

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



**Martina Šretrová**

**Potravní ekologie sladkovodních ploštic (Heteroptera: Nepomorpha)**  
**Feeding ecology of freshwater Heteroptera (Nepomorpha)**

**Bakalářská práce**

Vedoucí bakalářské práce: RNDr. Veronika Sacherová, Ph.D.

Praha, 2018

**Charles University**  
**Faculty of Science**

## Prohlášení

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

V Praze, 16. 8. 2018

## Poděkování

Moje největší poděkování patří vedoucí práce RNDr. Veronice Sacherové, Ph.D. za trpělivost a ochotnou pomoc.

Ráda bych poděkovala také rodině a přátelům za to, že vždy podporovali má rozhodnutí.

## Abstrakt

Tato bakalářská práce se zaměřuje na ploštice ze skupiny Nepomorpha žijící ve sladkých vodách, konkrétně na čeledi a jejich nejběžnější zástupce, které nalzáme v České republice. Hlavním tématem této práce je zmapování potravních ekologií, které vodní ploštice využívají. Lze u nich pozorovat různé způsoby obživy, jako je fytofagie, masožravost a omnivorie. Nejdůležitější strategií, kterou využívá většina vodních ploštic, je predace. S tímto chováním se pojí morfologické adaptace, jako modifikace ústního ústrojí a předních končetin. Dále jsou v práci podrobněji popsány způsoby získávání a zpracovávání kořisti. V neposlední řadě je zde diskutován vliv predátorů na jejich kořist. Speciální kapitola je pak věnována čeledi Corixidae, která se od ostatních liší morfologicky i ekologicky.

## Klíčová slova

Nepomorpha, potravní ekologie, predace, ústní ústrojí, vodní ploštice

## Abstract

This bachelor thesis focuses on the aquatic Nepomorpha living in freshwater, especially on the most common representatives from families, which we can find in the Czech Republic. The main theme of this work is the mapping of the feeding ecology of water-bugs. Various feeding strategies can be observed, such as phytophagy, carnivory and omnivory. The most important strategy used by most water-bugs is predation. This behavior is related to morphological adaptations, such as modifications of the mouthparts and forelegs. Ways of obtaining and processing prey are described in detail and the influence of predators on their prey is discussed. A special chapter is dedicated to the Corixidae family, which differs morphologically and ecologically from other families.

## Key words

Nepomorpha, feeding ecology, predation, mouthparts, water-bugs

## Obsah

1 Úvod.....	1
2 Heteroptera.....	2
3 Nepomorpha.....	2
3.1 Fylogeneze.....	2
3.2 Skupiny a zástupci.....	3
3.2.1 Nepidae.....	3
3.2.2 Corixidae.....	4
3.2.3 Naucoridae.....	4
3.2.4 Aphelocheiridae.....	4
3.2.5 Notonectidae.....	4
3.2.6 Pleidae.....	5
4. Predace u Nepomorpha.....	6
4.1 Ancestrální způsob obživy.....	6
4.2 Zpracování kořisti a trávení.....	6
4.3 Adaptace pro dravý způsob života.....	7
4.3.1 Ústní ústrojí.....	7
4.3.2 První pár končetin.....	11
5. Potravní ekologie.....	13
5.1 Predátoři z infrařádu Nepomorpha.....	13
5.2 Corixidae.....	15
5.3 Dravé ploštice a jejich vliv na populace kořisti.....	18
5.3.1 <i>Notonecta maculata</i> .....	19
5.4 Nepomorpha jako vrcholoví predátoři.....	20
6. Závěr.....	22
Použitá Literatura.....	23

# 1 Úvod

Tato bakalářská práce se zaměřuje na ploštice ze skupiny Nepomorpha žijící ve sladkých vodách. Na počátku je infrařád Nepomorpha fylogeneticky zařazen a jsou určeny vztahy mezi příbuznými skupinami. Dále jsou vymezeny čeledi vodních ploštic, kterými se práce bude zabývat. Jedná se o skupiny a jejich nejběžnější zástupce, které nalézáme v České republice.

Hlavním tématem této práce je zmapování potravních ekologií, které vodní ploštice využívají. Lze u nich pozorovat různé způsoby obživy, jako je fytofagie, masožravost a omnivorie. S tím se pojí i rozdílné strategie, jak ploštice svou potravu získávají. K tomu, aby se u zástupců této skupiny mohlo vyskytovat více rozličných strategií, jim napomáhá bodavě-savé ústní ústrojí, které najdeme u nich a u jejich blízkých příbuzných. Protože se vodní ploštice nejčastěji živí predací, popisuje tato práce převážně ty zástupce, kteří ji upřednostňují. S touto strategií se pojí mnoho přizpůsobení, které jsou detailně rozepsány v dílčích kapitolách. Jednou z nejdůležitějších adaptací jsou speciální modifikace jejich ústního ústrojí, které jim napomáhají při zpracování kořisti. Stejně tak je pro predaci důležitá schopnost chycení a udržení kořisti, k čemuž napomáhají ideálně konstruované přední končetiny. Následující části práce se věnují přímo predátorům a způsobům, jakými svou kořist získávají a jak ji zpracovávají. Zvláštní kapitola je pak věnována čeledi Corixidae, protože její zástupci se výrazně odlišují od ostatních čeledí ze skupiny Nepomorpha. Některé druhy z čeledi Corixidae totiž patří mezi ty, které se živí fytofágně a omnivorně. Vzhledem k tomu, že nejvýznamnější roli v ekosystémech mají dravé ploštice, věnují se následující kapitoly jejich vlivu na populace kořisti. Jsou totiž velmi významnými dravci ve sladkovodních společenstvech a za určitých podmínek se dokonce mohou stát vrcholovými predátory.

Vzhledem k tomu, že na téma způsobu obživy u nás zastoupených sladkovodních ploštic nebyla vytvořena žádná komplexní práce, ráda bych v této literární rešerši poskytla ucelené informace o jejich potravních preferencích. Hlavním cílem je tedy shrnutí poznatků o potravní ekologii těchto ploštic, hlavně dravců.

## 2 Heteroptera

Řád Hemiptera (polokřídli) zahrnuje dva podřády – Heteroptera (Ploštice) a Homoptera (Stejnokřídli). Podřád Heteroptera zahrnuje především suchozemské skupiny (infrařády Dipsocoromorpha, Leptopodomorpha, Cimicomorpha, a Pentatomomorpha), ale i skupiny žijící na vodní hladině (infrařád Gerromorpha) a pod vodní hladinou (infrařád Nepomorpha) (Protić 2011). Parafyletický podřád Homoptera zahrnuje Sternorrhyncha (mšicosaví), Auchenorrhyncha (křísi) a Coleorrhyncha.

Ze skupiny hmyzu s nedokonalou proměnou mají ploštice největší diverzitu

(Schuh a Slater 1996). Obsahují přes čtyřicet dva tisíc druhů (Weirauch et al. 2018) a stále jsou popisovány nové (Protić 2011). Jejich rozšíření je celosvětové (Schuh a Slater 1996).

Ploštice mají bodavě savé ústní ústrojí. Jsou specializované na široké spektrum potravy. Některé jsou dravé a živí se na jiných členovcích, případně i obratlovcích. Jiné jsou mycetofágní nebo fytofágní (Weirauch et al. 2018).

## 3 Nepomorpha

Jedná se o pravé vodní ploštice, které se vyskytují pod vodní hladinou. Poprvé byla tato skupina zaznamenána v 19. století a dnes je popsáno okolo 2400 druhů rozdělených do 11–13 čeledí v závislosti na způsobu klasifikace (Weirauch et al. 2018). Kromě nadčeledi Ochterioidea se alespoň u některých zástupců ostatních čeledí vyskytují plovací končetiny. Díky přizpůsobení k životu ve vodním prostředí došlo u infrařádu Nepomorpha k redukci tykadel (Schuh a Slater 1996). Ve všech čeledích nacházíme zástupce živící se predací (Papáček 2001).

### 3.1 Fylogeneze

V rámci infrařádu Nepomorpha jsou příbuzenské vztahy stále nejasné. Starší práce zakládaly fylogenezi především na morfologických znacích. Nejznámější prací využívající morfologii ploštic pro stanovení příbuzenských vztahů je německy psaná publikace *Systema cryptoceratorum phylogenicum* (Insecta, Heteroptera) od M. Mahnera z roku 1993. Je to první práce, která se zabývá systematickým popisem infrařádu Nepomorpha. K popisu vývojových vztahů využívá nejen morfologii, ale také ekologické charakteristiky. Mahner se domnívá, že tento infrařád je monofyletický (Andersen 1995).

V současné době se využívají i znaky genetické. Na základě zkoumání mitochondriálního genomu u zástupců z jednotlivých čeledí bylo zjištěno, že infrařád Nepomorpha není monofyletický (Hua et al. 2009). Z článku, ve kterém byla publikována tato informace, vychází další studie. Výzkum zde probíhal obdobně, ale s menšími obměnami zkoumaných zástupců. Závěr této studie naopak nevyvrací, že by mohl být infrařád Nepomorpha monofyletický (Li et al. 2014). Výsledky dalšího výzkumu, který se zabýval kompletním mitochondriálním genomem u Hemiptera, byly publikované v roce 2017. Zde už je skupina Nepomorpha považována za monofyletickou (Li et al. 2017).

Nejlépe mohou fylogenezi rekonstruovat studie, které kombinují morfologické a genetické znaky. Poprvé byla tato metoda použita pro infrařád Nepomorpha v roce 2004. V rámci genetické části studie byly sledované úseky 16S DNA a 28S rDNA. Morfologická data byla převzata z literatury. Genetická a morfologická data byla vyhodnocována jak zvlášť, tak i po sloučení. Na základě výsledků tohoto výzkumu autoři podporují hypotézu, že infrařád Nepomorpha je monofyletický (Hebsgaard et al., 2004). Za monofyletický pokládá taxon Nepomorpha i nejnovější studie. Pochází z roku 2017 a zabývá se celým řádem Heteroptera. V rámci této studie byla využita data z Gen Bank. Jednalo se o úseky ribozomální DNA nejčastěji sledované v rámci Heteroptera, konkrétně o 16S rDNA, 28S rDNA a 18S rDNA. Morfologických znaků byla zkoumána celá řada, například pozice a segmentace tykadel, přítomnost ocelli a jejich pozice, tvar a segmentace spodního pysku a mnoho dalších (Weirauch et al. 2018).

