

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta**



**Vliv zkušenosti na frekvenčně závislou potravní
selektivitu dravého vodního hmyzu**

Bakalářská práce

Pavla Šalandová

Školitel: Mgr. Jan Klečka

České Budějovice 2011

Šalandová P., 2011: Vliv zkušenosti na frekvenčně závislou potravní selektivitu dravého vodního hmyzu [The effect of experience on the frequency-dependent food selectivity of predatory aquatic insects. BSc. Thesis, in Czech] – 34 pp., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

Anotace:

The aim of this thesis is to evaluate current knowledge of predation in aquatic insects in the light of optimal foraging theory and switching. I explain these two phenomena and discuss how they can be connected to explain frequency-dependent prey selection. The review is complemented by laboratory experiments on the effect of experience on frequency-dependent food selectivity of larvae of dragonflies (Odonata).

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala 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 14.12. 2011

Pavla Šalandová

.....

Poděkování:

Ráda bych poděkovala především svému školiteli Janu Klečkovi za skvělé vedení v průběhu celé mé bakalářské práce a za jeho obdivuhodný klid a obětavou podporu. Můj velký dík patří také Davidu Boukalovi za všechny podnětné poznámky a rady. Oběma pak děkuji za laskavý přístup a ochotu mi cokoli vysvětlit. Chtěla bych také poděkovat svým rodičům, kteří mi poskytli lásku a zázemí, spoustu rad do života a umožnili mi studovat. Mému bratrovi chci poděkovat za všechny hodiny společného smíchu i plodných diskuzí. Je mi potěšením, že mohu poděkovat Pavlovi Dudovi za všechno to kafe, plněné piškoty, pomelo (i když chutná hrozně), snídaně, obědy, večere a ibalginy, ale především za láskyplnou podporu a pevné nervy ve chvílích, kdy já je ztrácela.

Děkuji za každý den, který mě něčím obohatil, děkuji za příležitost existovat. Děkuji za všechny své přátele, slunce, vzduch a pocit, že všechno je tak, jak má být.

Děkuji...

OBSAH

<u>1. Úvod</u>	1
<u>2. Rešerše</u>	
2.1 Cíl rešerše	2
2.2 Predace	2
2.3 Vodní hmyz jako modelová skupina pro výzkum predace	3
2.3.1 Detekce kořisti	4
2.3.2 Potravní strategie	4
2.3.3 Mechanika lovu	5
2.3.4 Potravní selektivita	6
2.4 Teorie optimálního vyhledávání potravy	8
2.4.1 Teorie optimálního složení potravy (ODT)	9
2.5 Přeskok („switching“)	13
2.5.1 Mechanismy	14
2.5.2 Experimenty	15
2.6 Diskuse a shrnutí rešerše	17
<u>3. Experimentální část</u>	
3.1 Cíl experimentální části	19
3.2 Metodika	19
3.2.1 Modelová zvířata	19
3.2.2 Příprava a průběh pokusu	20
3.2.3 Zpracování videí	21
3.2.4 Analýza dat	21
3.3 Výsledky	22
3.4 Diskuse experimentu	25
<u>4. Seznam použité literatury</u>	28
<u>5. Přílohy</u>	32

1. ÚVOD

Predaci a její vliv na populace a společenstva ovlivňuje řada faktorů (Townsend *et al.* 2010). Ve své práci podávám základní přehled mechanismů a teorií souvisejících se selektivitou predátora – jevem, kdy jednotlivé kořisti nejsou v jídelníčku predátora zastoupeny náhodně (Brönmark & Hansson 2005). Většinou se zaměřuji na systém jednoho predátora a dvou typů/druhů kořisti. Selektivitu se pokouší vysvětlit řada teorií, mezi hlavní patří teorie optimálního vyhledávání potravy (Sih & Christensen 2001). Empirická data také ukazují na častý výskyt tzv. přeskoků, kdy při změně relativního zastoupení dvou druhů kořisti v prostředí predátor náhle mění svou selektivitu a preferenčně konzumuje ten typ kořisti, který je v dané době hojnější (Sherratt & Harvey 1993). Vysvětlení přeskoků jsou různá, ale zdá se, že přeskok za určitých okolností souvisí s optimálním vyhledáváním potravy. O přeskoku u bezobratlých, mimo jiné i u vodního hmyzu ale stále neexistuje jednoznačné vysvětlení. Jednou z hypotéz je ovšem myšlenka, že hmyz je na základě předchozí zkušenosti schopen zvýšit efektivitu lovu a zpracování kořisti (Bergelson 1985), čemuž se věnuji i v praktické části práce.

2. REŠERŠE

2.1 Cíl rešerše

Rešerše mé práce se zabývá problematikou selektivity a faktory, které ji ovlivňují, v obecném kontextu predace. Soustředím se přitom zejména na výskyt přeskočků a potvrzení závěrů teorie optimálního složení potravy u dravého vodního hmyzu.

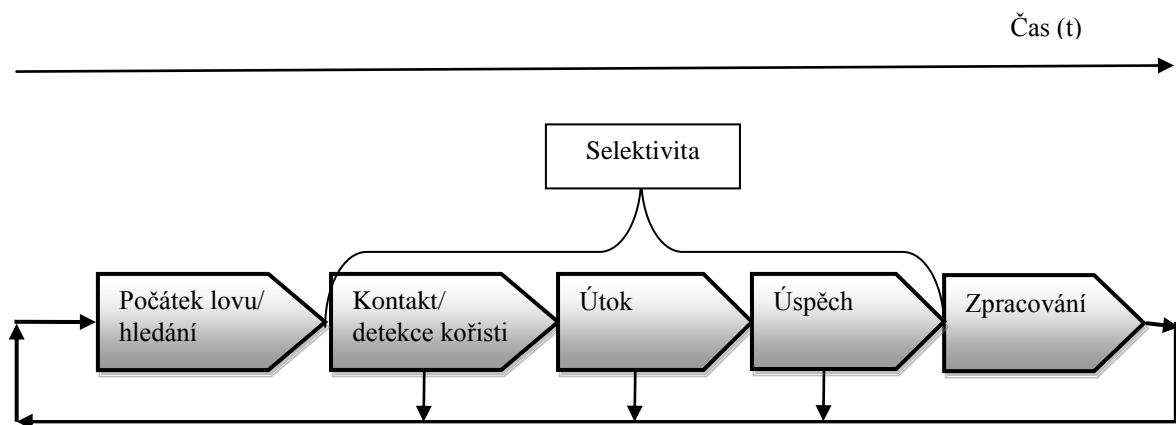
2.2 Predace

Predace je jednou z hlavních interakcí, které určují dynamiku společenstva a ovlivňují jeho strukturu (Brönmark & Hansson 2005).

Predátorem je jakýkoli organismus, který konzumuje jiné živé organismy nebo jejich části. Nejčastěji se setkáváme s rozdělením predátorů na pravé predátory, pasoucí se predátory a parazity, popřípadě parazitoidy (Townsend *et al.* 2010). V této práci se budu zabývat takzvanými pravými predátory, čili těmi, kteří kořist vždy usmrtí a v průběhu života zkonzumují několik až mnoho jedinců kořisti (Begon *et al.* 1997).

Predace probíhá v čase a má několik fází (hledání, detekce, útok a zpracování ulovené kořisti). Každá z nich má svá specifika a je ovlivněna řadou faktorů. Typický postup predace ukazuje diagram predačního cyklu (Obrázek 1), který jsem sestavila na základě informací obsažených v pracích Stephens & Krebs (1987), Brönmark & Hansson (2005) a Gergs & Ratte (2009).

Počáteční fázi predačního cyklu představuje hledání kořisti; pokud predátor na kořist narazí, má možnost ji ulovit, nebo pokračovat v hledání. Pokud zaútočí a je úspěšný, začíná kořist konzumovat, v opačném případě pokračuje v hledání nové kořisti. Když predátor kořist úspěšně zpracuje, začíná hledat další kořist (ať už okamžitě nebo až po určité době, kterou potřebuje k trávení). Selektivita může vznikat v průběhu kontaktu s kořistí a útoku. Predátor může útočit na různé typy kořisti s různou pravděpodobností a s různou úspěšností útoku (Sih & Christensen 2001).



Obrázek 1. Diagram predálního cyklu s vyznačením úseku, v němž může vznikat a projevovat se selektivita.

2.3 Vodní hmyz jako modelová skupina pro výzkum predace

Vodní hmyz je jednou z modelových skupin umožňujících zkoumat vliv mezidruhových interakcí na dynamiku populací a složení společenstev. Jednou z výhod studia ekologických zákonitostí na příkladu vodního hmyzu je fakt, že vodní biotopy, zejména menší stojaté vody, jsou jasně prostorově ohraničeny. Vodní organismy jsou v nich mnohem lépe izolovány od změn probíhajících v okolí, než je tomu u suchozemských živočichů. Vodní biotopy jsou obvykle homogennější a imigrace a emigrace tu nehraje takovou roli. To vše v důsledku dává vzniknout interakcím, které jsou mnohdy silnější a tedy lépe pozorovatelné (Brönmark & Hansson 2005). Během životního cyklu se u vodního hmyzu navíc často zásadně mění morfologie, velikostní omezení, pohyblivost či důležitost různých smyslů. Tyto změny mají zásadní vliv na výslednou potravní strategii a selektivitu. Srovnáním různých instarů je možné zkoumat jejich vliv (Brönmark & Hansson 2005).

Hmyz hraje ve sladkovodním prostředí důležitou roli v potravních vztazích. Velmi často složí jako potrava, ale často zaujímá i roli vrcholového predátora. Tak je tomu zejména v drobných stojatých a dočasných vodních plochách, kde nejsou ryby (Stock & McPeck 2003). Mezi vrcholové predátory v těchto vodách patří zejména brouci (Coleoptera), ploštice (Heteroptera) a vážky (Odonata) (Klečka & Boukal 2011 nepublikovaná data). Potravní selektivita byla z těchto tří skupin zkoumána nejčastěji u vážek (Sherratt & Harvey 1993). Jako modelové organismy proto v mé praktické části též posloužily právě vážky.

2.3.1 Detekce kořisti

Vodní predátoři využívají k detekci kořisti podněty vizuální, chemické i mechanické. U vodního hmyzu zpravidla hraje nejdůležitější úlohu hmat, zatímco zrak má až sekundární funkci (Brönmark & Hansson 2005). Ti, co loví na hladině (znakoplavky, bruslařky a některé další skupiny vodních a semiakvatických ploštic), používají k detekci kořisti vibrace, které kořist vytváří na povrchové membráně, popřípadě se orientují zrakem (Brönmark & Hansson 2005).

