Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie

Barbora Rohlíková

Faktory ovlivňující individuální reprodukční úspěšnost vážek

Individual fitness in Odonata: effect of phenotypic traits

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Martin Černý, Ph.D.

Praha, 2015

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně a uvedla jsem všechny použité informační zdroje a literaturu.

V Praze, 28. 4. 2015

Podpis:

Poděkování

Ráda bych poděkovala svému školiteli RNDr. Martinu Černému za pomoc a podporu při tvoření této práce. Poděkování dále patří mé rodině, zejména mým rodičům, kteří mě během studia neustále podporovali.

Abstrakt

Má práce shrnuje dosavadní poznatky o aspektech ovlivňujících reprodukční úspěšnost vážek (Odonata). Stejně jako u jiných organismů se reprodukční úspěšnost (fitness) liší na individuální úrovni, a je ovlivněna hlavně faktory souvisejícími s tělesnou stavbou. Tělesná stavba jedinců Odonata ovlivňuje jejich celkovou fyzickou zdatnost. Mezi nejvíce prozkoumané faktory patří velikost, pigmentace a tukové zásoby, dále jedince ovlivňuje hmotnost, asymetrie křídel, věk a další. Některé z těchto faktorů mohou být ovlivněny během larválního vývoje. Nejvíce prozkoumána je prekopulační fáze (epigamní chování), během které samci získávají a obhajují teritorium, případně provádí námluvní chování; v této fázi se nejvíce krom tělesné zdatnosti uplatňují i prvky související s ornamentací (pigmetace) či asymetrií, u některých motýlic vedou různé strategie i k barevné dimormorfii samců. Samotná kopulace je u vážek velmi specifická a krom vlastního transferu spermií často zahrnuje i odstraňování spermií předchůdců z důvodu zajištění paternity. U mnoha druhů následuje postkopulační fáze, při které si samci zajišťují paternitu dalším hlídáním své partnerky při kladení vajíček. Obě tyto fáze jsou časově náročné a časová investice může být předmětem trade-off.

Klíčová slova

Odonata – reprodukční úspěšnost – epigamní chování – velikost těla – pigmentace – tukové zásoby

Abstract

My study summarizes current knowledge of the aspects influencing reproductive success of dragonflies (Odonata). As with other organisms, the reproductive success (fitness) differs on the individual level, and it is influenced mainly by factors related to body structures. The body characteristics of individuals dragonflies affect their totally physical performance. The most studied factors include size, pigmentation and fat reserves; the individual performance is influenced also by the weight, fluctuating asymmetry, age etc. Some of these factors apply during larval development. However, the precopulatory phase (epigamic behaviour) is the most explored, since during that, males gain control and defend territory or perform courtship behaviour. At this phase, beside physical capabilities, there are other important factors such as ornamentation (pigmentation) or fluctuating asymmetry; some damselflies have developed various strategies which, at some species (namely within Calopterygidae), may evolve into colourful dimorphism of males. Next, the copulation in dragonflies is very specific, besides usual sperm transfer it often involves removal of sperm of predecessors to ensure paternity. At many species, the copulation is followed by the postcopulatory phase, during which the males secure their paternity by guarding their ovipositing mates. Both of these stages are time-consuming and investment of time can be subject to trade-off.

Key words

Odonata - reproductive success - epigamic behaviour - body size - pigmentation - fat reserves

Obsah

Úvod ... 6

1 Larvální vývoj ... 7

2 Prekopulační fáze ... 8

2.1 Teritorialita ... 9

2.1.1 Pasivní samičí výběr ... 12

2.2 Námluvní chování ... 12

2.3 Individuální vlastnosti ovlivňující reprodukční úspěšnost vážek ... 13

2.3.1 Velikost těla ... 13

2.3.2 Pigmentace ... 16

2.3.3 Tukové zásoby ... 18

2.3.4 Svalová hmota ... 20

2.3.5 Hmotnost těla ... 20

2.3.6 Asymetrie a tvar křídel ... 21

2.3.7 Věk ... 23

2.3.8 Parazité ... 23

2.3.9 Další faktory ovlivňující reprodukční úspěšnost ... 24

2.3.10 Faktory ovlivňující samice ... 25

3 Kopulace ... 26

4 Postkopulační fáze ... 27

Závěr ... 28

Seznam literatury ... 30

Úvod

Tato práce zabývající se řádem Odonata má za úkol shrnout dosavadní poznatky o faktorech, které ovlivňují individuální reprodukční úspěšnost vážek. Tyto faktory zkoumám především u samců vážek a to kvůli návaznosti na téma mé budoucí diplomové práce.

Pro co nejpřesnější odhad individuální reprodukční úspěšnosti vážek by stejně jako u jiných organismů bylo ideální mít k dispozici údaje o počtu oplozených samic a velikosti jejich snůšek náležejících danému samci, či následné údaje o počtu úspěšně vylíhlých potomků daného rodičovského páru. Toto však z metodických důvodů není *in situ* rozumně proveditelné, respektive jedinou technicky možnou, nikoliv však asi v běžných podmínkách finančně zvládnutelnou metodou by bylo zjišťování paternity larev genetickými metodami, u většiny druhů by to přitom navíc bylo komplikované obtížemi při kvantitativním odběru larev (kvantitativní sběr snůšek/vajíček vážek v přírodě zůstává metodicky na úrovni science-fiction). Proto se pro hodnocení, respektive pro odhad reprodukční úspěšnosti jedinců používají různé „proxy“ proměnné, které popisují individuální vlastnosti, u kterých se předpokládá vztah k rozmnožování.

Reprodukční úspěšnost jedince je závislá jak na faktorech, které působí během jeho ontogenetického vývoje, tak na faktorech, jejichž působení se demonstruje během epigamního chování, vlastní kopulace a postkopulačního chování. Tyto životní etapy mají chronologickou návaznost, což jsem zohlednila při strukturování své práce.

Prvním etapou (pomineme-li embryonální vývoj ve vaječných obalech, o jehož významu pro budoucí reprodukční úspěšnost se patrně nic neví) je **larvální vývoj**, který může ovlivnit tělesnou stavbu a tím ovlivnit reprodukční úspěšnost jedince.

Druhým rozhodujícím projevem v životě vážky je **prekopulační období včetně epigamního chování**, které je – vzhledem ke studovanosti – pro moji práci nejvýznamnější. Tehdy nastává námluvní chování a samci některých druhů získávají a brání svá teritoria. Toto období z velké části ovlivňuje tělesná stavba a fyzická zdatnost jedinců. Právě to, jaké faktory ovlivňují fitness jedinců, je důležitou částí této kapitoly.

Po prekopulačním období následuje **samotná kopulace** a následně **postkopulační chování**. Tyto dva projevy jsou v mé práci zahrnuty, ale dávám jim menší prostor, jelikož tělesná stavba a fyzická zdatnost jedinců už není tak významná jako v prekopulačním období,

resp. to, jestli se jedinec dostane do těchto dvou období, je ovlivněno tělesnou zdatností v prekopulačním období.

1 Larvální vývoj

Už v larválním vývoji mohou nastat situace, které ovlivní budoucí reprodukční úspěšnost jedince. Vychází se přitom z předpokladu, že imága vylíhnuvší se z larev, které byly během svého vývoje ovlivněny stresory (nedostatek potravy, přítomnost predátorů apod.), budou při budoucí reprodukci relativně handicapovány (Metcalfe & Monaghan, 2001; Stoks et. al., 2006). Přitom bylo zjištěno, že velikostní rozdíly u larev mohou být u některých druhů odlišné od velikosti v dospělosti, např. u *Platycnemis acutipennis* a *Onychogomphus uncatus*, znamená to tedy, že pohlavní dimorfismus, který se vyskytoval u larev, mohl vymizet nebo se změnit u dospělých jedinců (Serrano-Meneses et. al., 2007).