## 3.2 Skupiny a zástupci

Infrařád Nepomorpha zahrnuje 11 čeledí (Štys a Jansson 1988, podle Schuh a Slater 1996). Tato práce se bude zabývat pouze čeleděmi, jejichž zástupci se vyskytují v mírném podnebném pásu. Mezi tyto čeledě patří Corixidae, Nepidae, Naucoridae, Aphelocheridae, Notonectidae a Pleidae. Dále se bude specializovat hlavně na zástupce žijící v České republice.

### 3.2.1 Nepidae

Ploštice přezdívané „vodní škorpióni“ podle lapavých, anteriorně orientovaných nohou. Mají podlouhlé tělo velké do 4,5 cm. V této skupině s největší diverzitou v tropech (Schuh a Slater 1996) nalezneme okolo 260 druhů (Henry 2009). Žijí ve stojaté a mírně tekoucí vodě. Nejsou dobrými plavci, takže na kořist vyčkávají schované ve vegetaci (Schuh a Slater 1996).

### 3.2.2 Corixidae

Mají zploštělé tělo velké do 1,5 cm. Plavou hřbetní stranou těla směrem nahoru a jsou snadno rozeznatelné díky zadním plovacím nohám. Jednotlivé druhy jsou velmi specializované (Schuh a Slater 1996), je jich známo okolo 600 (Henry 2009) pocházejících převážně z Evropy a Ameriky. Na rozdíl od ostatních čeledí z infrařádu Nepomorpha se živí převážně rostlinným materiálem, jen některé druhy jsou dravé (Schuh a Slater 1996). Dobře známým, celosvětově rozšířeným rodem je *Sigara* (Papáček 2001).

### 3.2.3 Naucoridae

Mají oválné zploštělé tělo velikosti jen do 2 cm (Schuh a Slater 1996). Přední nohy jsou uzpůsobené lapání kořisti (Henry 2009), zadní nohy modifikované pro plavání (Schuh a Slater 1996). Mají vyvinutá křídla, ale nelétají (Protić 2011). Tato čeleď je rozšířená celosvětově, ale nejpočetnější je v tropech. Dohromady čítá přes 390 druhů. Najdeme je v různých typech vod – ve stojatých i prudce tekoucích (Schuh a Slater 1996) schované mezi ponořenými rostlinami (Henry 2009).

### 3.2.4 Aphelocheiridae

Podobají se zástupcům z čeledi Naucoridae. Mají zploštělé oválné tělo velké okolo 1 cm. Na rozdíl od ostatních vodních ploštic mají prodloužená tykadla a labium. Obývají bentos stojatých i mírně tekoucích vod (Schuh a Slater 1996). Celý život tráví pod vodní hladinou (Henry 2009). Tato čeleď čítající okolo 80 druhů (Henry 2009) je rozšířená pouze ve starém světě, a to především v tropech. Pouze některé zástupce najdeme i ve středních zeměpisných šířkách (Schuh a Slater 1996). Nejznámějším evropským zástupcem je *Aphelocheirus aestivalis* (Protić 2011).

### 3.2.5 Notonectidae

Mají podlouhlé zploštělé tělo do velikosti 1,5 cm a díky zadním plovacím nohám připomínají zástupce čeledi Corixidae. Nejvýraznějším znakem Notonectidae je způsob plavání dorzální stranou těla směrem dolů (Schuh a Slater 1996). Zástupce této čeledi najdeme celosvětově. Nejvíce jsou rozšířené jak v tropech, tak v mírném podnebném pásu (Schuh a Slater 1996) a zahrnují okolo 400 druhů (Henry 2009). Nejznámějším a celosvětově nejrozšířenějším rodem je *Notonecta* (Papáček 2001).

### **3.2.6 Pleidae**

Podobají se zástupcům Notonectidae, ale jsou mnohem menší, maximálně 3 mm, a postrádají typické plovací nohy. Plavou stejně jako Notonectidae dorzální stranou těla směrem dolů. Křídla mohou i nemusí být vyvinutá. Vyskytují se mezi vegetací ve stojaté vodě. Tato čeleď je široce rozšířená (Schuh a Slater 1996) a zahrnuje okolo 40 druhů (Henry 2009), nejvíce jich najdeme v tropech (Schuh a Slater 1996).

## 4. Predace u Nepomorpha

### 4.1 Ancestrální způsob obživy

Stále není jednoznačné, jaký byl ancestrální způsob obživy u heteropterního hmyzu. Podle některých autorů je to fytofagie. U Goodchilda (1966) tento názor vychází ze studia způsobu stravování a z výzkumu morfologie slinných žláz. Autor také podotýká, že zástupci příbuzných skupin z vývojově staršího podřádu Homoptera jsou fytofágní. Na základě toho vysvětluje i důvod, proč vůbec vznikl takový typ ústního ústrojí, jaký nacházíme u heteropterního hmyzu. Tedy že šlo o vyhnutí se konzumaci těžko stravitelných buněčných stěn. Ale hlavním faktorem, proč vůbec fytofagie v takovém rozsahu, jako ji nacházíme u heteropterního hmyzu, mohla vzniknout, je modifikace trávicího traktu (Goodchild 1966). Schlee (1969, podle Cobben 1978) dokonce vysvětluje, že fytofagii považuje za ancestrální proto, že všechny skupiny hemipterního hmyzu, kromě některých v rámci Heteroptera, se živí rostlinou potravou. Případně také existuje názor, že původní způsob obživy byl smíšený. Tedy že byli schopni se živit jak fytofágně, tak masožravě s tím, že fytofagie byla dominantnější (Kunkel 1967, podle Cobben 1978). Cobben (1968) je naopak toho názoru, že ancestrální je masožravost, ze které mohla dobře vzniknout fytofagie i hematofagie. Stejný názor přebírají i další autoři, kteří se v současnosti věnují studiu heteropterního hmyzu, například Jolanta Brozek (2013a). I v novějším článku z roku 2017 považují za ancestrální masožravost. Z ní se pak vyvinula fytofagie a v některých případech pak z fytofagie opět druhotně vznikla predace (Li et al. 2017). Přikláním se k názoru, že předek heteropterního hmyzu byl masožravý. A to na základě zmiňované nejnovější práce, kde byla využita fylogenetická analýza.

### 4.2 Zpracování kořisti a trávení

Ploštice ze skupiny Nepomorpha tráví svou potravu mimotělně. Nejprve dochází k mechanickému zpracování kořisti, kdy predátor rozmačká její vnitřnosti pomocí tlaku a pohybu styletů. Následně do ní vpraví sliny s trávicími enzymy skrz slinný kanál vedoucí mezi maxilárními stylety. Enzymy přemění tělní tkáň na tekutinu, a nakonec dravec může obsah kutikulárního obalu vysát (Cohen 1998). Doba, kterou predátor na kořisti stráví, závisí na mnoha faktorech. Může to být například početnost kořisti (Cook a Cockrell 1978) nebo velikost jedinců kořisti (Giller 1980). Tímto tématem se zabývá teorie optimálního složení potravy. (Cook a Cockrell 1978). Výzkum prováděný na *Notonecta glauca* ukázal, že čas krmení může být delší než 15 minut při středně velkých až velkých rozměrech kořisti (Giller 1980). Cook a Cockrell (1978) dokonce naměřili čas delší než 25 minut na jedné kořisti.

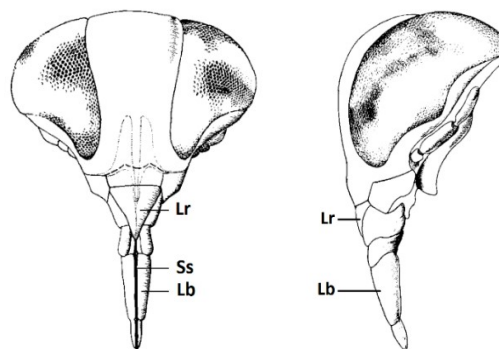
Mimotělní způsob zpracování potravy je výhodný, protože kutikula je těžko stravitelná. Predátoři také mohou konzumovat větší kořist, než jaká by se jim za normálních okolností vešla do úst. Naopak nevýhodou může být nutnost setrvat delší dobu na jedné kořisti, protože predátor musí vyčkat, než enzymy začnou působit (Cohen 1998). Výjimku tohoto způsobu trávení tvoří čeleď Corixidae. Většina jejích zástupců svou potravu konzumuje vcelku. Sutton (1951) ale pozorovala fytofágně se živící Corixidae, jak vysávají vlákna *Spirogyra*. Stejně tak dravé zástupce napichující kořist styletárním svazkem, kde taktéž docházelo k mimotělnímu trávení.

### 4.3 Adaptace pro dravý způsob života

Podle Goodchilda (1966) by měl být hmyz z řádu Hemiptera hodnocen jako jeden z nejúspěšnějších. Důvodem je obrovský počet druhů, které byly schopné obsadit různé suchozemské i vodní ekologické niky. Jejich evoluce totiž trvala zhruba 300 milionů let. Historická radiace hemipterního hmyzu koreluje se vznikem kvetoucích rostlin, a tak se nabízí vysvětlení, že šlo o jejich koevoluci. Klíčové změny však souvisí s diverzitou potravních strategií a také se vstupem některých skupin do vodního prostředí (Li et al. 2017).

#### 4.3.1 Ústní ústrojí

Společnou modifikací pro skupinu Hemiptera je bodavě-savé ústní ústrojí nazývané rostrum neboli bodec. Je uzpůsobené pro nabodávání a vysávání obsahu živočichů nebo rostlin (Brozek a Herczek 2004). Došlo zde k přeměně na vnitřní maxilární a vnější mandibulární stylety a k prodloužení labia, které je kryje. Labrum ústní ústrojí stabilizuje (viz Obr. 1) (Cohen 1998). U předka heteropterního hmyzu se vyvinulo prognátní ústní ústrojí, které umožnilo diverzifikaci nových forem v závislosti na způsobu obživy, kterým může být masožravost, fytofagie, hematofagie a mykofagie. (Li et al. 2017). Změny se týkají převážně délky styletů, jejich pohyblivosti a také jejich struktury (Goodchild 1966).