U většiny vážek, které byly studovány, mají zásadní roli mechanoreceptory na tykadlech a nohou (Corbet 1999), nicméně receptory všeobecně mohou nabývat různé důležitosti. Lze pozorovat morfologické rozdíly mezi jednotlivými druhy vážek, které odráží jejich chování. Například aktivnější druhy mají typicky větší oči složené z většího počtu omatidií (Corbet 1999). U některých vážek naopak zrak nehraje roli vůbec a je nahrazen převážně mechanickými stimuly, registrovanými pomocí dlouhých set rozmístěných na povrchu těla. Například larva vážky *Libellula depressa* loví stejnou měrou za světla i při jeho absenci. Její larvy útočí dokonce i na atrapy přiložené dostatečně blízko k tělu, což značí, že chemické podněty nemají velký vliv na detekci kořisti a pokud ano, tak zanedbatelný ve srovnání s ostatními podněty (Rebora a kol. 2004). Známý jsou i případy využití chemických podnětů u mrchožravých vážek (Corbet 1999).

2.3.2 Potravní strategie

Vodní predátoři vesměs využívají při lovu dvě základní strategie. První z nich je takzvané číhání („sit-and-wait/ambush mode“), které se projevuje jako útok ze zálohy. Druhou strategií je aktivní vyhledávání potravy (Corbet 1999).

Aktivní vyhledávání potravy vyžaduje více energie, ale může být efektivní při lovu pasivní kořisti. Číhající predátor musí počkat, až k němu kořist sama přijde nebo připlave, což ho předurčuje k lovu aktivní kořisti (Brönmark & Hansson 2005). Obecně má ale číhající predátor vyšší úspěšnost lovu a kratší reakční dobu. Může tak být úspěšnější tam, kde je vyšší heterogenita prostředí a kořist může snadněji uniknout (Brönmark & Hansson 2005).

Ani jeden z obou hlavních typů strategií nemusí být fixní. Někteří vodní predátoři totiž vykazují schopnost přizpůsobit strategii lovu změnám v prostředí. Spouštěčem změny může být například přítomnost alternativní kořisti, výskyt vyšších predátorů, změna

heterogenity prostředí či density kořisti (Corbet 1999, Johansson 2000, Brönmark & Hansson 2005).

2.3.3 Mechanika lovu

Stavba těla umožňuje dravému vodnímu hmyzu požírat kořist častokrát větší, než je sám predátor. Mezi larvou a dospělcem jsou často zásadní rozdíly ve způsobu lovu a zpracování kořisti.

Imága vodních brouků mají kousací ústní ústrojí. Řada skupin je fytofágní nebo saprofágní; nejvýznamnější čeledí, která je převážně nebo výhradně dravá, jsou potápníci (Dytiscidae) a v larválním stadiu také vodomilové (Hydrophilidae) (Zahradník 2008). Dospělí potápníci aktivně vyhledávají potravu a větší kořist jsou schopni před pozřením rozmělnit kusadly a čelistmi. Larvy řady druhů brouků, na rozdíl od imág, na svou kořist číhají a přemohou ji rychlým výpadem (v anglické literatuře označováno jako „ambush predators“). Nejdřív prorazí pokožku kořisti a do jejího těla vypustí dutými kusadly žlázo­vý sekret s trávicími enzymy, výslednou tekutinu potom nasávají zpět (Zahradník 2008).

Dospělé ploštice se živí prostřednictvím bodavě-sacího ústrojí, k lovu kořisti obvykle používají lapací nohy (jehlanka, splešťule, bruslařka) (Usinger 1956). Larvy mají stejně jako imága bodavě-sací ústrojí, relativní délka bodce se však v průběhu dospívání zkracuje (Rozkošný 1980). Ploštice po ulovení do kořisti vpraví jed a trávicí enzym a tekutý obsah pak vysaje (Bailey 1986).

Larvy vážek mají velmi specifický způsob lovu. Kořisti se zmocňují za pomoci spodního pysku, který je přeměněn ve vymrštitelnou masku. V okamžiku, kdy se kořist přiblíží na dosah této masky (několik mm až cca. 1,5 cm), larva se jí zmocní a přisune si ji ke kousacímu ústnímu ústrojí. Pokud se jedná o větší kořist, vážka je schopna ji rozkousat na menší části, které zkonsumuje, ale velmi často chycenou kořist polyká vcelku (Brönmark & Hansson 2005, Corbet 1999, Hanel & Zelený 2000). Tvar masky se liší podle typu kořisti a je charakteristický pro různé taxony (Rozkošný 1980). Imága, která jsou na rozdíl od larev terestrická, loví rozličný létající hmyz, přičemž malou kořist požírají za letu, s větší se uchylují na vyvýšená stanoviště (Zelený 2000).

2.3.4 Potravní selektivita

Jako selektivního označujeme predátora, který zahrne do svého jídelníčku vyšší podíl určité kořisti, než je její zastoupení v prostředí; taková kořist se pak často označuje jako preferovaná (Brönmark & Hansson 2005, Townsend at al. 2010). V literatuře se o pojmech „selektivita“ a „preference“ nehovoří vždy jednoznačně. Bývají často zaměňovány a odlišnost jejich významu není jasně daná. V tomto textu se budu snažit používat většinou výraz selektivita.

Predátoři jsou při výběru své potravy různě selektivní. Obecné rozdělení hovoří o generalistech a specialistech a pak také o konzumentech polyfágních, oligofágních a monofágních. I když řada členovců je polyfágních, zřídka se stává, že by nebyli selektivní vůbec (Sherratt & Harvey 1993). Míra specializace závisí na množství vnějších a vnitřních faktorů a může se projevit ve více stupních predačního chování (Obrázek 1) (Bergelson 1985). Mezi často diskutované faktory patří velikost predátora a kořisti, rychlost metabolismu, vliv hladu, obranné mechanismy kořisti a samozřejmě absolutní a poměrná hustota kořisti (MacArthur & Pianka 1966, Glasser 1984, Molles & Pietruszka 1987, Sherratt & Harvey 1993, Peckarsky *et al.* 1994, Johansson 2000 Ohba 2009, Hauzy at al. 2010, Rall 2009).

Predátor se živí potravou, která je v určitém velikostním rozmezí. Příliš malá potrava je pro něj buď neviditelná, nebo energeticky nevýhodná, zatímco příliš velkou potravu už není často schopný zpracovat. Značné rozdíly velikostních omezení jsou mezi různými druhy hmyzu i mezi různě starými instary (Ohba 2009) či mezi pohlavími (Peckarsky *et al.* 1994). Výhodnost kořisti často stoupá s její velikostí, jelikož doba zpracování („handling time“) roste pomaleji než množství energie získané z kořisti. Při překročení určité hranice ale doba zpracování prudce roste, protože kořist je příliš velká a predátor může mít problémy s tím, aby se jí zmocnil. To vede ke snaze vybírat si optimálně velkou potravu (Brönmark & Hansson 1998).

Metabolismus ovlivňuje rychlost pohybů a tím také lov kořisti. Sám metabolismus je limitován teplotou (Rall 2009). Od určité teploty už mnoho organismů stravu nepřijímá. Například, když teplota vody klesne na 16-17 °C, přestávají se larvy vážek pohybovat a omezují příjem potravy a při dalším poklesu teploty přestávají lovit zcela (Hanel & Zelený 2000).

Míru selektivity může také ovlivňovat hladovění. Bylo prokázáno, že predátor, který po určitou dobu hladoví, má širší jídelníček (je méně selektivní), než predátor, který má kontinuálně k dispozici dostatek potravy (Molles & Pietruszka 1987).

Zatímco dravec usiluje v predačních vztazích o zvýšení své fitness, pro kořist je ulovení predátorem letální. Během koevoluce je tak vyvíjen větší selekční tlak na únikové mechanismy kořisti než na přizpůsobení se predátora (Dawkins & Krebs 1979 v Brönmark & Hansson 1998). Kořist se všeobecně brání predaci dvěma způsoby. Buď se snaží minimalizovat kontakt s predátorem (mimikry, úprava chování, změna habitatu), nebo investuje do mechanismů, které jí pomohou uniknout i po setkání s predátorem (chování, morfologie, chemie). První možnost je často spojena s pomalejším metabolismem a tudíž celkovým vývojem („slow life style“), zatímco druhá s rychlejším metabolismem a vývojem („fast life style“); rozdělení několika druhů vážek podle tohoto kritéria provedl Johansson (2000). Kořist se může bránit i pomocí agregace. Vliv má nepochybně i heterogenita prostředí, která může poskytovat kořisti refugia a zároveň překážky pro obě strany, v závislosti na velikosti predátora a kořisti a na prostorovém měřítku na kterém se heterogenita uplatňuje (Hauzy *et al.* 2010).

Na selektivitu má velký vliv četnost setkání predátora s kořistí. Ta závisí na hustotě kořisti, tedy produktivitě prostředí, v kterém se predátor pohybuje. Hustotu kořisti rozlišujeme absolutní a poměrnou. Absolutní hustota vyjadřuje celkový počet jedinců kořisti na jednotku plochy či objemu prostředí, zatímco poměrná poskytuje informaci o vzájemném poměru více typů/druhů kořisti v prostředí (Sherratt & Harvey 1993). Poměrnou hustotou se podrobněji zabývám v kapitole Přeskok. U absolutní hustoty kořisti platí, že když je potravy málo, tak si konzument nemůže vybírat a je nucen konzumovat jakoukoli kořist, na kterou narazí. Pokud se produktivita prostředí zvýší, začne se predátor specializovat (MacArthur & Pianka 1966, Glasser 1984).

Vliv může mít i množství potravy, které se běžně vyskytuje v přirozeném prostředí predátora. U predátora žijícího v chudém prostředí s malou hustotou kořisti se mohla v průběhu evoluce vyvinout větší agresivita vůči kořisti. Pokud je takový predátor v pokusu vystaven většímu množství potravy, než se mu dostává v jeho přirozeném prostředí, nebude patrně vykazovat žádnou selektivitu, jelikož bude útočit na cokoli, co se dostane do jeho dosahu. Maupin & Riechert (2001) tento fenomén zaregistrovali u pavouků.

V praxi je obtížné rozlišit, který z faktorů je ve výběru potravy zásadní. Existují četné studie, které dokazují selektivitu vodního hmyzu, ale stále nebylo podáno dostatečné

vysvětlení o způsobu a okolnostech jejího vzniku. Vysvětlení mechanismů, které ovlivňují skladbu a šíři jídelníčku predátora je zásadní jednak z hlediska populační dynamiky, jednak z pohledu evoluce, kdy se snažíme pochopit mechanismy vedoucí ke zvýhodnění toho či onoho modelu chování (Begon at al. 1997). Mnoho modelů se snaží svým dílem přispět k řešení této problematiky. Hlavní z těchto konceptů je teorie optimálního vyhledávání potravy („optimal foraging theory“).

