

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

**VLIV BIOTICKÝCH A ABIOTICKÝCH FAKTORŮ NA
TERITORIÁLNÍ A ROZMNOŽOVACÍ CHOVÁNÍ VÁŽEK
(ODONATA)**
DIPLOMOVÁ PRÁCE

Bc. Tereza Kybicová

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

České Budějovice 2015

Kybicová T. 2015. Vliv biotických a abiotických faktorů na teritoriální a rozmnožovací chování vážek (Odonata). [Biotic and abiotic factors affecting territorial and reproductive behaviour of dragonflies (Odonata). Mgr. Thesis, in Czech] – 62p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

Habitat selection, territorial behaviour and reproductive behaviour of dragonflies (Odonata) are discussed and biotic and abiotic factors affecting their territorial and reproductive behaviour are reviewed. The most important biotic factors are predation risk affecting larval survival and the presence of aquatic vegetation, which provides spatial structure. The review is complemented by a field study of territorial and reproductive behavior of dragonflies at an experimental site, at which the quality of individual pools was manipulated by a combination of the presence or absence of artificial vegetation and the presence or absence of an introduced top predator (late-instar larvae of *Anax* and *Aeshna*).

Prohlašuji, že jsem svoji diplomovou práci 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 diplomové 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, 1. dubna 2015

.....
Tereza Kybicová

Poděkování:

Děkuji mému školiteli Davidu Boukalovi za odborné vedení mé práce a veškeré rady a připomínky, bez nichž by tato práce nemohla vzniknout. Dále bych ráda poděkovala Michalu Šorfovi za nemalou pomoc se statistickým zpracováním dat a Filipu Tichánkovi za pomoc se sběrem dat v terénu a cenné připomínky k danému tématu.

Moje poděkování patří samozřejmě také rodičům a partnerovi za bezmeznou podporu mého studia a výzkumu.

OBSAH

1	ÚVOD	1
2	LITERÁRNÍ REŠERŠE	2
2.1	VÝBĚR STANOVISŤE	3
2.1.1	Celkový charakter stanoviště.....	5
2.1.2	Výběr stanoviště pro ovipozici.....	7
2.1.3	Vliv počasí a sezonality	8
2.1.4	Vliv makrofyt	9
2.1.5	Vliv rizika predace.....	10
2.1.6	Výběr mikrostanoviště pro naklazení vajec	13
2.2	TERITORIALITA.....	16
2.2.1	Habitatová fidelita	19
2.3	ROZMNOŽOVÁNÍ	21
2.4	SHRNUTÍ REŠERŠE	25
3	METODIKA	27
4	VÝSLEDKY	32
4.1	CELKOVÁ POČETNOST JEDINCŮ	32
4.2	FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ PŘÍTOMNOST SAMCŮ A SAMIC	34
4.3	FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ KLADENÍ.....	41
5	DISKUZE	46
5.1	FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ POČETNOST SAMCŮ A SAMIC	47
5.2	FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ KLADENÍ.....	48
6	ZÁVĚR.....	51
7	SUMMARY	52
8	SEZNAM LITERATURY	53
9	SEZNAM PŘÍLOH	62
10	PŘÍLOHY	I

1 ÚVOD

Vážky slouží jako modelová skupina pro studium řady ekologických a evolučních otázek (Corbet 2004). Jedním z jejich charakteristických rysů je amfibický životní cyklus, který vážky velmi úzce váže na vodní prostředí, v němž u naprosté většiny druhů probíhá larvální vývoj. Disperzní stádium vážek, dospělý jedinec, tráví většinu svého života taktéž v blízkosti vodních ploch, které mu kromě místa pro rozmnožování poskytují i potravu (Dolný et al. 2007). O potomky vážky nepečují. Jedinou možností, jak mohou ovlivnit svoji fitness, je proto u vážek aktivní výběr stanoviště pro naklazení vajec. Při tomto výběru se jedinec snaží nalézt co nejvhodnější stanoviště pro růst a vývoj svých potomků, aby tak zajistil co šíření vlastních genů v rámci populace. Přestože řada studií se věnovala výběru teritoria a konfliktu mezi a uvnitř pohlaví u řady druhů vážek, řada otázek zůstává nezodpovězena (Córdoba-Aguilar 2008).

V experimentální části této práce sleduji vlivy přítomnosti struktury (umělá napodobenina plovoucí vegetace), vrcholového predátora (larva vážky rodu *Aeshna* a *Anax*) a dalších faktorů jako je blízké okolí tůní, na výběr stanoviště vážkami, při čemž se zaměřuji hlavně na druh *Libellula depressa* jako nejpočetněji zastoupený druh v experimentu.

Cíle práce:

1. Provést literární rešerši s cílem shrnout, jak je teritoriální a reprodukční chování dospělců vážek ovlivněno biotickými a abiotickými faktory (s důrazem na stojaté vody).
2. Provést opakovaná pozorování vážek na systému experimentálních tůní v pískovně Cep II u Suchdola nad Lužnicí s cílem určit, jak vybrané abiotické faktory (stáří a velikost tůně, komplexita habitatu) a biotický faktor (přítomnost vrcholového predátora – larev rodu *Anax* nebo *Aeshna*) ovlivňují teritoriální a reprodukční chování jednotlivých druhů.
3. Získaná data vyhodnotit s pomocí pokročilých statistických metod v programu R či Statistica.

2 LITERÁRNÍ REŠERŠE

Rozmnožování je nejdůležitější proces v životě organismů. Každý organismus se snaží maximalizovat svoji biologickou zdatnost (tzv. fitness), tedy podíl, kterým přispěje svým genetickým materiálem do dalších generací. Biologickou zdatnost ovlivňují všechny složky životní historie prostřednictvím plodnosti a přežívání (Begon et al. 1997). Typicky fitness samců roste s množstvím úspěšných páření a fitness samic ovlivňuje zejména množství a kvalita potomstva (Roff 2002).

U většiny živočichů platí, že pohlaví, které se v populaci vyskytuje vzácněji má možnost volby mezi jedinci opačného pohlaví. Zároveň o vzácněji se vyskytující pohlaví probíhá kompetiční boj. Ve většině případů jsou samice pohlavím, které si vybírá partnera. Rozdíly mezi pohlavím se vysvětlují množstvím investic vložených do rozmnožování (např. velikostí pohlavních buněk) (Begon et al. 1997; Roff 2002).

Samice se při výběru samce zaměřují buďto na jeho vzhled, nebo na jeho teritorium, v některých případech na obojí (tetřivci, jespáci). Existují různé typy rozmnožovacích systémů, v nichž se samci snaží zaujmout samice. Systém lekový, kde se samci shromáždí na jednom místě (tzv. leku) a zde bojují o přízeň samic (např. kopytníci, tetřevi, tetřivci). V tomto systému se dominantní samec spáří s většinou samic. Systém harémový, kde samec brání více samic a tím dokazuje svoji kvalitu. Systém zdrojový, kde samec nebrání samice, ale např. jejich potravu, a vytváří si teritorium, které brání. Nebo např. systém explozivních rozmnožovacích spolků, které se utvářejí u druhů s velmi krátkou rozmnožovací sezónou (krabi, žáby, jepice) (Roff 2002).

Samci aplikují různé chování, které jim zvyšuje pravděpodobnost paternity. Dávají samicím různé zásnubní dary, které zvyšují pravděpodobnost, že se samice bude ochotna spářit (ptáci, hmyz), nebo hlídají partnerku (tzv. mate guarding) v těsném kontaktu po dobu, při níž je vysoké riziko úspěšného páření s dalšími samci (hmyz a další členovci), vytvářejí také tzv. pásy cudnosti, kdy po spáření zaslepí reprodukční orgány samice (pavouci, hmyz, hlodavci, primáti). Hmyz často používá strategii odstranění spermatu z předchozího páření (tzv. sperm displacement), při čemž samec odstraní výběžky na genitáliích sperma z předchozích páření (vážky: Siva-Jothy 1987).

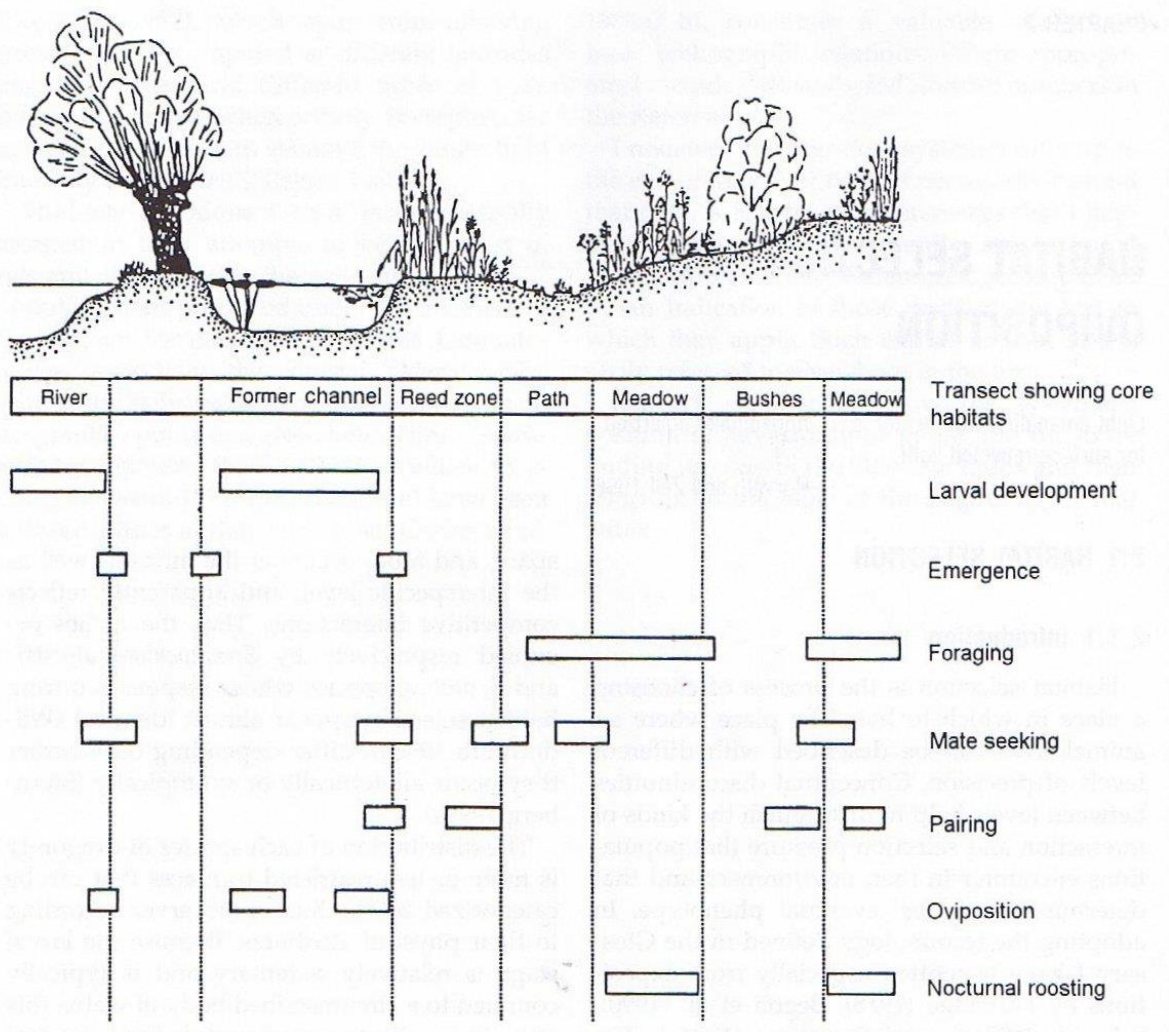
Vážky mají rozmnožovací systém teritoriální, kdy samec brání zdroje (v tomto případě místa pro naklazení vajec) a samice se dle samčích teritorií rozhodují, zda se spářit

či nikoliv. Samci jsou typicky limitováni přístupem k samicím a samice jsou více limitované zdroji (Corbet 2004).

2.1 VÝBĚR STANOVIŠTĚ

Výběr stanoviště (tzv. habitat selection) je proces, ve kterém organismus hledá co nejpříznivější místo pro život. Někdy je jako synonymum pro stanoviště používáno slovo biotop, častěji je však biotopem myšlen určitý ekosystém (např. les, bažiny, louka nebo řeka). Biotop tedy v podstatě obsahuje více různých stanovišť. Stanoviště druhů se v čase a prostoru různí a lze je popsat na různých škálách, komplexitou (složitostí) a heterogenitou (různorodostí) (Corbet 2004). Každé stanoviště má určité abiotické a biotické podmínky, dle kterých se organismus rozhoduje, zda je pro něj příznivé či nepříznivé (Wellborn et al. 1996). Mezi důležité abiotické podmínky ve výběru stanoviště vážkou řadíme prostor a jeho strukturu (např. členitost břehu, výška vodního sloupce). Nejdůležitější biotické faktory ovlivňující výběr stanoviště jsou charakter vegetace, přítomnost predátorů a potravy. Velmi málo se ví o tom, zda vážky dokáží analyzovat i potravní nabídku pro potomstvo (Corbet 2004).

Příznivé stanoviště pro dospělé jedince vážek musí umožňovat dospělcům provádění několika specifických aktivit – hledání potravy, hledání partnera, páření, kladení vajec, přenocování, a nakonec i vývoj a líhnutí larev. Rozměry stanoviště umožňujícího tyto aktivity se liší druh od druhu v závislosti na letových schopnostech (Corbet 2004). Některé vážky jsou schopné překonávat tisícikilometrové vzdálenosti – např. indický druh *Pantala flavescens* kladoucí do efemérních dešťových jezírek v jinak suchých oblastech Afriky jako dospělec překonává při hledání nových reprodukčních stanovišť vzdálenost téměř 18 tisíc kilometrů [1]. Opačným extrémem je motýlice *Roppaneura beckeri* ze Severní Ameriky, která klade vajíčka do rostliny *Eryngium foribundum*, larva se vyvíjí v paždí listů a dospělec se pohybuje celý život v blízkosti této rostliny (Machado 1966).



Obrázek 1 - Využití různých částí stanoviště v průběhu životního cyklu druhem *Platycnemis pennipes* (Martens 1996 in Corbet 2004).

Navzdory faktu, že jsou vážky schopny osídlit širokou škálu stanovišť, se většina druhů vyskytuje na běžných typech větších vodních ploch, jako jsou vodní toky, jezera, jezírka, rybníky či mokřady (Corbet 2004). S výjimkou druhů, které se vždy vracejí rozmnožovat na stejné místo, kde se vylíhly – např. evropské druhy *Lestes barbarus*, *Leucorrhinia dubia*, *Ceriagrion tenellum* a *Sympetrum depressiusculum* (Corbet 2004; Dolný et al. 2013; Sternberg 1990) je velmi důležitým krokem v životním cyklu vážky hledání vhodného stanoviště pro život a konkrétního místa, kde se bude rozmnožovat (Corbet 2004).

Výběr stanoviště je energeticky náročný proces, při němž výsledek není vždy jistý. Čerstvě vylíhnutá vážka má možnost zůstat na svém původním stanovišti, nebo migrovat na přilehlé vodní plochy a pokusit se najít kvalitnější stanoviště. Dospělé vážky jsou obecně

velmi dobří letci schopní urazit velké vzdálenosti. Tyto přesuny však jsou energeticky náročné a také zvyšují pravděpodobnost predace např. ptáky (Córdoba-Aguilar 2008).

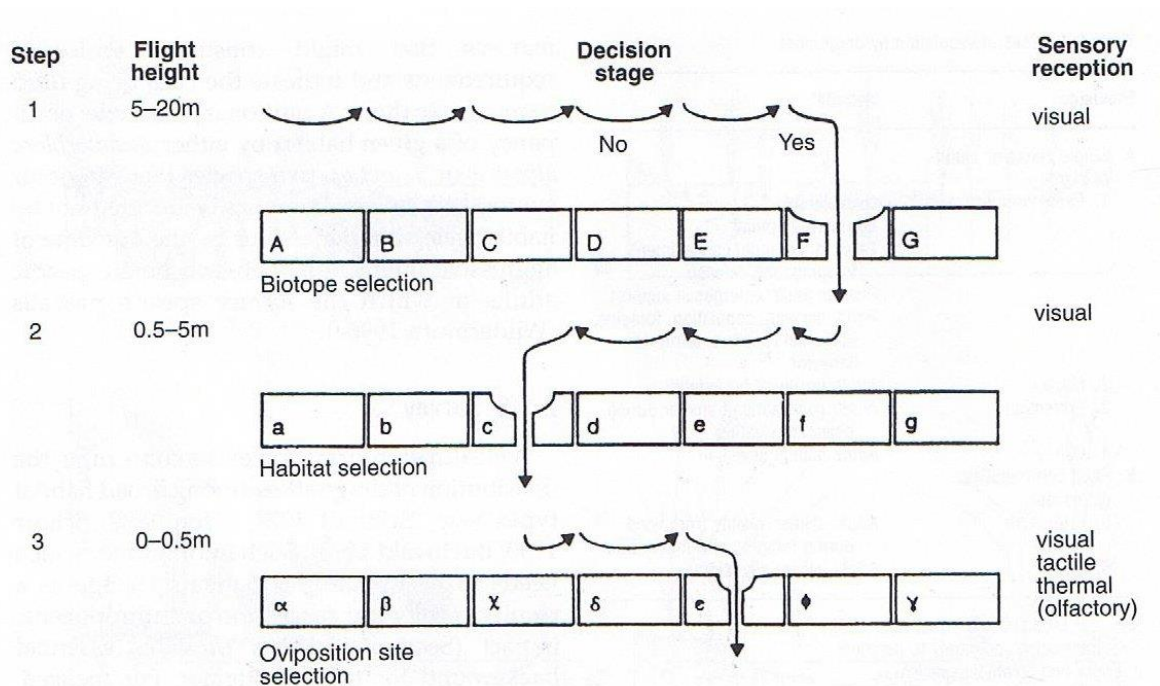
2.1.1 CELKOVÝ CHARAKTER STANOVIŠTĚ

Hlavním cílem studia výběru stanoviště je určit vztah mezi vlastnostmi stanoviště, které pokrývají ekologické potřeby daného druhu a signály (tzv. cues), na které dospělci při výběru stanoviště reagují. Takovéto pozorování začíná snahou zjistit korelaci mezi druhovou distribucí a vlastnostmi stanovišť, na které tyto druhy kladou vejce, protože kritérium, které spolehlivě označí behaviorální proces výběru stanoviště, je právě ovipozice, nikoliv přežívání larev, které může být ovlivněno také jejich predátory a potravními zdroji (Wildermuth 1994).

Některé vlastnosti stanoviště mají pro vážky při výběru význam požadavků a ostatní pouze preferencí. Požadavky se projevují jako signály používané dospělci pro selekci stanovišť. Signály jsou využívány k účelu selekce stanovišť dvěma způsoby. Přímé signály jsou vlastnosti stanoviště přímo viditelné – např. viditelná přítomnost predátora/rostlin nebo zabarvení vody. Nepřímé signály jsou projevy určitých vlastností stanoviště, které samotné nejsou viditelné – např. některá rostlinná společenstva korelující s určitými chemickými a fyzikálními vlastnostmi vody, rozlohou či tvarem mělčin, hloubkou, pohyby vody, turbiditou, teplotou, typem substrátu atd. (Wildermuth 1994).

Obecnější signály jsou detekovány vizuálně, zatímco specifičtější signály jsou detekovány nohama (Miller a Miller 1988; Williams 1980) a taktily (senzory vnímající informace z okolí doteky) či termosenzory na tykadlech (Dumont 1971; Slifer a Sekhon 1972). Za obecné signály detekované z větších vzdáleností (0,5–5m nebo 5–20m) považujeme např. samotnou přítomnost vody nebo vzhled a strukturu vegetace, signálem specifickým detekovaným z bezprostřední blízkosti je substrát pro naklazení vajec.

Jako hlavní smysl při výběru stanoviště vážky používají zrak. Je prokázáno, že identifikují vodní plochy primárně dle polarizovaného světla, které je odraženo od hladiny vody. Pomocí horizontálně odražených paprsků světla tak identifikují vodní plochy již z velké vzdálenosti a vydávají se k nim (Wildermuth 1998). Je dokonce prokázáno, že některé druhy díky polarizovanému světlu rozlišují i tmavě zabarvené a čisté vody (Bernath et al. 2002). Při bližším prozkoumávání se pak při výběru habitatu soustředí hlavně na vegetaci (Corbet 2004).



Obrázek 2 – Proces výběru stanoviště – výběr biotopu, stanoviště a místa pro naklazení vajec (Corbet 2004).

Právě kvůli detekci vody za pomoci odražených paprsků světla se mohou vážky chytat do tzv. ekologických pastí, což jsou stanoviště, která se vážkám jeví jako vhodná, avšak jde o stanoviště pro život i rozmnožování naprosto nevhodné. Například evropské druhy rodu *Sympetrum* (*S. flaveolum*, *S. striolatum*, *S. sanguineum*, *S. meridionale* a *S. danae*) jsou silně přitahovány k černým leštěným náhrobkům. Vážky se na těchto místech chovají stejně jako na vodním stanovišti – samci sedí v těsné blízkosti náhrobků, brání tato místa před ostatními samci, poletující jedinci se dotýkají spodní částí těla povrhu náhrobků, tandemy velmi často nad náhrobky krouží a samice se dokonce se snaží i klást (Horváth et al. 2007). Vážky lákají i další umělé povrchy, jako např. plastové desky, panely z plexiskla, nádrže surové nebo odpadní ropy či tmavá a červená auta (Bernath et al. 2001; Horváth et al. 2007; Kriska et al. 2006; Wildermuth a Spinner 1991; Wildermuth 1998; Wildermuth a Horváth 2005).

O signálech, dle kterých si vážky volí stanoviště, je známo jen málo. Potvrzené je pouze to, že vážky poznávají a vybírají si větší vodní plochy nebo vodní plochy blízko zázemí a možná si vodní plochy vybírají i podle toho, čím jsou obklopeny. Ve Velké Británii (Cham et al. 1995) a možná i jinde je více než 85 % larválních stanovišť druhu *Cordulia*

aenea nedaleko lesů. Výběr stanovišť dospělými jedinci je tak patrně silně závislý na blízkém okolí vodního tělesa (Samways 1993).

Donedávna byla charakteristika terestrických stanovišť v okolí vodních biotopů přehlížena. Nicméně například druhy, které se vyskytují na dočasných vodních stanovištích, tráví v terestrických biotopech velkou část života. Vážky si terestrické biotopy nevybírají náhodně, často vyhledávají stanoviště s hustou vegetací (Dolný et al. 2014). Dá se také předpokládat, že estivující a hibernující druhy vyhledávají biotopy blízko refugiím, existuje však mnoho dokázaných případů, kdy druhy urazí velké vzdálenosti od larválních habitatů, aby se dostaly do refugií. To může být způsobeno buďto vysokou fidelitou dané populace k jejich rozmnožovacímu areálu, nebo může jít také o tzv. homing (zděděná schopnost nalézt místo původu) (Corbet 2004).

2.1.2 VÝBĚR STANOVIŠTĚ PRO OVIPOZICI

Dospělé vážky si aktivně vybírají stanoviště pro reprodukci a kladení vajec a jednotlivé druhy jsou většinou asociovány s charakteristickým stanovištěm či dokonce mikrostanovištěm v rámci vodního tělesa (Corbet 2004). Tento jev je patrný na jakémkoliv vodním tělese, které má strukturovaně diverzifikované břehy. Byl pozorován např. v subalpinském jezírku ve Švýcarsku (Wildermuth 1996), malém rezervoáru vody v Tanzánii (Corbet 2004), jezeře v severozápadní Indii (Kumar 1978) či v řece v primárním pralese v Libérii (Lempert 1988). K segregaci stanovišť může docházet i u synantropních druhů (= šířících se v důsledku činnosti člověka) stejného rodu – např. u čtyř druhů rodu *Sympetrum* ve šterkovně v Německu (Koenig 1990).