Vliv dostatku či nedostatku potravy se u larev zkoumá nejčastěji. U larev *Calopteryx s. xanthostoma* se míra přežití nelišila s příjmem potravy, ale mladí samci, kteří měli v larválním stádiu dostatečné množství potravy, měli větší množství létacích svalů (Plaistow & Siva-Jothy, 1999). Larvy *Ischnura verticalis* měly při nedostatku potravy menší velikost, ale při měření dospělců byla zjištěna srovnatelná velikost s kontrolní skupinou, která měla po dobu pokusu dostatek potravy. Hmotnost tohoto šidélka se mezi skupinami lišila v larválním i dospělém stádiu (Dmitriew & Rowe, 2005).

Byl zjišťován i vliv predátorů na přijímání potravy. U všech jedinců *Ischnura verticalis*, kteří byli vystaveni predátorům, se snížil příjem potravy a to jak u nedostatečně krmené skupiny, tak u kontrolní skupiny (Dmitriew & Rowe, 2005). Podobně ovlivňovali predátoři zástupce rodu *Lestes* (Stoks & McPeek, 2003). Přítomnost predátorů během vývoje *Lestes sponsa* signifikantně interagovala s asymetrií zadního křídla dospělých jedinců. Larvy této šídlatky zatížené potravním stresem byly v průměru o 4,9 % menší než dostatečně krmené larvy (Stoks, 2001). U příbuzného druhu *Lestes viridis* bylo potvrzeno, že kompenzační růst vyvolaný potravním nebo časovým stresem má za následek menší investice do tukových zásob u dospělých jedinců (Stoks et al., 2006)

I larvy motýlice *Megaloprepus coerulatus* byly ovlivněny nejen množstvím potravy, ale i množstvím úkrytů, kterých je v přírodních podmínkách většinou dostatek. Právě tyto dva faktory určují rozestupy mezi larvami. Hladovějící larvy ve většině případů ustoupí dobře krmené larvě stejné velikosti. U těchto larev existuje i agonistické chování, které by mohlo

být na první pohled považováno za projev teritoriality larev, ale jedná se spíše o velikostně založenou dominanci (Fincke, 1996). Bohatě živené larvy motýlice *Hetaerina americana* se v dospělosti lišily od larev v chudém režimu stravy ve velikosti těla. Kromě velikosti těla se jedinci lišili také v fenoloxidázové aktivitě, kterou lze považovat za ukazatel imunitní schopnosti (Jiménez-Cortés et. al., 2012).

Doba vývoje u *Coenagrion puella* je 347 až 396 dní. Zajímavé ale je, že jedinci vyvíjející se z vajec snesených ze začátku sezóny se líhli relativně později, kdežto u pozdější snůšky byl vývoj krátký, vznikla tady tedy negativní korelace mezi časem nakladení a dobou vývoje. Dále bylo u tohoto druhu zjištěno, že vývoj samic trval déle než vývoj samců (Lowe et. al., 2009). Sezóna ovlivnila i larvy *Enallagma cyathigerum*, které na konci sezóny urychlily svůj vývoj. Toto časové omezení ovlivnilo hmotnost imág, ale velikostně se jedinci nelišili od těch ze začátku sezóny (Strobbe & Stoks, 2004).

U larev vážek se lze setkat s kanibalismem. Kanibalem byly zpravidla větší larvy, pokud byly larvy stejné velikosti, rozhodovala o kanibalismu vývojová etapa. Kanibalismus byl také ovlivněn okolní teplotou, v teplé vodě nastal častěji, což může být jedním z důvodů odlišného kanibalismu mezi populacemi, ale individuální rozdíly v jedné populaci tato vlastnost nevyvolá (Crumrine, 2010).

Lze tedy říci, že množství či kvalita potravy larev ovlivňuje velikost, hmotnost a možná i imunitní vlastnosti dospělců, což může ovlivnit budoucí individuální reprodukční úspěšnost vážek. Na druhou stranu může být množství a dostupnost potravy pro jednotlivce ovlivněna denzitou larev vážek prostřednictvím kompetice. Denzita larev může ovlivňovat i přežívání larev a to prostřednictvím predace a kanibalismu.

2 Prekopulační fáze

Tato kapitola je klíčovou pro moji bakalářskou práci, protože právě prekopulační fáze je nejvíce studována z hlediska fyzické zdatnosti a tělesné stavby jedinců. V první části této kapitoly se zabývám chováním jedinců, tedy možnými podobami epigamního chování. Jde především o teritorialitu, tedy o snahu získat a následně udržet teritorium, tj. místa atraktivního pro samice. Souboje samců přitom mohou být přímé nebo ritualizované.
Do přímé kompetice samec-samec můžeme zařadit i snahy o přebrání samice z již existujícího tandemového páru. Tento jev je běžně pozorován (Černý, pers. comm.), dokumentován byl

např. u šidélka *Enallagma hageni* (Fincke, 1982) a dále např. u šidélka *Telebasis carmesina* (Alves-Martins et. al., 2012).

Atraktivním fenoménem je u některých druhů vážek (především u motýlic) výrazné námluvní chování (Córdoba-Aguilar, 2000; Guillermo-Ferreira & Bispo, 2012; Meek & Herman, 1990). V neposlední řadě do epigamního chování patří i „skenovací“ lety samců soustředěné na nalezení samice např. u páskovců (Cordulegastridae) (Kaiser, 1982).

V druhé části této kapitoly se zabývám reprodukční úspěšností z pohledu tělesných vlastností jedinců, kterak ovlivňují výše zmíněné epigamní projevy. V této části jsou zdokumentovány jednotlivé parametry tělesné stavby a fyzické zdatnosti a jejich vliv na individuální reprodukční úspěšnost.

2.1 Teritorialita

Teritorialita vs. neteritorialita je u vážek, stejně jako u mnoha dalších druhů, často významným indikátorem reprodukční úspěšnosti. Souboje samců různých druhů se mohou lišit a to, kdo získá teritorium, může být ovlivněno mnoha faktory, souhrnně ovlivňujících jejich zdatnost; nejvýraznějším z nich je nejspíš velikost těla.

Souboje o teritorium bývají buď přímé (fyzické zahnání protivníka) nebo jsou ritualizované (zejména u motýlic (Calopterigydae)). Teritoriem je ve všech případech území (u vážek několikametrová část břehu či toku nebo tůňka apod.), které samice aktivně vyhledávají a na kterém mají samci prioritu získat zdroje před ostatními jedinci, čehož dosáhnou právě sociálními interakcemi (Kaufmann, 1983).Teritorium se tak může měnit i během dne v závislosti na oslunění.

Souboje samců *Calopteryx maculata* o teritorium mají spíše rituální povahu a mohou trvat až 50 minut. Skládají se ze 2 až 43 vln intenzivního spirálového letu, trvajícího až téměř 25 minut U těchto samců rozhodují energetické zásoby, jejichž spotřeba byla během zápasu u obou samců stejná, protože prováděli pohyby téměř zrcadlově (Marden & Waage, 1990). Samci druhu *Libellago semiopaca* bojují o území s vhodnými místy ke kladení vajíček. Jejich souboj trval průměrně 12 minut, ale dosahoval i hodinové délky. Samci si při agonistickém projevu čelí, vznášejí se proti sobě bez hnutí, nebo se jen pomalu otáčí sem a tam, ale fyzicky se nedotýkají (Orr, 2009). Délka soubojů se tedy může lišit. U vážky *Macrothemis imitans* netrval souboj o teritorium déle než 10 sekund (Mourão & Peixoto, 2014).

Většího kopulačního úspěchu dosáhli teritoriální samci *Diastatops obscura* (Irusta & Araújo, 2007) a také např. teritoriální samci *Calopteryx haemorrhoidalis* (Córdoba-Aguilar, 2000), u kterých, stejně jako u příbuzného druhu *Calopteryx splendens xanthostoma*, měla vliv rychlost průtoku vody na kvalitu teritoria, tedy o teritoria s rychlejším prouděním se častěji soupeřilo. Platilo, že čím rychlejší průtok, tím větší pářící úspěch samců, ale byly i horní limity pro úspěšnost. U samců *C. s. xanthostoma* se pářící úspěšnost začala snižovat, když rychlost toku přesáhla 0,15 ms^{-1} (Gibbons & Pain, 1992). U samců *Calopteryx virgo* určuje velikost (délka křídel) reprodukční taktiku, jakou samec používá, tedy větší a těžší samci jsou teritoriální (Koskimäki et. al., 2009).