2.4 Teorie optimálního vyhledávání potravy

Výchozím bodem vztahu predátor-kořist je to, jakým způsobem dochází k jejich kontaktu. V každém okamžiku musí predátor činit volbu: které místo si pro predaci zvolí, jak dlouho tam zůstane, kterou kořist si vybere či jak dlouho ji bude zpracovávat. Předpokládáme přitom, že pozorované strategie, které jsou často velmi komplexní a zdánlivě vyžadují „inteligentní“ jedince, se vyvinuly postupnou evolucí na základě selekčních tlaků (Stephens & Krebs 1987). V centru zájmu teorie optimálního vyhledávání potravy se nacházejí dva základní problémy. Dílem je to volba kořisti v homogenním prostředí (teorie optimálního složení potravy, „diet choice“), dílem volba určitého potravního ostrůvku (v heterogenním prostředí) s homogenní skladbou kořisti („patch choice“) (Stephens a Krebs 1987).

Teorie optimálního příjmu potravy je založena na několika základních předpokladech. Za měřítko efektivity vyhledávání potravy se běžně považuje množství energie získané z kořisti (mínus energie vynaložená na hledání a zpracování potravy) za jednotku času; často se mluví o výhodnosti kořisti. Pro správné předvídaní predačních vztahů je tedy zásadní informace o obsahu energie v kořisti (nutriční hodnotě). V praxi se často neměří přímo, ale bývá vyjádřena např. jako zkonsumovaná hmotnost sušiny za jednotku času (Molles & Pietruszka 1987) či jako míra růstu predátora v závislosti na druhu a počtu kořisti (např. Peckarsky *et al* 1994).

Predátor s optimální potravní strategií dlouhodobě maximalizuje příjem energie za časovou jednotku (výběrem nejvýhodnější kořisti) a přitom se chová tak, jako by si byl vědom informací o svých potravních limitech a o charakteru prostředí (např. hustota potravy). Dalším z předpokladů základní teorie optimálního příjmu potravy je, že není možné, aby predátor současně zpracovával kořist a zároveň vyhledával další (Stephens & Krebs 1987). Dále teorie předpokládá fixní množství energie v kořisti a fixní dobu

zpracování, náhodné setkávání predátora s různými typy/druhy kořisti a fakt, že predátor nepotřebuje čas na to, aby kořist rozpoznal (Sih & Christensen 2001). To nutně neznamená, že se těmito pravidly musí predátor řídit, ale pokud ano, bude zvýhodněn v přírodním výběru (Begon *et al.* 1997).

Vzhledem k charakteru mého pokusu, který probíhal v homogenním prostředí při heterogenní potravě, se dále podrobněji zabývám pouze teorií optimálního složení potravy, kterou v dalším textu zkracuji jako ODT („optimal diet theory“).

2.4.1 Teorie optimálního složení potravy (ODT)

Stěžejní otázkou ODT teorie je to, zda má predátor nalezenou kořist ulovit nebo má pokračovat v hledání (Stephen & Krebs 1987). Predátor by si měl vybírat tu kořist, která poskytuje nejvyšší čistý příjem energie za jednotku času. Tuto podmínku vždy splňuje kořist s nejvýhodnějším poměrem čistého zisku energie E (po odečtení energie na její ulovení a zpracování) vztažené k době jejího zpracování h . Predátor se však většinou nevyskytuje v prostředí jen s jedním druhem kořisti a tak je důležité, zda do svého jídelníčku zařadí i jinou kořist než tu nejvýhodnější. To se stane, pokud čistý zisk energie z této nové kořisti převyší zisk energie, který by predátorovi přineslo, kdyby tuto kořist ignoroval, pokračoval v hledání a následně ulovil a zpracoval tu lepší kořist. Platí, že: $E_n/h_n \geq E/(s+h)$, kde E_n je energie, kterou predátor získává ze současné/nejvýhodnější kořisti, h_n je doba, kterou tuto potravu zpracovává a s je doba potřebná k nalezení kořisti. Pravá část rovnice tedy představuje podíl energie získané z další možné nejvýhodnější kořisti a času, po který ji bude predátor hledat a zpracovávat (MacArthur & Pianka 1966 v Begon *et al.* 1997).

Úhrnem tedy ODT předpovídá že:

- 1) predátoři preferují kořist, která jim poskytuje více energie za jednotku času,
- 2) selektivita predátora se zvyšuje s absolutní hustotou kořisti,
- 3) pokud se dostatečně zvýší hustota energeticky výhodnější kořisti, měla by být méně výhodná kořist odstraněna z jídelníčku a
- 4) pokud hustota výhodnější kořisti momentálně zařazené do jídelníčku klesne pod určitou hranici, predátor navíc zahrne i kořist méně výhodnou (Stephen & Krebs 1987, Baalen *et al.* 2001).

Z tohoto výčtu plyne, že šíře predátorova jídelníčku se řídí podle energetické hodnoty kořisti a podle absolutní hustoty nejvýhodnějších kořistí momentálně zařazených v jídelníčku (ne podle hustoty těch méně výhodných).

Přestože se v posledních desetiletích obrací celá řada studií k teorii optimálního výběru potravy jako hlavní eventualitě předvídající predáční vztahy, je její platnost v mnoha konkrétních případech stále rozporuplná (Sih & Christensen 2001).

To, jakou měrou odpovídají experimentální práce teorii ODT, se zabývali ve svých meta-analýzách například Stephen & Krebs (1987) a Sih & Christensen (2001). Využívali při tom kvantitativní a kvalitativní srovnání. Kvalitativní test zjišťoval, zda platí předpoklad, že při zvýšení množství hodnotnější kořisti vyřazuje predátor ze svého jídelníčku tu méně výhodnou, zatímco kvantitativní test zkoumal, při jaké početní prahu se tak děje. Z prací, jež studovali a hodnotili, jsem se zaměřila na to, jak odpovídaly teorii optimálního složení potravy studie věnující se vodnímu hmyzu. Z celkového počtu experimentů 134 se zaměřilo na hmyz 27 a vodním hmyzem se zabývalo pouhých šest (Tabulka 1). Jak je patrné z tabulky, čtyři práce odporovaly teorii, jedna zůstala pro nedostatek informací nehodnocena a pouze jedna práce vykazovala částečnou preferenci závislou na sezónní potřebě (Pastorok 1980). Kromě jedné byly všechny provedeny v laboratorních podmínkách a všechny měly charakter manipulativního experimentu.

Tabulka 1. Přehled prací na vodním hmyzu a jejich hodnocení z hlediska ODT. Vysvětlivky: L=laboratorní pokus, F=terénní pokus, E=experimentální manipulace, O=pozorování. Hodnocení bylo ponecháno podle práce Sih a Christensen (2001) 1=práce se neshoduje s predikcemi ODT, 2=vyhovuje kvalitativně ale s rozpor, 3=kvalitativně, 4-6: přibližná až úplná shoda s kvantitativní predikcí.

Predátor	Kořist	L/F	E/O	Test	Hodnocení	Citace
Znakoplavka (<i>Notonecta</i>) a <i>Neoplea</i>	Klešťanka (<i>Corixa</i>) a <i>Daphnia</i>	L	E	Kvalit.	?	Gittelmann (1978)
Koretra (<i>Chaoborus</i>)	Vznášivka (<i>Diaptomus</i>) a perloočka (<i>Daphnia</i>)	L	E	Kvalit.	3	Pastorok (1980)
Pošvatka (<i>Hesperoperla pacifica</i>)	Více druhů bezobratlých	L	E	Kvalit.	1	Allan & Flecker (1988)
Pošvatka (<i>Hesperoperla pacifica</i>)	hmyz	L	E	Kvalit.	1	Molles & Pietruzka (1987)
Pošvatka (<i>Megarcys signata</i>)	Jepice (<i>Baetis bicaudatus</i> a dalších 7 druhů)	F	E	Kvalit.	1	Peckarsky & Penton (1989)
Pošvatka (<i>Megarcys signata</i>)	Jepice (<i>Baetis bicaudatus</i>)	L	E	Kvalit.	1	Peckarsky <i>et al.</i> 1994

Důvodů, proč práce na vodním hmyzu neodpovídají teorii, může být hned několik. Sih & Christensen (2001) testovali hypotézu, že teorie častěji funguje v laboratorních podmínkách. Existují také domněnky, že teorie by mohla lépe fungovat u obratlovců než bezobratlých vzhledem k více vyvinuté nervové soustavě, ovšem ani jedna z těchto hypotéz nebyla potvrzena (Sih & Christensen 2001).

Zásadní roli v hodnocení vodního hmyzu vzhledem k teorii optimálního vyhledávání potravy bude mít nejspíše mobilita kořisti. Zástupci hmyzu jsou kvalifikováni v práci Siha & Christensena (2001) jako poměrně pohyblivé organismy a z jeho práce vyplývá, že se ODT obvykle špatně shoduje s pracemi, kde figuruje mobilní kořist (např. Alan & Flecker 1988, Peckarsky & Penton 1989).

ODT předpokládá aktivní volbu predátora, jež je dána pravděpodobností útoků (poměrem útok/setkání). Tento poměr však sama kořist může velice snadno ovlivnit řadou způsobů. Kořist může počet setkání redukovat například krypsí nebo pobýváním v úkrytu. To vede k redukci počtu setkání (Hauzy *et al.* 2010). Pro míru úspěšnosti lovu predátora hraje zásadní roli schopnost kořisti uniknout (mobilita, morfologie), v důsledku čehož má kořist, kterou je snadnější chytit, vyšší energetickou hodnotu (Sih & Christensen 2001).

Často diskutovaná je aktivní volba jako taková. Mnohdy zaznívá názor, že selektivita může být způsobena rozdílnou náchylností kořisti k predaci, která je podmíněna pravděpodobností setkání, úspěšností lovu a tudíž i obrannými mechanismy kořisti (Molles & Pietruska 1983, Sherratt 1993, Sih & Christensen 2001). Interakce mezi predátorem a aktivně se pohybující kořistí je tak mnohem komplexnější než konzumace nepohyblivé potravy a to může být důvod, proč experimenty používající více pohyblivou kořist častěji neodpovídají ODT.

Navíc pro řadu predátorů kritérium energetické výhodnosti nezachycuje další limitující faktory, například zajištění dostačujícího přísunu určité látky (vyváženost jídelníčku) či snaha vyhnout se vlastním predátorům. Trade-off mezi získáváním energeticky výhodné potravy a minimalizací rizika kanibalismu zaznamenal například Sih (1982), který studoval stravovací návyky znakoplavky *Notonecta hoffmanni*. Mladší jedinci bývají ve volné vodě často vystaveni kanibalismu ze strany starších instarů. Proto se mladší znakoplavky schovávají ve vegetaci, kde ale zároveň není tolik potravy.

V pracích se velmi často objevuje obecné hodnocení selektivity (zastoupení kořisti ve zkonsumované potravě/zastoupení těžé kořisti v prostředí) namísto aktivní volby predátora (pravděpodobnost útoku při setkání s kořistí). Aktivní volba je jednou z cest vedoucích k selektivě, ale kauzální vztah mezi touto volbou a selektivitou funguje pouze za předpokladu, že změny ve zkonsumované potravě jsou dány odlišnostmi pravděpodobnosti útoku na různé typy kořisti, což právě mnohdy u mobilní kořisti neplatí (Sih & Christensen 2001).