V oblastech, kde většina vodních ploch není trvalá, ale dočasná, by vážky teoreticky měly rozeznávat od sebe tyto dva typy vodních ploch. Dunkle (1976) hypotetizuje, že vážky poznávají dočasné biotopy podle třech vlastností – nedostatku vysoké okrajové vegetace, zabarvené vody a roztráštěného odrazu vodní hladiny. Ovšem jsou známy druhy (např. jihoamerický druh *Leptobasis vacillans* či evropský druh *Sympetrum sanguineum*), které nakladou vajíčka do vysušených míst, které se o několik dní či týdnů později naplní vodou ze sezónních dešťů. Jak tyto druhy dokáží identifikovat místa, kde se po deštích voda zadrží, zůstává nejasné. Teoreticky by se mohlo toto chování vysvětlit homingem (Corbet 2004). Bylo provedeno několik experimentů, při nichž se například objevil samec rodu *Tramea* a pomáhal samicím klást přes tkaninu nataženou více než 50cm nad vodní hladinou jezera, tudíž nebylo možné taktily či vizuálně potvrdit přítomnost vody (Rowe 1988). Mezi

extrémy lze zařadit i pozorování patrolujícího samce druhu *Cordulegaster boltonii* nad vodním tokem skrytým v podzemním kanálu. Samec navíc při letu vodní tok naprosto přesně následoval (Long 1991).

2.1.3 VLIV POČASÍ A SEZONALITY

Přílet a setrvání na stanovišti je zcela jistě ovlivněno počasím a sezónou. Může se lišit i mezi pohlavími. Hlavním faktorem je teplota, jelikož vážky jsou heliofilní organismy (Corbet 2004). Páry obecně tráví delší dobu hledáním vhodného habitatu ve vyšších denních teplotách (Michiels a Dhondt 1990). Samice severoamerického druhu *Perithemis tenera* na stanoviště v ranních hodinách zpravidla přilétají přibližně hodinu po samcích, stejně tak na konci dne se samci na stanovišti zdržují ještě hodinu poté, co samice odletěly. Samci přilétali na stanoviště dříve, pokud byla přechodí noc teplejší a pokud byly denní teploty vyšší, stejně tak večer odlétaly déle, pokud je čekala teplá noc. Za teplých dnů i samotné rozmnožování začínalo dříve a končilo déle, než za dnů chladnějších. Za teplejších dnů bylo na stanovišti přítomno řádově více teritoriálních samců, než za dnů studených, pro samice toto tvrzení ovšem neplatilo – jejich přítomnost byla spíše konstantní a nezávisela na maximální denní teplotě ani datu. Není tedy překvapivým zjištěním, že ani početnost páření se výrazně neměnila v závislosti na teplotě a datu (Switzer 2002b). Ke stejnému závěru došel i Jacobs (1955). Pokud je mi známo, další faktory jako povětrnostní podmínky, déšť, oblačnost či vlhkost zatím nebyly v tomto ohledu zkoumány.

Sezónní fenologie (časová distribuce vážek) je významným ekologickým ukazatelem. V České republice rozlišujeme vážky jarního, letního, pozdně letního a podzimního aspektu a přechody mezi nimi. Vyskytují se zde pouze dva zimující druhy s celoročním výskytem (*Sympetma fusca* a *Sympetma paedisca*). Výjimečně jsou na našem území nacházeni hibernující jedinci *Sympetrum striolatum* (Dolný a Pavlík 2007). Mezi druhy jarní řadíme např. *Brachytron pratense*, *Coenagrion pulchellum* a *Libellula fulva*. Jarní až letní aspekt mají druhy *Coenagrion puella*, *Cordulia aenea*, *Libellula depressa* či *Pyrrhosoma nymphula*. Druhy s letním aspektem jsou *Anax imperator*, *Calopteryx virgo*, *Otrhetrum cancellatum* či *Platycnemis pennipes*. Pozdně letní aspekt mají např. druhy *Lestes sponsa*, *Sympetrum danae* a *Sympetrum sanguineum*. Mezi vážky s pozdně letním až podzimním aspektem pak řadíme např. *Aeshna mixta* nebo *Lestes virens*. Fenologicky nevyhraněnými druhy na našem území jsou *Calopteryx splendens*, *Ischnura elegans* a *Ischnura pumilio* (Dolný et al. 2007).

2.1.4 VLIV MAKROFYT

U většiny druhů vážek hrají primární roli v životním cyklu vodní makrofyta. Vodní makrofyta zvyšují komplexitu habitatu a poskytují menším larvám vážek úkryty před přítomnými predátory (Burks et al. 2001; Gotceitas a Colgan 1989; Johansson 2000). Soukup (2013) zjistil, že přítomnost makrovegetace zvyšuje početnost menších predátorů a fytofágního hmyzu v tůních, na kterých sledoval průběh osidlování nově vzniklých stanovišť. To znamená, že počet kořisti pro larvy vážek se zvyšuje. V tomto experimentu tak bylo zjištěno, že přítomnost vegetace (komplexita prostředí) má často významný pozitivní vliv na kolonizaci malých stojatých vod (Soukup 2013).

Makrofyta jsou proto klíčovým faktorem v určení habitatové struktury prostředí obývaného vážkami. Stanoviště obývané vážkami bývá posuzováno dle přítomných rostlin spíše než dle fyzikálních vlastností, jelikož i samy vážky jej dle vegetace hodnotí (Corbet 2004). Při výběru stanoviště se dospělé vážky zaměřují na celkovou strukturu a vzhled rostlin či rostlinných společenstev, spíše než aby rozlišovaly jednotlivé rostlinné druhy. Celková struktura a vzhled rostlin tedy slouží jako důležitý signál při výběru stanoviště. Zdánlivá korelace mezi fyzikálně-chemickými vlastnostmi a distribucí vážek je pravděpodobně výsledkem toho, že fyzikálně-chemické vlastnosti ve velké míře ovlivňují růst rostlinstva (Corbet 2004).

Zároveň také vodní rostliny mohou sloužit larvám vážek jako úkryty při lovu ze zálohy (Howard a Koehn 1985). Makrofyta také slouží jako tzv. perches (bidýlka), místa odkud mají dospělé vážky dobrý přehled o okolí a vyráží odtud lovit kořist a zároveň zde samci vyhlížejí samice (Klečka a Boukal 2014). Endofytickým druhům (kladoucím vejce do rostlinných pletiv) a epifytickým druhům (kladoucím vejce na povrch rostlin) slouží rostliny jako substrát pro naklazení vajec (Nilsson 2005).

Výskyt určitých druhů vážek poblíž určitých druhů rostlin byl dříve vysvětlován jako preference daného druhu vážky ke specifickému druhu rostliny. I když se může zdát, že některé druhy jsou vážkami preferované, je tomu tak pouze v závěrečné fázi výběru stanoviště a to přímo u místa pro naklazení vajec, ale i zde se vážky zaměřují hlavně na polohu, texturu a vzhled rostliny spíše než na její druh (Corbet 2004).

Stenotopní exofytické druhy (druhy kladoucí vejce volně do vody) umí rozlišovat strukturní vlastnosti jejich specializovaného stanoviště. Např. *Leucorhinia pectoralis* osidluje rašeliniště částečně zakryté potopenou a pobřežní vegetací. Jestliže jsou tyto

struktury odstraněny, vážky ze stanoviště zmizí, pokud jsou struktury nahrazeny umělými náhražkami, vážky se vrátí zpět (Wildermuth 1992).

Pionýrské druhy, které kolonizují efemerní či nově vzniklé habitaty, buďto nemají žádnou preferenci pro určité typy rostlin, nebo jen velmi nízkou. Např. *Aeshna cyanea* se vyskytuje na široké škále různých habitatů od malých jezírek přes zahradní rybníčky až k betonovým nádržím, kde bylo dokonce pozorováno hromadné líhnutí. Svlečky druhů *Ischnura elegans* a *Libellula depressa* byly nalezeny uvnitř vodou naplněné pneumatiky od traktoru s maximální hloubkou 7 cm (Corbet 2004). Tyto nálezy dokazují, jak široké škály habitatů jsou pionýrskými druhy přijímané pro rozmnožování.

2.1.5 VLIV RIZIKA PREDACE

Dalším velmi důležitým faktorem při výběru vhodného stanoviště je přítomnost predátora. Vlivy přítomnosti predátora lze dělit na dvě skupiny – vlivy neletální, tedy akce predátora bez samotné predace, a vlivy letální, tedy predace jako taková. Riziko predace obecně snižuje fitness jedince, a proto lze předpokládat, že vážky se budou vyhýbat stanovištím s predátory a vyhledávat spíše stanoviště bez predátorů (Silberbush a Blaustein 2011).

Nejčastějšími predátory larev, ale i dospělých vážek, jsou ryby a také vážky samotné. Predátory imag jsou také např. ptáci, pavouci, žáby a blanokřídly a dvoukřídly hmyz. Mezi další predátory larev vážek lze zařadit větší vodní hmyz (např. potápníky a ploštice Dolný et al. 2007). Na rozdíl od ryb, které jsou větší, a proto typicky loví hlavně větší jedince, larvy vážek jsou často poměrně neselektivními predátory (Wellborn et al. 1996; Klečka a Boukal 2014). Ryby a některé druhy vážek loví kořist hlavně dle zraku, zatímco některé larvy vážek loví své oběti za pomoci taktil a chemických podnětů (Corbet 2004).

Ryby negativně ovlivňují hlavně populace menších druhů vážek (Córdoba-Aguilar 2008). Dle výzkumu provedeného v Severní Americe slunečnice rodu *Lepomis* vytlačují ze stanovišť velké aktivní vážky rodů *Anax* nebo *Aeshna*. Tyto druhy pak lze nalézt pouze na vodních plochách, které slunečnice nemohou kolonizovat (Wellborn et al. 1996) Menší druhy vážek jsou pak nuceny volit mezi vodními plochami s rybami a vodními plochami s velkými druhy vážek. Stanoviště si pak volí na základě jejich vnímavosti těchto predátorů (Córdoba-Aguilar 2008). Druhy, které nalezneme na stanovištích společně s rybami, jsou typicky mírně aktivní a neodplavávají pryč od útočících predátorů, což je efektivní strategie proti rybám, ale neefektivní strategie proti útočícím vážkám (Wellborn et al. 1996). Menší

druhy vážek s nižší aktivitou (např. *Enallagma* či *Lestes*) jsou tak jsou schopné se slunečnicemi koexistovat (Johansson et al. 2006). Tyto druhy mají také v průměru delší životní cyklus (Córdoba-Aguilar 2008; Johansson 2000). Naproti tomu druhy, které lze nalézt na stanovištích bez rybí osádky společně s velkými druhy vážek, jsou více aktivní a od útočících predátorů se snaží uplavat (Wellborn et al. 1996). Tyto dvě strategie úniku se vyvinuly jako odpověď na dlouhodobé soužití s uvedenými predátory (Wellborn et al. 1996). Navíc linie rodu *Enallagma* jsou také adaptované na život s většími druhy vážek tím, že mají morfologické a biochemické vlastnosti, díky kterým jsou velmi rychlými plavci (Córdoba-Aguilar 2008). Některé druhy koexistující s rybami si také vyvinuly morfologické adaptace k obraně, jako jsou dlouhé trny na zadečkových člancích, které odpuzují ryby. Všechny uvedené výzkumy potvrzují, že predátoři mají silný vliv na rozložení vážek mezi různými stanovišti (Córdoba-Aguilar 2008).

Larvy vážek vnímají chemické signály predátora a svým chováním na ně reagují (Eason a Switzer 2006). U dospělých vážek nevíme, jakým způsobem reagují na přítomnost predátora. Mnoho druhů vodního hmyzu se ale prokazatelně vyhýbá kladení na místech, kde se vyskytuje predátor jejich potomstva (Blaustein 1999; Chesson 1984; Petranka a Fakhoury 1991; Munga et al. 2006; Vonesh a Blaustein 2010). Běžné je toto chování např. u komárů (Vonesh a Blaustein 2010). Lze předpokládat, že samice vážek by se mohly chovat podobně jako ostatní druhy hmyzu kladoucího vajíčka do vody.

Podrobně byla reakce na predátora v souvislosti s výběrem stanoviště prostudována například na komárech rodu *Culiseta*. Pokud má samice komára rodu *Culiseta* možnost volby mezi stanovištěm s predátorem a stanovištěm bez predátora, vždy si vybere pro nakladení stanoviště bez predátora (Eitam et al. 2002; Eitam a Blaustein 2004; Stav et al. 1999, 2000). Pokud je predátor uzavřen v nádobě tak, aby nemohl napadat ostatní organismy, je preference habitatů bez predátora pozorována méně často (Blaustein et al. 2004) nebo není preference prokazatelná (Eitam et al. 2002).

V přírodě mívá predátor na různých stanovištích různé četnosti. Pro experimenty je jednodušší použít zjednodušené diskrétní úrovně predátora (Eitam et al. 2002; Eitam a Blaustein 2004; Stav et al. 1999, 2000). Experimentů, které by předkládaly pokusným organismům gradient rizika predace, je jen velmi málo (Silberbush a Blaustein 2011).

Pokud má samice na výběr z několika stanovišť s různou četností predátora, nejčastěji si vybere pro kladení stanoviště bez predátora, ale všechny ostatní četnosti

predátora volí se stejnou intenzitou (Silberbush a Blaustein 2011). Autoři nabízí vysvětlení, že pokud se samice rozhoduje mezi vícero stanovišti, dříve nebo později nalezne habitat bez predátora, který jakožto nejvhodnější využije a naklade tam vajíčka. Příkladně u komárů rodu *Culiseta* ale samice dokáží přítomnost predátora nejen vycítit pomocí kairomonů, ale i kvantifikovat jeho početnost (Eitam et al. 2002; Eitam a Blaustein 2004; Silberbush a Blaustein 2011; Stav et al. 2000). Existuje několik typů kairomonů – metabolity vylučované přímo z těla predátora, látky vylučované z mrtvých těl, které již prošly trávicím traktem predátora (např. z mrtvých těl živočichů stejného druhu) a látky vylučované v okamžiku zabití (stresové látky) (Weiss et al. 2012). Samice komárů dokáží tyto kairomony vycítit i nad vodní hladinou (Silberbush a Blaustein 2008). Když byly samice komára *Culiseta longiareolata* ke kladení předloženy pouze dvě možnosti výběru, ale pro výběr byly použity různé četnosti predátora, samice jednoznačně vybrala stanoviště s nižší četností predátora a následně zde nakladla v průměru méně vajec, než by nakladla na stanoviště bez predátora (Silberbush a Blaustein 2011).

U dalších skupin vodního hmyzu jsou podobné informace zatím jen kusé. V experimentech zaměřených na bruslačky (Gerridae) bylo potvrzeno, že pokud mají samice přístup ke třem typům stanovišť, z čehož první stanoviště je bez predátora, na druhém je predátor fyzicky přítomen a na třetím jsou pouze chemické signály o přítomnosti predátora, volí pro kladení nejčastěji stanoviště bez predátora, a se stejnou frekvencí kladou na stanoviště bez predátora i na stanoviště s chemickými signály predátora. Zdá se, že samice bruslaček reagují pouze na fyzickou přítomnost predátora, nikoliv na jeho chemické signály (Hirayama a Kasuya 2013). U vážek zatím nelze s jistotou říci, zda samice reagují na kairomony predátorů ve vodě, ale páry více váhají s výběrem stanoviště, pokud na něm jsou přítomní predátoři (Michiels a Dhondt 1990).

Samice některých druhů vážek mohou na přítomnost predátorů nebo parazitoidů reagovat alternativními rozmnožovacími strategiemi. Samice druhu *Lestes sponsa* běžně kladoucí vajíčka do rostlin nad vodní hladinou se v jistých případech potápí a kladou vajíčka pod vodou. Jak se samice rozhodují, zda klást vajíčka pod nebo nad vodní hladinou, není dosud známo. Pod vodou jsou vajíčka lépe chráněná před parazitoidy. Podvodní kladení tak může být podmíněná strategie, kterou vážky použijí tehdy, kdy je v okolí vysoká početnost parazitoida napadajícího nakladená vajíčka (Harabiš et al. 2014).

Další faktor představuje u vážek riziko predace imag při kladení. To se snižuje při kladení v tandemu: páry *Sympetrum vulgatum* kladoucí v tandemu mají nižší míru predace, než samostatně kladoucí samice, které jsou predátorem napadány velmi často. Pokud je tandem napadán žábami, samice po tandemovém kladení odlétá ze stanoviště pryč nehledě na to, že samec ji hlídá (Rehfeldt 1992).

2.1.6 VÝBĚR MIKROSTANOVIŠTĚ PRO NAKLADENÍ VAJEC

Dalším důležitým krokem v životním cyklu živočichů nepečujících o potomstvo je výběr mikrostanoviště pro naklazení vajec – tzv. oviposition site selection. Toto rozhodování a tedy i budoucnost potomstva závisí u vážek plně na samici. Samice si nejprve vybere vhodné stanoviště a následně zde hledá konkrétní místo, na které naklade vajíčka (Corbet 2004). Ke zvýšení fitness je pro samici důležité zvolit z dostupných stanovišť pro naklazení vajec ta nejvhodnější. Výběr místa pro naklazení určuje, jaké životní podmínky budou mít vylíhlé larvy a působí tak jako biologické síto na složení všech komunit vážek (Bernath et al. 2002). Samčí dvoření a někdy také navedení na jím vybrané místo pro naklazení vajec slouží samici jako doplňkové signály (Corbet 2004). Šance naklazení na určité místo je zvýšena, pokud na tomto místě samec samici uvolní z tandemového sevření (Michiels a Dhondt 1990).

Výběr místa pro naklazení vajec je ovlivněn proximátními signály jako jsou odrazové vlastnosti vody (Bernath et al. 2002), rozměry vodního tělesa (Corbet 2004) a přítomnost okolní vegetace (Rouquette a Thompson 2005). Jednotlivé druhy mohou mít i rozdílné speciální požadavky na místo pro naklazení vajec (např. druh substrátu).

Konkrétní místo pro naklazení vajec je (po výběru stanoviště) zkoumáno hlavně vizuálně, případně taktily. Reakce na chemické signály se zdá být u do teď zkoumaných druhů slabá (Corbet 2004). Plovoucí vegetace je detekována pomocí paprsků odražených od listů, případně dle tvaru listů. Potopená vegetace je detekována skrz vodní hladinu, pravděpodobně díky barvě (Corbet 2004). Druh *Perithemis mooma* prokazatelně používá při zkoumání substrátu pro kladení společně s vizuálními podněty i taktily, stejně jako další druhy rodu *Perithemis* (Jacobs 1955). Konkrétně *Perithemis mooma* klade na lesknoucí se povrchy, které vyčnívají z vody (např. větve, nebo části rostlin). Samec a samice při hledání místa pro kladení nejprve naleznou místo, které těmto požadavkům odpovídá vizuálně, poté se samec několikrát nakrátko ponoří v těsné blízkosti kontrolovaného objektu a dotýká se objektu chodidly zadních nohou. Během tohoto chování samec evidentně reaguje

na podněty z taktil. Díky taktilám nalezne příhodný gelovitý substrát, do kterého následně samice klade vajíčka. Není však prokázáno, že by při tomto ohledávání objektu využíval chemických signálů. Toto chování odpovídá chování, které před kladením provádí komáři rodů *Anopheles* a *Culex* (Kennedy 1942).



Obrázek 3 - Samice kladoucí vajíčka do vlhkého mechu nad vodní hladinou (vlevo *Aeshna grandis*, vpravo *Aeshna cyanea*) (autor: Tereza Kybicová).

V případě endofytických a epifytických druhů lze předpokládat, že hlavním faktorem při výběrání konkrétního místa pro naklazení vajec je vzhled, morfologie a textura rostlin. Lze vysledovat gradient mezi vysoce stenotopními druhy, které kladou jen na několik druhů rostlin – např. jihoamerický druh *Roppaneura beckeri* kladoucí pouze na rostlinu *Eryngium floribundum* a mezi druhy eurytopními, které kladou na široké spektrum různých rostlin – např. evropský druh *Platycnemis pennipes* klade na více než 25 druhů rostlin (Corbet 2004).

Některé zygopterní endofytické a epifytické druhy, dokonce i několik anisopterních exofytických druhů – např. *Sympetrum vulgatum* (Rehfeldt 1992), jsou přitahovány jinými již kladoucími samicemi nebo tandemy. Vytvářejí pak skupiny jedinců kladoucích pohromadě, které mohou čítat desítky jedinců. Existuje několik hypotéz, jak může

shlukování při kladení zvyšovat fitness zúčastněných jedinců. První možností je snížení rizika predace jak pro kladoucí páry, tak pro jejich potomstvo, dále pak ochrana vůči parazitoidům, výhodná poloha oblíbených míst pro kladení a ochrana samic a tandemů před útoky jiných samic (Byers a Eason 2009; Corbet 2004).

Například samice *Argia moesta* preferují ke kladení listy vegetace, kde již kladou jiné páry. Obsazené listy si vybírají ve více než 75 % případů, zůstávají na nich déle a nakladou na nich téměř 4× více vajec než na neobsazených listech. Samice dokonce rozlišují postavení jedinců na jiných listech – zda jde o páry kladoucí či o páry pouze sedící. Téměř vždy (20 z 21 případů) si samice v experimentu vybrala list s již kladoucím párem. Tímto chováním samice šetří čas i energii a navíc je prokazatelně lépe chráněna před predátory a dotírajícími samci (Byers a Eason 2009).

Páry *Sympetrum vulgatum* vždy začínají klást v tandemu přímo nad hladinou mělkých vod, kde jsou ohroženi predátory (zelení skokani rodu *Pelophylax*). Tandemy, které na stanoviště přiletí později, se připojují k již kladoucím párům bez ohledu na to, zda jsou predátoři přítomni či ne. Pokud jsou žáby na stanovišti přítomny, útočí výrazně méně na tandemy přilétající ke shlukům než na osamocené tandemy. Útoky na kladoucí osamocené tandemy a tandemy kladoucí ve shlucích jsou stejně časté, ale u shluků je pravděpodobnost predace výrazně snížena díky rozředovacímu efektu (Rehfeldt 1992).

Shlukovací chování bylo potvrzeno u druhů *Coenagrion puella* (Martens 1994), *Coenagrion pulchellum* (Martens 1989), *Platycnemis pennipes* (Martens 1992), *Pyrrhosoma nymphula* (Martens 1993), *Sympetrum vulgatum* (Rehfeldt 1992) a *Sympetrum vicinum* (McMillan 2000). Zda jsou samice z nějaké části přitahovány i velmi atraktivním substrátem ke kladení nebo čistě jen kladoucími jedinci stejného druhu není zcela jisté. Tandemy *Coenagrion puella* přilétající na místo shluku dokáží odlišit jedince vlastního druhu od čtyř dalších druhů zygopterních vážek, ale např. *Coenagrion pulchellum* odlišit vlastní druh od ostatních podobných druhů nedokáže (Martens 1994).

Samice tráví delší čas výběrem místa pro naklazení vajec při vyšší teplotě vzduchu (Michiels a Dhondt 1990), tedy tehdy, když ji létání stojí méně energie. Zároveň samice více otálí s výběrem místa pro naklazení, pokud jsou v blízkosti přítomni predátoři (např. žáby) (Michiels a Dhondt 1990). Pravděpodobně se při tom snaží nalézt vhodnější místo pro snůšku.

2.2 TERITORIALITA

Teritorialita úzce souvisí s výběrem stanoviště. Je definována jako aktivní obrana určitého území jedincem, párem nebo skupinou v rámci populace. Vzniká, pokud si jedinci konkurují o zdroje a závisí na hustotě populace a na množství a dostupnosti zdrojů. Význam teritoriálního chování spočívá v tom, že jedinci teritoriálních druhů, kteří nedokázali získat teritorium, často nemají možnost se rozmnožit. Teritoriální chování je popsáno u mnoha druhů obratlovců i bezobratlých, přičemž nejvíce je popsáno u ptáků a savců (Begon et al. 1997).

Samci vážek mají velmi komplexní rozmnožovací chování, zahrnující veškeré chování od aktivního vyhledávání partnera až po dlouhodobé strážení jednoho teritoria. Mají možnost využít tři rozmnožovací strategie, které mohou být určeny geneticky případně podmínkami prostředí. Možnostmi jsou teritorialita, neteritoriální chování a switching neboli volné přecházení mezi těmito dvěma strategiemi (Switzer 2004). Konkrétní rozmnožovací strategii volí samec na základě směny znaků (tzv. trade-off) mezi výhodami a nevýhodami teritoriálního chování.

Menší druhy jsou zpravidla neteritoriální, druhy větší jsou pak častěji teritoriální. Samci teritoriálních druhů si udržují a brání teritoria, která by samice mohly využít pro naklazení vajec a demonstrativně je obletují – patrolují nebo stráží z vyvýšených míst (Raihani et al. 2008). Velikost teritorií se pohybuje v rozmezí několika desítek centimetrů čtverečních až po desítky metrů pobřežní vegetace a závisí na velikosti a letových schopnostech daného druhu vážky. Z teritoria jsou agresivně vyháněni jak samci stejného druhu, tak ostatní druhy vážek i jiný hmyz.