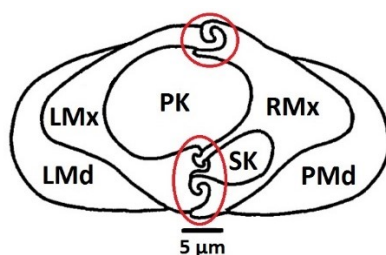


**Obrázek 1:** Bodavě-savé ústní ústrojí *Notonecta*. Lr - labrum, Ss - styletárním svazek, Lb - labium (Butt 1943, upraveno).

Už během 70. let 20. století byly dobře prozkoumané fytofágní a hematofágní způsoby obživy a fungování ústních ústrojí takových druhů. V práci z roku 1978 bylo cílem Cobbena zaměřit se na masožravé zástupce z podřádu Heteroptera. Jejich technika zpracování a příjmu potravy ani struktura ústního ústrojí ještě nebyly v té době dostatečně studované (Cobben 1978). Ústní ústrojí uvnitř Heteroptera pak bylo předmětem dalšího zkoumání i v následujících desetiletích. Jedná se například o studium vnitřních struktur ústního ústrojí (Brozek a Herczek 2004), nebo dokonce o výzkum maxil, mandibul (Brozek 2013a) a labiálních segmentů (Brozek 2013c) přímo v rámci infrařádu Nepomorpha.

Morfologie ústního ústrojí se uvnitř Nepomorpha liší. Podle vzhledu maxilárních styletů lze čeledi rozdělit do dvou skupin. U první skupiny nacházíme zubaté maxilární stylety a jsou do ní zahrnuté čeledi Nepidae, Notonectidae a Naucoridae. Podobnou morfologii styletů můžeme nalézt i u infrařádu Gerromorpha. U Nepomorpha jsou ale kratší a silnější. U druhé skupiny, do které řadíme čeleď Corixidae, je ozubení maxilárních styletů redukované (Cobben 1978).

Maxilární stylety jsou různě dlouhé, ale není to na první pohled patrné kvůli jejich propojení pomocí do sebe zaklesnutých zubů a zámků. U Nepomorpha jsou rozeznatelné díky odlišným zakončením pravého a levého styletu. Na předních částech obou styletů se nachází zuby různých délek a velikostí. Jsou orientované v různých směrech a nachází se na dorzálním i ventrálním okraji styletů. Většina čeledí z infrařádu Nepomorpha se živí predací. U nich je pravý maxilární stylet více strukturovaný a nachází se na něm více zubů, než jak je tomu u fytofágů. Zuby jsou propletené a vytváří velmi úzkou vazbu. Po úspěšném lovu může toto styletární spojení dobře napomáhat při narušení pokožky, a následně při mísení slin predátora s vnitřním obsahem těla kořisti. Tato struktura je dobře patrná pouze u čeledí Nepidae a Naucoridae, u ostatních je méně viditelná (Notonectidae, Aphelocheiridae), nebo silně redukovaná (Pleidae, Corixidae) (Brozek 2013a). Kvůli tomu, že styletární zuby do sebe zapadají, je omezený jejich vzájemný podélný pohyb. Maxilární stylety jsou spojené nejen pomocí do sebe zapadajících zubů, ale také pomocí hladkých podélných drážek (Cobben 1978). Jedná se o struktury, které brání rozdělení styletů. Nazývají se „zámky“ a můžeme je rozdělit do tří skupin: ventrální, mediální a dorzální (viz Obr. 2) (Brozek 2013a). Uvnitř styletů vede potravní kanál a slinný kanál. U skupiny Nepomorpha se slinný kanál nachází v pravém maxilárním styletu a potravní v levém (Brozek a Herczek 2004). Potravní kanál má tvar válce a je širší. Má velmi komplexní filtrační systém, který se skládá z ostrých zubů na ventrální straně a z řady plochých širokých zkrácených výčnělků na dorzální straně. K filtraci částí potravy v potravním kanálu dochází následně po jejím rozmělnění (Cobben 1978).

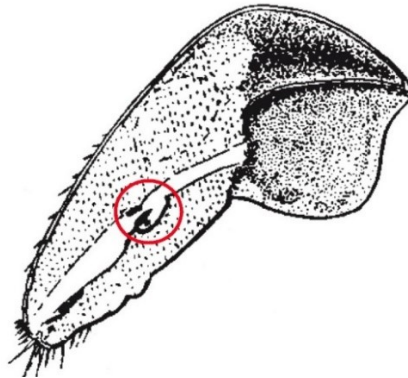


**Obrázek 2:** Průřez rostrem *Notonecta glauca* s vyznačenými maxilárními zámky. PK - potravní kanál, SK - slinný kanál, LMd - levý mandibulární stylet, LMx - levý maxilární stylet, PMd - pravý mandibulární stylet, PMx - pravý maxilární stylet (Brozek 2013a, upraveno).

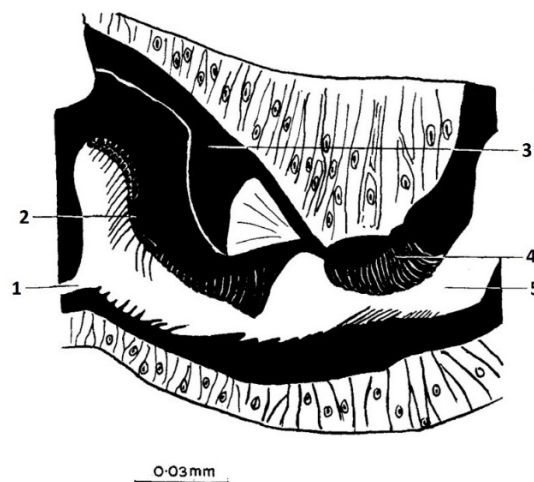
V práci od Cobben z roku 1978 byl studován způsob konzumace kořisti u druhů *Notonecta glauca* (Notonectidae) a *Ilyocoris cimicoides* (Naucoridae). V publikaci uvádí postup zpracování kořisti na příkladu *N. glauca*, ale ten je totožný s *Ilyocoris*. Po chycení kořisti mandibuly přidržují její kutikulu a maximální svazek je tlačěn proti. Stylety nejsou stejně dlouhé, pravý je delší, takže jeho tlak je silnější. Vytváří předozadní pohyb, který je doprovázen tlakem na kutikulu, čímž dochází k její deformaci a zároveň k promíchání vnitřností kořisti. Následný předozadní pohyb maxil způsobuje poškození kutikuly a dojde k jejímu protržení. Podélné řady zubů na styletech se proti sobě lehce pohybují. Vnitřní zuby pravého styletu navíc leží v potravním kanálu, takže napomáhají při rozměňování potravy. U zástupců z čeledi Nepidae nebyl způsob zpracování kořisti studován, ale autor předpokládá, že je podobný s tím rozdílem, že předozadní pohyb maxil je u nich omezen z důvodu komplikovanějšího ozubení. Také jsou jejich stylety delší, což naznačuje schopnost hlubšího průniku do těla kořisti (Cobben 1978). U čeledi Corixidae zřejmě nebyla studována z důvodu redukovaných zubů v přední části maxil.

Díky redukovanému ozubení maxilárních styletů (Cobben 1978) je čeleď Corixidae výrazně odlišná od všech ostatních skupin z řádu Heteroptera (Hungerford 1919). K poškození pokožky kořisti využívají levý maxilární stylet, který je zakončen háčkem (Brozek 2013a). Stylety popisuje Hungerford ve své publikaci z roku 1919 jako „krátké, široké, na koncích tupě zaoblené, položené jeden na druhém a podélně srolované do polo-válců“. Jejich rostrum je zkrácené a široce propojené s hlavou (Hädicke 2012). U Corixidae najdeme pouze jeden (Sutton 1951), relativně velký přijímací kanál, na rozdíl od ostatních ploštic z Nepomorpha, které mají dva tenké kanály (slinný a potravní). Tento velký kanál jim umožňuje přijímat větší pevné částice (Hungerford 1919). Vzhledem k redukovanému ozubení maxilárních styletů, které u ostatních Nepomorpha slouží k filtraci potravy, se u nich musel vyvinout jiný systém příjmu a následného zpracování potravy (Hädicke 2012). Jedná se o část přijímacího kanálu se

zesílenými stěnami a chitinovými zuby (viz Obr. 3 a Obr. 4), kterou Slack (1947) nazývá jako čelisti. Sutton (1951) tento stav naopak nepovažuje za evoluční novinku, ale interpretuje ho jako primitivní, který se nacházel u předka Hemiptera. Pravděpodobně slouží k rozměňování pevné potravy. Sutton (1947) o tom nejdříve pochybovala, protože během svého výzkumu zjistila, že zbytky rostlin a živočichů nalezených v substrátu se shodují s tvarem potravy ve střevech živočicha. Později ale přiznává, že k rozměňování větších kusů potravy slouží. Po bližším průzkumu této struktury dokonce Sutton zjišťuje, že kromě zubů se v přední části tohoto aparátu nachází i štětinky, které slouží jako filtr (Sutton 1951). Během stárnutí živočicha dochází ke zbytnování čelistí. Tento jev byl původně vysvětlován změnou jídelníčku mezi mladšími vývojovými stádii a dospělci. Po průzkumu jedinců bylo ale zjištěno, že se obsah jejich střev výrazně neliší. Změna by tedy mohla souviset s postupným ukládáním chitinu do této struktury (Sutton 1947).



**Obrázek 3:** Umístění čelistního aparátu uvnitř přijímacího kanálu *Sigara striata* (Slack 1947, upraveno).



**Obrázek 4:** Ústní dutina a hltan dospělé *Sigara falleni*. 1- ústní dutina, 2- filtrační štětinky, 3- chitinová destička, 4- chitinové zoubky, 5- hltan (Sutton 1951, upraveno).