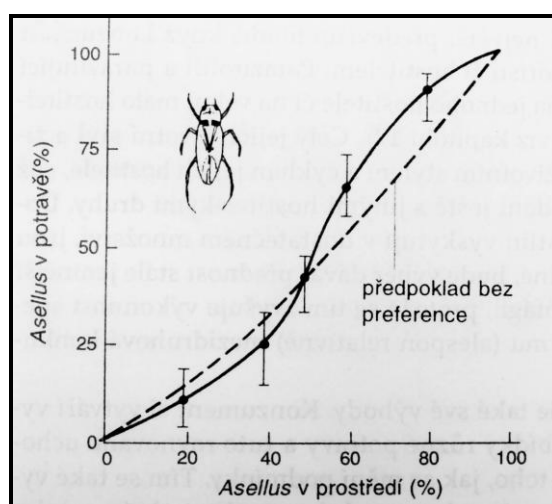
Dalším možným zdůvodněním, proč tyto práce ODT nepotvrdily, je nedostatek informací. Často se sice vyskytují informace o hmotnosti sušiny, kterou predátor zkonsumuje za jednotku času, tedy mg/s (např. Molles & Pietruszka 1987), chybí však údaj o skutečné energetické hodnotě kořisti (to může být způsobeno praktickými důvody, viz též praktická část práce). To vede k nemožnosti přesného porovnání vynaložené a získané energie.

Model optimálního složení potravy nepředpokládá nutně dokonalou shodu mezi pozorováním a očekáváním. Předpovídá tu strategii, které přírodní výběr dává přednost, a říká, že jedinci, kteří jsou této strategii nejbližší, budou nejvíce zvýhodněni (Begon at al. 1997). Na predátory působí současně různá evoluční omezení (kognitivní schopnosti apod.), vlivy prostředí a schopnosti kořisti, které mohou vést k tomu, že se predátoři nechovají vždy v souladu s ODT.

2.5 Přeskok („switching“)

O selektivitě se obvykle hovoří tehdy, pokud je podíl jednoho typu kořisti vyšší v potravě predátora než v prostředí (viz kapitola 2.3.4). V kapitole 2.3.4 jsem se zaměřovala na selektivitu na základě hodnoty kořisti bez ohledu na její relativní zastoupení v prostředí. Existují ale teoretické i experimentální důkazy o tom, že predátoři jsou schopni svou selektivitu přepínat na základě poměrné hustoty různých typů kořisti. Pakliže je selektivita podmíněna relativním množstvím kořisti, nazývá se frekvenčně závislou. Jedním z typů frekvenčně závislé predace je přeskok – situace, kdy predátor konzumuje neúměrně více tu kořist, která je hojnější (Murdoch 1969, Sherratt & Harvey 1993). Obecně se má za to, že taková potravní selekce není řízená energetickou hodnotou kořisti, ale závisí na proměnlivé míře setkání predátora se dvěma druhy/typy kořisti (Peckarsky *et al* 1994). Podmínkou vzniku přeskoku je fakt, že predátor se setkává s oběma typy kořisti v jednom prostředí (Yearsley 2003).

Přeskok lze vyjádřit pomocí funkční odezvy, t.j. závislosti popisující, jak absolutní hustota kořisti ovlivňuje počet ulovené kořisti za jednotku času (Jarošík 2005). Přeskok je vyjadřován jako modifikovaná funkční odezva třetího typu, kdy je místo absolutní hustoty dosazena relativní hustota dvou typů kořisti. Přeskok se projeví jako sigmoidální křivka (Obrázek 2): při nízkém relativním zastoupení jednoho typu kořisti je tato kořist lovena s nižší frekvencí než odpovídá její poměrné hustotě kořisti, ale při překročení určitého poměru náhle predátor „přepne“ a loví tuto kořist mnohem častěji (Jarošík 2005).



Obrázek 2. Přeskok u znakoplavky *Notonecta glauca* krmené různými poměry vodní berušky *Asellus aquaticus* a jepice *Cloeon dipterum* (Lawton *et al* 1974 v Begon *et al* 1997).

2.5.1 Mechanismy

Navzdory mnohým pracím nejsou mechanismy vysvětlující přeskok dosud uspokojivě vysvětleny. Nicméně se soudí, že ke vzniku přeskoků může dojít buď na základě vnějších podmínek prostředí, nebo na základě zkušenosti predátora (Bergelson 1985, Sherratt & Harvey 1993, Peckarsky et al 1994).

K vnějším okolnostem může patřit například hustota kořisti, cirkadiální rytmus, heterogenita prostředí, obranné mechanismy kořisti či její mobilita (Sherratt & Harvey 1993, Elliot 2004).

Vznik přeskoků je často navázán na používání odlišných lovicích módů. Například Akre & Johnson (1979) zkoumali frekvenčně závislou predaci u larvy šidélka *Anomalagrion hastatum*. Za kořist sloužily perloočka (*Daphnia magna*) a věšenka (*Simocephalus vetulus*). Šidélka signifikantně preferovala v danou chvíli hojnější kořist. Pravděpodobnou příčinou je způsob lovu: když byla *Daphnia magna* (poměrně pohyblivá kořist) hojná, lovilo šidélko pomocí číhání. Když se relativní hustota změnila ve prospěch méně pohyblivé věšenky *Simocephalus vetulus*, šidélko pravděpodobně přepnulo na aktivní způsob lovu.

Komplikovanější pohled na přeskok nabízí zahrnutí aspektu postupného využívání zdrojů prostředí, kde dochází nejen ke změnám frekvence, ale zároveň i posunu absolutní hustoty. Zde přeskok úzce souvisí s predikcemi ODT. V okamžiku, kdy se predátor ocitne v prostředí méně produktivním či prostředí do značné míry vyčerpaném (s malou dostupností nejvýhodnější kořisti), dochází často k dvěma zcela odlišným situacím. Pokud klesne hustota preferované kořisti pod kritickou úroveň, předpokládá se, že ji bude i nadále ubývat (nestačí se rozmnožovat), nebo naopak jí začne prudce přibývat v důsledku uvolnění zdrojů. Obdobně na tyto dvě situace bude reagovat predátor. Buď zvolí pozitivní přeskok (preference hojnější kořisti) s předpokladem toho, že hojnější kořist bude schopnější přežít další predaci. Nebo se naopak predátor uchýlí k negativnímu přeskoků (preference vzácnější kořisti), což je jev sice řídký se vyskytující, ale zdokumentovaný (např. Cothran & Thorp 1985) a zřejmě souvisí se zahrnutím předpokladů (predátorem) o budoucí hodnotě kořisti (Yearsley 2003).

Jednou z možných příčin vzniku přeskoků je posun výhodnosti kořisti v důsledku změny relativní hustoty. Zvyšující se míra setkání s určitou kořistí může vést ke zvýšení efektivity lovu predátora. Zdá se, že po určité době, kdy je predátor vystaven určitému typu potravy, se může stát jeho lov či zpracování této kořisti účinnějším. V okamžiku, kdy je

predátorovi nabídnuta i jiná kořist, měl by preferovat tu, na kterou byl zvyklý. Předpokládá se tedy určitá míra schopnosti učit se (Lawton et al 1974, Bergelson 1985).

Poněkud kontroverzní vysvětlení přeskoků v souvislosti s předchozí zkušeností poskytuje vytváření takzvaného specifického obrazu kořisti („search image“) predátorem (Tinbergen 1960). Tento jev byl zkoumán například na pavoucích (Hughes & Croy 1993). Sherratt & Harvey (1993) píše, že Tinbergen (1960) zastával názor, že pokud má predátor šanci potkávat kryptickou kořist, může se jí postupně naučit rozeznávat. Ve chvíli, kdy predátor „ví“, jakou kořist hledá, může relativně podhodnocovat ostatní možné úlovky. Soudí se, že se tak stává v prostředí velmi produktivním (Sherratt & Harvey 1993). Lze předpokládat, že pokud obě kořisti poskytují relativně stejné množství energie, je využití této možnosti jednou z mála možností, jak takovou situaci vysvětlit (Yearsley 2003).

Přeskok by se neměl objevovat, pokud jeden typ kořisti má tak vysokou hodnotu, že je výhodné ho upřednostňovat navzdory měnící se poměrné hustotě. Přeskok by se navíc neměl projevit u predátorů, kteří jsou konsistentní generalisté (Peckarsky *et al.* 1994).

2.5.2 Experimenty

Pro zhodnocení prací o výskytu přeskoků u vodního hmyzu jsem vycházela z přehledové práce Sherratt & Harvey (1993). Celkem se jedná o 13 studií, z nichž prokázalo frekvenčně závislou selektivitu šest. U pěti z nich se objevil pozitivní přeskok a u jedné negativní (Tabulka 2). Poměrně málo prací neprokázalo frekvenčně závislou preferenci vůbec. Může to být částečně způsobeno absencí zjištěných negativních výsledků v publikacích, ale lze předpokládat, že frekvenčně závislý způsob selektivity je opravdu častý způsob predace (Sherratt & Harvey 1993).

Tabulka 2. Práce týkající se frekvenčně závislé predace s vyznačením výskytu přeskoků, případě uplatnění vlivu předchozí zkušenosti na něm. L=laboratorní pokus, F=terénní pokus.

Predátor	Kořist	Frekvenčně nezávislá selektivita	Frekvenčně závislá selektivita	Učení	L/F	Citace
Znakoplavka (<i>Notonecta</i>)	Jepice (<i>Cloeon</i>) a vodní beruška (<i>Asellus</i>)	ne	ano	ano	L	Lawton <i>et al.</i> (1974)
Jehlanka (<i>Ranatra</i>)	Perloočka (<i>Daphnia</i>) – různé velikosti	ano	ano (přeskok)	ne	L	Blois & Cloarec (1983)
Pošvatka (<i>Dinocras</i>)	Jepice (<i>Baetis</i>) - různé instary	ne	ne	ne	L	Malmqvist & Sjöström (1980)
Šidélko (<i>Ischnura</i>)	Perloočka (<i>Daphnia</i>) a věšenka(<i>Simocephalus</i>)	ano	ano (přeskok)	ano	L	Lawton et al (1974)
Šidélko (<i>Anomalagrion</i>)	Perloočka (<i>Daphnia</i>) a věšenka (<i>Simocephalus</i>)	ano	ano (přeskok)	ne	L	Akre & Johnson (1979)
Šidélko (<i>Enallagma</i>)	Vznášivka (<i>Diaptomus</i>) a věšenka (<i>Simocephalus</i>)	ano	ne	ne	L	Colton (1987)
Šidélko (<i>Enallagma</i>)	Larvy komára (<i>Aedes</i>) – různé instary	ano	ne	ne	L	Chowdhury <i>et al.</i> (1989)
Šidélko (<i>Pyrrhosoma</i>)	Larvy komára (<i>Aedes</i>) – různé instary	ne	ne	ne	L	Harvey & White (1990)
Šídlo (<i>Anax</i>)	Perloočka (<i>Daphnia</i>) – různé velikosti	ano	ano (přeskok)	ne	L	Blois (1982)
Šídlo (<i>Anax</i>)	Jepice a nitěnky	ano	ano (přeskok)	ano	L	Bergelson (1985)
Vážka (<i>Celithermis</i>)	Pakomáři (<i>Chironomus</i>) a perloočka (<i>Daphnia</i>)	ano	ano (negativní přeskok)	ne	L	Conhran & Thorp (1985)
Vážka (<i>Pantala</i>)	Pulci – dva druhy (<i>Physalaemus</i> a <i>Phyllomedusa</i>)	ano	ne	ne	L	Sherratt & Harvey (1989)
Šídlo (<i>Anax</i>)	Pakomáři (<i>Chironomus</i>) a klešťanka(<i>Corixa</i>)	ano	ne	ne	L	Blois-Heulin (1990)

2.6 Diskuse a shrnutí rešerše

Mechanismy predačníc vztahů včetně potravní selektivity se zabývá řada teorií. Tato snaha je důležitá pro pochopení evoluce, která zvýhodňuje určité vzorce chování (Begon at al. 1997). Současně je zásadní pro zkoumání populační dynamiky a porozumění mechanismům udržujících stabilitu a variabilitu ekosystémů. Jednou z nejdiskutovanějších koncepcí zabývající se předvídáním potravní selektivity a širě potravního jídelníčku je teorie optimálního složení potravy (ODT).