Hlavní výhodou teritoriality je zvýšený přístup k samicím, který úspěšnému teritoriálnímu samci zajistí vyšší fitness. Teritoriální samci mívají značně vyšší fitness než samci neteritoriální. Neplatí to ale u všech druhů. U evropského druhu *Calopteryx splendens* je pářicí úspěch teritoriálních samců tisíckrát vyšší, ale např. u druhu *Hetaerina americana* vyskytujícího se v Americe je pářicí úspěch téměř stejný u neteritoriality jako u teritoriality (Raihani et al. 2008). Mezi nevýhody a omezení vyplývající z teritoriálního chování se řadí např. vyšší riziko predace, riziko zranění či vyšší nároky na spotřebu energie spojené se souboji o teritorium a s nutností jeho obrany. Do této rovnice navíc vstupuje také aktuální abundance samců a samic na rozmnožovacím stanovišti, čím více samců je na stanovišti, tím

energeticky náročnější a nebezpečnější je udržet si teritorium. Souboje jsou pak často také agresivnější a častější (Switzer 2002; Suhinen et al. 2008).

Po dosažení pohlavní dospělosti samec vážky tráví téměř všechn čas na rozmnožovacích stanovištích, oproti tomu samice navštěvují stanoviště jen krátce kvůli spáření a naklazení vajec. Z toho vyplývá, že o přístup k samicím probíhá mezi samci konkurenční boj (Suhinen et al. 2008). U vážek existuje jediná možnost, jak získat pozornost samice, a to mít teritorium, které jí poskytne kvalitní místo pro naklazení vajec.

Teritoria mají různou kvalitu, ale určování kvality daného teritoria z pohledu vážek není ještě zcela jasně objasněno. V literatuře jsou jako teritoria s vysokou kvalitou označovány prostory s hustým vegetačním krytem (Switzer 1997c, 2002a, 2002b). Kvalita teritoria je tedy nejčastěji posuzována dle míry komplexity vegetace. Samci bránící teritoria vyšší kvality mají mnohonásobně vyšší šanci na páření, než samci bránící teritoria nízké kvality. Jako první jsou na stanovišti zabrána nejkvalitnější teritoria, později teprve teritoria s nižší kvalitou obsazují méně zdatní samci, kteří neměli úspěch při získávání kvalitnějších habitatů (Switzer 2002b).

Výzkumy naznačují, že samci si svá teritoria vybírají stanoviště, u kterých předpokládají, že si je samice vyberou pro naklazení vajec. Tím zvyšují své šance na to, že budou posledním samcem, který se samicí bude kopulovat před vyklazením vajec a vajíčka tak oplodní. Jelikož vážky mají typ rozmnožování, při němž nedochází k oplodnění přímo při kopulaci, ale semeno se nějakou dobu skladuje ve spermatéce samice, není jiná možnost, jak si zaručit paternitu (Córdoba-Aguilar 2008). Výběr teritorií samců úzce souvisí s preferencemi samice daného druhu. Samci severoamerického druhu *Perithemis mooma* například vyhledávají území s co největším množstvím vegetace, kterou samice používají pro klazení. Samci jiného severoamerického druhu *Orthemis discolor* (Libellulidae) vyhledávají území s vysokými trsy vegetace, na kterých mohou sedět, kontrolovat svoje teritorium a vyhlížet prolétající samice. Také mezidruhové interakce prokazatelně ovlivňují výběr stanoviště. Pokud se v blízkosti vyskytuje jiný, agresivnější a aktivnější druh *Planipax phoenicura* (Libellulidae), samci *Orthemis discolor* začnou vyhledávat vegetací porostlá místa (Marco Jr. a Resende 2004).

Kompetice samců o teritoria se dá popsat jako souboje v otírání a létání, ve kterých zvítězí samec, který vydrží déle. Někdy mohou tyto souboje trvat i hodiny (Córdoba-Aguilar 2008). Souboj skončí tím, že je jeden samec vyhnán z teritoria druhého a samec, který

vyhrál, pokračuje v patrolaci a hlídání svého území. Samci vyhrávající v soubojích o teritorium mají často vyšší obsah tělesného tuku (Marden a Waage 1990). Úspěšnější samci mohou ale také být větší (Corbet 2004) nebo mít větší křídla (Convey 1989) výraznější zbarvení (Fitzstephens a Getty 2000; Siva-Jothy 1999) větší letové svaly, lepší imunitu (Marden 1989) či méně parazitů (Marden a Cobb 2004). Teritorium si dokáží udržet pouze zdatní, silní a zdraví jedinci a s věkem se schopnost udržet teritorium snižuje, což vede k využívání alternativních pářících strategií.

Při experimentech bylo prokázáno, že mladší jedinci jsou téměř vždy teritoriální, zatímco čím starší samec je, tím častěji má neteritoriální chování (Fitzstephens a Getty 2000; Forsyth a Montgomerie 1987a). Dále bylo zjištěno, že mladší samci častěji vyhrávají souboje o teritorium (Forsyth a Montgomerie 1987a; Fitzstephens a Getty 2000; Switzer 2004). Tento jev patrně souvisí s tím, že mladí samci mají více tukových zásob a díky tomu i více energie, ale s postupujícím věkem se tukové zásoby přestanou tvořit a samec tak nemá dostatek energie k soubojům o teritorium (Suhinen et al. 2008). Teritoriální chování samců se různí i během vegetační sezóny (Corbet 2004; Raihani et al. 2008). Velká část této variability se vysvětluje energetickými omezeními, konkrétně zásobami tuku v průběhu sezóny (Suhinen et al. 2008).

Samci teritoriálních druhů, kteří si nejsou schopni udržet teritorium, využívají k páření alternativní techniky jako sneaking (tzv. plížení), wandering (tzv. potulování) a switching (tzv. přeskokování) (Corbet 2004). Při sneakingu čekají neteritoriální samci poblíž kvalitního teritoria a snaží se spojit se s přilétajícími samicemi. Wandering se nazývá aktivní vyhledávání, kdy se samec potuluje v okolí rozmnožovacích stanovišť a vyhledává samice přilétající ke stanovišti, se kterými se snaží násilně spářit. Samci provádějící switching mění své chování z teritoriálního na neteritoriální, a to několikrát během svého života (Raihani et al. 2008). Plížící se i potulující se samci mají poměrně nízkou šanci na úspěšné páření, ale ve ztížených podmínkách (vysoký věk, málo kvalitních teritorií) je to nejlepší možné řešení, které může zvyšovat jejich celkovou rozmnožovací úspěšnost během celého života (Forsyth a Montgomerie 1987; Wolf a Waltz 1993).

Na rozdíl od samic, které na stanovišti tráví jen krátký čas, nalezneme samce na stanovištích po celé dny, a to i ve zhoršených podmínkách. Je tomu tak proto, že samci dorazí na stanoviště ráno v době, kdy počasí vypadá slibně, a zůstanou zde i přestože

se ochladí a samice nepřiletí, nebo se v zájmu zvýšení své šance na páření na stanoviště vydají i v horších podmínkách (Switzer 2002b).

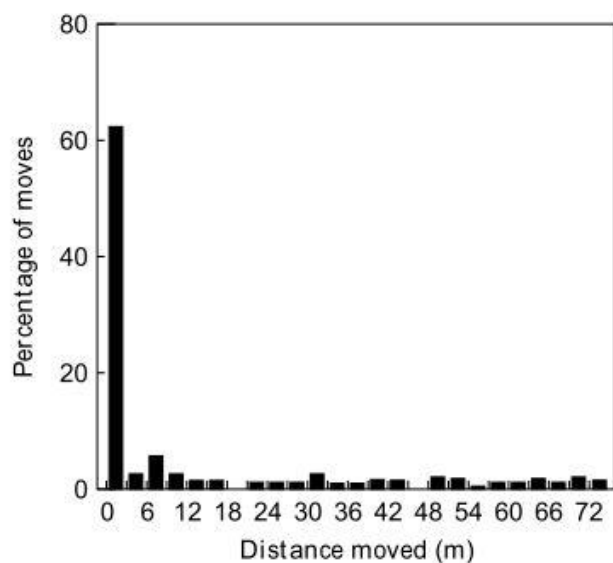
Pro samice představuje samčí teritoriální chování přímé i nepřímé výhody. Přímou výhodou je, že kvalitní teritorium úzce souvisí s vysokým přežitím potomstva a kvalitními geny, které samec může nabídnout. Nepřímou výhodou je zcela jistě také to, že samice není během páření a kladení v teritoriu obtěžována jinými samci. V kvalitním teritoriu by také mělo být nižší riziko predace jak pro samici samotnou, tak pro potomstvo. Na druhou stranu páření pouze s jedním samcem může snížit množství oplodněných vajíček (Jacobs 1955). Pravděpodobně proto, že pokud se samec páří vícekrát v krátkém časovém úseku, investuje do jednotlivého páření menší množství spermií. Páření s velmi úspěšným samcem ale může také zvýšit riziko nakažení sexuálně přenosnou nemocí, což je u hmyzu častý jev (Suhinen et al. 2008). Na druhou stranu mají teritoriální samci velmi často méně parazitů a lepší imunitní systém, než samci neteritoriální, tudíž toto riziko je pářením s teritoriálním samcem snižené (Suhinen et al. 2008).

2.2.1 HABITATOVÁ FIDELITA

Tendence vracet se na již navštívené místo je prozkoumána u mnoha živočišných druhů (Corbet 2004; Greenwood a Harvey 1982; Switzer 2005). Opětovné navrácení na stanoviště, se kterým je jedinec již seznámen, mu může ušetřit energii, snížit riziko predace, navíc zde jedinec již zná své sousedy, únikové cesty či místa, kde se vyskytuje větší množství potravy apod. (Jakob et al. 2001). U mnoha druhů nejsou známy výhody tohoto chování. Přesto je tato tzv. habitatová fidelita neboli věrnost habitatu je u vážek poměrně dobře popsána. Pravděpodobně tomu napomáhá fakt, že samci a samice vážek nemají jiné než rozmnožovací vztahy a tudíž není nutno při pozorování rozlišovat věrnost partnerovi (tzv. mate fidelity) a věrnost habitatu (tzv. site fidelity) (Switzer 1997a). Věrnost habitatu může u různých druhů vážek trvat od několika minut až po měsíce (Suhinen et al. 2008).

Habitatová fidelita byla podrobně sledována u severoamerického druhu *Perithemis tenera* z čeledi Libellulidae (Switzer 2005, 1997a; Eason a Switzer 2006). Pokud je samec s výběrem teritoria úspěšný a během dne kopuluje, často pak zůstává tomuto teritoriu věrný a vrací se na něj i druhý den. Mnohdy se samec po úspěšném páření vrátí druhý den na stejné stanoviště, ale konkrétní teritorium v rámci vodního tělesa se změní (Switzer 1997a). Neúspěšní samci se ve většině případů vydávají hledat jiná stanoviště, která by jim přinesla úspěch (Switzer 1997a, 1997c, 2005). Více než 90 % samců *Perithemis tenera* se druhý den

navrací na stanoviště, kde měli úspěch. Až 60 % úspěšných samců se druhý den navrací do teritoria vzdáleného maximálně 3 metry od včerejšího a více než 30 % úspěšných samců se vrací do stejného teritoria. Pokud samec hledá jiné teritorium, vždy musí být lepší než to předchozí, jinak se vrací zpět. Věrnost stanovišti u tohoto druhu roste jak s jeho kvalitou, tak se stářím samce (Switzer 1997a).



Obrázek 4 – Frekvenční histogram (%) vzdálenosti, kterou samci urazili od posledního místa kladení, kterou bránili předchozího dne t k prvnímu místu, které bránili dne následujícího $t+1$ (N=191 přesunů samců) (Switzer 1997).

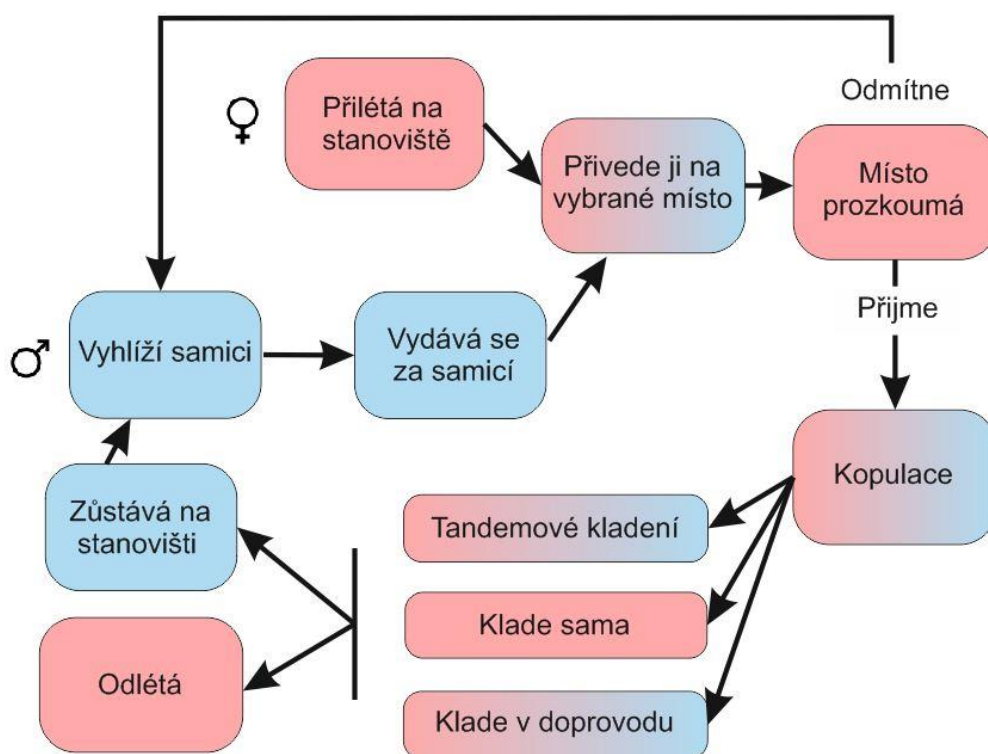
2.3 ROZMNOŽOVÁNÍ

Vážky mají v rámci hmyzí říše jedinečný způsob a průběh páření, který se vyznačuje nepřímou inseminací. Při tomto typu inseminace dochází k přenesení spermií ze sekundárních samčích pohlavních orgánů (semenných schránek) do spermaték samic, kde se sperma skladuje a k oplození dochází se zpožděním. S tímto faktem souvisí četná opakovaná páření a využívání speciálních technik k prosazování vlastních semenných buněk. Obě tyto taktiky zvyšují fitness samců (Dolný et al. 2007).

Obecně proces rozmnožování probíhá následovně. Samec na rozmnožovacím stanovišti spatří letící vážku a vydává se k ní. Samci se přiblíží k jakékoliv pohyblivé vážce ve snaze zjistit, zda jde o samici stejného druhu (Corbet 2004). Samci samice rozpoznávají vizuálně. Zygopterní druhy častěji poznávají samice primárně dle barvy a vzorů na těle či křídlech (*Calopteryx maculata*: Ballou 1984; Waage 1975, *Argia apicalis*: Bick a Bick 1965), zatímco samci anizopterních druhů častěji poznávají samice svého druhu díky stylu letu a velikosti a tvaru těla (*Leucorrhinia dubia*: Pajunen 1964, *Perithemis tenera*: Jacobs 1955; Williams 1980, *Sympetrum flaveolum*: Mokrushov 1987, *Cordulia aenea*: Ubukata 1984). Existují i výjimky, např. u druhů *Lestes barbarus*, *Lestes dryas*, *Lestes sponsa*, *Lestes virens* jsou samice rozeznávány dle tvaru a barvy těla, tak jako je tomu u anizopterních druhů (Mokrushov 1992).

Pokud samec narazí na samici svého druhu, snaží se ji na sebe upozornit. Samice se poté rozhodne, zda se s ním spáří či nikoliv. O tom rozhoduje pravděpodobně kvalita přítomných míst pro naklazení vajec. Samice odmítnou téměř 50 % pokusů o spáření, avšak míra odmítnutí nekoreluje s tělesnými vlastnostmi samce, jako je velikost, váha, věk či zbarvení. Jelikož kopulace zvyšuje riziko predace a navíc mnohonásobné kopulace neovlivňují samičí plodnost, předpokládá se, že samice k další kopulaci svolí pravděpodobně pouze kvůli touze naklást vajíčka na kvalitním habitatu (Koenig 1991). Pokud se samice rozhodne se samcem spářit, spojí se pár do kopulačního tandemu, kdy samec zachytí samici klíšťkami posledního tělního článku za hlavou a samice přiloží své pohlavní ústrojí k jeho semenným schránkám, což jsou sekundární pohlavní orgány, do kterých si samec před kopulací přesouvá sperma. Pokud spermatéka obsahuje sperma z předešlých kopulací, samec jej mechanicky odstraní za pomoci háčku, který má na konci penisu. Po kopulaci pár může zůstat v tandemu a klást vajíčka společně, nebo se tandem rozpojí a samice klade samostatně. I pokud se tandem

rozpojí, samec může samici při kladení hlídat a případně ji bránit před ostatními dotírajícími samci (Dolný et al. 2007).



Obrázek 5 – Zjednodušený diagram průběhu rozmnožovacího procesu u vážek (autor: Tereza Kybicová).

Podrobná studie samotného rozmnožovacího aktu byla provedena pro Severoamerický druh *Perithemis tenera*. Samec si vybere teritorium, kde nejprve pomocí dotyků nohou prozkoumá potencionální místa na kladení (plovoucí kousky větví či vegetace) a dle toho se rozhodne, která konkrétní místa na stanovišti bude bránit. Následně začne pomalu a nízko nad hladinou létat v kruzích, které postupně zvětšuje a případné vetřelce pronásleduje, dokud jeho teritorium neopustí (Switzer 2005). Když na stanoviště dorazí samice, létá po okolí, dokud ji samec nespátří. Poté se k ní vydá a zavede k vybranému místu, které by potenciálně mohla využít pro naklazení vajec. Samice místo prozkoumá a následně se rozhodne, zda se se samcem spáří. V konkrétním experimentu Switzera (1997) nebyla nikdy pozorována kopulace bez předešlého prozkoumání teritoria samicí, což napovídá tomu, že samice si samce volí pouze na základě kvality jeho teritoria. Po kopulaci, při níž se mohou od původního místa vzdálit, samec opět navede samici na vybrané místo, kde samice začne klást vajíčka, zatímco samec ji stráží. Samice může v kterémkoliv okamžiku samce opustit, přesto je ale opuštění pozorováno ve většině případů jen před kopulací. Při tomto

experimentu nebylo ani jednou pozorováno, že by samice opustila samce po kopulaci (Switzer 1997b).



Obrázek 6 - Kopulační tandemy vážek (vlevo *Aeshna mixta*, vpravo *Ischnura elegans*) (autor: Tereza Kybicová).

U druhu *Crocothemis erythraea* (Libellulidae) byly pozorovány následující vzorce rozmnožovacího chování. Samice se během jedné návštěvy stanoviště páří s několika samci a klade na několik různých míst. Samice se častěji spáří, pokud je obtěžována patrolujícím samcem. Při vysokých hustotách samců na stanovišti samice kopulují častěji než při nízkých hustotách. Mnohonásobné páření samici vystavuje vyšší míře predace. Tandemy obtěžované dotírajícím samcem při kopulaci odletí pryč a následně se páří delší dobu, než zase začnou klást na jiném místě. Tyto odlety zvyšují reprodukční úspěšnost samce v tandemu, díky delší době páření (Rehfeldt 1996).

V kapitole 2.2 jsem diskutovala způsoby, jakými si neteritoriální samci zajišťují přístup k samicím (sneaking apod.). Samice však mají možnosti, jak se spáření s nechtěným samcem vyhnout. Mohou bránit bojem tak, že natáhnou nohy a pokusí se zabránit spojení se samcem

(např. *Libellula*: Corbet 2004, *Sympetrum*: Ottolenghi 1987). Pokud se samici nepodaří ubránit se kopulaci s nechtěným samcem, pokusí se v co nejkratším intervalu po spáření najít jiného samce. Například samice *Libellula quadrimaculata* po spáření se satelitním samcem ve 44 % případů odmítá po této kopulaci klást a vyhledá jiného samce. Po spáření s teritoriálním samcem ihned klade až 86 % samic (Convey 1989).

Pokud samice zygopterního druhu nechce, aby ji obtěžovali samci, vydává se často za samce tak, že sedí na vegetaci, nadzvedává a zároveň lehce kroutí zadeček a roztahuje křídla do šíře (Corbet 1962). Vizuálního rozpoznávání využívají samice některých druhů vážek čeledi Coenagrionidae (např. *Enallagma*, *Ischnura*) s polymorfním zbarvením, které v barevné variantě podobné samcům lehce unikají nechtěné samčí pozornosti (Fincke et al. 2005). Samice anizopter často před zájmem samců unikají nehybností, rychlým odletem a skrýváním se (Corbet 2004).

Postkopulační chování je u jednotlivých druhů různé. U většiny anizopterních druhů s výjimkou Libellulidae a některých druhů z rodů Aeshnidae, Cordulidae a Gomphidae samice po kopulaci odletí a vrátí se klást na stanoviště později samostatně (Corbet 2004). Většinou tyto samice kladou tehdy, kdy je na stanovišti přítomno nejméně samců (*Aeshna cyanea* a *Aeshna juncea*: Kaiser 1975; *Cordulia aenea*: Smith 1994). U ostatních druhů samec zůstává se samicí po kopulaci v tandemu (např. čeledi Lestidae, Platycnemidae a Coenagrionidae nebo rod *Sympetrum*) nebo se pár rozdělí a samec může samicí hlídat (tzv. mate guarding, např. *Calopteryx*, *Libellula*, *Orthetrum*: Dolný et al. 2007). Toto hlídání je pro samce možnost, jak zvýšit pravděpodobnost paternity (Corbet 2004).

2.4 SHRNUÍ REŠERŠE

Jednotlivé druhy vážek jsou často asociovány s charakteristickým stanovištěm či mikrostanovištěm v rámci vodního tělesa. Hledání nových stanovišť s sebou nese negativa (vysoký výdej energie, vyšší riziko predace, propásnuté příležitosti k páření či krmení) (Jakob et al. 2001), ale také pozitiva například ve formě zvýšení fitness (Corbet 2004). Mezi důležité abiotické faktory ve výběru stanoviště vážkou řadíme prostor a jeho strukturu (např. členitost břehu, výška vodního sloupce). Nejdůležitější biotické faktory jsou charakter vegetace, přítomnost predátorů a přítomnost potravy. Velmi málo se ví o tom, zda vážky dokáží analyzovat i potravní nabídku pro potomstvo (Corbet 2004).

Pro reprodukci a kladení vajec si imaga vážek aktivně vybírají stanoviště (Corbet 2004). U většiny druhů vážek hrají primární roli v životním cyklu vodní makrofyta. Jsou proto klíčovým faktorem v určení struktury prostředí vážkami obývaného (Corbet 2004). Kvalita teritoria je často posuzována dle míry komplexity vegetace (Switzer 2002b). Výjimku tvoří pionýrské druhy osidlující dočasné či nově vzniklé vodní plochy (např. *Aeshna cyanea*, *Ischnura elegans* nebo *Libellula depressa*), které nemají žádnou nebo jen velmi nízkou preferenci pro určité druhy rostlin (Corbet 2004).

Na základě těchto zjištění mohu formulovat hypotézu, že v experimentálních tůních v pískovně Cep II samice vážek preferují pro kladení vajec tůně s umělou vegetací a zároveň si samci tyto tůně častěji vybírají jako teritorium. Přítomnost vegetace také může měnit negativní vliv predátora. Tato preference by u pionýrských druhů měla být méně zřetelná, případně mohou pionýrské druhy preferovat stanoviště bez vegetace v důsledku úniku před kompetitory.

Druhým důležitým faktorem při výběru vhodného stanoviště je přítomnost predátora. Riziko predace obecně snižuje fitness jedince, proto lze předpokládat, že vážky se budou stanovištěm s predátory vyhýbat a vyhledávat spíše místa bez predátorů (Silberbush a Blaustein 2011). Víme, že larvy vážek vnímají chemické signály predátora a reagují na ně (Eason a Switzer 2006). Reakce dospělých vážek na přítomnost predátora dosud nebyla podrobně zkoumána. Mnoho druhů vodního hmyzu se prokazatelně vyhýbá kladení na místech, kde se vyskytuje predátor jejich potomstva (Blaustein 1999; Chesson 1984; Petranka a Fakhoury 1991; Munga et al. 2006; Vonesh a Blaustein 2010) Dospělé vážky váhají s výběrem stanoviště, pokud na něm jsou přítomní predátoři, ale zatím nelze s jistotou říci, zda reagují také na kairomony či jiné podněty (Michiels a Dhondt 1990).