Mandibulární stylety jsou z vnější strany oválné a z vnitřní strany kopírují povrch maxilárních styletů, které kryjí. Také se na nich nachází výrůstky podobné štětinkám. Jsou vždy orientované směrem dozadu. Na základě morfologie těchto štětin a drážek Brozek rozděluje druhy ploštic z čeledi Nepomorpha do tří skupin. Do první skupiny patří například *Nepa cinerea* a *Ranatra linearis* z čeledi Nepidae. U této skupiny jsou zuby na mandibulárních styletech krátké a rozložené rovnoměrně. Do druhé skupiny patří *Cymatia coleoprata* nebo *Corixa punctata* z čeledi Corixidae. Zde najdeme naopak rovnoměrně rozložené drážky. Zuby se zde nachází také, jsou středně dlouhé. Do poslední skupiny řadíme například *Aphelocheirus aestivalis* z čeledi Aphelocheiridae, *Ilyocoris cimicoides* z čeledi Naucoridae a *Notonecta glauca* z čeledi Notonectidae. V tomto případě jsou rovnoměrně rozložené zuby i drážky a délka zubů je různá v závislosti na druhu (Brozek 2013a).

Na labiu vodních ploštic se nachází mechanoreceptory a v menším počtu také chemoreceptory (Brozek 2013b). Mechanoreceptory slouží k rozpoznání polohy těla jedince a k zaznamenání jakéhokoliv pohybu v jeho okolí. Pro Nepomorpha je významné rozpoznání vibrací šířících se ve vodě, podle kterých dobře rozpoznají pohyb kořisti. Pomocí chemoreceptorů pak predátor rozpoznává pach kořisti a po kontaktu i její chuť (Chapman 1998). Morfologie receptorů byla dobře prostudována v souvislosti s fylogenezí. Kromě toho, že čeleď Corixidae se od ostatních Nepomorpha liší ve stavbě labia (Brozek 2014), tak má i jiné labiální receptory (Brozek 2013c).

#### **4.3.2 První pár končetin**

U vodních ploštic docházelo během evoluce k postupným specializacím jejich končetin. Základní vlastností pro umožnění dravého způsobu života je schopnost chycení, udržení a manipulace s kořistí. Dále došlo k modifikaci prvního páru končetin s důrazem na jejich konstrukci a pohyblivost. Jeho funkcí je zefektivnění lovu kořisti. Vnější morfologické adaptace, jako prodloužení článků nohou nebo kutikulární struktury napomáhající přidržování kořisti, byly popsány už dřív (Puchkova 1979). Například u zástupců Corixidae došlo k několika změnám na předních končetinách. Jejich chodidla mají lžícovitý tvar a nachází se na nich štětinky. To se podle Hungerforda (1917) zdá být ideální adaptací ke všem způsobům získávání potravy, které Corixidae využívají. Dále u dravců z této čeledi došlo k prodloužení kyčlí předních nohou. Díky tomu mají jejich končetiny větší rozsah pohybu při chytání kořisti a zároveň pak mohou pohodlně přiblížit chycenou kořist k ústům (Popham et al. 1984).

Adaptace předních nohou k lovení je ale komplexnější a důležitá je i jejich vnitřní struktura, jako například svalstvo končetin. Na rozdíl od kráčivých končetin je volnost a úhel pohybu

těchto končetin větší, což umožňuje lepší manipulaci s kořistí (Gorb 1995). Kořist je přidržována mezi stehnem a holení (Frantsevich 1998). Končetiny druhého a třetího páru jsou zakončené dvěma drápkami, které slouží k zachycení na kamenech nebo vegetaci. Výjimkou jsou čeledi Naucoridae, Notonectidae a Corixidae, jejichž třetí pár končetin je uzpůsobený k plavání a čištění krovek. Najdeme na nich dva druhy chloupků – delší pro plavání a kratší a tužší, které slouží k čištění (White 1873, podle Hungerforda 1919).

Stavba předních nohou je různá podle strategie lovu, která se mezi plošticemi liší. *Notonecta glauca* (zástupce čeledi Notonectidae) číhá zavěšená pod vodní hladinou a útočí na kořist, která se pohybuje po hladině. Útočí pomocí pohybu obou předních končetin naráz v kolmém směru od středové osy těla. *Ranatra linearis* (zástupce čeledi Nepidae) se přidrzuje na ponořené vegetaci, kde vyčkává na kořist. Svou oběť potom zachytává pomocí pohybu nohou rovnoběžně se středovou osou těla. Podobně loví i *Nepa cinerea*. Ta se ale pohybuje a číhá na kořist u dna. *Ranatra linearis* se pohybuje aktivněji, tudíž má nohy pohyblivější než *Nepa cinerea*, jejíž nohy jsou podobné, ale jejich pohyby komplikovanější. *Ilyocoris cimicoides* aktivně plave ve vodním sloupci a je schopná ulovit cokoli, co se dostane blízko jejímu ústnímu ústrojí. U *Notonecta* a *Ilyocoris* slouží i přední predační nohy k plavání (Gorb 1995). U *Ranatra* a *Nepa* jsou hodně prodloužené, uzpůsobené lovu na dlouho vzdálenost (Frantsevich 1998). Kvůli tomu je tyto druhy nemohou dobře využívat k plavání (Gorb 1995).

## 5. Potravní ekologie

Ancestrálním způsobem obživy je tedy u heteropterního hmyzu masožravost (Li et al. 2017). Přesto se většina druhů živí fytofágně. V infrařádu Nepomorpha se téměř všechny čeledi živí predací. Výjimkou jsou Corixidae, kde některé druhy jsou fytofágní (Schuh a Slater 1996).

### 5.1 Predátoři z infrařádu Nepomorpha

Aby si predátoři nekonkurovali, muselo mezi čeleděmi dojít k ekologickému rozrůznění. Vznikly odlišné strategie získávání potravy mezi čeleděmi i uvnitř nich. Díky tomu mohou tyto predátoři žít ve společném prostředí (Giller a McNeill 1981).

Jednou z těchto strategií je tzv. „sit-and-wait“, kterou dobře využívají zástupci čeledí Notonectidae a Nepidae (Polhemus a Polhemus 2008). V tomto případě predátor musí na kořist čekat dlouho a nehnutě v jedné pozici a ve chvíli, kdy se dostatečně přiblíží, zaútočit (Gittelman 1974). Další strategií, kterou predátoři využívají, je chytání kořisti ve volné vodě. Takovým predátorem je například *Ilyocoris cimicoides* z čeledi Naucoridae (Peták et al. 2014), nebo zástupci z čeledi Pleidae (Gittelman 1978) Notonectidae (Giller a McNeill 1981), či Corixidae (Hädicke et al. 2017).

Při tomto způsobu lovu hraje velkou roli také identifikace kořisti. Vodní plošnice mají velké oči, kterými zřejmě dobře vidí dopředu. To jim umožňuje přesně určit polohu kořisti (Giller a McNeill 1981). U rodu *Notonecta* byly navíc zkoumané mechanoreceptory, které jsou u některých druhů důležitým nástrojem při hledání kořisti (Giller a McNeill 1981). Murdoch a Scott (1983) zjistili, že *Notonecta* téměř vždy útočí na pohybující se kořist, kterou vnímá právě mechanoreceptory. Ve chvíli, kdy predátor kořist zpozoruje, musí rychle reagovat. U zástupců čeledi Notonectidae je nutná prudká akcelerace, do které je třeba vložit veškerou energii. Při lovu tyto dravci rychle vyplavou, doženou kořist a zabrání jí v úniku (Gittelman 1974). K tomu jim dopomáhají zadní plovací nohy. Jsou zploštělé a chlupaté, což umožňuje dobrý odraz a velmi prudký pohyb. Při zpětném pohybu končetin může predátor díky odporu vody opět zpomalit nebo úplně zastavit (Popham 1952). U zástupců čeledi Nepidae probíhá útok odlišně. Dravci z této čeledi vyčkávají na svou kořist do poslední chvíle, dokud se nedostane do jejich bezprostřední blízkosti, nebo dokonce dokud nedojde přímo ke vzájemnému kontaktu (Hamilton 1931).

Většina dravých ploštic žije ve stojaté vodě, což jim přináší několik výhod. Vzhledem k tomu, že se nepotřebují vyrovnávat s prouděním, mohou při lovu investovat veškerou svou energii do

zadních plavacích nohou (Gittelman 1974). Jejich cílem je volně plavající a dobře pohyblivá kořist, kterou jsou schopné zachytit právě díky specializovaným končetinám (Giller a McNeill 1981). Jeden z nejběžnějších druhů, *Notonecta maculata*, vyčkává na svou kořist zavěšený hřbetem dolů těsně pod vodní hladinou. Zadní nohy má nasměrované dopředu a připravuje se, aby mohl prudce vyrazit ve chvíli, kdy se po hladině začne pohybovat vhodná kořist. První dva páry nohou pak používá k polapení kořisti. Jakmile je kořist chycena, predátor do jejího těla vpraví paralyzující látku (Gittelman 1974). Zadní nohy ale neslouží pouze při lovu kořisti. Na vodní hladině je ploštice držena zásobami vzduchu, který je zachycený na chloupkách jejího těla, a odporem vody. V případě, že se chce ponořit do hloubky, využívá silné zadní nohy, aby překonala fyzikální síly, které ji za normálních okolností pod vodu nepustí (Popham 1952). To je užitečné v případě, že chce svou kořist lovit ve volné vodě. Takovou strategii využívá například *Notonecta obliqua*, která útočí ze dna, nebo *Notonecta glauca*, která loví ve středních hloubkách (Giller a McNeill 1981).