Potravní selektivitu vodního hmyzu potvrzuje řada prací, o jejích mechanismech se však stále spekuluje. Z výsledků Stephense & Krebse (1987) a Siha & Christensena (2001) plyne, že práce na vodním hmyzu se s teorií ODT často neshodují. Hlavní příčinou bude nejspíše mobilita kořisti. ODT předpokládá aktivní volbu predátora na základě rozdílné pravděpodobnosti útoku na odlišné typy/druhy kořisti. Zároveň předpokládá, že hodnota kořisti zůstává neměnná (tj. doba zpracování a úspěšnost útoků se nemění). Mnohé práce však dokazují, že existuje řada faktorů, které mohou mít vliv na míru setkání s kořisti či úspěšnost lovu predátora a tak nepřímo měnit hodnotu kořisti (Baalen *et al.* 2001, Sih & Christensen 2001). Svou roli hraje zejména heterogenita prostředí (Hauzy *et al.* 2010), mobilita kořisti (Sih & Christensen 2001), reakční vzdálenost predátora (Rebora *et al.* 2004) a způsob obrany kořisti (Johansson *et al.* 2000).

Jedním z faktorů, který nepřímo mění hodnotu kořisti je i zlepšení efektivity predátora v důsledku předchozí zkušenosti (Bergelson 1985). Z předcházející části rešerše by se mohlo zdát, že si teorie ODT a přeskočků odporují. ODT předpokládá, že si predátor bude vybírat tu nejvýhodnější kořist, bez ohledu na její relativní hustotu, zatímco při přeskočcích mění predátor svou preferenci právě na základě její poměrné hustoty. Ve chvíli, kdy se ale stane určitý typ kořisti frekventovanější, zvyšuje se počet setkání predátora a kořisti. Tím se zvyšuje zkušenost predátora a v důsledku toho se zvyšuje jeho efektivita lovu a tím i hodnota kořisti (může se zvýšit úspěšnost lovu a zkrátit doba zpracování). V tu chvíli už podle teorie optimálního složení potravy může dojít k přeskočce. Pokud tedy označíme ODT za strategii, jejímž cílem je maximalizovat fitness, může právě přeskoček v některých situacích představovat mechanismus její realizace (Hubbart *et al.* 1982).

Na vzniku přeskočků se tedy podílí jednak absolutní a poměrná hustota kořisti a jednak vliv předchozí zkušenosti predátora. Mnoho prací od pionýrských pozorování Tinbergena (1960) prokázalo, že zkušenost predátora má vliv na jeho úspěšnost a potravní

selektivitu. Většina takových prací je však zaměřena na obratlovce (často na ptáky), kteří mají značnou schopnost učení a paměť (Shettleworth 2010). Výskyt těchto schopností u hmyzu je sporný. Nicméně, existuje několik prací, které vliv zkušenosti u vodního hmyzu dokazují (Lawton *et al.* 1974, Bergelson 1985).

Přeskok je z pohledu dynamiky predáčnických vztahů často nedoceněný. Může být velmi důležitý pro evoluci a diverzitu. Může také pozitivně ovlivňovat soužití mezi kořistmi protože zvýhodňuje vzácnější kořist, která je vystavena menšímu predáčnickému tlaku než hojnější kořist (Abrams & Matsuda 2003). Podobně ODT předpovídá, že ve chvíli, kdy poklesne hustota nejvýhodnější kořisti, predátor zahrne do svého jídelníčku i kořist méně výhodnou nebo se přestěhuje do jiného potravního ostrůvku (Stephens & Krebs 1987). Tyto reakce predátora na změny hustoty kořisti mají za následek pokles predáčnického tlaku a může tak dojít k obnově populací kořisti (Baalen *et al.* 2000).

Prací týkajících se teorie optimálního vyhledávání potravy a přeskoků je mnoho, ale stále chybí jednoznačné závěry o tom, jestli chování většiny predátorů těmito konceptům odpovídá (Stephens & Krebs 1987, Sherratt & Harvey 1993, Sih & Christensen 2001). Častým problémem v hodnocení potravní selektivity je nejednotnost v přístupu a nejednoznačnost používaných termínů. Často bývá zaměňována celková a poměrná hustota či není jasné do jaké míry je pozorovaná selektivita predátora výsledkem aktivní volby. Výsledky takových prací pak nelze jednoduše srovnávat. Často jsou navíc narušeny některé předpoklady jednotlivých teorií, či chybí některé podstatné informace, například zisk energie za jednotku času (Stephens & Krebs 1987, Sherratt & Harvey 1993, Sih & Christensen 2001).

Predace představuje komplexní mechanismus a jeho pochopení musí brát v potaz řadu faktorů a omezení. Pro lepší porozumění predáčnickým vztahům je zapotřebí provádět detailní, metodicky dobře promyšlené experimenty, které umožní korektně testovat existující teoretické modely.

3. EXPERIMENTÁLNÍ ČÁST

3.1 Cíl experimentální části

Cílem experimentu, kterým doplňuji svou práci, je v laboratorních podmínkách otestovat vliv zkušenosti predátora na frekvenčně závislou potravní selektivitu. Mým záměrem bylo sledovat chování vážek a jejich kořisti uvnitř malé arény a následně analyzovat informace o případné selektivitě, frekvenci a úspěšnosti útoků a době zpracování potravy.

3.2 Metodika

3.2.1 Modelová zvířata

V experimentu jsem pracovala s larvami vážek rodu *Sympetrum* (Odonata: Libellulidae) (viz Přílohy Obrázek 6). Jednalo se o larvy posledního instaru. Larvy vážek byly naloveny za pomoci sítě a cedníku v litorálním porostu malého bezejmenného rybníka poblíž Hospříze u Jindřichova Hradce. Než byly použity do pokusu, či po dobu potřebnou k tomu, aby dorostly do požadovaného instaru, byly chovány v klimatizované místnosti na Entomologickém ústavu Biologického centra Akademie věd České republiky ve stabilních podmínkách (teplota $22\pm 1^\circ\text{C}$ a fotoperioda 18h den/6 h noc). Larvy jsem umístila jednotlivě do chovných nádobek, bílých kelímků o objemu 80 ml, a pravidelně je krmila dostatečným množstvím nitěnek. Vodu v chovné nádobce jsem pravidelně dolévala a jednou za 3 dny kompletně vyměnila. Do pokusu pak byla vybrána pouze zvířata, která se prokazatelně živila, což dokázala přítomnost vývržků.

Za kořist byla zvolena perloočka *Daphnia magna* (ve vzorcích a tabulkách pod zkratkou D) a larvy pakomárů (zkracováno jako P) (viz Přílohy Obrázek 7). *Daphnia magna* byla získána v rybníku Domin u Českých Budějovic, zatímco pakomáři byli zakoupeni v akvaristice. Potřebné velikosti perlooček bylo docíleno využitím síta s velikostí ok 1,4 mm. Frakce, která se zachytila na sítu, byla použita do experimentu. Pakomáři jsem roztřídila vizuálně pomocí měřítka.

Z každé skupiny modelových zvířat (larvy vážek, pakomáři, perloočky) jsem náhodně vybrala 10 jedinců a u tohoto vzorku změřila následující rozměry: u larev vážek

délku těla včetně anální pyramidy, u pakomárů délku těla a u perlooček délku těla bez hrotu. Průměrná délka larev vážek byla 16,55 mm (SD = 0,99 mm) a průměrná šířka hlavy 4,83 mm (SD = 0,28 mm). Průměrná délka pakomárů byla 11,21 mm (SD = 1,094 mm) a délka perlooček byla 2,47 mm (SD = 0,329 mm). Zvířata byla měřena pomocí stereomikroskopu Olympus SZX10, fotoaparátu Olympus E-620 a programu Quick PHOTO CAMERA 2.3.

U zvířat byla zjišťována i průměrná hmotnost sušiny. Zvířata byla vysušena při teplotě 60 °C po dobu 24 hodin a vážena na vahách Mettler Toledo MT5. Larvy vážek vážily průměrně 19,99 mg (SD = 9,44 mg, n=10), pakomáři 1,04 mg (SD = 0,37 mg, n=10). U perlooček jsem zvažila skupinu 150 jedinců. Průměrná hmotnost jedince byla 0,189 mg.

3.2.2 Příprava a průběh pokusu

Před samotným experimentem byly larvy vážek přemístěny do plastových nádob o objemu 1,8 l a rozměrech dna 15,5x10,5 cm. Dno těchto nádob bylo polepeno bílou tkaninou kvůli zajištění snazšího pohybu vážek. Larvy vážek byly rozděleny na dvě skupiny. První byla krmena po tři dny pouze pakomáři a to *ad libitum*, druhá pouze perloočkami, taktéž *ad libitum*. Kořist v nádobách byla pravidelně doplňována ráno a večer tak, aby měly larvy vážek k dispozici přibližně stále stejnou hustotu kořisti. Čtvrtý den ráno jsem je dala hladovět po dobu 24 hodin.

Pro natáčení experimentů byla použita kamera Panasonic HDC–SD90. Do středu zorného pole kamery byly umístěny 4 pokusné nádoby. Jednalo se o stejný typ nádob, v kterých byli predátoři během třech adaptačních dní, s tím rozdílem, že pro zajištění dobré viditelnosti zvířat na záznamu byly tyto nádoby seříznuty na výšku 2 cm (viz Přílohy Obrázek 5). Každá z nádob byla naplněna 200 ml vody (hloubka cca. 1,3 cm), poté jsem do nich odpočítala celkem 20 jedinců obou typů kořisti v sedmi různých relativních poměrech (Tabulka 3).

