the Czech Republic, Klapalekiana, 43
- Brose U., Jonsson T., Berlow E. L., 2006: Consumer – resource body-size relationships in natural food webs. *Ecology*, 87: 2411–2417
- Cohen J. E., Pimm S. T., Yodzis P., Saldana J., 1993: Body size of animal predators and animal prey in food webs. *Journal of Animal Ecology*, 62:67-78.
- Cohen J. E., Jonsson T., Carpenter R. C., 2003: Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *PNAS*, 100: 1781–1786.
- Ellis T., Gibson R. N., 1995: Size-selective predation of 0-group flatfishes on a Scottish coastal nursery ground. *Marine Ecology Progress Series*, 127: 27-37.
- Gittelman S. H., 1978: Optimum diet and body size in backswimmers (Heteroptera: Notonectidae, Pleidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 71: 737-747.
- Grutter A. S., 1997: Size-selective predation by the cleaner fish *Labroides dimidiatus*. *Journal of Fish Biology*, 50: 1303-1308.
- Gunilla E., Elmgren R., 2001: Predation by the benthic isopod *Saduria entomon* on two Baltic Sea deposit-feeders, the amphipod *Monoporeia affinis* and the bivalve *Macoma balthica*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 266: 165-179.
- Hamilton D. J., Nudds T. D., Neate J., 1999: Size-selective predation of blue mussels (*Mytilus edulis*) by common eiders (*Somateria mollissima*) under controlled field conditions. *The Auk*, 116: 403-416.
- Hirvonen H., Ranta E., 1996: Prey to predator size ratio influences foraging efficiency of larval *Aeshna juncea* dragonflies. *Oecologia*, 106: 407-415.
- Holzman R., Genin A., 2005: Mechanisms of selectivity in nocturnal fish: a lack of active prey choice. *Oecologia*, 146: 329-336.

- Johansson J., Turesson H., Persson A., 2004: Active selection for large guppies, *Poecilia reticulata*, by the pike cichlid, *Crenicichla saxatilis*. *Oikos*, 105: 595-605.
- Katunzi E. F. B., et al., 2006: Spatial and seasonal patterns in the feeding habits of juvenile *Lates niloticus* (L.), in the Mwanza gulf of lake Victoria. *Hydrobiologia*, 568: 121-123.
- Kinner N. E., et al., 1998: Size-Selective predation on groundwater bacteria by nanoflagellates in an organic-contaminated aquifer. *Applied and Environmental Microbiology*, 64: 618-625.
- Laurich L. M., Zimmer K. D., Butler M. G., Hanson M. A., 2003: Selectivity for zooplankton prey by fathead minnows and brook sticklebacks. *Wetlands*, 23: 416-422.
- Lienesch P. W., Gophen M., 2005: Size-selective predation by inland silversides on an exotic cladoceran, *Daphnia lumholtzi*. *The Southwestern Naturalist*, 50: 158-165.
- MacIssac H. J., 1994: Size-selective predation on zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) by crayfish (*Orconectes propinquus*). *The North American Benthological Society*, 13: 206-216.
- Manly B. F. J., et al., 1972: Analysis of a selective predation experiment. *The American Naturalist*, 952: 719-736.
- Manly B. F. J., 1974: A model for certain types of selection experiments. *Biometrics* 30: 281-294.
- Mascaró M., Seed R., 2000: Foraging behavior of *Carcinus maenas* (L.): Comparisons of size-selective predation on four species of bivalve prey. *Journal of Shellfish Research*, 19: 283-291.
- Mascaró M., Seed R., 2001: Foraging behavior of juvenile *Carcinus maenas* (L.) and *Cancer pagurus* L. *Marine Biology*, 139: 1135-1149.
- Nilsson, A., Holmen, M., 1995: The aquatic Adephaga (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. II. Dytiscidae. *Fauna entomologica Scandinavica*, 32.
- Nystrom P, Perez J. R., 1998: Size-selective predation of blue mussels (*Mytilus edulis*) by common eiders (*Somateria mollissima*) under controlled field conditions. *Hydrobiologia*, 368: 205-208
- Pastorok R. A., 1981: Prey vulnerability and size selection by *Chaoborus* larvae. *Ecology*, 62: 1311-1324.
- Quinn T. P., Kinnison M. T., 1999: Size-selective and sex-selective predation by brown bears on sockeye salmon. *Oecologia*, 221: 273-281.
- Saint-Jacques N., Harvey H. H., Jackson D. A., 2000: Selective foraging in the white sucker (*Catostomus commersoni*). *Canadian Journal of Zoology*, 78: 1320-1331

- Shealer D. A., 1998: Size-selective predation by a specialist forager, the roseate tern. *The Auk*, 115: 519-525.
- Streams F. A., 1994: Effect of prey size on attack components of the functional response by *Notonecta undulata*. *Oecologia*, 98: 57-63.
- Swift M. C., 1992: Prey capture by four larval instars of *Chaoborus crystallinus*. *Limnology and Oceanography*, 37: 14-24.
- Tikkanen, P., et al., 1997: The roles of active predator choice and prey vulnerability in determining the diet of predatory stonefly (Plecoptera) nymphs. *Journal of Animal Ecology*, 66: 36-48.
- Turesson, H., Brönmark, C., Wolf A., 2006: Satiation effects in piscivore prey size selection. *Ecology of Freshwater Fish*, 15: 78-85.
- Turesson, H., Brönmark, C., Wolf, A., 2002: Prey size selection in piscivorous pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) includes active prey choice. *Ecology of Freshwater Fish*, 11: 223-233.
- Velasco J., Millan A., 1998: Freeing habitats of two large insects from desert stream: *Abedus herberti* (Hemiptera: Belostomatidae) and *Thermonectus marmoratus* (Coleoptera: Dytiscidae). *Aquatic Insects*, 20: 85-96.
- Wróblewski A., 1980: Pluskwiaki (Heteroptera). Fauna słodkowodna Polski, Państwowe wydawnictwo naukowe, zeszyt 8, 157 pp.