Některé zástupce dravých ploštic můžeme nalézt i v tekoucích vodách. V tomto ohledu je výjimečný druh *Aphelocheirus aestivalis* z čeledi Aphelocheiridae, který je uzpůsobený životu na dně proudících vod. U dna také vyhledává svou kořist, kterou je schopen zachytit až tehdy, když dojde k přímému kontaktu (Lemb a Maier 1996). I zástupce z čeledi Nepidae, *Nepa cinerea*, byl nalezen v řekách a potocích (Lock et al. 2013, Coulianos et al. 2008). Ten ale, na rozdíl od *Aphelocheirus*, na svou kořist vyčkává. Stejně tak jako v tekoucí vodě se vyskytuje i ve stojaté (Carbonell et al. 2011). Preferuje zastíněné pobřežní habitaty s výrazným vodním porostem (Peták et al. 2014). V mírně tekoucí vodě je rostlinný porost výhodou, protože se může dobře zachytit a odolat proudu. Vodní rostliny zároveň využívá při čekání na kořist (Gittelman 1974). Ve stojaté vodě se pohybuje u dna a občas se zčásti zahrabává do bahna. Peták et al. (2014) dokonce ve své studii popsali, že při čekání na kořist využívá svého tvaru těla a hnědého zbarvení, díky kterému se může schovat do opadaných listů na dně vodního tělesa (Peták et al. 2014).

V podobných lokalitách se vyskytuje i dravá ploštice *Ilyocoris cimicoides*. Díky tomu, že se její strategie lovu odlišuje od *Nepa cinerea*, mohou spolu dobře koexistovat (Peták et al. 2014). Stejně jako u zástupců z čeledi Notonectidae se u *Ilyocoris* vyskytují zadní plovací nohy. Ty *Nepa* nemá, ale společnou modifikací s *Ilyocoris* jsou jí přední končetiny uzpůsobené k lovu kořisti (Gorb 1995). Z těchto skutečností je patrné, že *Ilyocoris* při lovu využívá spíše aktivní útok na kořist. Je schopná rychle plavat ve vodě, kdežto *Nepa*, u které plovací nohy chybí, se pohybuje spíše pomalu a plave velmi zřídka (Peták et al. 2014).

## 5.2 Corixidae

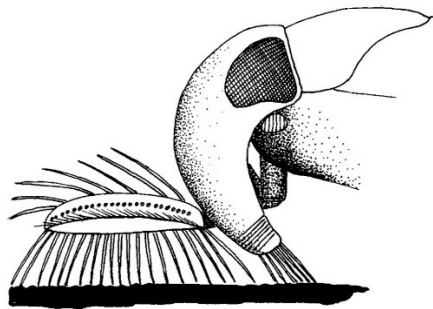
Vodní plošnice z čeledi Corixidae jsou na rozdíl od ostatních Nepomorpha výjimečné v příjmu a zpracování potravy. Jejich styletární svazek je zkrácený a méně ozubený, což znamená absenci filtračního aparátu, jaký známe u ostatních Nepomorpha. Navíc jsou díky zkrácenému a širokému rostru schopné pozřít a trávit pevné částice (Sutton 1951).

Corixidae se vyskytují spíš v mělké vodě. Většinu času tráví u dna, kde splývají s povrchem. Pouze jednou za čas vyplouvají k hladině, aby se nadechli, a pak se vrací zpět (Hungerford 1919). Z obavy o nedostatek vzduchu se dospělci u své kořisti zdržují kratší dobu. Oblasti s potravou často střídají, aby se v mezičase mohli nadechnout (Hungerford 1917), případně se vrací zase zpět k původní kořisti (Sutton 1951). Naproti tomu mladší vývojová stádia jsou schopná se v klidu krmit na jediné kořisti (Hungerford 1917).

Původně byla čeleď Corixidae považována za fytofágní. White (1873, podle Hungerforda 1919) pozoroval její zástupce na kamenech a domníval se, že seškrabují jejich povrch – řasy a menší živočichy. Hungerford (1919) si nejdříve myslel, že jsou masožraví stejně jako ostatní Nepomorpha. Zkoumal proto jejich stravovací návyky a zjistil, že se opravdu živí řasami (např. *Spirogyra*) a s rostlinnou potravou náhodně pozřou i malé živočichy (Hungerford 1919). Příčinou původních mylných domněnek bylo pozorování špatně určených druhů z čeledi Corixidae. Starší autoři nepředpokládali, že by se Corixidae mohli živit omnivorně, protože jim byla podávána nevhodná potrava. Například Jansson (1969, podle Bakonyi 1978) podával zkoumaným druhům jako potravu roupice, které však pro rod *Hesperocorixa* nejsou běžnou kořistí (Bakonyi 1978). Dnes je všeobecně známé, že některé druhy jsou čistě masožravé nebo fytofágní, jiné jsou omnivorní a některé se živí detritem. Způsob získávání potravy se liší i v rámci druhů v závislosti na pohlaví. U druhu *Corixa punctata* jsou samci dravější než samice. Tyto rozdíly souvisí s modifikacemi předních končetin. Samci totiž mají přední končetiny uzpůsobené k přidržování samice při páření. Konkrétně je u samců zúžená část chodidla, na které se nachází štětinky sloužící ke sbírání potravy ze substrátu (Popham et al. 1984).

Masožravci z čeledi Corixidae mají různé způsoby vyhledávání kořisti. Například *Glaenocorisa propinqua* aktivně plave a chytá kořist (Popham et al. 1984). Vyskytuje se dál od břehu v hlubší vodě (Oscarson 1987). Dalším příkladem dravce je *Corixa punctata*. Žije naopak u dna a živí se živočichy, kteří se dostanou do jeho blízkosti.

Kořistí masožravých dravců z čeledi Corixidae mohou být například larvy pakomárů a jepic, nitěnky, perloočky, nebo dokonce jiní zástupci Corixidae (Sutton 1951) a nepohrdnou ani odumřelými živočichy (Reynolds 1975). Mají vyklenuté oči, které jim umožňují vidění ve větším rozsahu, díky čemuž mohou dobře zpozorovat kořist. Další výhodou jsou jim chloupky na předních nohách, díky kterým mohou kořist dobře udržet. Přední končetiny jsou během lovu postaveny laterálně podél hlavy (viz Obr. 5). Společně tvoří jakousi past, kdy vepředu je mezi končetinami široká mezera, která se zužuje směrem k hlavě. Jakmile se kořist dostane do prostoru mezi končetinami, postupně se přibližuje k ústům predátora a už se jí nemůže podařit uniknout (Popham et al. 1984). Predátoři z čeledi Corixidae kutikulu kořisti neprotrhávají vždy. Někdy volí pro průnik do těla snadnější cestu skrz oko. Při krmení se pak od kořisti střídavě odtahují a znovu ji nabodávají (Sutton 1951).



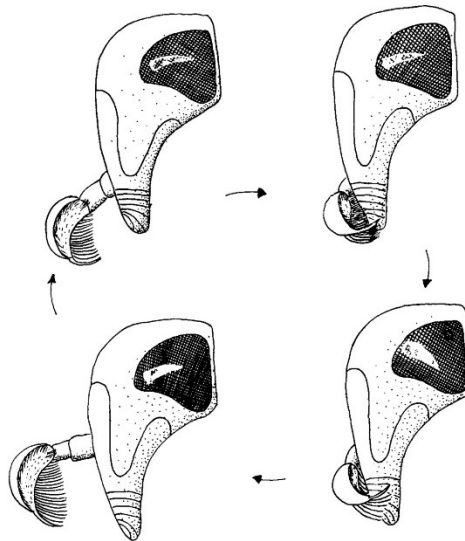
**Obrázek 5:** Postavení předních nohou samce *Corixa punctata* při lovu (Popham et al. 1984).

Když nejsou hladoví, nechovají se příliš agresivně a s jedinou kořistí tráví víc času. Pokud mají hlad, zaměřují se i na kořist, která není v jejich bezprostřední blízkosti, a vyčkávají na ni. V této situaci predátoři dokonce vykazují změnu v chování, kdy dochází k intenzivnějšímu tření hřbetu těla zadními končetinami. Toto chování je zřejmě způsobeno zvýšenou frekvencí dýchání v důsledku vycítění kořisti. Ve chvíli, kdy se kořist přiblíží, dravci veslují zadními nohami, a zároveň se druhým párem končetin přidrží podkladu, aby se nepohybovali. Tím vytvoří proudění vody, které zabrání úniku kořisti (Sutton 1951).

Omnivorně se živící druhy z čeledi Corixidae preferují zelené řasy, které jsou ale dostupné pouze sezónně. Jejich druhou volbou je detrit. Ten obsahuje jen malé množství organické hmoty a není příliš vhodný jako potrava, jak podotýká Sutton (1951). Corixidae totiž konzumují i anorganickou součást detritu, takže ho musí pozřít dostatečně velké množství, aby se uživil. Nejvýhodnější strategií by pro ně byla predace. V habitatu, kde se omnivoři pohybují, je kořist obvykle v nízkém počtu a je ale náročné ji chytit a následně udržet. Proto lov preferují pouze za podmínek extrémního hladu (Sutton 1951). Do omnivorně se živících Corixidae můžeme

zařadit standardně masožravý druh *Corixa punctata*, nebo například druh *Sigara striata*. Tato ploštice ráda migruje do periodických vod a kaluží, kde bývá nedostatek živočišné kořisti. Právě tehdy převážnou část její potravy tvoří vodní řasy, které konzumuje vcelku (Bakonyi 1978).

Mezi Corixidae živící se substrátem patří například *Corixa lateralis* nebo *Corixa stagnalis*. Vzhledem k tomu, že se živí na snadno dostupném zdroji potravy, nepotřebují mít velký rozsah při pohybu končetin. Kyčelní a stehenní část předních končetin jsou u nich zkrácené a dosahují pouze k ústnímu ústrojí. Holenní část je pak ohnutá směrem dovnitř, což usnadňuje přisouvání potravy směrem k ústům. (Popham et al. 1984). Hungerford (1917) pozoroval zástupce neznámého druhu z rodu *Corixa* při krmení na substrátu. Uvádí, že se drží podkladu ve vodorovné poloze pomocí široce rozkročeného druhého páru končetin. Zadní nohy jsou přitom složené u těla. Předními končetinami rychle pohybuje a rozhrnuje substrát. Popham et al. (1984) upřesňují způsob, jakým dochází k získávání potravy. Po zviření substrátu se na štětkách chodidel předních končetin zachytávají zbytky řas a jiných organismů, které si následně vkládá do úst (viz Obr. 6).