Tabulka 3. Poměry pakomárů a perlooček použité v pokusech.

Počet pakomárů	Počet perlooček
20	0
16	4
13	7
10	10
7	13
4	16
0	20

Poté jsem zapnula kameru a sledovala pokus po dobu 30 minut, při čemž jsem průběžně zaznamenávala ulovenou kořist do předem připraveného protokolu a doplňovala perloočky a pakomáry do pokusných nádob, tak aby byl zachován stále stejný poměr kořistí (viz Přílohy Obrázek 4). Po skončení pokusu byly larvy vážek usmrceny v 80 % lihu.

Pro každou kombinaci bylo provedeno 7-10 replikací a to jak pro predátory krmené perloočkami, tak pro ty krmené pakomáry. Celkem šlo o 124 pokusů.

3.2.3 Zpracování videí

Jednotlivé reakce predátorů na kořist byly zaznamenávány na počítači z videozáznamu za pomoci programu EthoLog 2.2.5. Díky tomuto programu jsme mohli zaznamenávat čas předdefinovaných typů chování a jejich sekvenci (Ottoni 2000). Reakce byly rozděleny na:

- 1) kontakt – definován jako jakákoli reakce predátora na kořist, která může případně vést k útoku (otočení hlavy, pohyb směrem ke kořisti).
- 2) útok – vymrštění masky
- 3) konec – definován jako ukončení zpracovávání úspěšně polapené kořisti (konec viditelných pohybů masky a čelistí).

Výstupem programu byla tabulka zaznamenaných událostí s odpovídajícími časy s přesností na 1 s. Z té jsem následně odečetla počet reakcí na kořist potenciálně vedoucích k útoku, počet útoků, množství úspěšně ulovených zvířat a doby zpracování těchto kořistí pro každého jednotlivého predátora.

Data byla následně přenesena do programu Microsoft Excel 2007. Dopočítány byly pravděpodobnost útoku (útok / kontakt), úspěšnost útoku (úspěch / útok) a zastoupení dvou typů kořisti v ulovené potravě (uloveno D či P / (uloveno D + uloveno P)). Tyto údaje byly získány pro všechny predátory a pro oba typy krmicích režimů (Tabulka 8).

3.2.4 Analýza dat

Data jsem zhodnotila analýzou variance (ANOVA) za pomoci programu STATISTICA 10 (StatSoft, Inc. 2010). Testovala jsem, jak závisí zastoupení perlooček a pakomárů ve zkonsumované kořisti, pravděpodobnost útoku, úspěšnost útoku a doba

zpracování obou typů kořisti na relativním zastoupení pakomárů a perlooček v nabídce a na předchozím krmicím režimu predátora.

3.3 Výsledky

Celkem proběhlo 124 pokusů o celkové délce 62 hodin. Během nich jsem pozorovala 535 útoků na perloočky, úspěšných z nich bylo 278 (tedy 52%). Počet útoků na pakomáry byl 187, úspěšně uloveno jich bylo 137 (tedy 73%). Toto jsou čísla nezávislá na krmicím režimu. Podrobněji údaje rozvádí Tabulka 4.

Pro vážky, která byly před pokusem krmeny pakomáry, byla pravděpodobnost útoku na perloočku v rozmezí 0,86–1 a na pakomára v rozmezí 0,75–1. Pro vážky, které byly krmeny perloočkami, byla pravděpodobnost útoku na perloočku 0,73–0,95 a na pakomára 0,66–1. Vážky krmené pakomáry vykazovaly úspěšnost lovu perloočky s pravděpodobností 0,50–0,70 a úspěšnost lovu pakomára v rozmezí 0,69–1. Vážky krmené perloočkami měly pravděpodobnost útoku na perloočku od 0,52 do 0,77 a na pakomára od 0,65 do 1 (Obrázek 3).

Tabulka 4. Počty jednotlivých reakcí na kořist pro oba krmicí režimy. D = perloočka, P = pakomár.

Krmicí	D reakce	D útok	D úspěch	P reakce	P útok	P úspěch
P	324	298	144	84	70	56
D	276	237	134	136	117	81
Celkem	600	535	278	220	187	137

Průměrná doba zpracování perloočky nezohledňující předchozí krmicí režim je 40,03 s (SD = 19,41) a průměrná doba zpracování pakomára je 92,93 s (SD = 49,85). Časy zpracování kořistí zahrnující informace o vztahu k předchozímu krmicímu režimu shrnuje Tabulka 5.

Tabulka 5. Doby zpracování kořistí s ohledem na krmicí režim včetně směrodatných odchylek. D=perloočka, P=pakomár, SD=směrodatná odchylka.

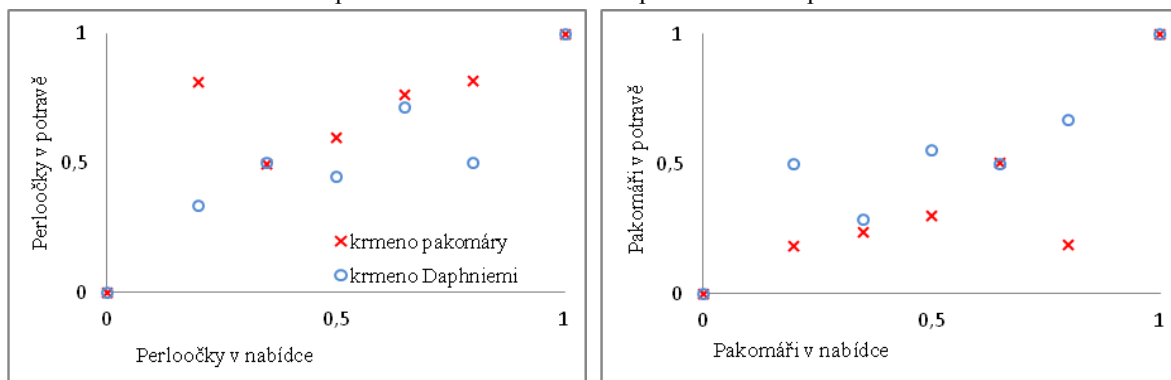
Krmicí režim	D doba zpracování [s]	D – SD [s]	P doba zpracování [s]	P – SD [s]
P	41,3	22,3	84,4	42,4
D	38,7	15,8	98,2	52,7

Zastoupení pakomárů a perlooček ve zkonzumované kořisti přibližně odpovídalo poměru kořisti v nabídce (Obrázek 3 a Tabulka 6). Vliv předchozího krmicího režimu byl průkazný (Tabulka 6): vážky, které byly před pokusem krmeny pakomáry konzumovali větší podíl perlooček než vážky krmené perloočkami (Obrázek 3). Předchozí krmicí režim ani poměr kořisti v nabídce neměl většinou vliv na pravděpodobnost či úspěšnost útoku predátora (Tabulka 6). Pouze pravděpodobnost útoku na perloočku se průkazně lišila v závislosti na krmicím režimu: oproti očekávání měly larvy vážek krmené pakomáry vyšší tendenci lovit perloočky. Doba zpracování perloočky navíc rostla s jejím zastoupením v nabídce a to u vážek z obou krmicích režimů.

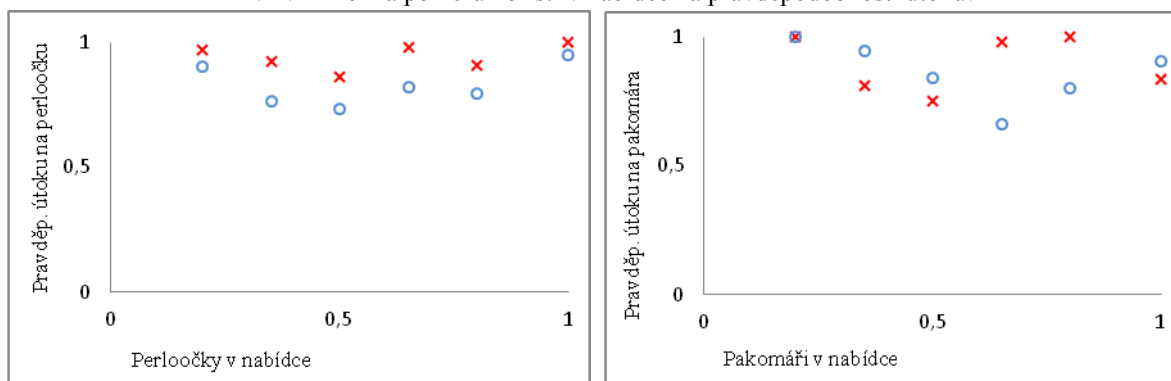
Tabulka 6. Výsledky testů ANOVA z programu STATISTICA 10. F je hodnota testového kritéria F-testu, df značí počet stupňů volnosti a p hladinu významnosti. Průkazné výsledky jsou zvýrazněny.

Vysvětlovaná proměnná	Vysvětlující proměnná	F	df	p
Poměr D/P v kořisti	krmení	3,994	1,120	0,048
	podíl D v nabídce	68,762	1,120	0
	krmení* D v nabídce	0,108	1,119	0,743
Pravděpodobnost útoku na D	krmení	6,836	1,90	0,010
	podíl D v nabídce	1,059	1,90	0,306
Pravděpodobnost útoku na P	krmení	0,378	1,78	0,541
	podíl P v nabídce	0,368	1,78	0,546
Úspěšnost útoku na D	krmení	0,249	1,88	0,619
	podíl D v nabídce	0,469	1,88	0,495
Úspěšnost útoku na P	krmení	0,260	1,75	0,611
	podíl P v nabídce	0,012	1,75	0,915
Doba zpracování D	krmení	1,634	1,76	0,205
	podíl D v nabídce	10,125	1,76	0,002
Doba zpracování P	krmení	0,796	1,70	0,375
	podíl P v nabídce	2,524	1,70	0,117

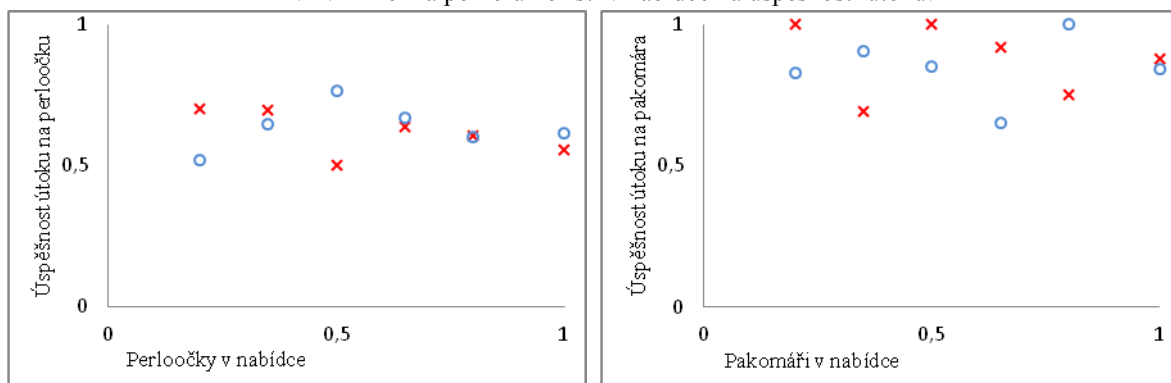
Vliv krmení a poměru kořistí v nabídce na poměrné zastoupení v sežrané kořisti.