Samice velkého tropického šidélka *Megaloprepus coerulatus* preferují větší samce, ale to jenom z toho důvodu, že tito samci obsazují lepší teritoria, která na svém území mají více anebo větší místa ke kladení vajíček, v případě tohoto druhu to jsou vodou zaplněné díry ve stromech (Fincke, 1992), v případě druhu *Enallagma vesperum* to jsou listy rdestu (*Potamogeton*) (Moody, 2009). O kvalitní území, které přiláká více samic, bojují i vážky *Nannophya pygmaea* a platí, že velcí samci ve většině případů souboj vyhrají a tím mají i větší životní pářící úspěšnost. Ukázalo se, že ale doba, po kterou jsou samci schopni teritorium obhájit, je celkem krátká a že je ještě jeden důležitější faktor, který u tohoto druhu určuje pářící úspěšnost a to počet slunečných dní. Velikost těla se tak stala nepřímým ukazatelem reprodukční úspěšnosti, protože větší samci obsadí teritorium na delší dobu a tím pádem zažívají více slunečných dní (i při krátkodobě nepříznivých podmínkách) než menší samci, kteří obsadí teritorium jen na krátkou časovou jednotku (Tsubaki & Ono, 1987). Výhodné být teritoriálním samcem se ukázalo i u *Plathemis lydia* a to i přes to, že samci obsazovali teritoria vždy jen na pár hodin denně. V této studii byla nalezena jen slabá, ale signifikantní korelace mezi pářícím úspěchem a velikostí těla (Koenig & Albano, 1985).

Podobně u druhu *Hetaerina americana* platí, že teritoriální samci jsou úspěšnější. Pářící úspěch u tohoto druhu je dán délkou těla, protože jen velcí samci si dovedou udržet teritorium (Serranomeneses et. al., 2007). Další studie o tomto druhu poukazuje na to, že kondice motýlice (tukové zásoby, svalová hmota apod.) určuje pářící taktiku. Také je zajímavé zjištění, že se u tohoto druhu vyskytují tzv.switchers, což jsou samci, kteří měnili pářící taktiku z teritoriální na neteritoriální a naopak. Je to velice zajímavý jev, ale je nutné podotknout, že těchto samců byl velmi malý počet a to pouze 21 samců z celkových 148 jedinců zahrnutých do studie, což není velmi reprezentativní vzorek (Raihani et. al., 2008).

Dalším faktorem ovlivňujícím teritorialitu tohoto druhu může být věk, jelikož se ukázalo, že samci ve středním věku byli nejčastěji držiteli území (Contreras-Garduño et. al., 2008).

Samci *Enallagma hageni* používají při hledání partnerky dvě taktiky – vyhledávací a čekací. To, kterou taktiku bude samec používat, nebylo určeno velikostí a samci často taktiky střídali, přesto bylo zastoupení obou taktik celkem vyrovnané. Padesát sledovaných samců bylo viděno se pářit pouze jednou – 30 z nich použilo vyhledávací taktiku a 20 čekací. Dalších 55 samců bylo viděno se pářit minimálně dvakrát, 75 % těchto samců použilo obě taktiky (Fincke, 1985).

V některých případech je teritorialita spjata s barevnou polymorfií samců. Například *Paraphlebia zoe* má dva typy samců – černě okřídlený, který vždy drží teritorium, a průhledně okřídlený, u kterého je teritorialita podmíněna velikostí. Dalo by se očekávat, že pářící úspěšnost bude podmíněna typem samce nebo velikostí, ale u tohoto druhu rozhoduje pouze teritoriální stav (Romo-Beltrán et. al., 2008) a to i přesto, že černě okřídlení mají delší křídla než průsvitně okřídlení (Munguía-Steyer et. al., 2010). Dva barevné typy samců má i motýlice *Mnais costalis*. První z nich je oranžově okřídlený teritoriální bojovník, druhý je průsvitně okřídlený samec, tzv. sneaker, který bývá menší velikosti. U průsvitně okřídlených neměla velikost těla (měřena jako délka zadního křídla) žádný vliv na pářící úspěch, kdežto u oranžově okřídlených byla nalezena pozitivní korelace velikosti s pářícím úspěchem (Plaistow & Tsubaki, 2000). Ale odhadovaná celková pářící úspěšnost je u obou typů samců stejná. Je to tím, že oranžově okřídlení sice mají větší denní reprodukční úspěšnost, ale žijí kratší dobu, a to jak v terénu, tak v laboratoři (Tsubaki et. al., 1997). Odlišný stupeň křídelní pigmentace mají i samci *Calopteryx maculata* a tak se přepokládalo, že bude indikátorem pářícího úspěchu. Tento fakt byl však vyvrácen, samice si samce totiž vybíraly dle teritoria a získání území nebylo podmíněno pigmentací křídel (Hopeman & Abramson, 2005).

O teritorialitě nemusí rozhodovat pouze velikost, ale i úspěšnost samců v přímých soubojích. Ukázalo se, že výhodu při obhajobě teritoria může mít ten samec, který dané území obsadil jako první. Toto platí např. u vážek *Macrothemis imitans* (Mourão & Peixoto, 2014) a *Orthetrum japonicum japonicum* (Kasuya et. al., 1997).

Teritorialita ale nemusí být rozhodující faktor pářícího úspěchu. *U Argis reclusa* byli sice větší samci teritoriální a měli větší úspěch při obhajobě území a při zápasech o teritorium, ale tito samci měli stejný pářící úspěch jako neteritoriální samci tohoto druhu, naopak

neteritoriální druhy možná měly i větší úspěch a to z toho důvodu, že počet neteritoriálních samců mohl být podceněn, jelikož je jejich výskyt ve vegetaci, kde je složitější je naleznout a odchytit, kdežto vzorek teritoriálních samců byl více objektivní, protože jejich odchyt na břehu potoka je mnohem snazší (Guillermo-Ferreira & Del-Claro, 2011).

2.1.1 Pasivní samičí výběr

Jak už bylo v předchozí kapitole naznačeno, samice si nemusí vybírat pouze konkrétní samce, ale mohou si vybrat dle území, které daný jedinec obsadil. Tomuto jevu se říká Pasivní samičí výběr (Córdoba-Aguilar, 2008). Tuto taktiku používají např. samice vážky *Diastatops obcura* (Irusta & Araújo, 2007) a samice motýlice *Calopteryx maculata* (Hopeman & Abramson, 2005). Samice vážky *Megaloprepus coerulatus* si vybírají pouze území, která mají v blízkosti díry ve stromech, do kterých kladou svá vajíčka (Fincke, 1992). S touto taktikou se setkáme i u dalších vážek (Gibbons & Pain, 1992; Moody, 2009).

2.2 Námluvní chování

Námluvní chování je u mnoha druhů důležitým jevem. Je také velmi časově variabilní mezi jednotlivými druhy. U řady druhů ale námluvní chování zcela chybí, např. u neteritoriální šídlatky *Lestes unguiculatus* (Bick & Hornuff, 1965).

Samci motýlice *Mnesarete pudica* počkali, až samice přiletí na jejich území a pak s ní navázali kontakt pomocí „hlídkového letu“. Když samice neunikne anebo neodvrací signál, samec dělá námluvní let, tedy léta kolem samice. Poté se usadí v blízkosti samice, otevírá a zavírá křídla a pohupuje se zprava doleva, což lze nazvat „křížovým projevem“. To celé může několikrát opakovat, než dojde k samotné kopulaci (Guillermo-Ferreira & Bispo, 2012). Je tedy možné, že i drobné odchylky v chování jedinců mohou ovlivnit rozhodování samice, tedy zda si daného samce zvolí či nikoli.