Na základě těchto zjištění mohu formulovat hypotézu, že v experimentálních tůních v písčově Cep II samice vážek preferují pro kladení vajec tůně bez predátorů a že si samci tyto tůně častěji vybírají jako teritorium. Tato preference by u pionýrských druhů měla být méně zřetelná, jelikož v přirozených ranně sukcesních vodních plochách se pionýrské druhy nedostanou do kontaktu s vrcholovými predátory a nemusí tak na ně být schopni reagovat.

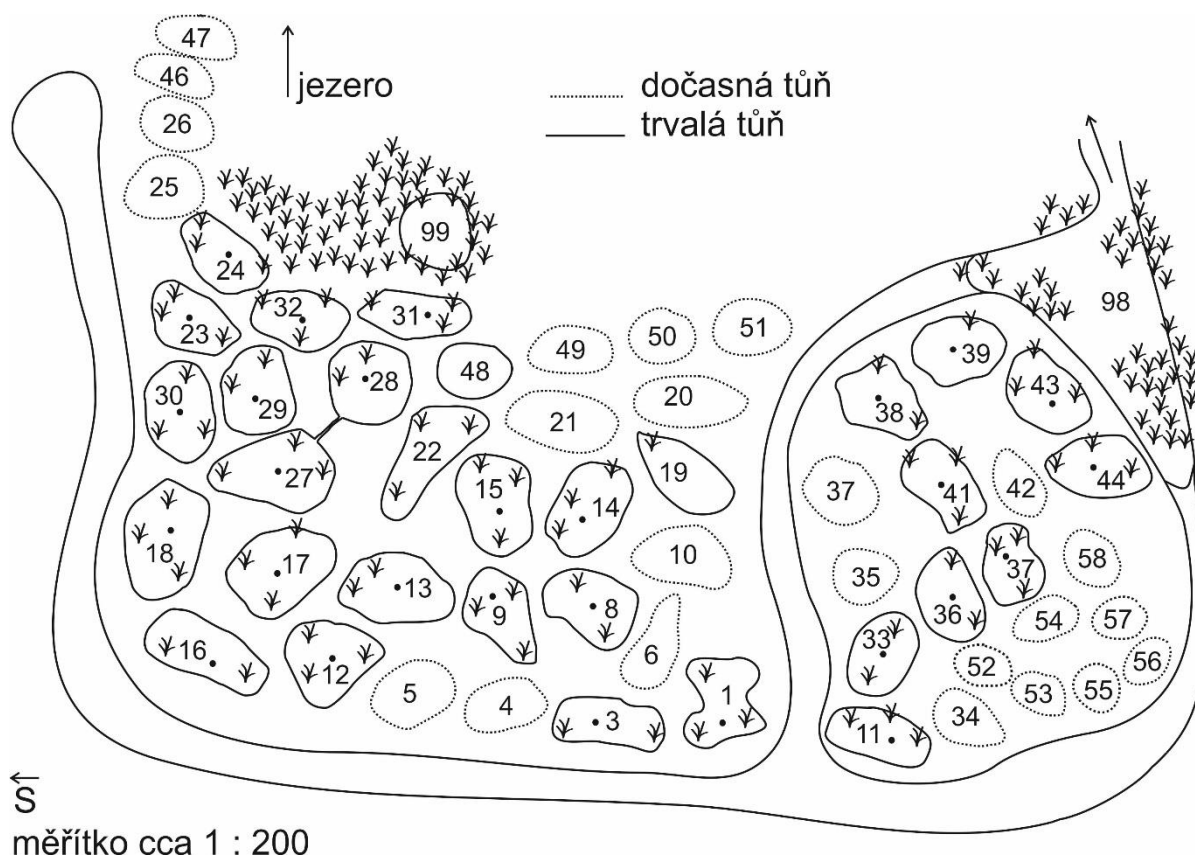
3 METODIKA

Terénní výzkum chování vážek probíhal ve dvou vegetačních sezónách (2013 a 2014). V roce 2013 probíhal sběr dat od 17. června do 23. října ve 13 dnech s celkovým počtem 71 pozorovaných hodin. V roce 2014 probíhal sběr dat od 3. června do 10. října ve 26 dnech s celkovým počtem 139 pozorovaných hodin.

Komplex tůní, na kterých sběr dat probíhal, leží v západní části pískovny Cep II v blízkosti města Suchdol nad Lužnicí v jižních Čechách. Tyto tůně byly vytvořeny v říjnu roku 2012. Po vybagrování jílovitého podloží bylo dno tůní vysypáno pískem a přes zimu se tůně naplnily srážkovou vodou. Dvě velké tůně (v experimentu značené 98 a 99) jsou minimálně o rok a pravděpodobně o dva roky starší než tůně experimentální. Jejich přesné stáří není známo, avšak v době zakládání experimentálních tůní na těchto tůních již rostla vegetace (*Juncus*) a byly zde pozorovány larvy vážek rodu *Libellula*.



Obrázek 7 - Umístění komplexu experimentálních tůní v rámci pískovny Cep II [2].



Obrázek 8 - Mapa experimentálního komplexu tůň, stav z roku 2014. Plná čára = trvalá tůň, přerušovaná čára = dočasná tůň, čísla a příslušné experimentální zásahy v tůňích viz Tabulka 1, pěticípý obrazec = vegetace *Typha angustifolia* (autor: Pavel Soukup, grafická úprava: Tereza Kybicová).

V dubnu roku 2013 byly do každé tůně vysazeny 2–3 rostliny *Typha angustifolia* z pískovny Cep I, které sloužily jako místo pro ovipozici a pro dokončení vývoje larev vážek a jejich svlek v dospělé jedince. V květnu 2013 byl z celkového počtu 55 tůň 30 tůňím s podobnou velikostí v rozsahu asi 10–20 m² a hloubkou do 1 m, u kterých byla předpokládána stálá vodní hladina, přiřazen experimentální zásah. Ten se skládal z náhodně vygenerované kombinace přítomnosti či nepřítomnosti umělé makrovegetace a přítomnosti či nepřítomnosti vrcholového predátora (Tab. 1). Zbývajících 25 tůň zůstalo bez zásahu vzhledem k jejich menší velikosti a vysoké pravděpodobnosti vyschnutí.

Umělé makety vegetace byly vytvořeny ze zelené síťoviny a připevněny kolem břehové linie tůň pod vodu tak, aby tvořily zdání potopené vegetace. Jako vrcholový predátor byly použity larvy vážek rodů *Anax* a *Aeshna* v posledním nebo předposledním larválním stádiu, které byly odloveny v pískovně Cep I, na rybnících v okolí Českých Budějovic a na Ostravsku. Predátoři byli v průběhu sezóny postupně do tůň doplňováni (9. 5. 2013 – 158 ks, 15. 5. 2013 – 15 ks, 20. 6. 2013 – 87ks, 16. 7. 2013 – 32 ks a 4. 10. 2013 – 107 ks).

Celkem tak bylo v roce 2013 do tůní se zásahem predátora přidáno 399 larev vážek rodů *Anax* a *Aeshna*. V roce 2013 byly tůně kvůli přetrvávajícím suchům a následně velmi nízké hladině vody dvakrát dopouštěny, a to 14. 8. 2013 a 22. 8. 2013.

V roce 2014 byla umělá vegetace přetvořena z potopené na částečně vzplývavou tak, že se stahovacími páskami připevnila na úlomky polystyrenu. Důvodem bylo zanášení vegetace substrátem ze dna tůní. Opět byli v průběhu sezóny doplňováni predátoři (16. 3. 2014 - 32 ks, 8. 4. 2014 – 63 ks, 28. 4. – 64 ks, 5. 6. – 17 ks, 12. 6. – 194 ks, 15. 7. – 78 ks a 2. 10. – 73 ks). Celkem tak bylo v roce 2014 do tůní se zásahem predátora přidáno 521 larev rodů *Anax* a *Aeshna*. V průběhu obou let byly z tůní odstraňovány jakékoliv nežádoucí nárosty vegetace.

Tabulka 1 - Zásahy do experimentálních tůní (vegetace = 1 – přítomna, 0 – nepřítomna; predátor = 1 – přítomen, 0 – nepřítomen).

Číslo tůně	Vegetace	Predátor
1	1	1
3	0	0
8	1	1
9	1	0
11	0	1
12	0	0
13	0	1
14	0	0
15	1	0
16	1	1
17	1	0
18	0	1
19	1	0
22	0	1
23	0	1
24	1	0
27	0	0
28	0	1
29	0	0
30	1	0
31	0	0
32	1	1
33	1	0
36	0	0
38	1	1
39	1	0
40	1	1
41	0	1
43	0	0
44	1	1

Samotný sběr dat v rámci této práce probíhal během dnů, kdy bylo jasno či polojasno, bezvětří či pouze mírný vítr a teplota ve stínu přesahovala 17 °C dle standardní metodiky pro pozorování vážek (Hanel 1995). Tůňe byly rozděleny do 15 komplexů po 2–3 (výjimečně čtyřech) tůňích tak, aby pozorování každého samostatného komplexu mohlo probíhat z jednoho místa. Během každého pozorovacího dne byla data sebrána v rámci 1–8 pozorovacích kol. Jedno pozorovací kolo bylo definováno tak, že v něm každá experimentální tůň byla pozorována právě jednou. Každé pozorovací kolo začínalo komplexem, jehož číslo bylo náhodně vygenerováno a dále pokračovalo komplexem následujícím v seznamu. Za účelem zvýšení míry randomizace bylo generováno 30 různých čísel, při čemž čísla nad 15 značila procházení komplexu tůňí v obráceném pořadí. Do každého pozorovacího kola bylo zařazeno pozorování jedné ze starších tůňí (98 nebo 99). Pozorování jednoho komplexu trvalo 3 minuty. V tomto intervalu byli zaznamenáni všichni jedinci, kteří na daný komplex nebo do jeho těsné blízkosti přiletěli. Po třech 3 minutových pozorovacích sekvencích (t.j. 9 minutách na 3 různých komplexech tůňí) byl zkontrolován celý komplex tůňí standardizovanou pochůzkou trvající 5 minut po předem stanovené trase pro maximalizaci šance zachycení kladení.

U každé pozorované vážky byly zaznamenány druh, pohlaví a projevy rozmnožovacího a chování (počet kladoucích pohybů samic, kopulace a tandemové lety). Vždy byla zaznamenávána i doba strávená jednotlivými typy chování. Pokud byla sledována kladoucí samice, třiminutový interval se dle potřeby prodloužil tak, aby pokryl celou dobu její přítomnosti. Při problémech s determinací byli jedinci odchyceni a později determinováni dle dokumentačních fotografií. Determinace imag byla provedena podle Dijkstra a Lewington (2006) a Waldhauser a Černý (2014). Názvy druhů v celé práci jsou podle Dijkstra a Lewington (2006).

Pro zjednodušení zpracování dat byly sezóny rozděleny na několik částí. V roce 2013 bylo 13 dní rozděleno do 4 částí sezóny (raná, středně pozdní, pozdní a velmi pozdní). Jako ranná sezóna byly označeny pozorování v druhé polovině června (n = 2, 17. a 18. 6.), středně pozdní sezóna byla v druhé polovině července (n = 4, 18. – 21. 7.), pozdní sezóna byla v první polovině srpna (n = 4, 8. – 12. 8.) a velmi pozdní sezóna pak v druhé polovině srpna (n=2, 30. 8. a 31. 8.). Poslední pozorování (23. 10.) nebylo do sezón zahrnuto, protože již nebyly pozorované žádné vážky.

V roce 2014 bylo 26 dní rozděleno do 6 částí sezóny (velmi raná, raná, střední, středně pozdní, pozdní a velmi pozdní). Velmi raná sezóna byla v první třetině června (n = 4, 3. – 13. 6.), raná sezóna v druhé třetině června (n = 4, 16. – 19. 6.), střední sezóna v poslední třetině června a na počátku července (n = 4, 23. 6. – 1. 7.), středně pozdní sezóna pak byla v druhé polovině července (n = 5, 12. – 19. 7.), pozdní sezóna v srpnu (n = 3, 8. – 10. 8.) a velmi pozdní sezóna v září (n = 5, 4. – 17. 9.). Sezóny nebylo možné rozdělit do stejného počtu částí z důvodu odlišného počtu pozorovaných dní v letech 2013 a 2014.

Tabulka 2 - Zařazení tůní do komplexů a standardní pořadí komplexů při pozorování.

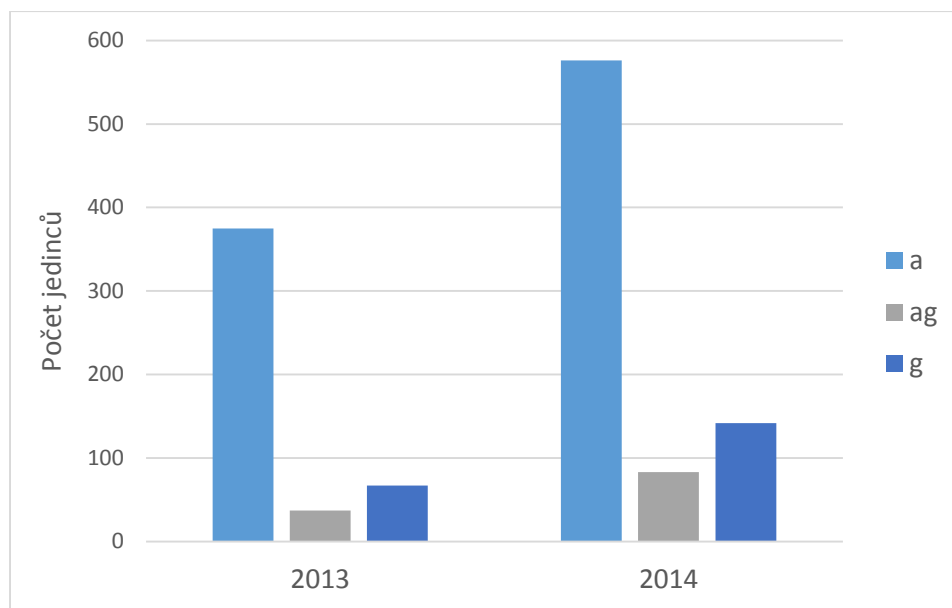
Komplex	Tůně
1	23, 24, 25
2	31, 32
3	27, 29, 30
4	16, 17, 18
5	12, 13
6	5, 8, 9
7	1, 3, 6
8	11, 33, 34, 53
9	35, 35, 37
10	40, 41, 42
12	43, 44
98	
13	38, 39
14	19, 20, 21
15	10, 14, 15
16	22, 28, 48
99	

Získaná data byla zpracována za pomoci programu Statistica (verze 12). Pro určení významnosti vlivu sezóny a denní doby na přítomnost vážek byla použita dvoucestná ANOVA. Dále byl vytvořen zobecněný lineární model (GLM) s binomickým rozdělením pro analýzu vlivu stáří tůně, přítomnosti umělé vegetace, rizika predace a vzdálenosti od tůně 98 na pravděpodobnost přítomnosti jedinců. Následně byly vytvořeny zobecněné lineární modely s Poissonovo rozdělením pro analýzu vlivu stáří tůně, přítomnosti umělé vegetace, rizika predace a vzdálenosti od tůně 98 na početnost jedinců na obsazených tůních a počet nakladených vajec při jednom kladení.

4 VÝSLEDKY

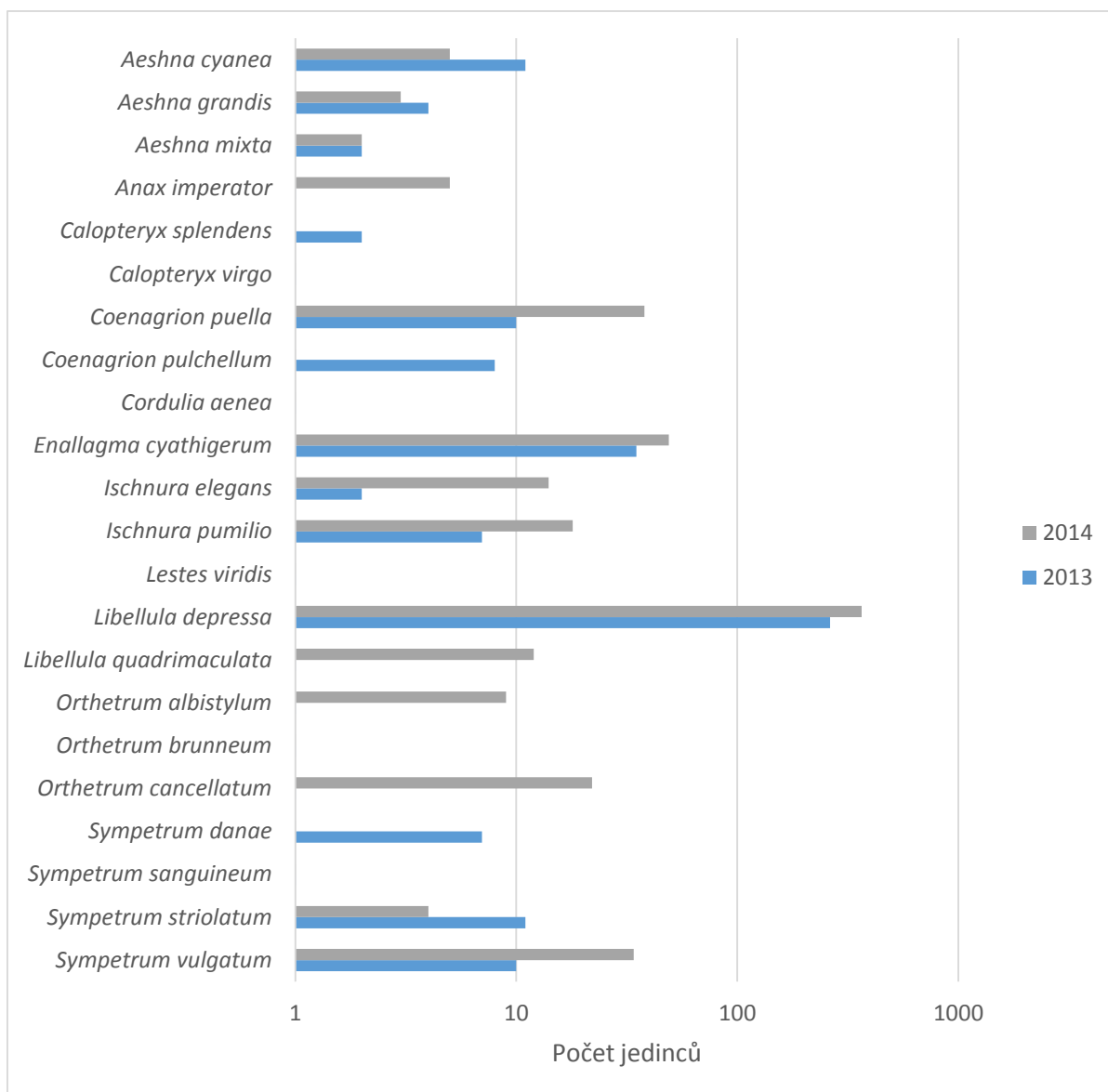
4.1 CELKOVÁ POČETNOST JEDINCŮ

Během dvou vegetačních sezón bylo pozorováno 1311 jedinců vážek, z toho 505 v roce 2013 a 806 v roce 2014. Poměr pohlaví byl přibližně 3 : 1 ve prospěch samců. Bylo zaznamenáno celkem 120 tandemů (Obr. 9 a Příloha Tab.7Tabulka 7).



Obrázek 9 – Graf znázorňující početnost jednotlivých pohlaví vážek v obou letech výzkumu. A= samec, ag = tandem, g = samice.

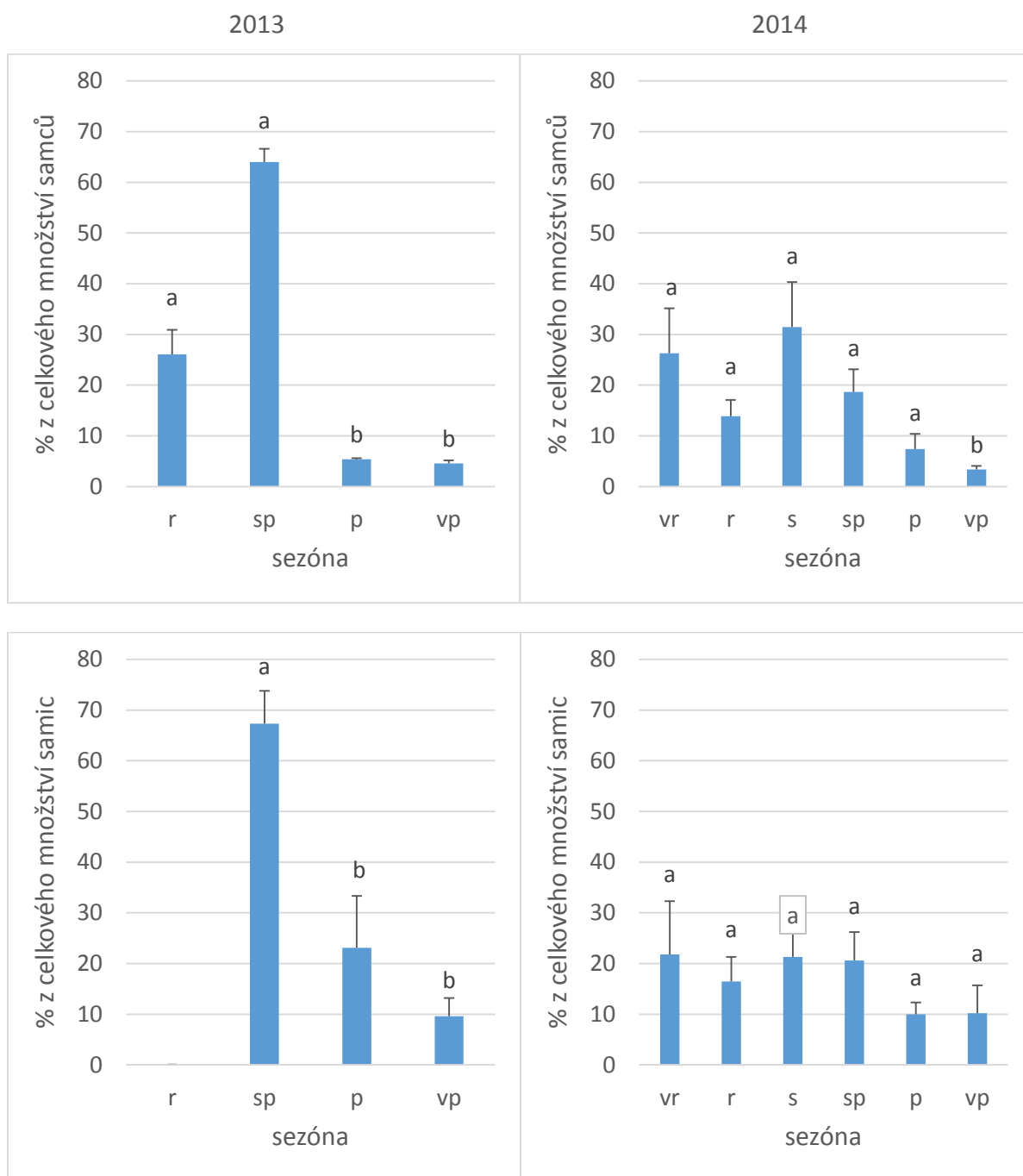
Na tůních bylo pozorováno celkem 22 běžných druhů vážek, z toho 8 z podřádu Zygoptera a 14 z podřádu Anisoptera. Nejčetnějším druhem byla vážka ploská *Libellula depressa* (N=849, t.j. 65 % celkového počtu pozorovaných jedinců, z toho 682 samců a 167 samic). Dalšími početně nadprůměrnými druhy byli šidélko kroužkované *Enallagma cyathigerum* (N=155, 12 %), šidélko páskované *Coenagrion puella* (N=113, 9 %) a vážka obecná *Sympetrum vulgatum* (N=72, 5 %). Ostatní druhy byly na experimentálních tůních pozorovány s početností nižší než 30 jedinců (Obr. 10 a Příloha Tab. 7).



Obrázek 10 – Celkové pozorované počty dospělců vázek jednotlivých druhů v obou letech výzkumu. Modrá = rok 2013, šedá = rok 2014.