**Obrázek 6:** Pohyb končetin *Corixa punctata* při krmení na substrátu (Popham et al. 1984).

*Sigara falleni* se specializuje na konzumaci vodních řas, mezi které patří například *Spirogyra*. Tuto řasu jako potravní zdroj studovala Muriel Sutton a výsledky publikovala v roce 1951. Během experimentů prováděných na jaře a v létě zjistila, že přestože se v přijímacím kanálu zástupců z čeledi Corixidae nachází chitinové zoubky, buňky řasy zůstávají neporušené. To je zřejmě způsobeno slizovým obalem řasových vláken. V podzimních měsících se tento obal u *Spirogyra* nevyskytuje, takže byla rozmělněna v přijímacím kanálu stejně jako další druhy řas, kterými se Corixidae živí (Sutton 1951). Strategií těchto ploštic je volné plavání (Popham

et al. 1984), nebo prohrabávání detritu a víření jeho částic (Sutton 1951). Při tomto procesu se usazují drobné částičky řas na jejich labiálních chloupkách. Na předních končetinách se u nich nachází štětinky, kterými pak potravu přemísťují do úst. Potrava se zachytává i na nich, ale ne tak intenzivně, protože štětinky jsou zde redukovány (Popham et al. 1984). Navíc jsou chodidla předních končetin zploštělá a jedinci jimi mohou korigovat proudění vody kolem hlavy (Sutton 1951).

### 5.3 Dravé ploštice a jejich vliv na populace kořisti

Jednu z nejdůležitějších rolí má v ekosystému predátor, který působí jako regulátor. Díky jeho aktivitě dochází k ustálení vztahů mezi populacemi živočichů ve vodním tělese a k následné rovnováze (Darnell 1970). Jak podotýkají různí autoři, i *Nepomorpha* jsou významnými predátory vodního prostředí (Blaustein 1998, Klecka 2014, Lemb a Maier 1996). Důležitou vlastností predátora, který má významný vliv na ekosystém, je generalismus. To znamená, že si svou kořist nevybírání, ale chytá živočichy, kteří se vyskytnou poblíž (Darnell 1970).

Za typického generalistu je považována *Notonecta maculata*. Bylo zjištěno, že se orientuje na nejpočetnější druh potenciální kořisti, který se vyskytuje ve volné vodě, kde *Notonecta* nejčastěji loví (Klecka a Boukal 2012). Mezi její nejběžnější kořist patří drobní korýši rodu *Daphnia* (Eitam a Blaustein 2010) a larvy dvoukřídlého hmyzu rodu *Culex* (Klecka a Boukal 2012). Pakomáři tvoří méně běžnou kořist pro *Notonecta maculata*, zato *Sigara striata*, další významný predátor stojaté vody, se na ně zaměřuje. Přestože je známá jako druh, který se živí převážně na řasách, byly v jejích střevech nalezeny i zbytky živočišné kořisti (Klecka 2014). Larev dvoukřídlého hmyzu se nebojí ani zástupci z čeledi Pleidae, přestože nejsou moc velcí. Většinou jsou ale jejich potravou spíše drobní korýši – lasturnatky, perloočky a klanonožci (Papáček 2001).

Důkazem neselektivního výběru kořisti u *Notonecta glauca* jsou její útoky na potěr štiky obecné. Na jaře patří *Notonecta g.* mezi nejpočetnější dravé bezobratlé, a právě v tomto období se štiky líhnou. Za normálních okolností rybí potěr netvoří součást jejího jídelníčku, ale protože je v tuto dobu hojný, *Notonecta* se na něj orientuje. Je schopná zaútočit na plůdky větší než 3 cm, protože má silné přední nohy, kterými může kořist chytit. O rybí plůdky se na jaře zajímá i *Ilyocoris cimicoides*, další dravá ploštice, která loví ve volné vodě. Ta si troufá pouze na rybky do velikosti 2 cm, protože její lapavé přední nohy nejsou uzpůsobené k chytání větší kořisti (Le Louran a Cloarec 1997). Mezi neselektivní predátory patří i *Aphelocheirus aestivalis*, na jehož potravní preference byla provedena studie v roce 1996. Jejím výsledkem sice bylo

upřednostňování konkrétních druhů kořisti, ale to bylo způsobeno pouze prostorem, kde *Aphelocheirus* standardně loví. Místem, kde vyhledává potravu, je dno tekoucích vod, a proto jeho kořisti byly hlavně larvy jepic rodu *Ephemerella* a *Baetis*, které se zde pohybují (Lemb a Maier 1996).

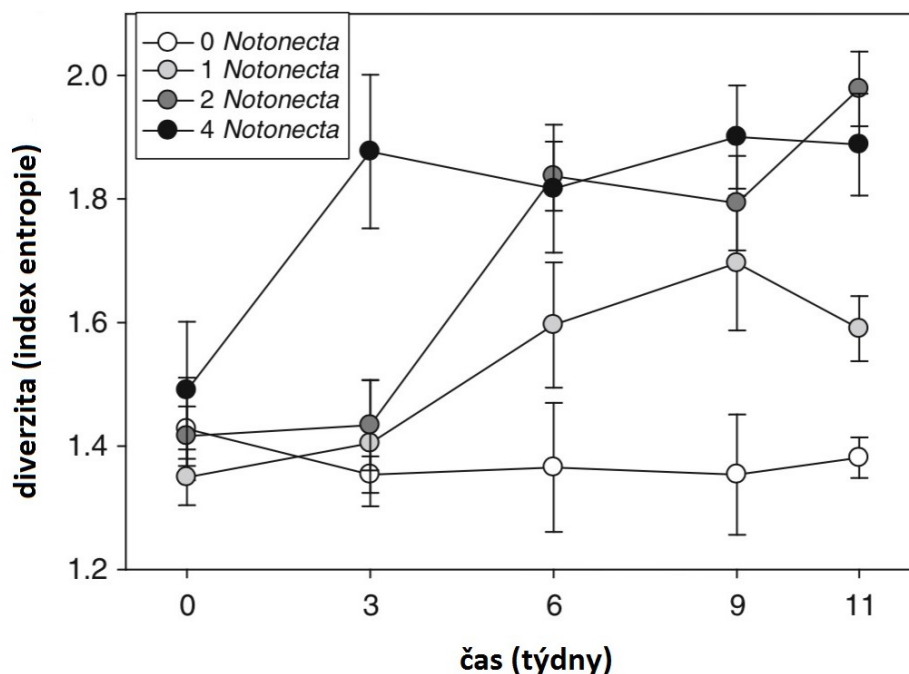
Vzhledem k tomu, že se dravé ploštice neorientují na specifickou kořist, dost často útočí i na zástupce z vlastních řad. U několika druhů z čeledi Notonectidae bylo zaznamenáno, že útočí na mladší vývojová stádia jak z čeledi Corixidae, tak i ze své vlastní čeledi. Čím větší byl velikostní rozdíl mezi *Notonecta* a její potenciální kořisti z vlastních řad, tím více se stávala jejím cílem (Streams 1992). Důvodem, proč k tomuto jevu dochází, je nedostatek jiné, za normálních okolností preferované kořisti. Toto chování může být i výhodné z ohledu na kompetici. I v čeledi Corixidae byl zaznamenán kanibalismus. Například u druhu *Arctocorixa carinata*, kde byla pozorována predace dospělců a starších larev na nejmenších vývojových stádiích. Možností, jak se tomuto fenoménu vyhnout, je využívání různých habitatů v rámci vodního prostředí. Corixidae si ale vyvinuli zvláštní způsob, jak se kanibalismu ubránit. Využívají jiný způsob útěku, než standardně lovená kořist, tudíž se jim daří uniknout sobě příbuzným predátorům (Fennici 2015).

### 5.3.1 *Notonecta maculata*

Jedním z nejvýraznějších druhů, který může silně ovlivňovat ekosystém, je *Notonecta maculata*, a to je zřejmě důvodem, proč je jí věnováno více výzkumů. Blaustein věnoval tomuto druhu studii, kde studoval její vliv na planktonní společenstvo. Zjistil, že silně redukuje planktonní živočichy žijící ve volné vodě, jako jsou larvy komárů, pakomárů, dvoukřídlého hmyzu a jepic. Menší druhy, které se vyskytují u dna, nevyhledává (Blaustein 1998). V roce 2010 byla o tomto druhu zpracována další rozsáhlá studie, která se taktéž zabírala jejím vlivem na strukturu planktonního společenstva (Eitam a Blaustein 2010). U takového predátora by se dalo očekávat, že bude v ekosystému regulovat právě ten druh kořisti, který je nejpočetnější. Ve chvíli, kdy se dostatečně sníží počet takové kořisti a stane se vzácnou, predátor už se s ní tak často neseťká. Právě tímto způsobem dochází k vyrovnávání počtů druhů zastoupených ve vodní komunitě, podotýká Darnell (1970). Už Blaustein ale ve své práci z roku 1995 pozoroval, že *Notonecta maculata* se orientuje na konkrétní kořist, tedy že vyhledává větší planktonní živočichy. To samé očekával i se svým spoluautorem Eitamem v následující studii, ve které pozorovali interakce *N. maculata* s různými druhy perlooček (Cladocera), konkrétně se jednalo o *Daphnia magna*, *Ceriodaphnia* spp. a *Moina brachiata*. Předpokládali, že *Notonecta* bude preferovat větší druh perloočky, tedy *Daphnia magna*, až dojde téměř k jejímu vymýcení ze

společenstva. Pokus ale ukázal, že *Daphnia* byla její cílovou kořistí jen do doby, kdy byla nepočtenější. Pak došlo k vyrovnání počtů všech druhů a diverzita byla udržovaná v rovnováze, jak by očekával Darnell (1970). Ze statistické analýzy tohoto pokusu bylo patrné, že *Notonecta* ovlivňuje populace *Daphnia magna*. Vliv *Daphnia* na menší planktonní živočichy ale nebyl potvrzen. Není tedy jasné, jak přesně tento komplexní mechanismus funguje (Eitam a Blaustein 2010).