Obdobně vypadají námluvy u západoevropského druhu *Calopteryx haemorrhoidalis*. Když samice vlétla do teritoria, samec zahájil prekopulační chování „křížovou přehlídkou“, která trvala přibližně 3 sekundy, a přistál v blízkosti vody. Pokud samice zůstala v blízkosti, následoval „námluvní oblouk“, který trval přibližně 5 sekund a samec při něm používal k letu pouze přední křídla (Córdoba-Aguilar, 2000). I další zástupci rodu *Calopteryx* vykazují prekopulační „námluvní“ chování, přičemž se zdá, že v rámci tohoto rodu má toto chování stejné základní schéma, avšak s druhově specifickými prvky. Ze tří porovnávaných druhů měli nejdelší „křížový“ projev samci *Calopteryx aequabilis*, tento projev býval ale často zcela vynechán samci *Calopteryx amata*, kteří ale naopak měli nejkomplikovanější „námluvní

oblouk“. Teritoriální samci *Calopteryx maculata* strávili nejkratší dobu při „křížovém“ projevu, stejně jako při samotné kopulaci (Meek & Herman, 1990). Samci tohoto druhu, kteří nezískali teritorium, se zkoušeli se samicí pářit bez předchozího námluvního chování, to se ale podařilo pouze třem z 15 samců (Waage, 1973).

Námlouvací epigamní chování vykazují i druhy z jiných čeledí. Např. u tropického šidélka *Libellago semiopaca* (čeleď Chlorocyphidae) začal samec po vlétnutí samice do obsazeného teritoria provádět půlkruhové oscilující oblouky, při kterých měl zkroucený abdomen a nohy držel kolmo dolů (na rozdíl od obvyklého těsného přitažení k tělu). Tato taktika měla největší úspěšnost kolem 10:00 hod., kdy samice začaly přilétat, samci už měli svá teritoria touto dobou obsazená. Většina páření (více než 80 %) se uskutečnilo do 12:00 hod. a to i přesto, že samice obvykle trávily čas na místě páření až do 15:00 hod., ale právě v odpoledních hodinách docházelo k častému narušování námluvního chování jinými samci (Orr, 2009).

Úspěšnost namlouvacího letu v některých případech zřetelně souvisela i s vnějšími faktory. Např. u motýlice *Mnais costalis* bylo námluvní chování spojeno s okolní teplotou, jelikož ta pozitivně korelovala s frekvencí mávání křídel při námluvním chování. Tím pádem byla teplota ukazatelem námluvního úspěchu, jelikož samci na sluníčku mají lepší výchozí pozici než samci ve stínu (Tsubaki et. al., 2010).

Dle těchto výsledků může být námluvní chování důležité pro získání páření a tedy pro větší reprodukční úspěšnost. Toto chování je nejvýraznější a nejvíce prozkoumané u čeledi Calopterygidae.

2.3 Individuální vlastnosti ovlivňující reprodukční úspěšnost vážek

Existuje velké množství parametrů, které ovlivňují individuální reprodukční úspěšnost vážek v prekopulačním období. Nejvýznamnějším z nich je velikost těla, jejíž důležitost již byla z velké části ilustrována v kapitole Teritorialita. Není to ale zdaleka jediná veličina, která jedince ovlivňuje. Velmi důležité jsou pigmentace a tukové zásoby anebo svalová hmota, předurčující větší leteckou výkonnost či vytrvalost.

2.3.1 Velikost těla

Velikost těla je jeden z nejvíce zkoumaných znaků tělesné stavby, přičemž existuje mnoho způsobů, jak ji měřit. Obvyklý způsob je hodnocení délkových parametrů, ať už těla nebo křídel, případně jejich kombinace.

Samozřejmě i vážky mají určité limity pro maximální velikost těla. Velkou roli v evoluci maximální velikosti hrál parciální tlak atmosférického kyslíku, což je zřetelné z fosilního záznamu v geologickém čase; řádově vyšší velikost zástupců hmyzu v Paleozoiku je připisována právě zvýšené koncentraci kyslíku v tehdejší atmosféře. Ale pouze pomocí kyslíku nelze vysvětlit maximální velikost vážek a ostatního hmyzu, je třeba brát v potaz další faktory, jako jsou respirační systémy hmyzu, vliv létajících obratlovců a s tím spojená predace, atmosférická hustota a teplota a u vážek také rozdíly v tvaru těla mezi Protodonata a Odonata (Okajima, 2008). Tyto faktory ovšem nemají přímý vliv na individuální reprodukční schopnosti jedinců.

Vliv velikosti na pářící úspěšnost může být u každého druhu odlišný. U šidélka *Ischnura elegans* měli menší samci větší pářící úspěšnost (Carchini et. al., 2000), podobně tomu bylo u šídlatky *Lestes viridis* (De Block & Stoks, 2007), ale naopak u samců vážky *Plathemis lydia* denní pářící úspěch pozitivně koreloval s délkou křídla (Koenig & Albano, 1985). U neteritoriální šídlatky *Lestes sponsa* se očekávalo, že nejmenší samci budou zvýhodněni, ale byla zde prokázána stabilizující selekce na velikost těla, tedy že středně velcí samci měli vyšší životní reprodukční úspěšnost než samci s okrajovými velikostmi (Stoks, 2000). U Motýlice *Hetaerina cruentata* nebyly zaznamenány žádné rozdíly ve velikosti těla u pářících se a nepářících se samců (Cordoba-Aguilar, 1995a).

2.3.1.1 Pohlavní dimorfismus ve velikosti těla

U mnoha druhů vážek je velmi významný pohlavní dimorfismus. Velikostní dimorfismus je spojován s Renschovým pravidlem, které ho dává do souvislostí s tělesnou velikostí. Říká, že u druhů, kde je samec větší než samice, se bude se zvyšující velikostí těla zvětšovat i dimorfismus, kdežto u druhů s většími samicemi dojde se zvyšující se velikostí těla k poklesu ve velikostním dimorfismu (Rensch, 1950). To bylo potvrzeno u Odonata v analýze 21 druhů (Johansson et. al., 2005).

Ve studii zkoumající 10 druhů Odonata se potvrdila hypotéza, že u druhů s větší velikostí těla samic než samců dochází k neteritoriálnímu chování, kdežto jsou-li druhy s většími samci než samicemi, vyskytuje se u nich teritoriální chování (Wong-Muñoz et. al., 2010). Je tomu tak i u jedné, dle mého názoru nejvíce prozkoumané motýlice *Hetaerina americana*, u které jsou teritoriální samci větší než samice a mají výrazné červené skvrny na křídlech, které ovlivňují pohlavní výběr (Grether, 1996). Délka těla u tohoto druhu korelovala s pářícím úspěchem (Serranomeneses et al., 2007). Vedle teritoriálních systému

nalezneme i další faktory, které ovlivňují pohlavně sexuální dimorfismus To bylo potvrzeno u šidélka *Argia reclusa*, druhu s většími samci, u které byla pářící úspěšnost stejná u teritoriálních a neteritoriálních samců (Guillermo-Ferreira & Del-Claro, 2011).

Větší samice než samci se vyskytují hlavně u neteritoriálních druhů, jako je *Lestes disjunctus*, u kterých se pohlavní dimorfismus prokázal pomocí váhy, kdy samice jsou i o více než 50 % těžší než samci (Anholt, 1997).

Je zřejmé, že tvrzení, že u teritoriálních druhů jsou větší samci než samice a naopak, že u neteritoriálních druhů jsou samice větší než samci, má své výjimky. Velikostní dimorfismus se může u jednotlivých druhů lišit i mezi larválním a dospělým stádiem (Serrano-Meneses et al., 2007).

Tedy, i když je pohlavní dimorfismus často velmi výrazný znak vážek, nelze ho brát jako obecný faktor předurčující teritorialitu.