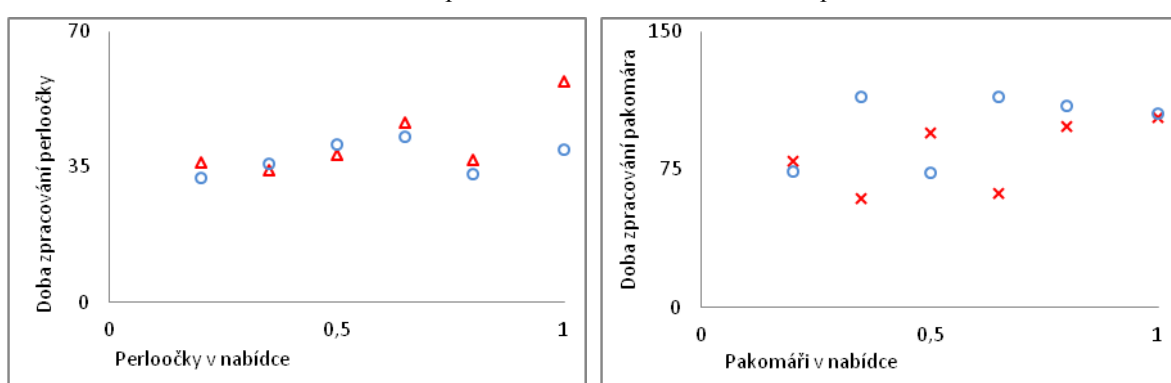
Vliv krmení a poměru kořistí v nabídce na pravděpodobnosti útoku.



Vliv krmení a poměru kořistí v nabídce na úspěšnosti útoků.



Vliv krmení a poměru kořistí v nabídce na době zpracování.



Obrázek 3. Vliv zastoupení kořistí v nabídce a předchozího krmicího režimu na zastoupení kořistí v jídelníčku vážek, pravděpodobnost útoku, úspěchu a na dobu zpracování kořistí.

3.4 Diskuse experimentu

Obecně lze říci, že larvy vážek upřednostňovaly perloočky nad pakomáry přesto, že perloočku není zjevně snadné ulovit (z 535 útoků na ni jich bylo úspěšných pouze 278 – tzn. 52% úspěšnost), naproti tomu u lovu komárů byla úspěšnost znatelně vyšší (ze 187 útoků úspěšných 137 – tzn. 73% úspěšnost). Tuto skutečnost lze zdůvodnit tím, že tyto larvy vážek v přírodě upřednostňují biotopy s bohatou vegetací, kde tráví většinu času na stoncích rostlin a loví kořist pohybující se ve vodním sloupci, což zahrnuje i perloočky jako jednoho z dominantních zástupců zooplanktonu (Corbet 1999, Brönmark & Hansson 2005). Naproti tomu pakomáři žijí převážně v sedimentu na dně vod a vážky rodu *Sympetrum* s nimi tedy nepřicházejí do častého kontaktu. To může vysvětlovat, proč vážky v mých pokusech preferovaly perloočky a ne pakomáry, kteří jsou výrazně větší (délka a hmotnost sušiny pakomára = 11,21 mm, 1,04 mg, délka a hmotnost sušiny perloočky = 2,47 mm, 0,189 mg) a budou zjevně energeticky mnohem hodnotnější. Vzhledem k tomu, že doba zpracování pakomárů byla jen 2-2,5krát delší než doba zpracování perloočky, dalo by se očekávat, že vážky budou preferovat pakomáry v souladu s teorií optimálního složení potravy (ODT) (Stephens a Krebs 1987, Sih a Christensen 2001). Jestliže s pakomáry v přírodě nepřicházejí často do kontaktu, tak pro ně možná nejsou přirozenou kořistí a proto nejsou preferováni. Formální test ODT jsem nemohla provést protože tak jako v řadě jiných prací (např. Molles & Pietruszka 1987, Peckarsky *et al* 1994) ani mě se nepodařilo zjistit přesnou hodnotu kořisti, jelikož jsem neměla k dispozici kalorimetr.

Rod *Sympetrum* byl pro mé pokusy vybrán cíleně, jelikož v práci Johanssona (2000) vykazoval nejvyšší pohyblivost, očekávala jsem tedy, že bych mohla ve svých pokusech pozorovat změny ve způsobu lovu v závislosti na složení potravní nabídky (číhání vs. aktivní mód) (Akre & Johnson 1979, Elliot 2004). Pozorovala jsem však, že larvy vážek většinou spočívaly na jednom místě a jako lovicí mód uplatňovaly pouze číhání. Z toho důvodu není překvapivé, že celkově larvy preferovaly perloočky, které jsou aktivnější než pakomáři a vážky se tak s nimi v pokusech častěji setkávaly. Z výsledků vyplývá, že zastoupení kořisti v jídelníčku larev vážek závisí na poměrné hustotě v prostředí, larvy vážek se tedy živily frekvenčně závislou predací. Neobjevuje se však přeskok, což znamená, že předchozí krmicí režim zřejmě nemá vliv na efektivitu lovu.

Oproti očekávání (Sherratt & Harvey 1993) výsledky mé práce naznačují, že předchozí krmicí režim ani poměrná hustota kořisti v nabídce nemá zásadní vliv na

pravděpodobnost či úspěšnost útoků na tu či onu kořist. To platí, jak pro larvy vážek krmené perloočkami, tak pro larvy krmené pakomáry. Pouze pravděpodobnost útoku na perloočku se průkazně lišila v závislosti na krmicím režimu. Larvy vážek krmené pakomáry měly vyšší tendenci lovit perloočky. Tuto skutečnost lze vysvětlit snahou o zvýšení variability jídelníčku, pokud pakomáři neobsahují v dostatečném množství nějaké důležité látky, které vážky potřebují přijímat v potravě (Townsend *et al.* 2010). Je také možné, že ve skupině pro danou kombinaci se náhodou vyskytlo pár odlišných jedinců, kteří jednoduše preferovali perloočky.

Co se týče doby zpracování, zjistila jsem, že s počtem perlooček v nabídce stoupá doba, kterou je larvy vážek zpracovávají. Platí to pro larvy z obou krmicích režimů. To je nejspíše způsobeno postupným plněním trávicího traktu larvy. Podobný efekt se ale neuplatňuje se zvyšováním poměru pakomárů v nabídce. Aby se larva vážky nasýtila, musí zkonzumovat větší množství perlooček než pakomárů. Efekt prodlužující se doby zpracování kořisti bude zřetelnější v případě, kdy je zkonzumovaných jedinců víc.

Možných důvodů, proč se přeskok v mé práci neobjevil je více. Jednak může hrát roli prostředí, v kterém se běžně vážky rodu *Sympetrum* vyskytují. Larvy těchto vážek upřednostňují prostor ve vegetaci mezi hladinou a dnem (Johansson 2000). To znamená, že během svého života s pakomárem přijdou s pakomárem do styku méně než s perloočkou. Je rovněž možné, že doba, po kterou si larvy vážek zvykaly na určitou kořist, byla příliš krátká a tak se larvy nestihly přizpůsobit. Bergelson (1985), který zjistil v podobném pokusu vliv zkušenosti na selektivitu larev šídél rodu *Anax*, nechával predátory zvykat na kořist týden, ale přístup ke kořisti jim poskytoval jen po dobu 30 minut jednou za dva dny. V mém pokusu si vážky zvykaly jen tři dny, ale zase měly přístup ke kořisti neustále. Doba hladovění mohla být zase příliš dlouhá, což by znamenalo, že buď v důsledku hladu byly larvy vážek méně selektivní, nebo že během času, kdy hladověly, se efektivita lovu vytratila. Během testování metodiky pokusu jsem zkoušela pracovat s plně nasycenými vážkami a s vážkami hladověnými kratší dobu (6 a 12 hodin), ale tyto vážky byly natolik nasycené, že v pokusech téměř vůbec nepřijímaly potravu. Hladovění po dobu 24 hodin tak byl nejkratší možný interval, po kterém byly vážky ochotny v pokusech přijímat dostatečné množství potravy, abych získala interpretovatelná data. Hladovění označili například Peckarsky *et al.* (1994) za jednu z pravděpodobných příčin toho, že se jim nepodařilo objevit přeskok u pošvatek. Nicméně Bergelson (1985) nechával larvy šídél rodu *Anax* před pokusem hladovět 48 hodin a průkazný vliv zkušenosti zaznamenal.

Existuje mnoho teorií, které se snaží vysvětlit a predikovat predáční chování v závislosti na dostupnosti kořisti a dalších faktorech. Jejich testování nám může poskytnout cenné informace, které nám pomohou lépe pochopit evoluci, populační dynamiku a mechanismy udržující diverzitu. Jak dalece však jednotlivé teorie v reálu fungují, není stále jasné. K jejich testování se často používají jednoduché laboratorní experimenty, které ale poskytují kontroverzní výsledky (Stephens & Krebs 1987, Sherratt & Harvey 1993, Sih & Christensen 2001). Můj experiment se zařadil mezi ty, které odporují predikcím teorie optimálního složení potravy a neposkytl podporu ani pro výskyt přeskočků. Další detailní experimenty budou nezbytné pro potvrzení nebo vyvrácení současných teorií popisujících potravní vztahy.