Na příkladu *Notonecta maculata* byly zkoumané i hlavní faktory, které podle Eitama a Blausteina ovlivňují tlak predátora na populace kořisti. Jsou to čas a počet predátorů, kteří se vyskytují v ekosystému, jak je vidět na grafu č. 1. Pokus ukázal, že ke zvyšování diverzity společenstva docházelo postupně v závislosti na čase a počtu predátorů *Notonecta maculata*.



**Graf č. 1:** závislost diverzity planktonního společenstva na čase a počtu predátorů *Notonecta maculata* (Eitam a Blaustein 2010, upraveno).

#### 5.4 Nepomorpha jako vrcholoví predátoři

Ve velkých vodních tělesech jsou klíčovými predátory obvykle obratlovci, hlavně ryby. Právě jejich kořistí se často stávají vodní plošnice, které loví ve volné vodě. Například *Glaenocoris propinqua* není schopná vytvořit si stálé populace tam, kde se vyskytují ryby. Rybími predátory může být silně potlačena, až téměř eliminována. (Henrikson a Oscarson 1978). Ovšem v případě, že ryby ve vodě chybí, mohou tuto klíčovou roli predátorů převzít právě dravé vodní plošnice (Peták et al. 2014). Většinou k tomu dochází v menších vodních nádržích a jezerech,

nebo v dočasných vodách. Častým obyvatelem těchto dočasných vod je *Arctocorisa carinata* (Ranta a Espo 1989). V mělkých jezerech a malých nádržích, zase často bývá vrcholovým predátorem *Nepa cinerea* (Peták et al. 2014). V České republice je bohužel většina stojatých vod obhospodařována člověkem, který zde vysazuje ryby. Vodní ploštice jsou jimi omezovány a některé druhy se mohou stát dokonce ohroženými, například *Corixa panzeri* (Straka a Kment 2009).

Pozici hlavního predátora mohou vodní ploštice zaujmout také v nově vytvořených, umělých nebo přirozených, vodních tělesech. Bezobratlí živočichové jsou totiž velmi často prvními kolonizátory takových vod. Významnými predátory se zde stávají zástupci z čeledi Notonectidae, například *Notonecta glauca*, nebo z čeledi Corixidae, například *Sigara laterelis*, *Sigara falleni*. a *Sigara striata* (Klecka 2014). Tyto první druhy jsou ale často nahrazeny jinými, kompetičně silnějšími, hlavně z řad vodních brouků (Coleoptera) (Bloechl et al. 2010).

## 6. Závěr

Mezi čeledi vodních ploštic (Nepomorpha), které se vyskytují v České republice, patří Aphelocheiridae, Corixidae, Naucoridae, Nepidae, Notonectidae a Pleidae. V historii nebyly vztahy těchto čeledí jasné, ale dnes je infrařád Nepomorpha považován za monofyletický. V tomto určení hrály významnou roli studie, které kombinovaly morfologické a genetické znaky.

Vodní ploštice využívají různé strategie získávání potravy, přičemž nejčastější je predace. Predace zřejmě byla ancestrálním způsobem obživy vodních ploštic, přestože o tom někteří autoři mají pochybnosti, vzhledem k tomu, že většina jim příbuzných skupin se živí fytofágně. Dravce najdeme ve všech výše zmiňovaných čeledích. Výjimkou je čeleď Corixidae, jejíž zástupci se mohou živit i fytofágně nebo omnivorně.

U vodních ploštic došlo k adaptacím na různé způsoby obživy. U zástupců všech čeledí nacházíme modifikované bodavě-savé ústní ústrojí. Maxily a mandibuly tohoto ústního ústrojí jsou prodloužené ve stylety, jsou podepřené labiem a stabilizované labrem. Díky těmto modifikacím mohou zástupci všech čeledí vodních ploštic trávit svou potravu mimotělně. Uvnitř styletů vedou dva kanály, jedním jsou vypouštěny sliny a trávicí enzymy do těla oběti a druhým je pak nasávána potrava. Výjimečnou morfologii ústního ústrojí můžeme nalézt u čeledi Corixidae, jejíž zástupci mají rostrum zkrácené a skrz stylety vede pouze jeden široký přijímací kanál. Díky tomu mohou přijímat i pevnou potravu na rozdíl od ostatních Nepomorpha. K dalším adaptacím zástupců Nepomorpha došlo u končetin, kde první pár je modifikován tak, aby dobře sloužil při lovu a následném udržení kořisti. U skupin Corixidae, Notonectidae a Naucoridae je navíc třetí pár končetin uzpůsoben k plavání.

Vzhledem k tomu, že se Notonectidae živí predací, mohou výrazně ovlivňovat populace svojí kořisti. Tímto tématem se zabírá několik studií a ve velké většině z nich je zmiňována *Notonecta maculata*, protože je jedním z nejvýraznějších a nejběžnějších predátorů stojatých vod. *N. maculata* a pravděpodobně i další druhy ovlivňují početnost kořisti i její diverzitu. Nejčastější kořisti predátorů z infrařádu Nepomorpha jsou larvy dvoukřídlého hmyzu, komárů nebo jepic, dále drobní korýši jako perloočky, lasturnatky nebo klanonožci. V některých čeledích se můžeme setkat i s kanibalismem. Nepomorpha se mohou stát dokonce vrcholovými predátory. K tomu dochází ve vodních tělesech, kde nejsou přítomné ryby. Mohou to být například periodické nádrže a jezera nebo uměle vytvořená jezera. Vrcholovým predátorem stojatých vod se může stát například *Nepa cinerea* nebo *Arctocorisa carinata*.

## Použitá Literatura

- ANDERSEN, Nils Moller, 1995. Phylogeny and classification of aquatic bugs (Heteroptera, Nepomorpha). An essay review of Mahner's „Systema Cryptoceratum Phylogenicum". *Entomologica Scandinavica*. **26**(2), 159–166.
- BAKONYI, 1978. Contribution to the knowledge of the feeding habits of some water boatmen: *Sigara* spp. (Heteroptera: Corixidae). *Folia Entomologica Hungarica*. **31**(2), 19–24.
- BLAUSTEIN, Leon, 1998. Influence of the predatory backswimmer, *Notonecta maculata*, on invertebrate community structure. *Ecological Entomology*. **23**(3), 246–252.
- BLOECHL, Armin, Stefan KOENEMANN, Barbara PHILIPPI a Albert MELBER, 2010. Abundance, diversity and succession of aquatic Coleoptera and Heteroptera in a cluster of artificial ponds in the North German Lowlands. *Limnologica*. B.m.: Elsevier, **40**, 215–225.
- BROZEK, Jolanta, 2013a. A comparison of external and internal maxilla and mandible morphology of water bugs (Hemiptera: Heteroptera: Nepomorpha). *Zootaxa*. **3635**(4), 340–378.
- BROZEK, Jolanta, 2013b. Comparative analysis and systematic mapping of the labial sensilla in the nepomorpha (Heteroptera: Insecta). *The Scientific World Journal*. **2013**, 44.
- BROZEK, Jolanta, 2013c. Deliberations on the external morphology and modification of the labial segments in the nepomorpha (heteroptera: Insecta) with notes on the phylogenetic characteristics. *The Scientific World Journal*. **2013**, 49.
- BROZEK, Jolanta, 2014. External Traces of Segmentation of the Labium in the Corixoidea (Hemiptera: Heteroptera: Nepomorpha) External Traces of Segmentation of the Labium in the Corixoidea (Hemiptera: Heteroptera: Nepomorpha). *Zoological science*. **31**(7), 445–453.
- BROZEK, Jolanta a Aleksander HERCZEK, 2004. Internal Structure of the Mouthparts of True Bugs (Hemiptera: Heteroptera). *Polskie Pismo Entomologiczne (Polish Journal of Entomology)*. **73**, 79–106.
- BUTT, F. H., 1943. *Comparative study of mouth parts of representative Hemiptera-Homoptera*. 1943.
- CARBONELL, José Antonio, Cayetano GUTIÉRREZ-CÁNOVAS, Daniel BRUNO, Pedro ABELLÁN, Josefa VELASCO a Andrés MILLÁN, 2011. Ecological factors determining the distribution and assemblages of the aquatic Hemiptera (Gerromorpha & Nepomorpha) in the Segura River basin (Spain). *Limnetica*. **30**(1), 59–70.
- CHAPMAN, R. F., 1998. *The Insects: Structure and Function*. 4. vyd. Cambridge University Press.
- COBBEN, Rene Hubert, 1968. *Evolutionary Trends in Heteroptera. Part I: Eggs, Architecture of the Shell, Gross Embryology, and Eclosion*.
- COBBEN, Rene Hubert, 1978. *Evolutionary Trends in Heteroptera: Part II. Mouthpart-structures and feeding strategies*.