2.3.1.2 Sezónnost

Velikost těla se může měnit během sezóny. Tento jev byl pozorován u běžného evropského druhu *Calopteryx s. xanthostoma*. Jedinci tohoto druhu, kteří byli vylíhlí na konci sezóny, měli menší velikost než samci ze začátku sezóny (Plaistow & Siva-jothy, 1999). U druhu tropické savany *Telebasis carmesina* byli samci větší v období sucha než v období dešťů (Alves-Martins et al., 2012). Velikost těla se během sezóny měnila i u motýlice *Hetaerina americana*, u které se kromě velikosti měnila i pigmentace křídel samců (Raihani et al., 2008). Změna v délce zadního křídla během sezóny u samic i samců byla nalezena v Anglii u motýlice *Coenagrion puella* (Lowe et al., 2009). Rozdílnou sezonní délku křídel měla vážka *Libullula pulchella* (Marden et. al., 1999) a i další vážky měnily svoji velikost během sezóny (Tsubaki & Ono, 1987).

Jelikož velikost těla může ovlivňovat reprodukční úspěšnost (viz kap. 2.3.1.), lze se domnívat, že by se tento efekt mohl projevit i prostřednictvím sezónního posunu ve velikostech. Na druhou stranu vliv sezóny na velikost těla ale nelze brát jako obecný fakt, např. délka zadních křídel motýlice *Calopteryx virgo* se ani na jednom z šesti sledovaných míst ve Finsku během sezóny nezměnila (Rantala et. al., 2001).

2.3.1.3 Zeměpisná šířka

Je zřejmé, že rozdílná velikost spojená se zeměpisnou šířkou může ovlivnit výsledky studií zabývajících se více populacemi jednoho druhu, ale vliv na individuální reprodukční

úspěšnost jedinců v jedné populaci zeměpisná šířka nemá, jelikož působí na všechny jedince dané populace vylíhlé na daném místě.

Na druhou stranu jedinci pocházející z populací z různých zeměpisných šířek se mohou mísit a to z důvodu migrace, ta je prokázána např. u šídel *Anax junius* (Wikelski et al., 2006) a *Anax parthenope*, vážek *Sympetrum fonscolombii* (Borisov, 2010) a *Pantala flavescens* (Feng et. al., 2006) a mnoha dalších druhů.

Souvislost mezi velikostí těla a zeměpisnou šířkou je objasněna Bergmannovým pravidlem, které říká, že se zvyšující se zeměpisnou šířkou roste velikost těla druhů (Bergmann, 1848). Toto pravidlo platí pro endotermní živočichy, jsou však i studie zabývající se velikostí těla a zeměpisnou šířkou u ektotermních živočichů včetně vážek. Bergmannovo pravidlo zkoumala studie zahrnující 777 jedinců *Erythromma viridulum* z 21 míst Evropy, u kterých byla potvrzena silná korelace mezi velikostí těla a zeměpisnou šířkou (Hassall et. al., 2014).

Toto pravidlo ale neplatí ve všech případech, má své výjimky, jedna z nich byla prokázána u druhu *Enallagma cyathigerum*, u kterého byla výsledná křivka grafu velikosti těla a zeměpisné šířky ve tvaru písmene U, což znamená malou velikost těla ve středních zeměpisných šířkách a naopak velkou velikost těla ve vysokých a nízkých zeměpisných šířkách (Johansson, 2003), podobné výsledky vyšly najevo i u *Calopteryx maculata* (Hassall, 2013).

U dvou zkoumaných druhů šidélek (*Coenagrion puella* a *Pyrrhosoma nymphula*) byl nalezen signifikantní vztah mezi hmotností a latitudou pouze u *C.puella*. U *P.nymphula* nebyl nalezen žádný signifikantní vztah k zeměpisné šířce a to i přes to, že u obou druhů se délka křídel a hmotnost zvyšovala se zeměpisnou šířkou, ale tyto změny byly vysvětleny teplotně-velikostním pravidlem (Hassall et. al., 2008a).

2.3.2 Pigmentace

Je všeobecně známo, že optické vnímání je pro vážky významné. Vážky mají mnohem více opsinů než např. člověk, konkrétně u třech druhů čeledi Libellulidae bylo nalezeno 11 genů pro vizuální opsiny, u deseti dalších čeledí bylo nalezeno 15–33 genů pro opsiny. Toto platí ale pouze pro dospělé jedince, larvy mají mnohem horší zrak. Byl nalezen ale i opsin pro UV záření (Futahashi et al., 2015), vážky tedy mohou vnímat i záření o kratších vlnových délkách (Dompreh et. al., 2013). Toto naznačuje, že rozdíly v barevné ornamentaci

u hmyzu s tak dobrým zrakem mohou být důležité a to především u druhů s epigamním chováním, jako např. u čeledi Calopterygidae (viz kap. 2.2 Námluvní chování).

Je mnoho studií zabývajících se pigmentací u motýlice *Hetaerina americana* a často mají i trochu protichůdné výsledky. Samci této americké motýlice mají na svých křídlech červenou skvrnu. Tato skvrna koreluje s tukovými zásobami (Serranomeneses et al., 2007). Samci tohoto druhu byli na začátku sezóny více pigmentovaní než na konci a pigmentace křídel se zvyšovala s délkou těla. V této mexické studii bylo také zjištěno, že pářící taktika nebyla ovlivněna pigmentací křídel (Raihani et al., 2008). V prekopulační kompetici je u toho druhu důležitá pouze velikost této skvrny, nikoli její vlastnosti jako je např. odstín. Tyto vlastnosti skvrny se nelišily s věkem ani s množstvím potravy. Je ale důležité podotknou, že v této studii se autoři nezabývali možnými účinky UV záření. (Contreras-Garduño et. al., 2007). Vítězové v boji o teritorium měli obvykle větší plochu skvrny (Contreras-Garduño et al., 2008). V jiné studii bylo dokázáno, že samčí zbarvení křídel (tedy velikost křídelní skvrny) u motýlice *Hetaerina americana* je přímým indikátorem pohlavního výběru (Grether, 1996).

Skvrny na křídlech se vyskutují i u tří druhů rodu *Calopteryx* (*C. splendens*, *C. haemorrhoidalis* a *C. v. meridionalis*). Tyto skvrny neměly vliv na samčí taktiku, ale bylo dokázáno, že interagují s tvarem zadního křídla, ale na tvar předního křídla neměla křídelní skvrna signifikantní efekt (Outomuro et. al., 2014). U samců *Calopteryx haemorrhoidalis* je pigmentace velice důležitá. Bylo zjištěno, že teritoriální status, životní pářící úspěšnost a doba přežití souvisí s pigmentací. Byl také nalezen negativní vztah mezi pigmentací křídel a střevními parazity (Córdoba-Aguilar, 2002). Větší plochu křídelní pigmentace měli samci příbuzné motýlice *Calopteryx s. xanthostoma*, kteří měli k dispozici více zdrojů a měli tedy obecně vyšší reprodukční úspěch (Siva-Jothy, 1999).

Najdeme velké množství druhů vážek, které mají samce dvou barevných variant. Druh *Paraphlebia zoe* má teritoriálního, černě okřídleného samce, který je zpravidla větší než průhledně okřídlený samec, který brání území méně často (Romo-Beltrán et al., 2008). Dvě samčí barevné varianty má i *Mnais pruinosa costalis* a to oranžově okřídlené teritoriální jedince a průhledně okřídlené neteritoriální samce (Tsubaki et al., 1997). Podobně jako samci i samice mohou mít dvě různě barevné varianty. Je tomu tak u *Nehalennia irene* (Lajeunesse & Forbes, 2003), nebo u *Ischnura senegalensis*, u které se počet samic jednotlivých variant mění v rámci populací (Takahashi & Watanabe, 2010).

Negativní vztah mezi křídelní pigmentací a imunitou byl nalezen u *Erythrodiplax funerea*. U *E. funerea* byl hledán vztah mezi pigmentací křídla a tukovými zásobami nebo svalovou hmotou, ale nebyla nalezena žádná souvislost mezi těmito faktory (Contreras-Garduño et. al., 2011). Ale pigmentaci křídel je možné využít při určování věku jedinců (Tsubaki & Ono, 1987).

Roli ale nemusí mít pouze pigmentace křídel. Samci *Platycypha caligata* mají bílé pruhy na tibii. Samci se pářili více, pokud měli výraznější tibiální pigmentaci, naopak samci, kterým byly pruhy experimentálně odstraněny, byli méně často viděni na místě páření (Jennions, 1998).