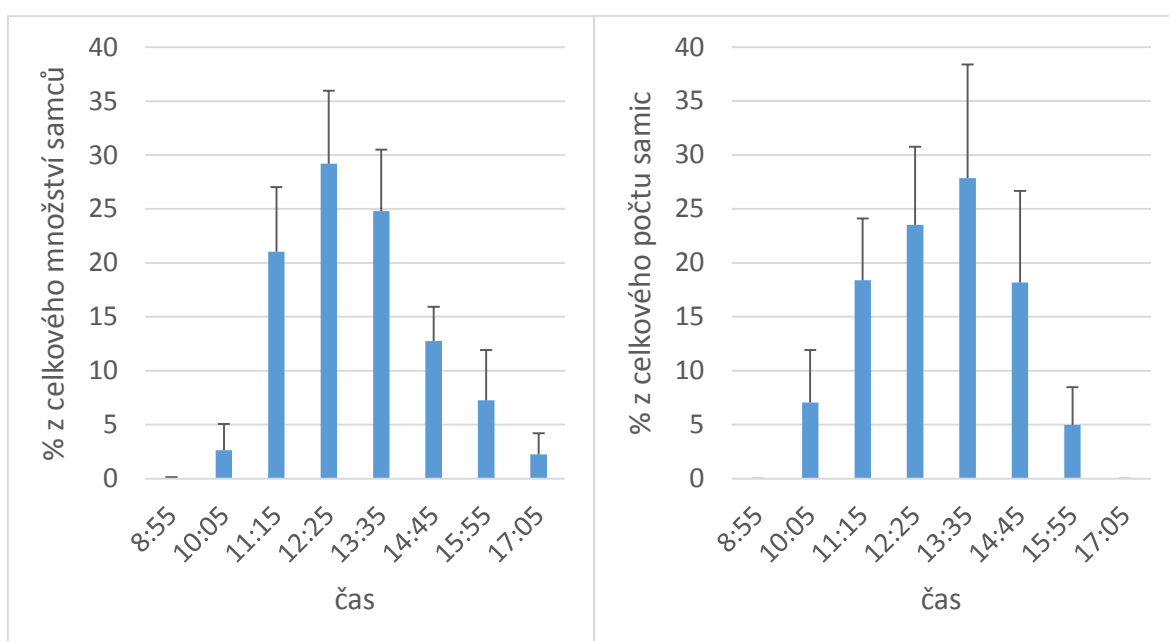
4.2 FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ PŘÍTOMNOST SAMCŮ A SAMIC

Přítomnost vážek na experimentálním komplexu se měnila během sezóny (Obr. 11). V roce 2013 byly samci početnější v první polovině sezóny (polovina června – konec července), a v druhé polovině se jejich počet významně snížil (srpen – říjen) (ANOVA, $F(3,8)=5,46$, $p=0,02$). V roce 2014 byla přítomnost samců v průběhu sezóny konstantní (ANOVA, $F(6,17)=2,17$, $p>0,05$). Samice se v roce 2013 vyskytovaly nejčastěji ve střední části sezóny (červenec) (ANOVA, $F(3,5)=7,95$, $p=0,02$), zatímco v roce 2014 byla jejich početnost vyrovnaná v rámci celé sezóny (červen – říjen) a mezi jednotlivými částmi sezóny nebyly signifikantní rozdíly (ANOVA, $F(5,14)=0,88$, $p>0,05$).



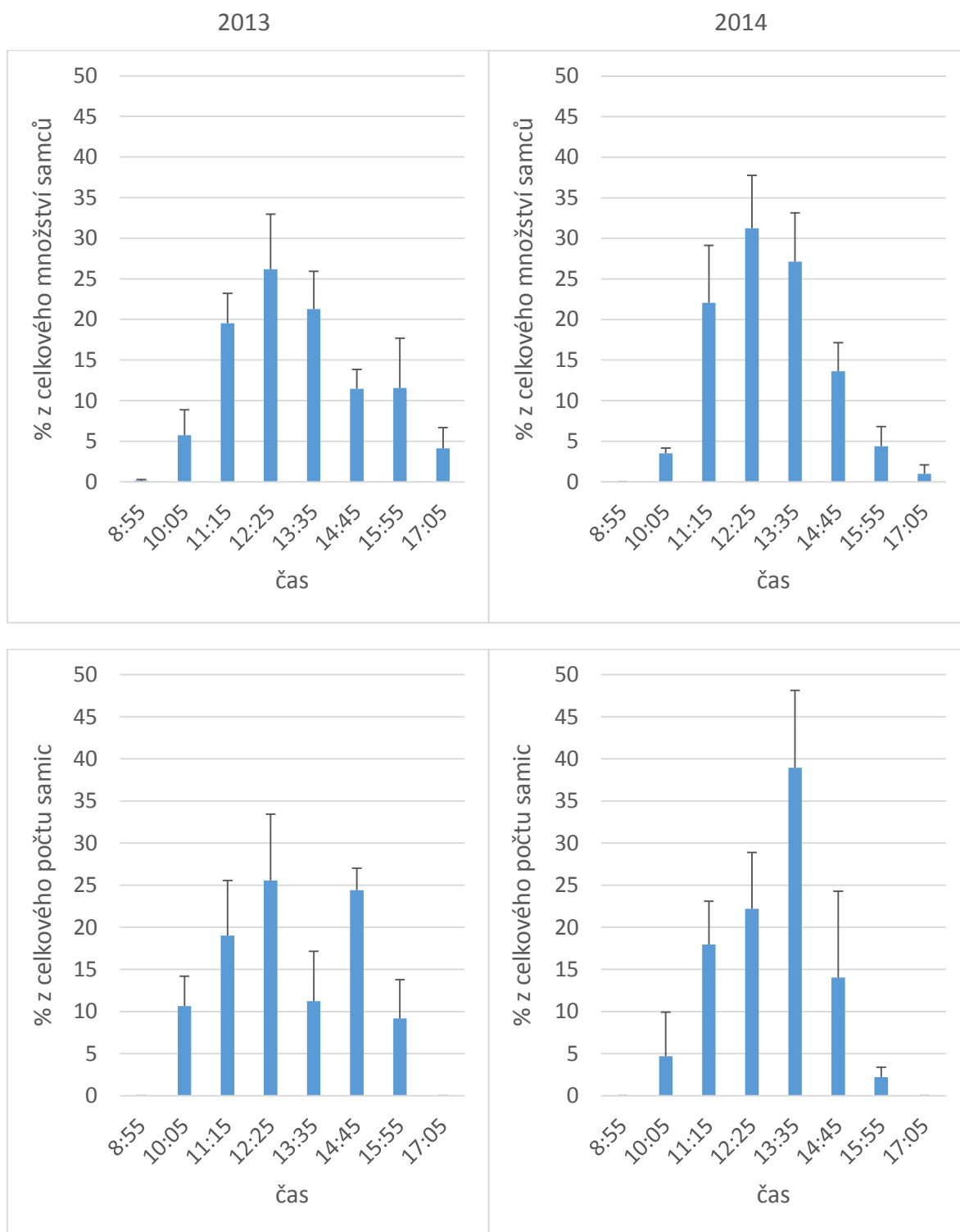
Obrázek 11 – Sezónní vývoj relativní početnosti samců (nahore) a samic (dole) všech druhů vážek v letech 2013 a 2014. Hodnoty udávány jako průměr ± 1 SE. Odlišná písmena nad jednotlivými údaji udávají signifikantně rozdílné hodnoty. Vysvětlivky: vr = velmi raná sezóna, r = raná sezóna, s = střední sezóna, sp = středně pozdní sezóna, p = pozdní sezóna, vp = velmi pozdní sezóna.

Denní doba měla vliv na přítomnost vážek na experimentálním komplexu tůní (t-test, $F=1,6$, $p<10^{-3}$). Vážky se na tůních nikdy nevyskytly před 8.30 ani po 18.00. Samci začali na tůně přilétat od 8.30 a zhruba od 11.00 počet přítomných samců začal prudce stoupat. Nejvíce samců se na tůních nacházelo zhruba mezi 12.00 a 13.00, poté počet přítomných jedinců klesal a v 17.30 už byla šance na pozorování samce téměř na nule. Samice začaly na komplex přilétat zhruba od 9.30, tedy minimálně o hodinu později než samci. Jejich počet dosahoval maxima zhruba mezi 13.00 a 14.00, poté velmi rychle klesal a od 16.00 samice na komplexu nebyly přítomny (Obr. 12).



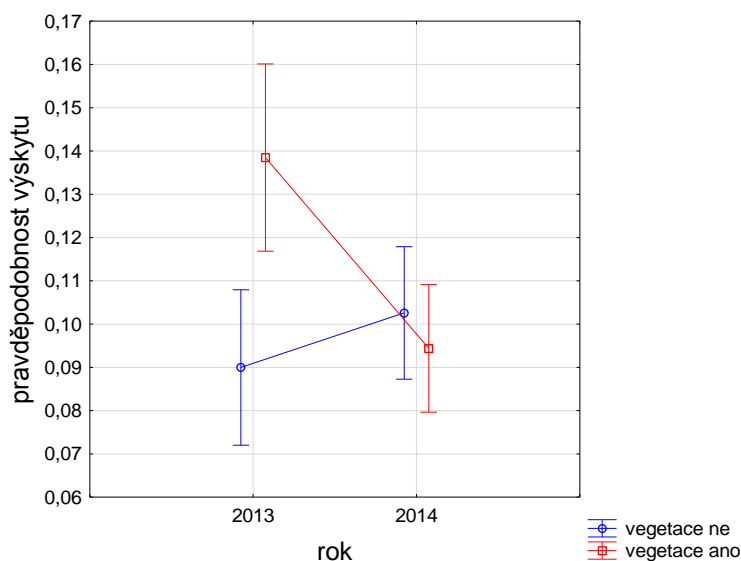
Obrázek 12 – Průměrný denní vývoj relativní početnosti samců (vlevo) a samic (vpravo) všech druhů vážek během obou let výzkumu. Osa x = průměrné střední časy kol, osa y = procento jedinců pohlaví pozorovaných v daném kole vzhledem k celkovému počtu jedinců daného pohlaví pozorovaných v daném dni.

Samci v obou letech přilétali i odlétali z experimentálních tůní v podobný čas a denní dynamika jejich přítomnosti byla v obou letech velmi podobná. Samice v obou letech také přilétaly i odlétaly z komplexů tůní v podobný čas, avšak v roce 2014 vykazovaly výrazný vrchol přítomnosti mezi 13.00 a 14.00 a v roce 2013 se největší počet samic vyskytoval na tůních v 12.00 a poté v 14.00, zatímco mezi 13.00 a 14.00 byl v roce 2013 počet samic nižší (Obr. 13).

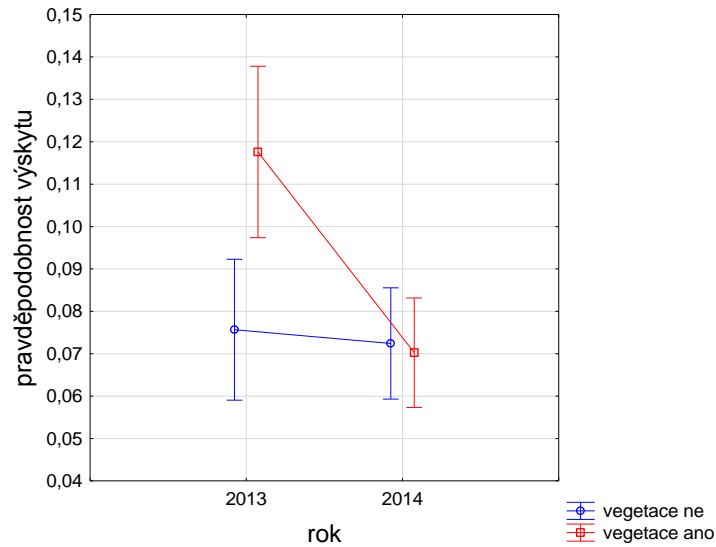


Obrázek 13 – Průměrný denní vývoj relativní početnosti samců (nahore) a samic (dole) všech druhů vázek. Osa x = průměrné střední časy kol, osa y = procento jedinců pohlaví pozorovaných v daném kole vzhledem k celkovému počtu jedinců daného pohlaví pozorovaných v daném dni.

Na pravděpodobnost přítomnosti samců vážek na jednotlivých experimentálních tůních měla významný vliv přítomnost umělé vegetace (Binomický GLM, Wald $\chi_2(1)=5,76$, $p=0,02$), která se meziročně lišila (Binomický GLM, vliv interakce roku a umělé vegetace, Wald $\chi_2(1)=9,35$, $p=0,002$). V roce 2013 si samci významně častěji vybírali pro svá teritoria tůně s vegetací, zatímco v roce 2014 volili oba dva typy zásahů podobně často (Obr. 14, Příloha Tab. 7). Dále měla vliv i vzdálenost od tůně 98 (Binomický GLM, Wald $\chi_2(1)=7,16$, $p=0,007$). Vzhledem k tomu, že většina samců byla druhu *L. depressa*, byly výsledky pro tento druh kvalitativně velmi podobné: přítomnost samců se lišila meziročně a v závislosti na přítomnosti umělé vegetace (Binomický GLM: vliv roku: Wald $\chi_2(1)=8,63$, $p=0,003$; vliv umělé vegetace: Wald $\chi_2(1)=5,73$, $p=0,02$; vliv interakce roku a umělé vegetace: Wald $\chi_2(1)=6,60$, $p=0,01$). V roce 2013 se samci významně častěji vyskytovali na tůních s umělou vegetací, zatímco v roce 2014 se vyskytovali podobně často na obou dvou typech tůní (Obr. 15, Příloha Tab. 8). Závisela také na vzdálenosti od tůně 98 (Binomický GLM, Wald $\chi_2(1)=4,70$, $p=0,002$).

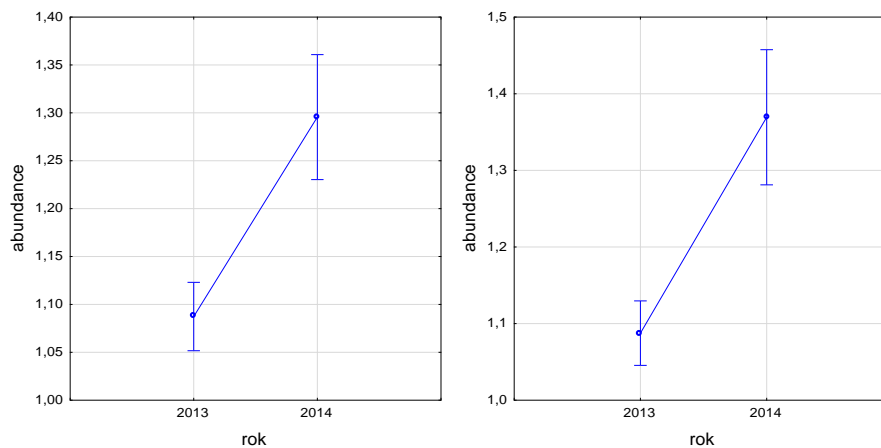


Obrázek 14 – Vliv přítomnosti umělé vegetace na pravděpodobnost přítomnosti samců libovolného druhu vážky v letech 2013 a 2014 (Binomický GLM, Model 1 – viz Příloha Tab. 7).



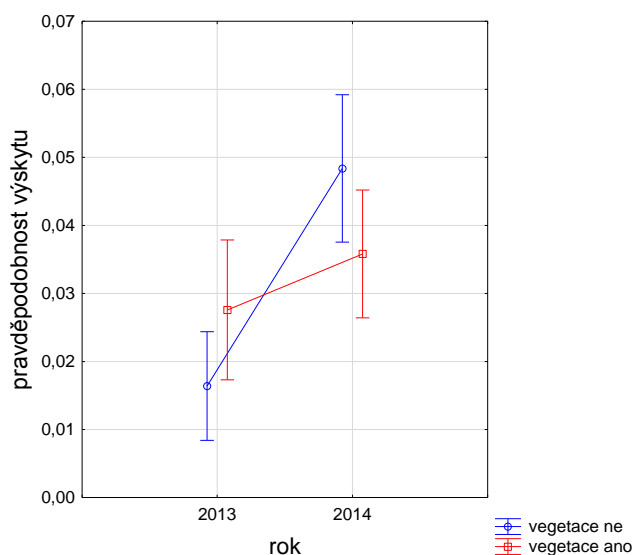
Obrázek 15 – Vliv interakce roku a přítomnosti vegetace na pravděpodobnost přítomnosti samců druhu *L. depressa* (GLM s Binomickým rozdělením, Model 1 – viz Příloha Tab. 8).

Na celkový počet přítomných samců vážek na obsazených tůních mělo vliv pouze stáří tůní (GLM, Wald $\chi_2(1)=6,20$, $p=0,01$), vliv dalších faktorů byl neprůkazný (Příloha Tab. 4). V roce 2014 se na těchto tůních vyskytovalo významně více jedinců než v roce 2013 (Obr. 16 vlevo, Příloha Tab. 4). Shodný trend byl patrný i u pionýrského druhu *Libellula depressa* (GLM, Wald $\chi_2(1)=26,59$, $p < 10^{-6}$) (Obr. 16 vpravo, Příloha Tab. 5).



Obrázek 16 – Průměrná početnost samců všech druhů vážek (vlevo) a druhu *L. depressa* na obsazených tůních během jednoho pozorování (GLM s Poissonovým rozdělením, Modely 1 – viz Přílohy Tab. 4 a Tab. 5).

Pravděpodobnost přítomnosti samic vážek libovolného druhu na experimentálních tůních závisela na přítomnosti umělé vegetace a tato závislost se meziročně změnila (Binomický GLM, vliv roku: Wald $\chi_2(1)=13,6$, $p=0,0002$; vliv interakce roku a umělé vegetace: Wald $\chi_2(1)=5,35$, $p=0,02$). V roce 2014 bylo na tůních přítomno významně více samic než v roce 2013 (Příloha Tab. 9). V roce 2013 se více samic vyskytovalo na tůních s umělou vegetací, naproti tomu v roce 2014 se více samic vyskytovalo na tůních bez ní (Obr. 17). Pravděpodobnost přítomnosti samic nepočtenějšího druhu *L. depressa* na experimentálních tůních opět vykazovala podobnou závislost jako u všech druhů dohromady (Binomický GLM, vliv roku: Wald $\chi_2(1)=11,6$, $p=0,0006$; vliv interakce roku a umělé vegetace: Wald $\chi_2(1)=4,59$, $p=0,03$). V roce 2014 se na experimentálních tůních vyskytovalo významně více samic *L. depressa* než v roce 2013 (Příloha, Tab. 10). Vliv interakce umělé vegetace a stáří tůní byl podobný u samic *L. depressa* jako u všech druhů.

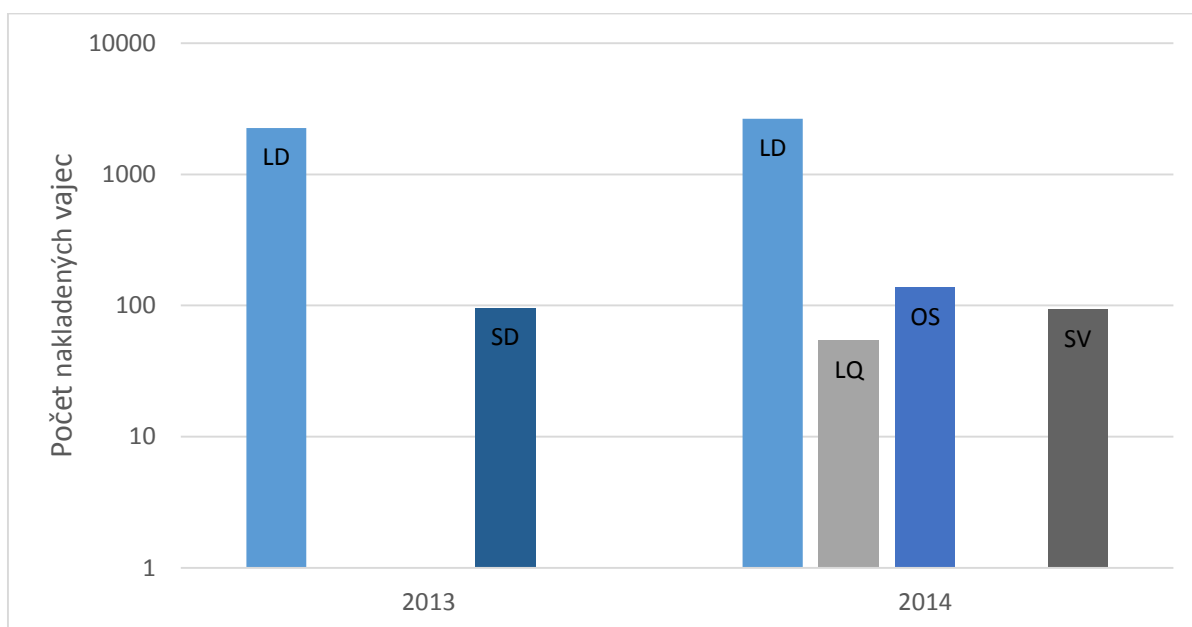


Obrázek 17 – Vliv přítomnosti vegetace na pravděpodobnost přítomnosti samic všech druhů na experimentálních tůních v letech 2013 a 2014 (Binomický GLM, Model 1 – viz Příloha Tab. 9).

Celkový počet přítomných samic vážek na obsazených tůních nezávisel na žádném zkoumaném faktoru a neměnil se ani meziročně (Poissonovský GLM, $p>0,05$). Stejná závislost platila i u samic pionýrského druhu *L. depressa*.

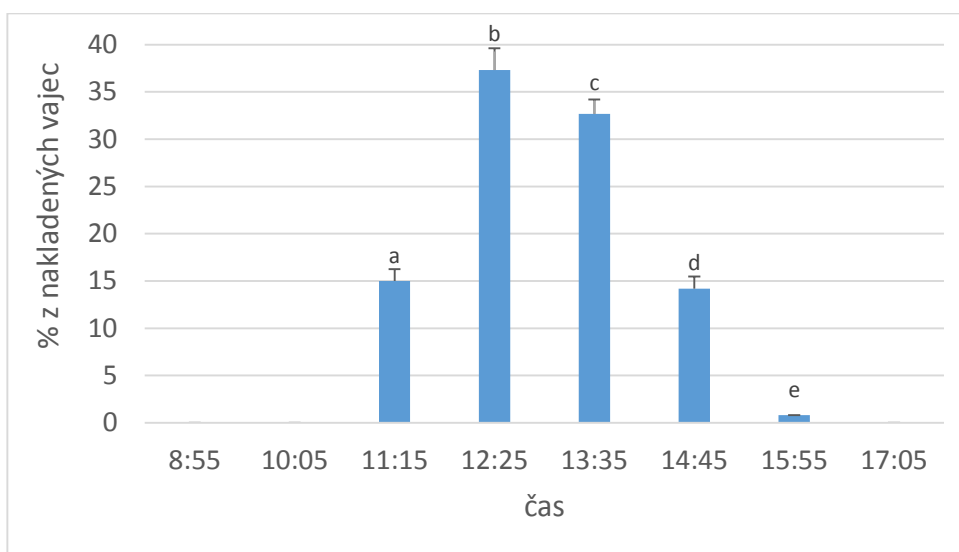
4.3 FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ KLADENÍ

Během dvou sezón jsme pozorovali 159 kladení celkem 5310 vajec u 8 druhů vážek, z toho 135 záznamů kladení a 4904 vajec (>92 % všech vajec) patřilo druhu *Libellula depressa*. Zbytek vajec nakladly druhy *Orthetrum albistylum* (138 vajec, rok 2014), *Sympetrum danae* (96 vajec, rok 2013), *Sympetrum vulgatum* (94 vajec, rok 2014) a *Libellula quadrimaculata* (54 vajec, rok 2014). Ostatní druhy nakladly jen několik málo vajec (*Anax imperator*, *Cordulia aenea* a *Orthetrum cancellatum*) (Obr. 18). Závislost kladení a počtu nakladených vajec na experimentální zásahu a denní době jsem vzhledem k množství dat analyzovala pouze u *L. depressa*.



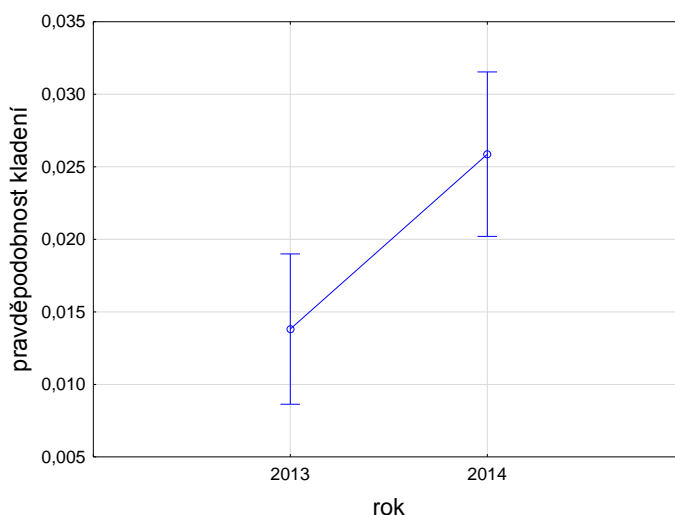
Obrázek 18 – Celkový počet vajec jednotlivých druhů nakladený během pozorování v letech 2013 a 2014. Symboly: LD = *Libellula depressa*, OS = *Orthetrum albistylum*, SD = *Sympetrum danae*, LQ = *Libellula quadrimaculata*, SV = *Sympetrum vulgatum*.