- COHEN, Allen Carson, 1998. Solid to Liquid Feeding: The Inside(s) Story of Extra-Oral Digestion in Predaceous Arthropoda. *American Entomologist*. 103–117.
- COOK, R. M. a B. J. COCKRELL, 1978. Predator Ingestion Rate and its Bearing on Feeding Time and the Theory of Optimal Diets. *Journal of Animal Ecology*. **47**(2), 529–547.
- COULIANOS, Carl-Cedric, J. OKLAND a K. A. OKLAND, 2008. Norwegian Aquatic bugs. Distribution and ecology (Hemiptera-Heteroptera: Gerromorpha and Nepomorpha). *Norwegian Journal of Entomology*. **55**, 179–222.
- DARNELL, Reznat M., 1970. Evolution and the ecosystem. *Integrative and Comparative Biology*. **10**(1), 9–15.
- EITAM, Avi a Leon BLAUSTEIN, 2010. Effects of predator density and duration of predator occupancy on crustacean abundance and diversity in experimental pools. *Hydrobiologia*. **652**, 269–276.
- FENNICI, Annales Zoologici, 1987. Intra- and interspecific in rock-pool corixids (Hemiptera, Corixidae). **24**, 295–304.
- FRANTSEVICH, Leonid, 1998. The coxal articulation of the insect striking leg: A comparative study. *Journal of Morphology*. **236**(2), 127–138.
- GILLER, Paul S., 1980. The Control of Handling Time and its Effects on the Foraging Strategy of a Heteropteran Predator, Notonecta. *Journal of Animal Ecology*. **49**(3), 699–712.
- GILLER, Paul S. a Stuart MCNEILL, 1981. Predation Strategies , Resource Partitioning and Habitat Selection in Notonecta (Hemiptera/Heteroptera). *Journal of Animal Ecology*. **50**(3), 789–808.
- GITTELMAN, Steven H., 1974. Locomotion and Predatory Strategy in Backswimmers (Hemiptera: Notonectidae). *The American Midland Naturalist*. **92**(2), 496–500.
- GITTELMAN, Steven H, 1978. Optimum Diet and Body Size in Backswimmers (Heteroptera: Notonectidae, Pleidae ). *Annals of the Entomological Society of America*. **71**, 737–747.
- GOODCHILD, A. J. P., 1966. EVOLUTION OF THE ALIMENTARY CANAL IN THE HEMIPTERA. *Biological reviw*. **41**(1), 97–140.
- GORB, Stanislav N., 1995. Design of the predatory legs of water bugs (Hemiptera: Nepidae, Naucoridae, Notonectidae, Gerridae). *Journal of Morphology*. **223**(3), 289–302.
- HÄDICKE, Christian W., 2012. Die Mundwerkzeuge der Corixoidea (Heteroptera: Nepomorpha) und deren Evolution. *Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Allgemeine und Angewandte Entomologie*. **18**.
- HÄDICKE, Christian W., Dávid RÉDEI a Petr KMENT, 2017. The diversity of feeding habits recorded for water boatmen (Heteroptera: Corixoidea) world-wide with implications for evaluating information on the diet of aquatic insects. *European journal of entomology*. **114**, 147–159.
- HAMILTON, Marion A., 1931. The Morphology of the Water.Scorpion. *Nepa cinerea* Linn. (Rhynchota, Hcteroptera.). *Proceedings of the Zoological Society of London*. **101**(3), 1067–1136.

- HEBSGAARD, Martin B., Nils M. ANDERSEN a Jakob DAMGAARD, 2004. Phylogeny of the true water bugs (Nepomorpha: Hemiptera-Heteroptera) based on 16S and 28S rDNA and morphology. *Systematic Entomology*. **29**(4), 488–508.
- HENRIKSON, Lennart a Hans G. OSCARSON, 1978. Fish Predation Limiting Abundance and Distribution of *Glaenocoris* p . propinqua. *Oikos*. **31**(1), 102–105.
- HENRY, Thomas J., 2009. Biodiversity of Heteroptera. In: Robert G. FOOTIT a Peter H. ADLER, ed. *Insect biodiversity: science and society*. s. 223–263.
- HUA, Jimeng, Ming LI, Pengzhi DONG, Ying CUI, Qiang XIE a Wenjun BU, 2009. Phylogenetic analysis of the true water bugs (Insecta: Hemiptera: Heteroptera: Nepomorpha): Evidence from mitochondrial genomes. *BMC Evolutionary Biology*. **9**(1), 1–11.
- HUNGERFORD, H. B., 1917. Food habits of corixids. *Journal of the New York Entomological Society*. **25**(1), 1–5.
- HUNGERFORD, H. B., 1919. The Biology and Ecology of Aquatic and Semiaquatic Hemiptera. *The Kansas University science bulletin*. **11**, 341.
- JANSSON, Antti, 1969. Identification of larval Corixidae (Heteroptera) of Northern Europe. *Annales Zoologici Fennici*. **6**(3), 289–312.\*
- KLECKA, Jan, 2014. The role of a water bug, *Sigara striata* , in freshwater food webs. *PeerJ*. **2**, 16.
- KLECKA, Jan a David S. BOUKAL, 2012. Who eats whom in a pool? a comparative study of prey selectivity by predatory aquatic insects. *PLoS ONE*. **7**(6), 13.
- KUNKEL, H., 1967: Systematische Übersicht über die Verteilung zweier Ernährungsformtypen bei den Sternorrhyncha (Rhynchota, Insecta). *Z. Angew. Zool*. **54**, 37–114.\*
- LE LOURAN, H. a A. CLOAREC, 1997. Insect predation on pike fry. *Journal of Fish Biology*. **50**, 366–370.
- LEMB, Marcus a Gerhard MAIER, 1996. Prey Selection by the Water Bug *Aphelocheirus aestivalis* FABR. (Heteroptera: Aphelocheiridae). *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*. **81**(3), 481–490.
- LI, Hu, John M. LEAVENGOOD, Eric G. CHAPMAN, Daniel BURKHARDT, Fan SONG, Pei JIANG, Jinpeng LIU, Xuguo ZHOU a Wanzhi CAI, 2017. Mitochondrial phylogenomics of Hemiptera reveals adaptive innovations driving the diversification of true bugs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. **284**(1862), 10.
- LI, Teng, Jimeng HUA, April M. WRIGHT, Ying CUI, Qiang XIE, Wenjun BU a David M. HILLIS, 2014. Long-branch attraction and the phylogeny of true water bugs (Hemiptera: Nepomorpha) as estimated from mitochondrial genomes. *BMC Evolutionary Biology*. **14**(1), 1–12.

---

\* nepřímá citace

LOCK, Koen, Tim ADRIAENS, Frank VAN DE MEUTTER a Peter GOETHALS, 2013. Effect of water quality on waterbugs (Hemiptera: Gerromorpha & Nepomorpha) in Flanders (Belgium): results from a large-scale field survey. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*. **49**(2), 121–128.

MAHNER, Martin, 1993. *Systema cryptoceratorum phylogenicum (Insecta, Heteroptera)*.\*

MURDOCH, William W. a Mary Ann SCOTT, 1983. Selective predation by the backswimmer, Notonecta. *Limnology*. **28**(2), 352–366.

OSCARSON, Hans G, 1987. Habitat Segregation in a Water Boatman (Corixidae) Assemblage: The Role of Predation. *Oikos*. **49**(2), 133–140.

PAPÁČEK, M., 2001. Small aquatic and ripicolous bugs (Heteroptera: Nepomorpha) as predators and prey: The question of economic importance. *European Journal of Entomology*. **98**(1), 1–12.

PETÁK, Eszter, Tibor ERŐS a Gábor BAKONYI, 2014. Habitat use and movement activity of two common predatory water bug species, *Nepa cinerea* L., 1758 and *Ilyocoris cimicoides* (L., 1758) (Hemiptera: Nepomorpha): field and laboratory observations. *Aquatic Insects*. **36**(3–4), 231–243.

POLHEMUS, John T. a Dan A. POLHEMUS, 2008. Global diversity of true bugs (Heteroptera; Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia*. **595**(1), 379–391.

POPHAM, Edward J., 1952. A preliminary investigation into the locomotion of aquatic Hemiptera and Coleoptera. *Proceedings of the Royal Society of London. Series A, General Entomology*. **27**(10–12), 117–119.

POPHAM, Edward J., M. TIEFTON BRYANT a Alan A. SAVAGE, 1984. The role of front legs of british corixid bugs in feeding and mating. *Journal of Natural History*. **18**(3), 445–464.

PROTIĆ, Liljana, 2011. *Heteroptera*. Bělehrad: DMD.

PUCHKOVA, L. V., 1979. Adaptive features of leg structure in the Heteroptera. *Entomological Reviv*. **57**, 272–283.

RANTA, Esa a Juha ESPO, 1989. Predation by the rock-pool insects *Arctocorisa carinata*, *Callicorixa producta* (Het. Corixidae) and *Potamonectes griseostriatus* (Col. Dytiscidae). *Annales zoologici Fennici*. **26**, 53–60.

REYNOLDS, J D, 1975. Feeding in corixids (Heteroptera) of small alkaline lakes in central B. C.. *Vehrein Internationale Verein Limnologie*. **19**, 3073–3078.

SCHLEE, D., 1969. Morphologie und Symbiose; ihre Beweiskraft für die Verwandtschaftsbeziehungen der Coleorrhyncha (Insecta, Hemiptera). Phylogenetische Studien an Hemiptera IV: Heteropteroidea (Heteroptera + Coleorrhyncha) als monophyletische Gruppe. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde*. **210**, 1–27.\*

SCHUH, Randall T. a James A. SLATER, 1996. *The True Bugs of the World (Hemiptera:*

---

\* nepřímá citace

*Heteroptera*). *Classification and Natural History*.

SLACK, H. D., 1947. Feeding Mechanism of Water-Bugs. *Nature*. **159**, 605.

STRAKA, Michal a Petr KMENT, 2009. The proposed Úvalský rybník Nature Monument , an important refuge for wetland insects in South Moravia ( Czech Republic ). *Acta Musei Moraviae, Scientiae biologicae*. **94**, 87–116.

STREAMS, Frederick A., 1992. Intrageneric Predation by Notonecta ( Hemiptera: Notonectidae ) in the Laboratory and in Nature. *Annals of the Entomological Society of America*. **85**(3), 265–273.

ŠTYS, Pavel a Antti JANSSON, 1988. Check-list of recent family-group and genus-group names of Nepomorpha (Heteroptera) of the world. *Acta entomologica Fennici*. **50**.\*

SUTTON, Muriel F., 1947. Feeding Mechanism of Water-bugs. *Nature*. **160**, 122.

SUTTON, Muriel F., 1951. On the food, feeding mechanism and alimentary canal of Corixidae (Hemiptera, Heteroptera). *Proceedings of the Zoological Society of London*. **121**(3), 465–499.

WEIRAUCH, Christiane, Randall T. SCHUH, Gerasimos CASSIS a Ward C. WHEELER, 2018. Revisiting habitat and lifestyle transitions in Heteroptera (Insecta: Hemiptera): Insights from a combined morphological and molecular phylogeny. *Cladistics*. 1–39.

WHITE, F. Buchanan (1873): Notes on Corixa. *Entomologist's Monthly Magazine*. **10**.\*

---

\* nepřímá citace