U *Calopteryx maculata* se barva těla samců pohybuje mezi zelenou a modrou barvou. Odstín barvy je dán velikostí mezer mezi lamelami v epikutikule. Štíhlejší jedinci byli zelené barvy, kdežto samci, kteří měli k dispozici velké množství potravy, byli modří (Fitzstephens & Getty, 2000). To, že pigmentace křídel nemusí vždy předurčit reprodukční úspěšnost, se potvrdilo právě u tmavě okřídlených samců tohoto druhu. Při zkoumání nejtmavších samců bylo zjištěno, že mají delší křídla, větší plochu křídla i celkovou hmotnost, ale samice tohoto druhu si vybírají pouze na základě teritoria, jehož vítěz nebyl předurčen pomocí pigmentace. V tomto případě se tedy pigmentace ukázala jako špatný indikátor pářící úspěšnosti, i když to byl velmi nápadný znak (Hopeman & Abramson, 2005).

Pigmentace samců tedy často souvisí s jejich reprodukční úspěšností, může predikovat např. tukové zásoby jedinců nebo jejich zatížení parazity. Podobně jako u jiných faktorů je důležitost pigmentace odlišná mezi druhy.

2.3.3 Tukové zásoby

Při mém dlouhodobějším vyhledávání informací o vážkách jsem zjistila, že je role tukových zásob u Odonata v mnoha případech mnohem důležitější, než jsem na začátku očekávala.

Obecně lze konstatovat, že míra energetických rezerv (množství tuku) je pozitivně korelována s velikostí jedinců. Platí to např. u motýlice *Hetaerina americana* (Serranomeneses et al., 2007), u které se v souvislosti s tím zjistilo, že teritoriální samci mají největší tukové rezervy, zatímco neteritoriální samci mají nejmenší tukové rezervy.
U "switchers" se množství tukových zásob pohybovalo mezi oběma mezními hodnotami, ale rozdíl mezi nimi a teritoriálními samci byl menší než mezi nimi a neteritoriálními samci

(Raihani et al., 2008). Lze to shrnout tak, že u druhu *Hetaerina americana* měli vítězové soubojů o teritorium více tukových zásob (Contreras-Garduño et al., 2008).

U dalšího již zmíněného druhu motýlice *Paraphlebia zoe* jsou dva barevné typy samců. Bylo prokázáno, že černě okřídlený teritoriální samec má uloženo více tukových zásob než průhledně okřídlení samci. To vysvětluje, proč si právě oni častěji zajistí a obhájí teritorium. Zajímavé ale je, že u tohoto druhu se obsah tuku nezvyšuje lineárně s velikostí těla, takže velcí jedinci měli méně tuku, než se u nich očekávalo (Romo-Beltrán et al., 2008). Dva barevné typy samců má i motýlice *Mnais costalis*, u které se ukázalo, že vzhledem k velikosti mají oba typy přibližně stejné množství tukových zásob, ale samice měly oproti samcům menší zásoby. Rozdíl mezi samci je ale v tom, že u teritoriálního oranžově okřídleného samce během života klesalo množství tukových zásob a to kvůli reprodukčním nákladům, kdežto neteritoriální průsvitně okřídlení samci měli konstantní množství zásob během života (Plaistow & Tsubaki, 2000).

Tukové zásoby jsou u některých druhů důležité v samčích soubojích. U *Calopteryx maculata* se o vítězi rozhodovalo právě na základě tukových rezerv. Samec ukončil souboj v případě, že jeho tukové zásoby klesly pod určitou prahovou hodnotu. Vítězi tedy byli ti s více zásobami a to v 21 případech z 24 sledovaných. Důležité je ale také podotknout, že množství tuku se u těchto samců měnilo s věkem. Nejvíce zásob mají mladí samci a množství tukových zásob s věkem klesá, čímž mladí samci dostávají šanci vytlačit starší samce z jejich teritoria (Marden & Waage, 1990). Množství tukových rezerv u tohoto druhu lze také odhadnout díky jejich barvě (Fitzstephens & Getty, 2000). U příbuzného druhu *Calopteryx splendens xanthostoma* je reprodukční úspěch silně spojen s udržením teritoria a schopnost vyhrát teritorium je závislá na množství tukových zásob. I u tohoto druhu energetické zásoby korelují s věkem (Plaistow & Siva-Jothy, 1996).

Obsah tuku má pozitivní vztah ke svalovému výkonu, a např. u druhu *Libellula pulchella* svalový výkon koreluje s pářícím úspěchem – toto platí u samců bez parazitů. Ovšem u samců tohoto druhu, kteří byli napadeni parazity, se ukázalo, že poklesl obsah tuku v těle a také se změnil vztah mezi tukem a svalovým výkonem (Marden & Cobb, 2004).

Celkově lze říci, že tukové zásoby mohou mít význam při určování pářící taktiky a mohou ovlivňovat reprodukční úspěšnost. Mají spojitost s výkonem letových svalů a tím pádem mohou ovlivňovat souboje a jejich množství může být ovlivněno věkem a parazitickým zatížením.

2.3.4 Svalová hmota

Množství svalové hmoty je patrně nejvíc spjato s létacími svaly, a lze předjímat, že se bude uplatňovat zejména u druhů, u kterých je letecká dovednost důležitou součástí jejich epigamního chování.

U *Hetaerina americana* se svalová hmota zvyšovala s velikostí těla, ale nebyly v ní rozdíly mezi teritoriálními a neteritoriálními samci (Raihani et al., 2008; Serranomeneses et al., 2007). Korelaci letových svalů a velikosti těla nejdeme i u dalších druhů – *Calopteryx s. xanthostoma* (Plaistow & Siva-jothy, 1999), *Mnais costalis* (Samejima & Tsubaki, 2009).

Samci *Mnais costalis* se také liší v podílu letových svalů – oranžově okřídlení teritoriální samci mají vyšší podíl letových svalů než průsvitně okřídlení samci a než samice (Plaistow & Tsubaki, 2000). Naopak u dvou typů samců *Paraphlebia zoe* se zjistilo, že průhledně okřídlení samci, kteří brání teritorium méně často než černě okřídlení jedinci, mají vyšší relativní svalovou hmotu. I u tohoto druhu se svalová hmota zvyšovala s velikostí těla, ale je zajímavé, že velcí samci měli méně svalů, než se u nich očekávalo (Romo-Beltrán et al., 2008).

Podíl letových svalů byl zkoumán i u vážky *Plathemis lydia*, jejíž samci s vysokým podílem letových svalů měli větší krátkodobý pářící úspěch, ale zároveň měli tito samci nejmenší tukové rezervy, což může mít vliv na délku jejich života a tím pádem i na dlouhodobý pářící úspěch (Marden, 1989).

2.3.5 Hmotnost těla

Hmotnost těla se jako indikátor reprodukční úspěšnosti používá u dospělých vážek málo, mnohem častěji se používá při porovnávání larev (viz kap. Larvální vývoj).

Hmotnost jedinců se může měnit během sezóny (Koenig & Albano, 1987), nebo se může měnit s věkem (Matsubara et. al., 2005). Mokrá hmotnost a dlouhověkost spolu pozitivně korelují u samic *Enallagma ebrium* a u nedospělých samců tohoto druhu. Ale vliv hmotnosti na asymetrii nebyl nalezen (Leung & Forbes, 1997). Mokrá hmotnost vážek se také může měnit v závislosti na přítomnosti parazitů, např. s větším množstvím vodních roztočů *Arrenurus* klesala hmotnost samců *Enallagma hageni* (Oni-Orisan et. al., 2006).

U vážky *Libellula pulchella* se hmotnost měnila na začátku dospělosti. Čerstvě vylíhlí jedinci ztratí během prvních dvou dní část hmotnosti a pak jejich hmotnost obvykle postupně

stoupá. Částečně je to vlivem malých tukových rezerv při vzniku dospělého jedince a také prázdným střevem těchto jedinců (Marden & Rowan, 2000).