Denní doba měla vliv nejen na přítomnost vážek v blízkosti experimentálních tůní, ale také na kladení (ANOVA, $F(7,296)=8,50$, $p<10^{-6}$). Samice vážek nikdy nekladly před 11.00, ani po 16.30. Od 11.00 začaly samice přilétat klást vajíčka na komplexy tůní, přičemž nejvíce nakladených vajec bylo zaznamenáno mezi 12.00 a 13.45. Od 13.45 počet nakladených vajíček poměrně rychle klesal a v 16.00 už byla pravděpodobnost pozorovaného kladení velmi nízká (Obr. 19).



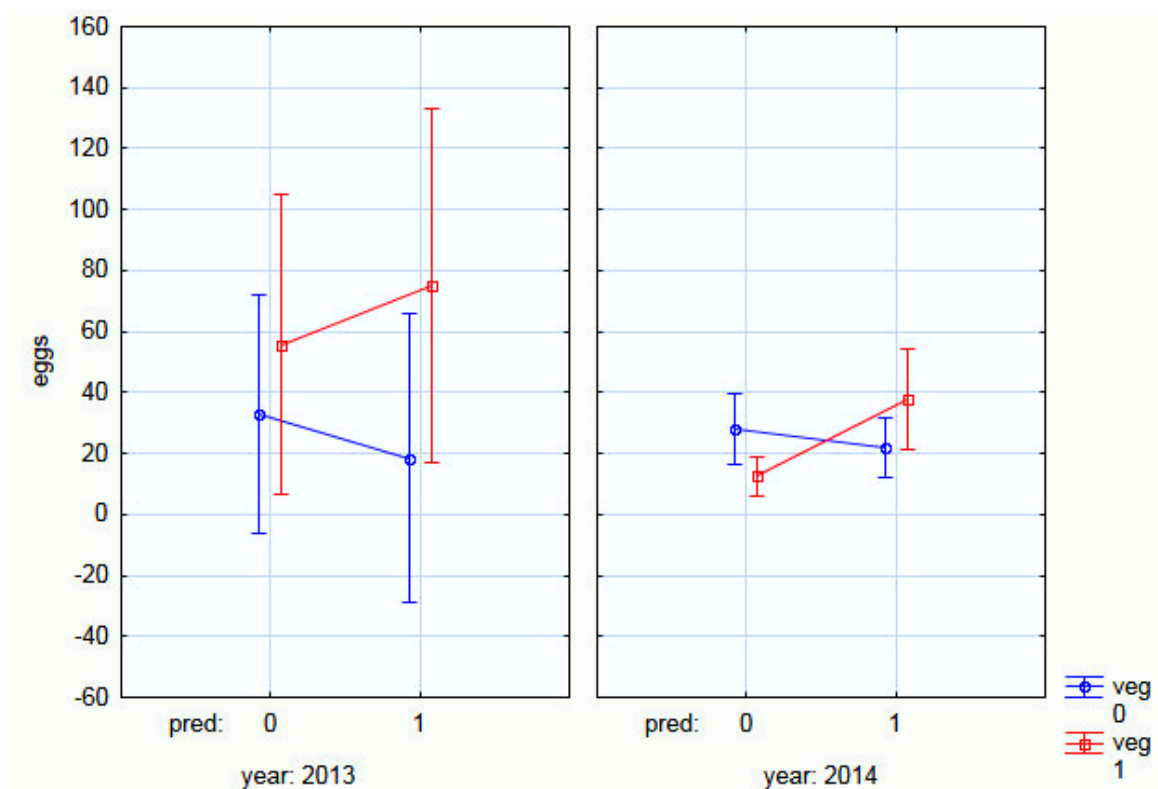
Obrázek 19 – Průměrný denní vývoj relativní početnosti nakladených vajec u všech druhů. Osa x = průměrné střední časy kol, osa y = procento nakladených vajec pozorovaných v daném kole vzhledem k celkovému počtu nakladených vajec pozorovaných v daném dni. Rozdílné symboly označují signifikantně odlišné hodnoty v rámci dne.

Pravděpodobnost kladení samice libovolného druhu nezávisela na experimentálním zásahu a měnila se pouze meziročně, kdy samice častěji kladly v roce 2014 (Binomický GLM, vliv roku: Wald $\chi_2(1)=13,8$, $p<10^{-6}$). Stejný výsledek jsem zjistila pro druh *L. depressa* (Binomický GLM, vliv roku: Wald $\chi_2(1)=8,1$, $p=0,005$) (Obr. 20. Příloha Tab. 12).



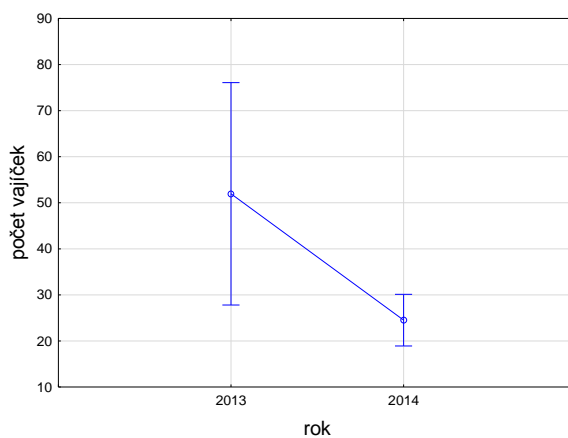
Obrázek 20 – Meziroční změny v pravděpodobnosti pozorování kladení libovolného druhu (Binomický GLM, Model 1 – viz Příloha Tab. 11).

Na počet nakladených vajec *L. depressa* měly významný vliv stáří tůní, interakce mezi stářím tůní a přítomností vegetace a interakce mezi přítomností vegetace a rizikem predace (detaily viz Model 1, Příloha Tab. 6). Vliv přítomnosti umělé vegetace a rizika predace se během dvou let pozorování změnil. V obou letech samice nejvíce vajec kladly do tůní s vegetací a přítomným predátorem. V roce 2013 ale nejméně vajec nakladly do tůní s predátorem, kde nebyla přítomna vegetace, zatímco v roce 2014 nakladly nejméně vajec do zásahu, kde nebyl přítomen predátor a zároveň zde byla přítomna vegetace (Obr. 21).



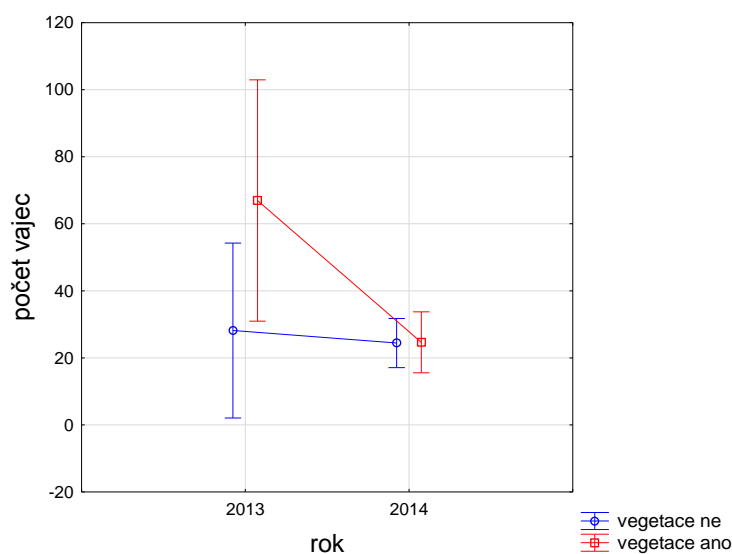
Obrázek 21 – Meziroční změny vlivu efektu vegetace a efektu predace na počet nakladených vajec během jednoho kladení *L. depressa* (GLM s Poissonovým rozdělením, Model 1 – viz Příloha Tab. 6). Eggs = počet vajec, pred 0 = predátor nepřítomný, pred 1 = predátor přítomný, veg 0 = vegetace nepřítomná, veg 1 = vegetace přítomná, year 2013 = rok 2013, year 2014 = rok 2014.

Celková meziroční změna (Poissonovský GLM, vliv roku: Wald $\chi^2(1)=4,27$, $p=0,039$) byla přitom opačná než u celkového počtu kladení, t.j. samice kladly v roce 2014 v průměru zhruba o polovinu méně vajec při jednom kladení než v roce 2013 (Obr. 22).

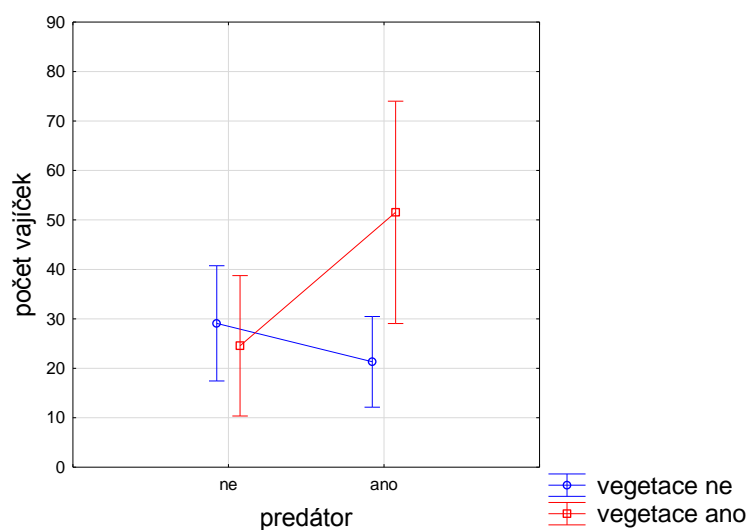


Obrázek 22 – Meziroční změny průměrného počtu nakladených vajec *L. depressa* za jedno kladení (Poissonovský GLM, Model 1 – viz Příloha Tab. 6).

Průměrný vliv přítomnosti umělé vegetace byl rozdílný v obou letech (Poissonovský GLM, vliv roku: Wald $\chi_2(1)=4,20$, $p=0,04$). Zatímco v roce 2013 samice *L. depressa* v průměru více vajec nakladly do tůní s vegetací, v roce 2014 kladly s podobným úsilím do tůní s vegetací i bez ní (Obr. 23). Na počet nakladených vajec měla rovněž vliv interakce mezi přítomností vegetace a přítomností predátora (Poissonovský GLM, Wald $\chi_2(1)=4,38$, $p=0,035$). Samice v průměru za oba roky nejvíce vajec během jednoho kladení nakladly do tůní, kde byl přítomen predátor i vegetace, s podobným nižším úsilím pak kladly do tůní s ostatními typy zásahu (Obr. 24).



Obrázek 23 – Meziroční změny vlivu vegetace na počet nakladených vajec druhu *L. depressa* za jedno kladení (Poissonovský GLM, Model 1 – viz Příloha Tab. 6).



Obrázek 24 - Vliv přítomnosti vegetace a rizika predace na počet nakladených vajec druhu *L. depressa* za jedno kladení (Poissonovský GLM, Model 1 – viz Příloha Tab. 6).

5 DISKUZE

Druhové složení vážek na vodních plochách je ovlivněno nejen prostorem a jeho strukturou, či přítomností vegetace a predátora, ale i stářím vodních ploch a aktuálním stádiem sukcese (Corbet 2004). Během prvních dvou let od založení se na experimentálních tůních v pískovně Cep II u Suchdola nad Lužnicí vyskytovalo celkem 22 běžných druhů vážek. V roce 2013 zde bylo přítomno 18 euryekních druhů. Hojně se zde však vyskytovaly pouze dva druhy, a to *Libellula depressa* a *Enallagma cyathigerum*. Ostatní druhy byly v průběhu první sezóny zaznamenány pouze při ojedinělých nálezech. Nejhojnější druh *L. depressa* (66 % pozorovaných jedinců) je v literatuře charakterizován jako typický pionýrský, oportunní a fytofilní druh, který dokáže velmi rychle kolonizovat nová stanoviště, ze kterých často v pozdějších stádiích sukcese mizí z důvodu mezidruhové konkurence. Velmi často lze tento druh nalézt na vodních plochách vzniklých těžbou či jinou lidskou činností (Dolný et al. 2007). *Enallagma cyathigerum* (13 % pozorovaných jedinců) preferuje větší biotopy s minimem vegetace. Jsou pro něj běžná i stanoviště uměle vzniklá po těžbě písku nebo šterku. Jde o typický druh ranějších sukcesních stádií vývoje biotopů stojatých vod (Dolný et al. 2007).

V roce 2014 bylo na komplexu experimentálních tůní zaznamenáno celkem 22 druhů vážek. Nejhojnějším druhem byla opět *L. depressa*. Dalšími hojnými druhy byly *E. cyathigerum*, *Coenagrion puella* a *Sympetrum vulgatum*. Početnost všech druhů byla vyšší než v roce 2013. Tato zjištění ukazují, že v prvním roce výzkumu tůně představovaly vhodné stanoviště pro reprodukci pouze pro druh *L. depressa* a v roce 2014 došlo k posunu v charakteru stanoviště (m.j. na tůni 98 se značně rozrostl porost orobince a byl přetvořen vzhled umělé vegetace) a tůně tak začaly představovat vhodné stanoviště i pro další euryekní druhy vážek.

V následujících částech podrobněji diskutuji zjištěné výsledky týkající se teritoriálního a reprodukčního chování vážek na experimentálních tůních v pískovně Cep II a jejich souvislost s výsledky známými z literatury. Soustředím se přitom zejména na nejpočetněji zastoupený druh *L. depressa*.

5.1 FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ POČETNOST SAMCŮ A SAMIC

Přílet i setrvání na stanovišti jsou ovlivněny denní dobou i sezónou (Corbet 2004). Přítomnost samic všech druhů v sezóně 2013 byla s výrazným vrcholem ve středně pozdní části sezóny (červenec), zatímco v roce 2014 byla v průběhu sezóny konstantní (červen–září), což odpovídá závěrům, které uvádí Switzer (2002) i Jacobs (1955). Odlišný trend v roce 2013 si vysvětlují tím, že pouze jedna část této sezóny (středně pozdní) byla v období, kdy létají samice *L. depressa*. Samice jiných druhů se v roce 2013 na komplexu experimentálních tůní téměř nevyskytovaly, zatímco v roce 2014 byly již jiné druhy samic pozorovány častěji. V roce 2013 se samci také nejvíce vyskytovali v první polovině sezóny (červen a červenec), což odpovídá teorii, že samci se na rozmnožovacích stanovištích všeobecně vyskytují v dřívější části sezóny než samice (Jacobs 1955, Switzer 2002). V roce 2014 byla přítomnost samců po celou sezónu na konstantní úrovni. Na koncích obou sezón bylo patrné, že zatímco samci ke konci sezóny již z rozmnožovacích stanovišť vymizí, samice se na rozmnožovací stanoviště vrací klást i v pozdních částech sezóny.

Denní doba výrazně ovlivňuje početnost vázek na vodních plochách. Hlavním určujícím faktorem je zde teplota, neboť vážky jsou heliofilní (Corbet 2004). Nejvyšší počty vázek jsme na experimentálních tůních pozorovali okolo poledne a brzkého odpoledne, kdy jsou teploty nejvyšší. Čas příletu i doba setrvání na stanovišti se mohou lišit i mezi pohlavími (Jacobs 1955, Switzer 2002). V průběhu experimentu jsme pozorovali, že samci přilétali na stanoviště v průměru o hodinu dříve než samice a večer odlétali opět v průměru o hodinu později, než samice. Toto zjištění se také shoduje se závěry Switzera (2002) i Jacobse (1955).

Stáří tůní může mít vliv nejen na druhové složení společenstev vázek, ale i na početnost jedinců (Corbet 2004). Přítomnost vázek na experimentálních tůních se meziročně změnila, kdy v roce 2014 bylo pozorováno významně více tůní obsazovaných či navštívených samci i samicemi než v roce 2013. Průměrný počet samců na obsazovaných tůních byl navíc v roce 2014 prokazatelně vyšší než v roce 2013. Tento trend byl dán zejména závislostí u pionýrského druhu *L. depressa*.

Průměrná početnosti samců na obsazených tůních vypovídá i o teritorialitě samců. Experimentální tůně v pískovně Cep II jsou poměrně malé a jedna tak mohla sloužit jako teritorium pouze pro jednoho samce. Na obsazených tůních se v obou letech vyskytoval v průměru vždy více než jeden samec. Tento fakt ukazuje, že o tůně probíhaly teritoriální

souboje a agrese se meziročně významně zvýšila, jelikož se zvýšil počet samců pozorovaných na obsazených tůních (Suhinen et al. 2008).

Makrofyta jsou klíčovým faktorem ve výběru stanoviště vážkami (Corbet 2004). V roce 2013 byla vyšší pravděpodobnost výskytu samic i samců na tůních s vegetací, zatímco v roce 2014 byly vyšší pravděpodobnost výskytu samic na tůních bez vegetace a pravděpodobnost výskytu samců byla na obou dvou typech tůní bez rozdílu. Je možné, že tento trend byl způsoben změnou umělé vegetace, která se první rok zanášela sedimenty a velmi rychle klesala ke dnu, zatímco v roce 2014 byla po celý rok plovoucí. *Libellula depressa* je pionýrský druh a zároveň i fytofilní druh (Dolný et al. 2007). To znamená, že by měla spíše preferovat tůně s vegetací. Zdá se ale, že *L. depressa* se při hodnocení stavu vegetace pravděpodobně zaměřuje spíše na břehovou vegetaci (Waldhauser a Černý 2014), která slouží jedincům jako místo pro vyhlížení kořisti. Je tedy možné, že *L. depressa* nemá v oblibě plovoucí vegetaci a proto se jí v roce 2014 spíše vyhýbala.

5.2 FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ KLADENÍ

Na základě terénních pozorování jsem potvrdila, že dospělé vážky si aktivně vybírají stanoviště pro rozmnožování a kladení vajec (Corbet 2004). Jelikož v mé práci dominoval v počtu nakladených vajec pionýrský druh *L. depressa* (>92 % všech vajec), očekávala jsem, že preference tohoto druhu budou odlišné od většiny sledování prováděných na družích, které obývají pozdnější sukcesní stádia vodních ploch (Kumar 1978; Lempert 1988).

Denní doba ovlivňuje početnost kladení hlavně skrz přítomnost samic na stanovišti, jelikož jsou vážky heliofilní a jejich aktivita je tak úzce vázaná na teplotu. Předpokladem je, že nejvíce vajec budou samice klást v nejteplejších částech dne (Corbet 2004). Tento jev se mi podařilo potvrdit, jelikož téměř 70 % ze všech nakladených vajec bylo nakladeno v denní době od 12.00 do 14.00, tedy v době, kdy bývá denní teplota zpravidla nejvyšší.

Stáří tůní mělo prokazatelný vliv na kladení u samic *L. depressa*. Samice kladly častěji v roce 2014 a zároveň však v roce 2014 za jedno kladení nakladly méně vajec, než v roce 2013. Častější kladení a nižší úsilí při jednom kladení v roce 2014 mohly být dány celkově větší populací v roce 2014 a tím, že tůně již nebyly ideálním rozmnožovacím stanovištěm pro tento pionýrský druh a samice kvůli přítomnosti jiných organismů v tůních své úsilí nemaximalizovaly. Dalším možným vysvětlením je to, že přítomnost loňské

kohorty larev *L. depressa* představovala sama o sobě zvýšené riziko predace pro novou kohortu vzhledem k tomu, že larvu rodu *Libellula* jsou kanibalistické (Peroutka 2010; Wissinger 1988). Díky tomu mohly samice *L. depressa* při zachování stejně velké populace a stejného celkového reprodukčního úsilí zareagovat tím, že kladly do všech experimentálních tůní rovnoměrně. Pro odlišení obou možností bychom potřebovali porovnat celkovou velikost populace samic rozmnožujících se v rámci experimentálních tůní. To by ale vyžadovalo individuální značení jedinců, které v rámci této práce nebylo z logistických důvodů možné uskutečnit (snažili jsme se minimalizovat rušení přirozeného chování vážek na dané lokalitě a vzhledem k velmi dlouhému pozorovacímu období bychom zřejmě ani nedokázali označit dostatečné množství samic).

Vegetace měla významný vliv na počet nakladených vajec. V roce 2013 samice nakladly více vajec do tůní s vegetací, v roce 2014 se tento rozdíl setřel a samice kladly s podobným úsilím do obou typů tůní. To, že vegetace ovlivňovala kladení pouze v roce 2013 si vysvětlují tím, že v roce 2013 vypadaly makety vegetace odlišně od roku 2014. Zatímco v roce 2013 se makety vegetace díky vysoké turbiditě vody rychle zanášely jemným sedimentem a jejich „listy“ klesaly ke dnu, v roce 2014 byly makety přetvořeny ve splývající vegetaci, která zůstala po celý rok na vodní hladině. Tato změna mohla na samice *L. depressa* působit negativně, jelikož pravděpodobně nemají plovoucí vegetaci v oblíbě. *L. depressa* je sice fytofilním druhem (Dolný et al. 2007), ale při výběru vegetace se pravděpodobně zaměřuje spíše na břehovou vegetaci (Waldhauser a Černý 2014), možná právě proto se plovoucí vegetaci v roce 2014 dokonce i vyhýbala.

Riziko predace obecně snižuje fitness jedince, proto lze předpokládat, že vážky se budou stanovištěm s predátory vyhýbat (Silberbush a Blaustein 2011). Při našem pozorování mělo však riziko predace na počet nakladených vajec vliv pouze v interakci s vegetací. To, že samotné riziko predace nemělo žádný vliv, mohlo být způsobeno faktem, že v přírodě se pionýrské druhy příliš často nesetkají s vrcholovými predátory, a nemusí tak být schopni na přítomnost larev druhů *Anax* a *Aeshna* použitých ve výzkumu reagovat.

Při pozorování jsme v některých případech sledovali samice *L. depressa* provádějící stejné pohyby jako při kladení vajec, ale nebylo při tom zpozorováno zčeření hladiny značící dopad vajíčka na vodní hladinu. Domníváme se, že tento pohyb by mohl být tzv. průzkumný pohyb, při kterém samice detekuje chemické látky ve vzduchu nad vodní hladinou, jako tomu je např. u komárů rodu *Culiseta* (Silberbush a Blaustein 2011). To by znamenalo, že

samice *L. depressa* dokážou aktivně odlišit tůně s různými charakteristikami prostředí, ať už se jedná o fyzikálně-chemické vlastnosti vody, přítomnost predátora apod.

Explorativní analýzy naznačovaly, že počet kladení také významně klesal se vzdáleností od tůně 98. Proto byla vzdálenost od tůně 98 zařazena do analýz jako vysvětlující proměnná. Na základě analýz jsem ukázala, že samice do tůní sice nekladou náhodně, ale vzdálenost od tůně 98 nebyla významným faktorem. Potvrdila jsem tak, že samice *L. depressa* se při výběru místa pro ovipozici neřídí primárně vzdáleností stanoviště od jiné sukcesně pokročilejší vodní plochy.

6 ZÁVĚR

V teoretické části diplomové práce jsem se zabývala vlivy ovlivňující výběr stanoviště a výběr místa pro ovipozici u vážek. Pozornost jsem věnovala především vlivu vegetace a rizika predace. Z přehledu dosavadních prací na toto téma vyplývá, že struktura vegetace hraje velmi významnou roli ve výběru stanoviště. Vliv rizika predace na výběr stanoviště zatím nebyl u dospělých vážek extenzivně zkoumán, ale u velkého množství skupin vodního hmyzu je tento vliv významný. Shrnula jsem také stručně vliv sezóny a denní doby na abundanci vážek. Dále jsem v literární rešerši shrnula teritoriální chování samců vážek a proces rozmnožování.

V terénním sledování jsem během dvou let zkoumala vliv stáří tůní, sezóny a denní doby na přítomnost vážek a vliv stáří tůní, denní doby, vegetace a rizika predace na kladení vážek druhu *Libellula depressa*. Jako predátoři byly v tůních vysazovány pozdní instary larev vážek rodu *Anax* a *Aeshna* a jako maketu plovoucí vegetace byla použita zelená síťovina. Zjistila jsem, že nejdůležitější faktory, které ovlivňují přítomnost vážek na nově vzniklých stanovištích, jsou stáří stanoviště a také přítomnost vegetace. Dalšími důležitými faktory jsou také denní doba a sezónnost. Nejdůležitějším faktorem ovlivňujícím početnost kladení je stáří tůní. Počet nakladených vajec je ovlivněn nejen stářím tůní, ale i přítomností vegetace a interakcí mezi přítomností vegetace a predátora.