4. Seznam literatury

- Abrams PA, Matsuda H (2003) Population dynamical consequences of reduced predator switching at low total prey densities. *Population Ecology* 45:175-185
- Akre BG, Johnson DM (1979) Switching and sigmoid functional response curves by damselfly naiads with alternative prey available. *Journal of Animal Ecology* 48:703-720
- Allan JD, Flecker AS (1988) Prey preference in stoneflies: a comparative analyse of prey vulnerability. *Oecologia* 76:496-503
- Baalen M, Krivan V, Rijn PCJ, Sabelis MW (2001) Alternative Food, Switching Predators, and the Persistence of Predator-Prey Systems. *American Naturalist* 157:5
- Bailey PCE (1986) The feeding behaviour of sit-and wait-predator, *Ranatra dispar* (Heteroptera:Nepidae): optimal foraging and feeding dynamics. *Oecologia* 68:291-297
- Begon M, Harper JL, Townsend CR (1997) *Ekologie: jedinci, populace a společenstva*. Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc, Česká republika
- Bergelson JM (1985) A mechanistic interpretation of prey selection by *Anax Junius* larvae (Odonata: Aeshnidae). *Ecology* 66:1699-1705
- Blois C (1985) Sélection de proies de tailles différentes en fonction de leur abondance absolue et relative par les larves d' *Anax imperator* Leach (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica* 11:211-218
- Blois C, Cloarec A (1983) Density-dependent prey selection in the water stick insect, *Ranatra linearis* (Heteroptera). *Journal of Animal Ecology* 52:849-866
- Blois-Heulin C (1990) Influence of prey densities on prey selection in *Anax imperator* larvae (Odonata:Aeshnidae). *Aquatic Insects* 12:209-217
- Brönmark Ch, Hansson LA (2005) *The Biology of Lakes and Ponds*. Oxford University Press Inc., New York, USA
- Colton TF (1987) Extending functional response models to include a second prey type: an experimental test. *Ecology* 68:900-912
- Conthran ML, Thorp JH (1985) Test of prey preference and switching behaviour of the dragonfly *Celithemis fasciata*. *Oikos* 44:350-355
- Corbet SC (1999) *Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata*. Harley Books Martins, Great Horkeley, Colchester, Velká Británie
- Dawkins R, Krebs JR (1979) Arms races between and within species. *Proceedings of Royal Society of London* 205:489-511

- Elliott JM (2004) Prey switching in four species of carnivorous stoneflies. *Freshwater Biology* 49:709-720
- Gergs A, Ratte HT (2009) Predicting functional response and size selectivity of juvenile *Notonecta maculata* foraging on *Daphnia magna*. *Ecological Modelling* 220:3331-3341
- Gittelmann SH (1978) Optimum diet and body size in backswimmers (Heteroptera: Notonectidae, Pleidae). *Ann. Ent. Soc. Am* 71:737-747
- Hanel L, Zelený J (2000) Vážky (Odonata): Výzkum a Ochrana, Metodika ČSOP č.9, ČSOP Vlašim, Česká republika
- Harvey IF, White SA (1990) Prey selection by larvae of *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 16:17-25
- Hauzy C, Tully T, Spataro T, Paul G, Arditi R (2010) Spatial heterogeneity and functional response: an experiment in microcosm with varying obstacle densities. *Oecologia* 163:625-636
- Hubbard SF, Cook RM, Glover JG, Greenwood JJD (1982) Apostatic selection as an optimal foraging strategy. *Journal of Animal Ecology* 51:625-633
- Chowdhury SH, Corbet PS, Harvey IF (1989) Feeding and prey selection by larvae of *Enallagma cyathigerum* (Charpentier) (Zygoptera: Coenagrionidae) in relation to size and density of prey. *Odonatologica* 18:1-13
- Jarošík V (2005) Růst a regulace populací. Academia, nakladatelství Akademie věd České republiky Praha, Česká republika
- Johansson F (2000) The slow-fast life style characteristics in a suite of six species of odonate larvae. *Freshwater Biology* 43:149-159
- Klečka J, Boukal DS (2011) Who eats whom in a pool? A comparative study of prey selectivity by predatory aquatic insects. Rukopis odeslaný k publikaci.
- Lawton JH, Beddington J, Bonser R (1974) Switching in invertebrate predators. In: Usher MB, Williamson MH (Eds.), *Ecological stability*. London: Chapman and Hall, 141-158
- MacArthur RH, Pianka ER (1966) On optimal use of patchy environment. *American Naturalist* 100:603-609
- Malmquist B, Sjöström P (1980) Prey size and feeding patterns in *Dinocras cephalotes* (Plecoptera). *Oikos* 35:311-316
- Maupin JL, Riechert SE (2001) Superfluous killing in spiders: consequence of adaptation to food-limited environment?. *Behavioral Ecology* 12:569-576

- Molles MC Jr, Pietruzka RD (1987) Prey selection by a stonefly: the influence of hunger and prey size. *Oecologia* 72:473-478
- Murdoch WW (1989) Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecological Monographs* 39:335-354
- Ohba S (2009) Ontogenetic dietary shift in the larvae of *Cybister japonicus* (Coleoptera:Dytiscidae) in Japanese rice fields. *Environmental Entomology* 38:856-860
- Ottoni EB (2000) EthoLog 2.2: A tool for transcription and timing of behavior observation sessions. *Behavior Research Methods, Instruments & Computers* 32:446-449
- Pastorok RA (1980) The effect of predator hunger and food abundance on prey selection by *Chaoborus* larvae. *Limnology and Oceanography* 25:910-921
- Peckarsky BL, Cowan CA, Anderson CR (1994) Consequences and plasticity of the specialized predatory behavior of stream-dwelling stonefly larvae. *Ecology* 75:166-181
- Peckarsky BL, Penton MA (1989) Mechanism of prey selection by stream-dwelling mayfly larvae. *Ecology* 70:1203-1218
- Rall BC (2009) Allometry, temperature, and stability of food webs, Ph.D. Dissertation, Universität Darmstadt
- Rebora M, Piersanti S, Gaino E (2004) Visual and mechanical cues used for prey detection by larva of *Libellula depressa* (Odonata Libellulidae). *Ethology Ecology & Evolution* 16:133-144
- Rozkošný R (1980) Klíč vodních larev hmyzu. Academia, nakladatelství Československé akademie věd, Praha, Česká republika
- Sherratt T, Harvey IF (1993) Frequency-dependent food selection by arthropods: a review. *Biological Journal of the Linnean Society* 48:167-186
- Sherratt TN, Harvey IF (1989) Predation by larvae of *Pantala flavescens* (Odonata) on tadpoles of *Phyllomedusa trinitatis* and *Physalaemus pustulosus*: the influence of absolute and relative density of prey on predator choice. *Oikos* 56:170-176
- Shettleworth SJ (2010) Cognition, evolution, and behavior. Oxford University Press, New York, USA
- Sih A (1982) Foraging strategies and the avoidance of predation by an aquatic insect, *Notonecta Hoffmanni*, *Ecology* 63:786-796
- Sih A, Christensen B (2001) Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail?. *Animal Behaviour* 61:379-390

StatSoft, Inc. (2010). STATISTICA (data analysis software system), version 9.1. www.statsoft.com.).

Stephens DW, Krebs JR (1987) Foraging theory. Princeton University Press, Princeton, New Jersey

Stoks R, McPeck MA (2003) Predators and life histories shape *Lestes* damselfly assemblages along a freshwater habitat gradient. Ecology 84:1576-1587

Tinbergen L (1960) The natural control of insects in pinewoods, 1: Factors influencing the intensity of predation by songbirds. Archives Neerlandaises de Zoologie 13:266-336

Townsend CR, Begon M, Harper L (2010) Základy ekologie. Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc, Česká republika

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

Yearsley JM (2003) Optimal diet frequency dependence and prey renewal. Theoretical Population Biology 64:129-139

Zahradník J (2008) Brouci. AVENTINUM s.r.o., Praha, Česká republika

5. Přílohy



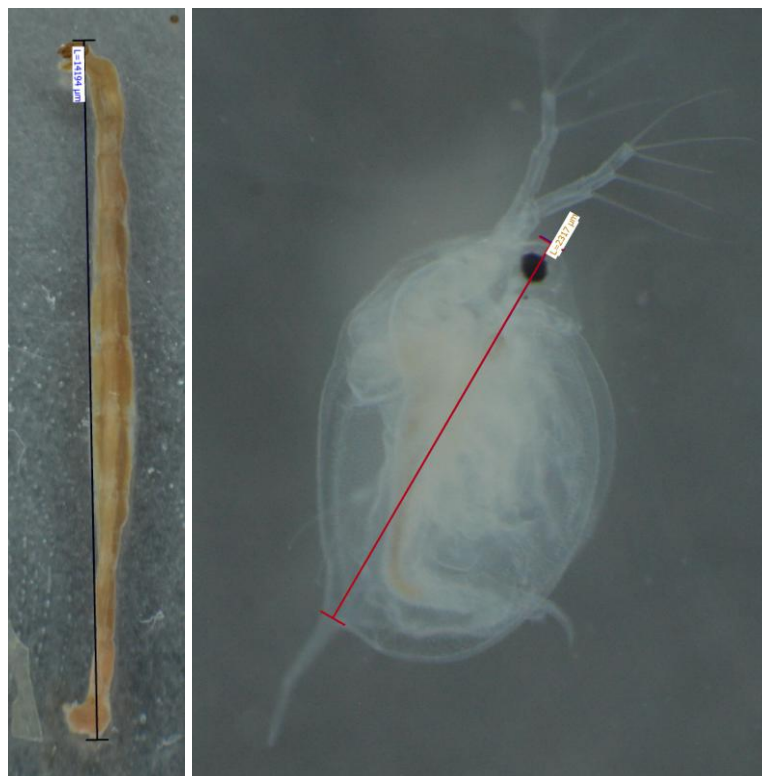
Obrázek 4. Aparatura k natáčení pokusu.



Obrázek 5. Pokusná aréna.



Obrázek 6. Larva *Sympetrum* sp. (vyznačená délka těla 16,69 mm a šířka hlavy 4,72 mm).



Obrázek 7. Pakomár (vlevo, délka těla 14,98 mm) a perloočka (vpravo, délka těla 2,56 mm).

Tabulka 8. Shrnující údaje o zastoupení kořistí v potravě, pravděpodobnosti útoku, úspěšnost lovu a doby zpracování s ohledem na krmicí režim a poměr kořistí v nabídce. D = perloočka, P = pakomár.

		Průměry							
		Zastoupení v potravě		Pravděp. útoku		Pravděp. úspěchu		Doba zpracování	
Poměry kořistí		perloočka	pakomár	perloočka	pakomár	perloočka	pakomár	perloočka	pakomár
Krmeno pakomáři	20 P	1	0	0,84		0,88			103,47
	4 D : 16 P	0,19	0,81	1	0,97	0,75	0,7	36,16	98,17
	7 D : 13 P	0,5	0,5	0,98	0,92	0,92	0,7	34,11	62,16
	10 D : 10 P	0,3	0,6	0,75	0,86	1	0,5	38,23	94,66
	13 D : 7 P	0,24	0,76	0,81	0,98	0,69	0,64	46,5	59,49
	16 D : 4 P	0,18	0,82	1	0,91	1	0,61	36,96	79,33
	20 D	0	1		1		0,56	57,01	
Krmeno perloočkami	20 P	1	0	0,91		0,84			105,22
	4 D : 16 P	0,67	0,33	0,8	0,9	1	0,52	32,29	109,61
	7 D : 13 P	0,5	0,5	0,66	0,76	0,65	0,65	35,83	114,58
	10 D : 10 P	0,55	0,45	0,84	0,73	0,85	0,77	40,64	73,62
	13 D : 7 P	0,29	0,72	0,94	0,82	0,91	0,67	42,73	114,61
	16 D : 4 P	0,5	0,5	1	0,8	0,83	0,6	33,05	73,94
	20 D	0	1		0,95		0,62	39,31	