Hmotnost lze chápat i jako faktor reflektující dimorfismus. U šídlatky *Lestes disjunctus* jsou dospělé samice až o 50% těžší než samci, ale nebyly zjištěny žádné rozdíly v hmotnosti těla pářících se a nepářících se samců (Anholt, 1997).

Dle mého názoru není hmotnost jakožto indikátor individuální reprodukční úspěšnosti jedinců dostatečně prozkoumána a existuje jen omezené množství studií zabývajících se tímto faktorem. Vzhledem k tomu, že hmotnost jedince se během života mění, není jistě jednoduché určit její vliv na reprodukční úspěšnost. Na druhou stranu, její využití by mohlo být metodicky přínosné, protože měření tukových zásob či svalové hmoty vyžaduje usmrcení jedinců (a tedy nemožnost jejich reprodukční chování dále sledovat), zatímco hmotnost, která integruje velikost, množství tukových zásob a svalovou hmotu, je možné stanovit u živých jedinců, a to i opakovaně.

2.3.6 Asymetrie a tvar křídel

Vážky mají výborné letecké schopnosti a létání je pro ně důležité při hledání potravy a partnerek. To jsou důvody, proč může mít velký vliv i případná individuální asymetrie křídel a změny ve tvaru křídel na reprodukční úspěšnost jedince.

„Fluctuating asymmetry“ (FA) jsou malé náhodné odchylky od perfektní symetrie. U *Cercion lindeni* bylo zjištěno, že se v době páření u rybníka neobjevují samci s velkou asymetrií, jedinci s nižší FA byli přítomni (Carchini et. al., 2005). Druh *Enallagma ebrium* byl použit k zjištění, zda asymetrie souvisí s dlouhověkostí. Ukázalo se, že asymetrie nemá žádný vztah k dlouhověkosti, i když se to původně očekávalo. Dále vyšlo najevo, že asymetrie má malý význam v kvalitních a příznivých podmínkách prostředí, kdežto ve stresujícím prostředí je to velice důležitý faktor, protože jen kvalitní jedinec může kompenzovat stres vzniklý okolím (Leung & Forbes, 1997). U rodu *Enallagma*, kam tento druh patří, bylo zjištěno, že velikost křídel těchto šidélek souvisí s rozšířením druhu (Rundle et. al., 2007). Asymetrie, vyjádřena jako pravo-levé rozdíly v délce křídla, ukázala, že pářící se samci *Ischnura elegans* měli menší rozdíly v délce křídel než nepářící se samci tohoto druhu (Carchini et al., 2000). U příbuzného druhu *Ischnura denticollis* měli spárovaní samci více symetrická křídla (Córdoba-Aguilar 1995b). Větší symetrie křídel byla nalezena u pářících se samců *Lestes viridis*, kdežto nepářící se samci tohoto druhu vykazovali větší křídelní asymetrii (De Block & Stoks, 2007). U *Calopteryx maculata* byla také nalezena asymetrie

a to u obou pohlaví bez výrazných odlišností (Pither & Taylor, 2000). Asymetrie předních křídel byl jediný indikátor ovlivňující pářící status samců této motýlice. Jak lze očekávat, samci s větší symetrií měli větší pravděpodobnost se pářit (Beck & Pruett-Jones, 2002). Nalezneme ale i další studie o tomto druhu, které mají odlišné výsledky (Hopeman & Abramson, 2005), např. uvádí jako indikátor také tukové zásoby (Marden & Waage 1990).

Vliv na asymetrii křídel může mít stres v larválním vývoji. To by zjištěno u šídlatky *Lestes sponsa*, u které se zvětšovala asymetrie zadního křídla s přítomností predátorů během vývoje (Stoks, 2001).

To, že se výsledky mohou lišit v jednotlivých letech, ukazuje maďarská studie, ve které v roce 2002 nebyla zjištěna korelace mezi asymetrií křídla a věrností samce vážky *Libellula fulva* k určitému území, kdežto v roce 2003 byla zjištěna významná korelace mezi asymetrií a samci bránícími jedno území (Nagy et.al., 2005).

Studie teritoriálních samců čeledi Calopterygidae ukázala, že tvar a velikost křídla se mohou lišit i u blízce příbuzných druhů (Outomuro et.al., 2013). Krom rozsahu FA se mohou jedinci v rámci populace lišit i tvarem křídel. V okrajové oblasti výskytu šidélka *Coenagrion puella* byl zjištěn jiný tvar křídla než v ostatních lokalitách (Hassall et.al., 2008b).Tato zjištění mohou vést k myšlence, že délka křídla nemusí být v některých situacích dobrým indikátorem reprodukční úspěšnosti, jelikož tvar křídla může ovlivnit tuto hodnotu.

Tvar křídla může být důležitý u druhů s výraznými letovými projevy, jako jsou např. motýlice *Calopteryx*, kdy při zkoumání tří druhů této skupiny bylo zjištěno, že teritoriální samci mají kratší a o trochu širší zadní křídlo než neteritoriální samci. Byly nalezeny rozdíly i v šířce předního křídla (u 2 ze 3 zkoumaných druhů) - teritoriální samci měli širší křídlo než neteritoriální jedinci. To vše může mít za následek lepší manévrovací schopnost u teritoriálních samců (Outomuro et al., 2014). Tvar křídel se může lišit i mezi pohlavími. Samice *Calopteryx virgo meridionalis* má delší a užší křídla než samci tohoto druhu (Outomuro & Johansson, 2011).

Souhrnně lze říci, že odchylky v symetrii křídel ovlivňují vážky především proto, že jsou výbornými letci. Je pro ně tedy tvar křídla důležitým faktorem a jednotlivé asymetrie ve tvaru křídla mohou tím pádem ovlivnit jejich reprodukční úspěšnost. Tvar a velikost křídel se očividně mění mezi druhy dle jejich strategie při lovu, při námluvách, nebo podle míry migrace.

2.3.7 Věk

Věk může být také dobrým indikátorem reprodukční úspěšnosti. Nejvíce ovlivňuje tukové zásoby, kdy mladí samci mají nejvíce zásob a jejich množství postupně klesá (Marden & Waage, 1990; Plaistow & Siva-Jothy, 1996). Věkem může být ovlivněno více faktorů najednou, např. u *Calopteryx atrata* se s věkem měnily tukové zásoby, svalová hmota a tím pádem i celková hmotnost jedinců (Matsubara et al., 2005).

Mohou být ale i rozpory ve studiích zabývajících se stejným druhem. Jeden takový jsem nalezla u motýlice *Hetaerina americana*, kdy jedna studie zabývající se touto motýlicí nenašla žádnou závislost věku na držení teritoria (Serranomeneses et al., 2007), ale jiná studie ukázala, že samci středního věku byli častěji teritoriální než ostatní věkové kategorie a že se nejčastěji zapojovali do soubojů (Contreras-Garduño et al., 2008).

Tento faktor ale nemusí mít žádný vliv na intervaly mezi úspěšnými návštěvami samců (Stoks, 2000). Obecně nemusí ovlivňovat pářící úspěch samců, toto bylo zjištěno u samců šidélka *Enallagma hageni* (Fincke, 1982) a u šidélka *Coenagrion mercuriale* (Purse & Thompson, 2005).

2.3.8 Parazité

Reprodukční úspěšnost vážek mohou ovlivňovat také parazité. Byl sledován vliv ektoparazita vodule *Arrenurus* na samce šidélka *Enallagma hageni*. Ten významně ovlivňuje reprodukční úspěšnost šidélka, přičemž s velkým množstvím parazitů klesá hmotnost šidélka. Vliv na přežívání těchto samců mají roztoči až při jejich velkém množství, což naznačuje, že pářící úspěch samců je na parazity více náchylný než přežívání (Oni-Orisan et al., 2006). Stejný druh roztoče měl vliv i na příbuzné šidélko *Enallagma ebrium*, u kterého se předpokládá, že vliv parazitů se může lišit během sezóny. Larvy šidélka se aktivně bránily před tímto roztočem (Forbes & Baker, 1990). Tato šidélka jsou parazitována i dalšími vodními roztoči, přičemž s vyšší infestací se snižovala pravděpodobnost spáření, kvůli jejich snížené konkurenceschopnosti (Forbes, 1991).