7 SUMMARY

In the theoretical part of my thesis, I reviewed biotic and abiotic factors affecting territorial and reproductive behaviour of dragonflies (Odonata). The most important biotic factors are predation of larvae and presence of macrophytes and the most important abiotic factor is habitat structure and complexity. Habitat selection, territorial behaviour and reproductive behaviour are discussed.

The review is complemented by analysis of territorial and reproductive behavior of dragonflies at an experimental site with a combination of presence or absence of artificial vegetation and presence or absence of an introduced top predator (late-instar larvae of *Anax* and *Aeshna*).

The most important factors affecting presence of dragonflies in my field experiment were age of the habitat and presence of vegetation and the most important factor affecting oviposition was age of the habitat. The number of oviposited egg was affected by age of the habitat and presence of vegetation.

8 SEZNAM LITERATURY

BALLOU, J., 1984. Visual recognition of females by male *Calopteryx maculata* (Odonata: Calopterygidae). *Great Lakes Entomol.* roč. 17, s. 201–204.

BEGON, Michael, John L. HARPER a Colin R. TOWNSEND, 1997. *Ekologie: jedinci, populace a společenstva*. Olomouc: Vydavatelství Univerzity Palackého.

BERNATH, Balazs, Gabor SZEDENICS, G. MOLNÁR, G. KRISKA a G. HORVÁTH, 2001. Visual ecological impact of shiny black anthropogenic products on aquatic insects: oil reservoirs and plastic sheets as polarized traps for insects associated with water. *Archives of Nature Conservation and Landscape Research*. roč. 40, s. 89–109.

BERNATH, Balazs, Gabor SZEDENICS, Hansruedi WILDERMUTH a Gabor HORVATH, 2002. How can dragonflies discern bright and dark waters from a distance? The degree of polarisation of reflected light as a possible cue for dragonfly habitat selection. *Freshwater Biology*. 9., roč. 47, č. 9, s. 1707–1719.

BICK, G. H. a J. C. BICK, 1965. Color variation and significance of color in reproduction in the damselfly, *Argia apicalis* (Say) (Zygoptera: Coenagriidae). *CnE*. roč. 94, s. 32–41.

BLAUSTEIN, L., 1999. Oviposition site selection in response to risk of predation: evidence from aquatic habitats and consequences for population dynamics and community structure. In: S. Wasser (ed.). *Evolutionary Theory and Processes: Modern Perspectives*. s. 441–456.

BLAUSTEIN, Leon, Moshe KIFLAWI, Avi EITAM, Marc MANGEL a Joel E COHEN, 2004. Oviposition habitat selection in response to risk of predation in temporary pools: mode of detection and consistency across experimental venue. *Oecologia*. 1., roč. 138, č. 2, s. 300–5.

BURKS, R. L., E. JEPPESEN a D. M. LODGE, 2001. Litoral zone structures as *Daphnia* refugia against fish predators. *Limnology and Oceanography*. roč. 46, s. 230–237.

BYERS, Catherine J. a Perri K. EASON, 2009. Conspecifics and Their Posture Influence Site Choice and Oviposition in the Damselfly *Argia moesta*. *Ethology*. 8., roč. 115, č. 8, s. 721–730.

CONVEY, Peter, 1989. Influences on the choice between territorial and satellite behaviour in male *Libellula quadrimaculata* Linn. (Odonata: Libellulidae). *Behaviour*. roč. 109, s. 125–141.

CORBET, Philip S., 1962. *A biology of dragonflies*. London: Witherby.

CORBET, Philip S., 2004. *Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata*. Essex: Harley Books. ISBN 0946589771.

CÓRDOBA-AGUILAR, a., 2008. Dragonflies & Damselflies. *Science*. s. 303.

DIJKSTRA, Klaas-Douwe B. a Richard LEWINGTON, 2006. *Field Guide to the Dragonflies of Britain and Europe: including western Turkey and north-western Africa*. Dorset: British Wildlife Publishing.

DOLNÝ, Aleš, Filip HARABIŠ a Hana MIŽIČOVÁ, 2014. Home Range, Movement, and Distribution Patterns of the Threatened Dragonfly *Sympetrum depressiusculum* (Odonata: Libellulidae): A Thousand Times Greater Territory to Protect? *PLoS ONE*, roč. 9, č. 7.

DOLNÝ, Aleš, Hana MIŽIČOVÁ a Filip HARABIŠ, 2013. Natal philopatry in four European species of dragonflies (Odonata: Sympetrinae) and possible implications for conservation management. *Journal of Insect Conservation*., roč. 17, č. 4, s. 821–829.

DOLNÝ, Aleš a P PAVLÍK, 2007. A phenologically interesting record of *Sympetrum striolatum* (Charp.) (Anisoptera: Libellulidae). *Notul. odonatol.* roč. 6, č. 9, s. 108.

DOLNÝ, Aleš, Martin WALDHAUSER, Otakar HOLUŠA, Dan BARTA, Lubomír HANEL a Et AL., 2007. *Vážky České Republiky: Ekologie, ochrana a rozšíření*. Vlašim: Vlašim: Český svaz ochránců přírody Vlašim.

DUMONT, H. J., 1971. A contribution to the ecology of some Odonata. The Odonata of a "trap" area around Denderleeuw (eastern Flanders: Belgium). *Bull. Ann. Soc. Roy. Entomol. Belg.* roč. 107, s. 211–235.

DUNKLE, S. W., 1976. Notes on Anisoptera fauna near Mazatlán, Mexico, including dry to wet seasonal changes. *Odonatologica*. roč. 5, s. 207–212.

EASON, Perri K. a Paul V. SWITZER, 2006. Spatial learning in Dragonflies. *International Journal of Comparative Psychology*. roč. 19, č. 3, s. 268–281.

EITAM, Avi a Leon BLAUSTEIN, 2004. Oviposition habitat selection by mosquitoes in response to predator. *Physiological Entomology*. roč. 29, č. 2, s. 188–191.

EITAM, Avi, Leon BLAUSTEIN a Marc MANGEL, 2002. Effects of *Anisops sardea* (Hemiptera: Notonectidae) on oviposition habitat selection by mosquitoes and other dipterans and on community structure in artificial pools. *Hydrobiologia*. roč. 485, s. 183–189.

FINCKE, Ola M., Reinhard JÖDICKE, Dennis R. PAULSON a Thomas D. SCHULTZ, 2005. The evolution and frequency of female color morphs in Holarctic Odonata: why are male-like females typically the minority? *International Journal of Odonatology*. roč. 8, č. 2, s. 183–212.

FITZSTEPHENS, D. M. a T. GETTY, 2000. Colour, fat and social status in male damselflies, *Calopteryx maculata*. *Animal behaviour*. roč. 60, s. 851–855.

FORSYTH, A. a R. D. MONTGOMERIE, 1987a. Alternative reproductive tactics in the territorial damselfly *Calopteryx maculata*: sneaking by older males. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. roč. 21, s. 73–81.

- GOTCEITAS, V. a P. COLGAN, 1989. Predator foraging success and habitat complexity: quantitative test of threshold hypothesis. *Oecologia*. roč. 80, s. 158–166.
- GREENWOOD, P. J. a P. H. HARVEY, 1982. The natal and breeding dispersal of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*. roč. 13, s. 1–21.
- HANEL, Lubomír, 1995. *Metodika sledování výskytu vážek (Odonata)*. Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny v Praze.
- HARABIŠ, Filip, Aleš DOLNÝ, Jana HELEBRANDOVÍ a Tereza RUSKOVÁ, 2014. Do egg parasitoids increase the tendency of *Lestes sponsa* (Odonata: Lestidae) to oviposit underwater? *European Journal of Entomology*, roč. 112, č. 1, s. 63–68.
- HIRAYAMA, Hiroyuki a Eiiti KASUYA, 2013. Effect of adult females' predation risk on oviposition site selection in a water strider. *Entomologia Experimentalis et Applicata.*, roč. 149, č. 3, s. 250–255.
- HORVÁTH, Gábor, Péter MALIK, Gyorgy KRISKA a Hansruedi WILDERMUTH, 2007. Ecological traps for dragonflies in a cemetery: the attraction of *Sympetrum* species (Odonata: Libellulidae) by horizontally polarizing black gravestones. *Freshwater Biology*. 9., roč. 52, č. 9, s. 1700–1709.
- HOWARD, RK a JD KOEHN, 1985. Population dynamics and feeding ecology of pipefish (Syngnathidae) associated with Eelgrass beds of Western Port, Victoria. *Aust J Mar Freshwater Res*. roč. 36, s. 361–370.
- CHAM, S. A., S. J. BROOKS a A. MCGEENEY, 1995. Distribution and habitat of the downy emeralds dragonfly *Cordulia aenea* (L.) (Odonata: Corduliidae) in Britain and Ireland. *JBDS*. roč. 11, s. 31–35.
- CHESSON, J., 1984. Effect of notonectids (Hemiptera: Notonectidae) on mosquitoes (Diptera: Culicidae): predation or selective oviposition. *Environ. Entomol.* roč. 13, s. 531–538.
- JACOBS, Merle E., 1955. Studies on territorialism and sexual selection in dragonflies. *Ecology*. roč. 36, s. 566–586.
- JAKOB, Elizabeth M., Adam H. PORTER a George W. UETZ, 2001. Site fidelity and the costs of movement among territories: an example from colonial web-building spiders. *Canadian Journal of Zoology*. s. 2094–2100.
- JOHANSSON, Frank, 2000. The slow-fast life style characteristics in a suite of six species of odonate larvae. *Freshwater Biology.*, roč. 43, č. 2, s. 149–159.
- JOHANSSON, Frank, Göran ENGLUND, Tomas BRODIN a Hans GARDFJELL, 2006. Species abundance models and patterns in dragonfly communities: effects of fish predators. *Oikos*. 7., roč. 114, č. 1, s. 27–36.

KENNEDY, J. S., 1942. On water-finding and oviposition by captive mosquitoes. *Bull. Entomol. Res.* roč. 32, s. 279–301.

KLEČKA, Jan a David S. BOUKAL, 2014. The effect of habitat structure on prey mortality depends on predator and prey microhabitat use. *Oecologia*. 2.8., roč. 176, č. 1, s. 183–191.

KOENIG, Walter D., 1990. Territory size and duration in the white-tailed skimmer *Plathemis lydia* (Odonata: Libellulidae). *Behaviour*. roč. 119, s. 193–224.

KOENIG, Walter D., 1991. Levels of Female Choice in the White-Tailed Skimmer *Plathemis Lydia* (Odonata: Libellulidae). *Behaviour.*, roč. 119, č. 3, s. 193–224.

KRISKA, György, Zoltán CSABAI, Pál BODA, Péter MALIK a Gábor HORVÁTH, 2006. Why do red and dark-coloured cars lure aquatic insects? The attraction of water insects to car paintwork explained by reflection-polarization signals. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society.*, roč. 273, č. 1594, s. 1667–71.

KUMAR, A., 1978. Field notes on the Odonata around a fresh water lake in western Himalayas. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* roč. 74, s. 506–510.

LEMPERT, J., 1988. Untersuchungen zur Fauna, Ökologie und zum Fortpflanzungsverhalten von Libellen (Odonata) an Gewässern des tropischen Regenwaldes in Liberia, Westafrika. B.m. Bonn.

LONG, R., 1991. An observation of an apparently water-diving dragonfly. *JBDS*. roč. 5, s. 34.

MACHADO, A B M, 1966. Ecological studies on the larva of the plant-breeding damselfly *Roppaneura beckeri* Santos. *Abstr. 4th. Int. Symp. Odonatol., Gainesville, Florida*. roč. 11.

MARCO JR., Paulo de a Daniela C. RESENDE, 2004. Cues for territory choice in two tropical dragonflies. *Neotropical Entomology.*, roč. 33, č. 4, s. 397–401.

MARDEN, J. H., 1989. Bodybuilding dragonflies: cost and benefits of maximizing flight muscle. *Physiological zoology*. roč. 39, s. 954–959.

MARDEN, J. H. a J. R. COBB, 2004. Territorial and mating success of dragonfly that vary in muscle power output and presence of gregarine gut parasites. *Animal behaviour*. roč. 68, s. 857–865.

MARDEN, J. H. a Jonathan K. WAAGE, 1990. Escalated damselfly territorial contests are genetic wars of attrition. *Animal behaviour*. roč. 39, s. 954–959.

MARTENS, Andreas, 1989. Aggregation of tandems in *Coenagrion pulchellum* (Van der Linden, 1825) during oviposition (Odonata: Coenagrionidae). *Zool. Anz.* roč. 223, s. 293–302.

- MARTENS, Andreas, 1992. Aggregationen von *Platycnemis pennipes* (Pallas) während der Eiablage (Odonata: Platycnemididae). *DrT, Univ. Carolo-Wilhelmina, Braunschweig, Germany*.
- MARTENS, Andreas, 1993. Influence of conspecifics and plant structures on oviposition site selection in *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*. roč. 22, s. 487–494.
- MARTENS, Andreas, 1994. Field experiments on aggregation behaviour and oviposition in *Coenagrion puella* (L.) (Zygoptera: Coenagrionidae). *AOd.* roč. 6, s. 49–58.
- MCMILLAN, Victoria E., 2000. Aggregating Behavior During Oviposition in the Dragonfly *Sympetrum vicinum* (Hagen) (Odonata: Libellulidae). *The American Midland Naturalist.*, roč. 144, č. 1, s. 11–18.
- MICHIELS, Nico K. a André A. DHONDT, 1990. Costs and benefits associated with oviposition site selection in the dragonfly *Sympetrum danae* (Odonata: Libellulidae). *Animal Behaviour*. 10., roč. 40, č. 4, s. 668–678.
- MILLER, P. L. a A. K. MILLER, 1988. Reproductive behaviour and two modes of oviposition in *Phaon iridipennis* (Burmeister) (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica*. roč. 17, s. 187–194.
- MOKRUSHOV, P. A., 1987. The role of the visual stimuli in mating partner recognition in dragonfly *Sympetrum*. *Ir. Vest. Zool.* roč. 4, s. 52–57.
- MOKRUSHOV, P. A., 1992. Visual stimuli in behaviour of dragonflies - Recognition of moving conspecifics individuals in *Lestes* dragonflies. *Ir. Es. Vest. Zool.* roč. 1, s. 39–45.
- MUNGA, S., N. MINKAWA, G. ZHOU, O. O. BARRACK, A. K. GITHEKO a G. YAN, 2006. Effects of larval competitors and predators on oviposition site selection of *Anopheles gambiae* sensu stricto. *J. Med. Entomol.* roč. 43, s. 221–224.
- NILSSON, A. N., 2005. Aquatic insects of North Europe: a taxonomic handbook. *CD-ROM ed. Stenstrup, Denmark: Apollo Books, 1 CD-ROM*.
- OTTOLENGHI, C., 1987. Reproductive behaviour of *Sympetrum striolatum* (Charp.) at an artificial pond in northern Italy (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica*. roč. 16, s. 297–306.
- PAJUNEN, V. I., 1964. Mechanism of sex recognition in *Leucorrhinia dubia* V.d. Lind. with notes on the reproductive isolation between *L. dubia* and *L. rubicunda* L. (Odon., Libellulidae). *Ann. Zool. Fenn.* č. 1, s. 55–71.
- PEROUTKA, Miroslav, 2010. *Jak významné jsou kanibalismus a intraguild predace ve společenstvech vodního hmyzu?* B.m. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích.
- PETRANKA, J. W. a K. FAKHOURY, 1991. Evidence of a chemically-mediated avoidance response of ovipositing insects to blue-gills and green frog tadpoles. *Copeia*. s. 234–239.

- RAIHANI, G, M A SERRANO-MENESES a A CÓRDOBA-AGUILAR, 2008. Male mating tactics in the American rubyspot damselfly: territoriality, nonterritoriality and switching behaviour. *Animal Behaviour.*, 6., roč. 75, č. 6, s. 1851–1860.
- REHFELDT, G.E., 1992. Aggregation during oviposition and predation risk in *Sympetrum vulgatum* L. (Odonata: Libellulidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology.* 5., roč. 30, č. 5.
- REHFELDT, GE, 1996. Copulation, oviposition site selection and predation risk in the dragonfly species *Crocothemis erythraea* (Odonata: Libellulidae). *ENTOMOLOGIA GENERALIS.*, roč. 20, č. 4, s. 263–270.
- ROFF, D A, 2002. *Life history evolution*. Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. Sunderland.
- ROUQUETTE, James R. a David J. THOMPSON, 2005. Habitat associations of the endangered damselfly, *Coenagrion mercuriale*, in a water meadow ditch system in southern England. *Biological Conservation.*, roč. 123, č. 2, s. 225–235.
- ROWE, R. J., 1988. Alternative oviposition behaviours in three New Zealand corduliid dragonflies: their adaptive significance and implications for male mating tactics. *ZJLS.* roč. 92, s. 43–66.
- SAMWAYS, Michael J., 1993. Dragonflies (Odonata) in taxic overlays and biodiversity conservation. In: K. J. GASTON, T. R. NEW a M. J SAMWAYS, ed. *Perspectives on insect conservation*. Andover: Intercept Press, s. 111–123.
- SILBERBUSH, Alon a Leon BLAUSTEIN, 2008. Oviposition habitat selection by a mosquito in response to a predator: are predator-released kairomones air-borne cues? *Journal of vector ecology : Journal of the Society for Vector Ecology.* roč. 33, č. 1, s. 208–211.
- SILBERBUSH, Alon a Leon BLAUSTEIN, 2011. Mosquito females quantify risk of predation to their progeny when selecting an oviposition site. *Functional Ecology.*, roč. 25, č. 5, s. 1091–1095.
- SIVA-JOTHY, M. T., 1987. Variation in copulation duration and the resultant degree of sperm removal in *Orthetrum cancellatum* (L.) (Libellulidae: Odonata). *Behavioral Ecology and Sociobiology.* roč. 20, č. 2, s. 147–151.
- SIVA-JOTHY, M. T., 1999. How wing pigmentation may affect reproductive success via female choice in calopterygid damselfly (Zygoptera). *Behaviour.* roč. 136, s. 1365–1377.
- SLIFER, E. H. a S. S. SEKHON, 1972. Sense organs on antennal flagella of damselflies and dragonflies (Odonata). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* roč. 1, s. 289–300.
- SOUKUP, Pavel, 2013. *Vliv mezidruhových interakcí na kolonizaci drobných stojatých vod*. B.m. The University of South Bohemia.

- STAV, G, L BLAUSTEIN a Y MARGALIT, 2000. Influence of nymphal *Anax imperator* (Odonata: Aeshnidae) on oviposition by the mosquito *Culiseta longiareolata* (Diptera: Culicidae) and community structure in temporary pools. *Journal of vector ecology : journal of the Society for Vector Ecology*. roč. 25, s. 190–202. ISSN 1081-1710.
- STAV, Gil., Leon. BLAUSTEIN a Joel. MARGALITH, 1999. Experimental evidence for predation risk sensitive oviposition by a mosquito, *Culiseta longiareolata*. *Ecological Entomology*. 5., roč. 24, č. 2, s. 202–207.
- STERNBERG, K, 1990. Autökologie von sechs Libellenarten der Moore und Hochmoore des Schwarzwaldes und Ursachen ihrer Moorbindung. *DrT, Albert-Ludwigs- Univ., Freiburg, Germany*.
- SUHINEN, Jukka, J. Rantala MARKUS a Honkavaara JOHANNA, 2008. Territoriality in Odonates. In: Alex CORDOBA-AGUILAR, ed. *Dragonflies and Damselflies: Model organisms for Ecological and Evolutionary Research*. Oxford: Oxford University Press, s. 203–217.
- SWITZER, Paul V., 1997a. Factors affecting site fidelity in a territorial animal, *Perithemis tenera*. *Animal Behaviour*. roč. 53, č. September 1995, s. 865–877.
- SWITZER, Paul V., 1997b. Past reproductive success affects future habitat selection. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. roč. 40, č. 1, s. 307–312. 6
- SWITZER, Paul V., 2002a. Individual Variation in the Duration of Territory Occupation by Males of the Dragonfly *Perithemis tenera* (Odonata: Libellulidae). *Annals of the Entomological Society of America*., roč. 95, č. 5, s. 628–636.
- SWITZER, Paul V., 2002b. Territory quality, habitat selection, and competition in the amberwing dragonfly, *Perithemis tenera* (Say) (Odonata : Libellulidae): Population patterns as a consequence of individual behavior. *JOURNAL OF THE KANSAS ENTOMOLOGICAL SOCIETY*., roč. 75, č. 3, s. 145–157.
- SWITZER, Paul V., 2004. Fighting behaviour and prior residency advantage in territorial dragonfly, *Perithemis tenera*. *Ethology Ecology & Evolution*.
- SWITZER, Paul V., 2005. Possible settlement benefits related to site fidelity for the territorial dragonfly, *Perithemis tenera* (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica*.
- UBUKATA, H., 1984. An experimental study of sex recognition in *Cordulia aenea amurensis* Selys (Anisoptera: Corduliidae). *Res. Pop. Ecol.* roč. 26, s. 285–301.
- VONESH, James R a Leon BLAUSTEIN, 2010. Implications of predator-induced shifts in mosquito oviposition site selection for vector control: a meta-analysis. *J. Ecol. Evol.* roč. 56.
- WAAGE, Jonathan K., 1975. Reproductive isolation and potential for character displacement in the damselflies, *Calopteryx maculata* and *C. aquabilis* (Odonata: Calopterygidae). *Syst. Zool.* roč. 24, s. 23–36.

- WALDHAUSER, Martin a Martin ČERNÝ, 2014. *Vážky České republiky - Příručka pro určování našich druhů a jejich larev*. 1. vyd. Vlašim: Základní organizace Českého svazu ochránců přírody Vlašim. ISBN 978-80-87964-00-2.
- WEISS, Linda, Christian LAFORSCH a Ralph TOLLRIAN, 2012. The taste of predation and the defences of prey. In: Christer BRONMARK a HANSSON. LARS-ANDERS, ed. *Chemical ecology in aquatic systems*. New York: Oxford University Press, s. 111–126.
- WELLBORN, Gary a., David K. SKELLY a Earl E. WERNER, 1996. Mechanisms Creating Community Structure Across a Freshwater Habitat Gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 11., roč. 27, č. 1, s. 337–363.
- WILDERMUTH, Hansruedi, 1992. Habitate und Habitatwahl der Grossen Moosjungfer (*Leucorrhinia pectoralis*) Charp. 1825 (Odonata: Libellulidae). *Z. Okol. Naturschutz*. roč. 1, s. 3–21.
- WILDERMUTH, Hansruedi, 1994. Habitatselektion bei Libellen. *AOd.* roč. 6, s. 223–257.
- WILDERMUTH, Hansruedi, 1996. Raumliche Trennung dreier Anisopteranarten an einem subalpinen Moorweiher. *Libellula*. roč. 15, s. 57–73.
- WILDERMUTH, Hansruedi, 1998. Dragonflies Recognize the Water of Rendezvous and Oviposition Sites by Horizontally Polarized Light: A Behavioural Field Test. *Naturwissenschaften*. 2.3., roč. 85, č. 6, s. 297–302.
- WILDERMUTH, Hansruedi a Gábor HORVÁTH, 2005. Visual deception of a male *Libellula depressa* by the shiny surface of a parked car (Odonata: Libellulidae). *International Journal of Odonatology*. roč. 8, s. 97–105.
- WILDERMUTH, Hansruedi a W. SPINNER, 1991. Visual cues in oviposition site selection by *Somatochlora arctica* (Zettstedt) (Anisoptera: Corduliidae). *Odonatologica*. roč. 20, s. 357–367.
- WILLIAMS, C E, 1980. *Perithemis tenera* in natural habitat. *Unpub. Ms.*
- WISSINGER, Scott A., 1988. Effects of food availability on larval development and inter-instar predation among larvae of *Libellula lydia* and *Libellula luctuosa* (Odonata: Anisoptera). *Canadian Journal of Zoology*., roč. 66, č. 2, s. 543–549
- WOLF, Larry L. a Edward C. WALTZ, 1993. Alternative mating tactics in male white-faced dragonflies: experimental evidence for behavioural assessment. *AnB.* roč. 46, s. 325–334.

Internetové zdroje:

[1] Dailymail. [online].2014 [citováno dne 1.3.2015]. Dostupné z [www:<http://www.dailymail.co.uk/sciencetech/article-1200054/Longest-insect-migration-dragonflies-fly-11-000-mile-round-trip-ocean.html>](http://www.dailymail.co.uk/sciencetech/article-1200054/Longest-insect-migration-dragonflies-fly-11-000-mile-round-trip-ocean.html)

[2] Mapy. [online].2015 [citováno dne 12.3.2015]. Dostupné z [www:<http://www.mapy.cz>](http://www.mapy.cz)

9 SEZNAM PŘÍLOH

Obrázek 25 – Experimentální tůně v roce 2013, vpravo vzadu tůň 99.

Obrázek 26 – Experimentální tůně v roce 2013, vpravo vzadu tůň 98.

Obrázek 27 – Rok 2013, detail jedné z experimentálních tůní, vzadu tůň 99.

Obrázek 28 – Rok 2013, detail tůně 98.

Obrázek 29 – Experimentální tůně na jaře roku 2014 (vlevo tůň 99, vzadu tůň 98).

Obrázek 30 – Experimentální tůně na podzim roku 2014 (vlevo tůň 99, vzadu tůň 98).

Obrázek 31 – Detail tůně 98 na podzim roku 2014.

Obrázek 32 – Detail tůně 99 na podzim roku 2014.

Tabulka 3 - Celkový počet jedinců jednotlivých druhů.

Tabulka 4 – Nejlepší GLM modely pro abundanci samců všech jedinců.

Tabulka 5 – Nejlepší GLM modely pro abundanci samců *Libellula depressa*.

Tabulka 6 – Nejlepší GLM modely pro počet nakladených vajec.

Tabulka 7 – Nejlepší binomické modely pro pravděpodobnost přítomnosti samce libovolného druhu.

Tabulka 8 – Nejlepší binomické modely pro pravděpodobnost přítomnosti samce *L. depressa*.

Tabulka 9 – Nejlepší GLM modely pro pravděpodobnost přítomnosti samice libovolného druhu.

Tabulka 10 – Nejlepší binomické modely pro pravděpodobnost přítomnosti samice *L. depressa*.

Tabulka 11 – Nejlepší binomické modely pro pravděpodobnost kladení libovolné samice.

Tabulka 12 – Nejlepší binomické modely pro pravděpodobnost kladení samice *L. depressa*.

10 PŘÍLOHY



Obrázek 25 – Experimentální tůň v roce 2013, vpravo vzadu tůň 99.



Obrázek 26 – Experimentální tůň v roce 2013, vpravo vzadu tůň 98.



Obrázek 27 – Rok 2013, detail jedné z experimentálních tůň, vzadu tůň 99.



Obrázek 28 – Rok 2013, detail tůně 98.



Obrázek 29 – Experimentální tůňe na jaře roku 2014 (vlevo tůň 99, vzadu tůň 98).



Obrázek 30 – Experimentální tůňe na podzim roku 2014 (vlevo tůň 99, vzadu tůň 98).



Obrázek 31 – Detail tůň 98 na podzim roku 2014.



Obrázek 32 – Detail tůň 99 na podzim roku 2014.

Tabulka 7 - Celkový počet jedinců jednotlivých druhů. Počet jedinců: = samci, ag = tandemy, g = samice, j = juvenilní jedinec, n = pohlaví neurčeno.

Druh	2013						2014					2013+2014	
	a	ag	g	j	n	Celkem	a	ag	g	j	n		Celkem
<i>Aeshna cyanea</i>	11					11	5					5	16
<i>Aeshna grandis</i>	1		1		2	4	1		2			3	7
<i>Aeshna mixta</i>					2	2		4				4	6
<i>Aeshna</i> sp.					1	1				2		2	3
<i>Anax imperator</i>					1	1	3		1	1		5	6
<i>Calopteryx splendens</i>	2					2							2
<i>Calopteryx virgo</i>							1					1	1
<i>Coenagrion puella</i>	11		1			12	46	26	3			75	87
<i>Coenagrion pulchellum</i>	8					8							8
<i>Coenagrion</i> sp.					5	5							5
<i>Cordulia aenea</i>									1			1	1
<i>Enallagma cyathigerum</i>	41	16	10			67	53	8	3			64	131
<i>Ischnura elegans</i>					2	2	19		4			23	25
<i>Ischnura pumilio</i>	5	1			1	7	10	2	7			19	26
<i>Lestes viridis</i>			1			1							1
<i>Libellula depressa</i>	279	10	43			332	379	14	100			493	825
<i>Libellula quadrimaculata</i>	1					1	3	2	8			13	14
<i>Libellula</i> sp.					1	1							1
<i>Orthetrum albistylum</i>	1					1	4	8	2			14	15
<i>Orthetrum brunneum</i>							1					1	1
<i>Orthetrum cancellatum</i>							19	2	3		1	25	25
<i>Orthetrum</i> sp.					1	1	2					2	3
<i>Sympetrum danae</i>	2		4		1	7					1	1	8
<i>Sympetrum sanguineum</i>			1			1							1
<i>Sympetrum</i> sp.	2	6		2	4	14	2				1	3	17
<i>Sympetrum striolatum</i>	4	2	5		2	13	4					4	17
<i>Sympetrum vulgatum</i>	7	2	1		1	11	18	17	5	2		42	53
Neurčený druh							6					6	6
Celkem	375	37	67	2	24	505	576	83	139	5	3	806	1311

Tabulka 8 – Nejlepší GLM modely pro abundanci samců všech jedinců. Modely: 1 = $A \sim \text{rok}$, 2 = $A \sim \text{rok} + \text{rok} * \text{veg} * \text{pred}$, 3 = $A \sim \text{rok} + \text{rok} * \text{vzdálenost od 98}$, 4 = $A \sim \text{rok} + \text{rok} * \text{veg}$, 5 = $A \sim \text{rok} * \text{veg} * \text{pred}$. Vysvětlivky: A = abundance všech jedinců, , veg = vegetace, pred = predátor, Koeficienty modelu: Intercept = koeficient pro tůň bez predátora i vegetace v roce 2014; $\Delta(\text{rok})$ = odlišnost roku 2013 od roku 2014, ^a = přítomnost predátora i vegetace v roce 2013, ^b = přítomnost predátora resp. vegetace v roce 2013, ^c = vzdálenost od tůň 98 v roce 2013, X = průměrná hodnota koeficientu.

Model	Hodnota AIC	Koeficient	Hodnota ($\bar{x} \pm \text{SE}$)	P
1	1662,90	rok 2014	0,17±0,02	< 10⁻⁶
1	1662,90	$\Delta(\text{rok})$	-0,09±0,02	10⁻⁶
2	1664,70	rok 2014	0,17±0,02	< 10⁻⁶
2	1664,70	$\Delta(\text{rok})$	-0,09±0,02	10⁻⁶
2	1664,70	rok*veg*pred ^a	0,01±0,02	0,39
3	1664,70	rok 2014	0,20±0,04	10⁻⁶
3	1664,70	$\Delta(\text{rok})$	-0,09±0,02	10⁻⁶
3	1664,70	rok*vzdálenost od 98 ^c	-0,00±0,00	0,40
4	1664,80	rok 2014	0,20±0,02	< 10⁻⁶
4	1664,80	$\Delta(\text{rok})$	-0,09±0,02	10⁻⁶
4	1664,80	rok*veg ^b	0,01±0,02	0,65
5	1644,85	rok 2014	0,20±0,02	< 10⁻⁶
5	1644,85	$\Delta(\text{rok})$	-0,09±0,02	10⁻⁶
5	1644,85	rok*veg*pred ^a	-0,00±0,02	0,82

Tabulka 9 – Nejlepší GLM modely pro abundanci samců *Libellula depressa*. Modely: 1 = A ~ rok, 2 = A ~ rok + rok*veg*pred, 3 = A ~ rok + rok*veg, 4 = A ~ rok + rok*vzdálenost od 98, 5 = A ~ rok*veg, 6 = A ~ rok*pred, 7 = A ~ rok*veg*pred, 8 = A ~ rok*pred. Vysvětlivky: A = abundance všech jedinců, veg = vegetace, pred = predátor. Koeficienty modelu: Intercept = koeficient pro tůň bez predátora i vegetace v roce 2014; Δ (rok) = odlišnost roku 2013 od roku 2014, ^a = přítomnost predátora resp. vegetace v roce 2013, ^b = vzdálenost od tůň 98 v roce 2013, ^c = přítomnost predátora i vegetace v roce 2013, X = průměrná hodnota koeficientu.

Model	Hodnota AIC	Koeficient	Hodnota (x \pm SE)	P
1	1239,50	Intercept	0,20\pm0,02	< 10⁻⁶
1	1239,50	Δ(rok)	-0,12\pm0,02	< 10⁻⁶
2	1241,10	Intercept	0,20\pm0,02	< 10⁻⁶
2	1241,10	Δ(rok)	-0,11\pm0,02	< 10⁻⁶
2	1241,10	rok*veg*pred ^c	0,02 \pm 0,02	0,27
3	1241,20	Intercept	0,20\pm0,02	< 10⁻⁶
3	1241,20	Δ(rok)	-0,12\pm0,02	< 10⁻⁶
3	1241,20	rok*veg ^a	-0,02 \pm 0,02	0,37
4	1241,20	Intercept	0,24\pm0,05	10⁻⁶
4	1241,20	Δ(rok)	-0,12\pm0,02	< 10⁻⁶
4	1241,20	rok*vzdálenost od 98	-0,00 \pm 0,00	0,38
5	1241,30	Intercept	0,20\pm0,02	< 10⁻⁶
5	1241,30	Δ(rok)	-0,11\pm0,02	10⁻⁶
5	1241,30	rok*veg ^a	-0,02 \pm 0,02	0,42
6	1241,40	Intercept	0,20\pm0,02	< 10⁻⁶
6	1241,40	Δ(rok)	-0,12\pm0,02	< 10⁻⁶
6	1241,40	rok*pred ^a	-0,01 \pm 0,02	0,62
7	1241,40	Intercept	0,20\pm0,02	< 10⁻⁶
7	1241,40	Δ(rok)	-0,12\pm0,02	< 10⁻⁶
7	1241,40	rok*veg*pred ^c	0,00 \pm 0,02	0,75
8	1241,40	Intercept	0,20\pm0,02	< 10⁻⁶
8	1241,40	Δ(rok)	-0,12\pm0,02	< 10⁻⁶
8	1241,40	rok*pred ^a	-0,00 \pm 0,02	0,80

Tabulka 10 – Nejlepší GLM modely pro počet nakladených vajec *L. depressa*. Modely: 1 = klad ~ rok + veg + pred + rok*veg + rok*pred + rok*veg*pred, 2 = klad ~ rok + veg + pred + rok*veg + rok*pred + rok*veg*pred + vzdálenost od 98. Vysvětlivky: klad = počet nakladených vajec, veg = vegetace, pred = predátor, Koeficienty modelu: Intercept = koeficient pro tůň bez predátora i vegetace v roce 2014; Δ (rok) = odlišnost roku 2013 od roku 2014, ^a = přítomnost predátora resp. vegetace v roce 2014, ^b = přítomnost predátora resp. vegetace v roce 2013, ^c = přítomnost predátora i vegetace v roce 2014, ^d = přítomnost predátora i vegetace v roce 2013, X = průměrná hodnota koeficientu.

Model	Hodnota AIC	Koeficient	Hodnota (X±SE)	P
1	4913,70	Intercept	3,42±0,13	< 10⁻⁶
1	4913,70	Δ(rok)	0,27±0,13	0,04
1	4913,70	veg ^a	-0,21±0,13	0,10
1	4913,70	pred ^a	-0,07±0,13	0,60
1	4913,70	rok*veg^b	-0,27±0,13	0,04
1	4913,70	rok*pred ^b	0,14±0,13	0,28
1	4913,70	veg*pred^c	0,28±0,13	0,03
1	4913,70	rok*veg*pred ^d	-0,06±0,13	0,66
2	4915,50	Intercept	3,43±0,24	< 10⁻⁶
2	4915,50	Δ (rok)	0,26±0,24	0,28
2	4915,50	veg ^a	-0,21±0,13	0,11
2	4915,50	pred ^a	-0,07±0,13	0,60
2	4915,50	rok*veg^b	-0,27±0,13	0,04
2	4915,50	rok*pred ^b	0,14±0,13	0,28
2	4915,50	veg*pred^c	0,28±0,13	0,03
2	4915,50	rok*veg*pred ^d	-0,06±0,13	0,66
2	4915,50	vzdálenost od 98	-0,00±0,01	0,95

Tabulka 7 – Nejlepší binomické modely pro pravděpodobnost přítomnosti samce libovolného druhu. Modely: 1 = $A \sim \text{rok} + \text{veg} + \text{pred} + \text{rok}*\text{veg} + \text{rok}*\text{veg}*\text{pred} + \text{vzdálenost od 98}$, 2 = $A \sim \text{veg} + \text{pred} + \text{rok}*\text{veg} + \text{rok}*\text{veg}*\text{pred} + \text{vzdálenost od 98}$. Vysvětlivky: A = pravděpodobnost přítomnosti, veg = vegetace, pred = predátor, Koeficienty modelu: Intercept = koeficient pro tůň bez predátora i vegetace v roce 2014; Δ (rok) = odlišnost roku 2013 od roku 2014, ^a = přítomnost predátora resp. vegetace v roce 2014, ^b = přítomnost predátora resp. vegetace v roce 2013, ^c = přítomnost predátora i vegetace v roce 2013, X = průměrná hodnota koeficientu.

Model	Hodnota AIC	Koeficient	Hodnota (X±SE)	P
1	3327,90	Intercept	2,44±0,12	< 10⁻⁶
1	3327,90	Δ (rok)	-0,07±0,05	0,1
1	3327,90	veg^a	0,11±0,05	0,01
1	3327,90	pred ^a	0,08±0,05	0,08
1	3327,90	rok*veg^b	0,15±0,05	0,002
1	3327,90	rok*veg*pred ^c	-0,09±0,05	0,06
1	3327,90	vzdálenost od 98	-0,00±0,00	0,007
2	3328,30	Intercept	2,45±0,12	< 10⁻⁶
2	3328,30	veg^a	0,12±0,05	0,009
2	3328,30	pred ^a	0,08±0,05	0,09
2	3328,30	rok*veg^b	0,15±0,05	0,0001
2	3328,30	rok*veg*pred ^c	-0,09±0,05	0,06
2	3328,30	vzdálenost od 98	-0,00±0,00	0,007

Tabulka 8 – Nejlepší binomické modely pro pravděpodobnost přítomnosti samce *L. depressa*. Modely: 1 = $A \sim \text{rok} + \text{veg} + \text{rok}*\text{veg} + \text{rok}*\text{veg}*\text{pred} + \text{vzdálenost od 98}$, 2 = $A \sim \text{rok} + \text{veg} + \text{rok}*\text{veg} + \text{vzdálenost od 98}$. Vysvětlivky: A = pravděpodobnost přítomnosti, veg = vegetace, pred = predátor, Koeficienty modelu: Intercept = koeficient pro tůň bez predátora i vegetace v roce 2014; Δ (rok) = odlišnost roku 2013 od roku 2014, ^a = přítomnost predátora resp. vegetace v roce 2014, ^b = přítomnost predátora resp. vegetace v roce 2013, ^c = přítomnost predátora i vegetace v roce 2013, X = průměrná hodnota koeficientu.

Model	Hodnota AIC	Koeficient	Hodnota (X±SE)	P
1	2768,80	Intercept	2,68±0,14	< 10⁻⁶
1	2768,80	Δ(rok)	-0,16±0,05	0,003
1	2768,80	veg^a	0,13±0,05	0,02
1	2768,80	rok*veg^b	0,14±0,05	0,01
1	2768,80	rok*veg*pred ^c	-0,08±0,05	0,1
1	2768,80	vzdálenost od 98	-0,00±0,00	0, 03
2	2787,30	Intercept	2,68±0,14	< 10⁻⁶
2	2787,30	Δ(rok)	-0,15±0,05	0,003
2	2787,30	veg^a	0,13±0,05	0,01
2	2787,30	rok*veg^b	0,13±0,05	0,01
2	2787,30	vzdálenost od 98	-0,00±0,00	0,02

Tabulka 9 – Nejlepší GLM modely pro pravděpodobnost přítomnosti samice libovolného druhu. Modely: 1 = $A \sim \text{rok} + \text{rok}*\text{veg} + \text{rok}*\text{veg}*\text{pred} + \text{vzdálenost od 98}$, 2 = $A \sim \text{rok} + \text{rok}*\text{veg} + \text{vzdálenost od 98}$. Vysvětlivky: A = pravděpodobnost přítomnosti, veg = vegetace, pred = predátor, Koeficienty modelu: Intercept = koeficient pro tůně bez predátora i vegetace v roce 2014; $\Delta(\text{rok})$ = odlišnost roku 2013 od roku 2014, ^a = přítomnost predátora resp. vegetace v roce 2013, ^b = přítomnost predátora i vegetace v roce 2013, X = průměrná hodnota koeficientu.

Model	Hodnota AIC	Koeficient	Hodnota (X±SE)	P
1	1464,20	Intercept	3,86±0,21	< 10⁻⁶
1	1464,20	$\Delta(\text{rok})$	0,33±0,09	0,0002
1	1464,20	rok*veg^a	0,19±0,08	0,04
1	1464,20	rok*veg*pred ^b	-0,06±0,13	0,1
1	1464,20	vzdálenost od 98	-0,12±0,08	0,06
2	1464,60	Intercept	3,87±0,22	< 10⁻⁶
2	1464,60	$\Delta(\text{rok})$	0,33±0,09	0,0002
2	1464,60	rok*veg^a	0,17±0,08	0,02
2	1464,60	vzdálenost od 98	-0,01±0,00	0,04

Tabulka 10 – Nejlepší binomické modely pro pravděpodobnost přítomnosti samice *L. depressa*. Modely: 1 = $A \sim \text{rok} + \text{rok}*\text{veg} + \text{rok}*\text{veg}*\text{pred}$, 2 = $A \sim \text{rok} + \text{rok}*\text{veg} + \text{vzdálenost od 98}$. Vysvětlivky: A = pravděpodobnost přítomnosti, veg = vegetace, pred = predátor, Koeficienty modelu: Intercept = koeficient pro tůně bez predátora i vegetace v roce 2014; $\Delta(\text{rok})$ = odlišnost roku 2013 od roku 2014, ^a = přítomnost predátora resp. vegetace v roce 2013, ^b = přítomnost predátora i vegetace v roce 2013, X = průměrná hodnota koeficientu.

Model	Hodnota AIC	Koeficient	Hodnota (X±SE)	P
1	1170,75	Intercept	3,80±0,10	< 10⁻⁶
1	1170,75	$\Delta(\text{rok})$	0,35±0,10	0,0006
1	1170,75	rok*veg^a	0,20±0,07	0,03
1	1170,75	rok*veg*pred ^b	-0,13±0,09	0,1
2	1170,80	Intercept	4,10±0,25	< 10⁻⁶
2	1170,80	$\Delta(\text{rok})$	0,35±0,10	0,0006
2	1170,80	rok*veg^a	0,18±0,09	0,04
2	1170,80	vzdálenost od 98	-0,01±0,00	0,2

Tabulka 11 – Nejlepší binomické modely pro pravděpodobnost kladení libovolné samice. Modely: 1 = klad ~ rok + rok*veg, 2 = klad ~ rok, 3 = klad ~ rok + veg + rok*veg, 4 = klad ~ rok + rok*veg + vzdálenost od 98, 5 = klad ~ rok + vzdálenost od 98, 6 = klad ~ rok + pred + rok*veg, 7 = klad ~ rok + rok*veg + rok*veg*pred. Vysvětlivky: klad = počet nakladených vajec, veg = vegetace, pred = predátor, Koeficienty modelu: Intercept = koeficient pro tůně bez predátora i vegetace v roce 2014; $\Delta(\text{rok})$ = odlišnost roku 2013 od roku 2014, ^a = přítomnost predátora resp. vegetace v roce 2014, ^b = přítomnost predátora resp. vegetace v roce 2013, ^c = přítomnost predátora i vegetace v roce 2013, X = průměrná hodnota koeficientu.

Model	Hodnota AIC	Koeficient	Hodnota ($\bar{X} \pm \text{SE}$)	P
1	1119,10	Intercept	3,86±0,11	< 10⁻⁶
1	1119,10	$\Delta(\text{rok})$	0,41±0,11	0,0002
2	1119,90	Intercept	3,86±0,11	< 10⁻⁶
2	1119,90	$\Delta(\text{rok})$	0,41±0,11	0,0002
2	1119,90	pred ^a	0,10±0,09	0,3
3	1120,00	Intercept	3,86±0,11	< 10⁻⁶
3	1120,00	$\Delta(\text{rok})$	0,41±0,11	0,0002
3	1120,00	veg ^a	0,17±0,12	0,1
3	1120,00	rok*veg ^b	0,18±0,12	0,1
4	1120,20	Intercept	3,86±0,11	< 10⁻⁶
4	1120,00	$\Delta(\text{rok})$	0,41±0,11	0,0002
4	1120,00	rok*pred ^b	-0,09±0,09	0,3
5	1120,30	Intercept	3,86±0,11	< 10⁻⁶
5	1120,30	$\Delta(\text{rok})$	0,41±0,11	0,0002
5	1120,30	rok*veg ^b	0,09±0,09	0,4
6	1120,35	Intercept	3,86±0,11	< 10⁻⁶
6	1120,35	$\Delta(\text{rok})$	0,41±0,11	0,0002
6	1120,35	rok*veg*pred ^c	-0,08±0,09	0,4
7	1120,40	Intercept	3,86±0,11	< 10⁻⁶
7	1120,40	$\Delta(\text{rok})$	0,41±0,11	0,0002
7	1120,40	vzdálenost od 98	-0,00±0,00	0,4

Tabulka 12 – Nejlepší binomické modely pro pravděpodobnost kladení samice *L. depressa*. Modely: 1 = klad ~ rok + rok*veg, 2 = klad ~ rok, 3 = klad ~ rok + veg + rok*veg, 4 = klad ~ rok + rok*veg + vzdálenost od 98, 5 = klad ~ rok + vzdálenost od 98, 6 = klad ~ rok + pred + rok*veg, 7 = klad ~ rok + rok*veg + rok*veg*pred. Vysvětlivky: klad = počet nakladených vajec, veg = vegetace, pred = predátor, Koeficienty modelu: Intercept = koeficient pro tůně bez predátora i vegetace v roce 2014; $\Delta(\text{rok})$ = odlišnost roku 2013 od roku 2014, ^a = přítomnost predátora resp. vegetace v roce 2014, ^b = přítomnost predátora resp. vegetace v roce 2013, ^c = přítomnost predátora i vegetace v roce 2013, X = průměrná hodnota koeficientu.

Model	Hodnota AIC	Koeficient	Hodnota ($\bar{X} \pm \text{SE}$)	P
1	1012,75	Intercept	3,96±0,11	< 10⁻⁶
1	1012,75	$\Delta(\text{rok})$	0,32±0,11	0,004
1	1012,75	rok*veg ^b	0,15±0,09	0,1
2	1012,90	Intercept	3,94±0,13	< 10⁻⁶
2	1012,90	$\Delta(\text{rok})$	0,32±0,11	0,004
3	1013,40	Intercept	3,94±0,13	< 10⁻⁶
3	1013,40	$\Delta(\text{rok})$	0,32±0,11	0,004
3	1013,40	rok*veg ^b	0,21±0,11	0,07
3	1013,40	veg ^a	0,13±0,11	0,24
4	1013,60	Intercept	4,20±0,27	< 10⁻⁶
4	1013,60	$\Delta(\text{rok})$	0,32±0,11	0,004
4	1013,60	rok*veg ^b	0,14±0,09	0,15
4	1013,60	vzdálenost od 98	-0,00±0,00	0,3
5	1013,60	Intercept	4,20±0,27	< 10⁻⁶
5	1013,60	$\Delta(\text{rok})$	0,32±0,11	0,004
5	1013,60	vzdálenost od 98	-0,00±0,00	0,3
6	1013,80	Intercept	3,96±0,11	< 10⁻⁶
6	1013,80	$\Delta(\text{rok})$	0,32±0,11	0,004
6	1013,80	pred ^a	0,09±0,09	0,3
6	1013,80	rok*veg ^b	0,14±0,09	0,1
7	1013,80	Intercept	3,96±0,11	< 10⁻⁶
7	1013,80	$\Delta(\text{rok})$	0,32±0,11	0,004
7	1013,80	rok*veg ^b	0,15±0,11	0,1
7	1013,80	rok*veg*pred ^c	-0,09±0,09	0,3