Samci *Libellula pulchella* s parazity obvykle neobsazovali teritoria, protože parazité zmenšili obsah tuku v těle vážky a celkově snížili svalový výkon (Marden & Cobb, 2004). Roztoči ovlivnili také každodenní přežívání šidélka *Coenagrion puella* (Sherratt et al., 2010) a ovlivňovali šíření tohoto druhu, tedy samci napadení vodními roztoči se více přesouvali mezi rybníky než samci bez parazitů (Conrad et al., 2002). Parazité měli negativní vztah k míře pigmentace u samců i samic *Calopteryx haemorrhoidalis* (Córdoba-Aguilar, 2002;

Córdoba-Aguilar, Salamanca-Ocaña & Lopezaraiza, 2003). Samce příbuzného druhu, *Calopteryx splendens xanthostoma*, ovlivňovali střevní parazité nejvíce v tenerální fázi, kdy snižovali schopnost akumulovat tukové zásoby. Obsah tuku v těle samců tohoto druhu ovlivňuje schopnost držet teritorium a tím pádem mají tito parazité vliv na fitness samců vážek (Siva-Jothy & Plaistow, 1999). U motýlic *Hetaerina americana* a *Argia tezpi* bylo potvrzeno, že napadení parazity není odlišné mezi pohlavími a že samice mají lepší imunitní systém než samci. To bylo zjištěno pomocí fenoloxidázové reakce (Córdoba-Aguilar et al. 2006).

2.3.9 Další faktory ovlivňující reprodukční úspěšnost

Dalším faktorem ovlivňujícím vážky je **počasí**. Vliv tohoto stochastického jevu byl sledován u *Coenagrion mercuriale* (Purse & Thompson, 2005), ovlivňoval pozorování u *Coenagrion puella* (Sherratt et al., 2010) a dále např. u motýlice *Hetaerina cruentata* (Cordoba-Aguilar, 1995a). Nejdůležitějším faktorem ovlivňující životní pářící úspěch samců *Nannophya pygmaea* je právě počasí, konkrétně počet slunečných dní a to proto, že samice tohoto druhu jsou aktivní pouze ve slunečných dnech (Tsubaki & Ono, 1987). Jelikož jsou Odonata ektotermní živočichové, je pro ně důležitá **teplota**. U motýlice *Mnais costalis* měli variabilnější teplotu teritoriální samci, kdežto neteritoriální samci měli konstantnější teplotu. Je to tím, že neteritoriální samci se pochybují ve více slunečném prostředí, proto je jejich teplota vyšší (Samejima & Tsubaki, 2009). Rozdíl teplot mezi samci na sluníčku a ve stínu byl asi 7 ˚C. Tito samci při námluvách mávají křídly. Frekvence těchto mávnutí pozitivně korelovala s teplotou, úspěch těchto samců je tedy spojen s okolní teplotou (Tsubaki et al., 2010). Teplota může korelovat s přežíváním jedinců – u *Coenagrion puella* byla nalezena pozitivní korelace mezi minimální denní teplotou a přežíváním (Sherratt et al., 2010).

V populacích vážek jsou různé **poměry mezi pohlavími**. Často je v populaci více samců. Převažující poměr samců však není rozhodně univerzální. Vyšší poměr samců byl zjištěn např. u *Lestes disjunctus* (Anholt, 1997), *Ischnura elegans*, *Coenagrion puella* (Conrad et al., 2002), nebo u šidélka *Telebasis carmesina*, u kterého byl tento poměr průměrně 1:19, ale byl zjištěn i poměr 1:27 (Alves-Martins et al., 2012). Ve studii zabývající se deseti druhy Odonata byly prokázané sezónní změny v poměru pohlaví. Jedním ze zkoumaných druhů bylo neteritoriální šidélko *Enallagma boreale*, které mělo na začátku sezóny v populaci více samic než samců, kdežto během sezóny se poměr výrazně změnil (Wong-Muñoz et al., 2010). Změny v poměru mezi pohlavími se nemusí dít pouze během sezóny, ale i během dne v reprodukčním místě (Orr, 2009).

I **denzita** může ovlivňovat chování vážek. Při menší populační hustotě vážky *Libellula fulva* byla samčí pářící frekvence větší, ale frekvence samčích bojů se s hustotou neměnila (Nagy et al. 2011). Při velké hustotě jedinců v populaci motýlice *Calopteryx haemorrhoidalis* docházelo častěji k nuceným tandemům (Cordero, 1999). Hustota ale nemusí ovlivňovat pářící úspěšnost samců (Fincke, 1982).

V některých studiích se objevují **neobvyklé indikátory**. Při studiu motýlice *Ischnura elegans* byla hledána souvislost mezi počtem sét na přední noze a velikostí motýlice (v tomto případě byla za velikost považována délka křídla). Jak lze předpokládat, počet sét nebyl dobrý indikátor tělesné velikosti (Carchini et al., 2000).

2.3.10 Faktory ovlivňující samice

Existují samozřejmě i faktory, které ovlivňují individuální reprodukční úspěšnost samic, ale nejsou často tak rozhodující jako u samců, jelikož samice mívají obecně vyšší reprodukční úspěšnost.

U samic *Calopteryx haemorrhoidalis* byl zjištěn silný vztah mezi pigmentací a pařící úspěšností těchto samic, to může být způsobeno tím, že málo pigmentované samice často obsahují velké množství parazitů (Córdoba-Aguilar, Salamanca-Ocaña & Lopezaraiza, 2003).

Jak už bylo zmíněno, samice mají obvykle větší reprodukční úspěšnost než samci. U šidélka *Enallagma hageni* se nepářilo pouze 3,6 % samic ve srovnání se třetinou nepářících se samců (Fincke, 1982). I když se liší hustota samců v populaci motýlice *Hetaerina americana* mezi jednotlivými měsíci (nízká hustota v dubnu a vysoká v červenci), nenašly se rozdíly v počtu vajec (Córdoba-Aguilar, 2009), ale byl u tohoto druhu zjištěn přímý výběr zaměřený na velikost skvrny na křídlech samců (Grether, 1996), i když v dalších studiích je dán důraz na velikost těla samců (Serranomeneses et al., 2007), na tukové zásoby (Contreras-Garduño et al., 2007) a na věk samců (Contreras-Garduño et al., 2008). U této motýlice *Hetaerina americana* nebyla nalezena žádná souvislost mezi velikostí těla a počtem nebo velikostí vajec (Serranomeneses et al., 2007). Ani u šidélka *Enallagma cyathigerum* nebyl nalezen vztah mezi samičí morfologií a vlastnostmi snůšky a budoucím vývojem larev (Strobbe & Stoks, 2004).

U vážky *Plathemis lydia* bylo zjištěno, že samice, které byly přítomné na začátku sezóny, měly vyšší reprodukční úspěch (Koenig & Albano, 1987). Samice tohoto druhu

přichází na pářící místo jen na krátkou dobu (obvykle kratší než 5 minut), aby se spářily a nakladly vajíčka (Koenig & Albano, 1985).

3 Kopulace

I když (přinejmenším dle počtu prací) je epigamní chování vážek studováno daleko častěji, i samotná kopulace patří do dalších rozhodujících okamžiků pro reprodukční úspěšnost samců. V případě vážek se totiž nejedná pouze o přenos spermií, ale samci v rámci kopulace také odstraňují spermie jiných samců, kteří se se samicí pářili před nimi.

Tato snaha o zachování paternity je u vážek (a pavouků) v rámci živočišné říše unikátní a evolučně vedla k bizarním morfologickým řešením, neboť samci nevyužívají svůj penis pouze pro předání spermií, ale i k jejich odstranění (Waage, 1979).

Jelikož samice si chtějí spermie v zásobních orgánech uchovat, kdežto samci je chtějí odstranit, vznikají u různých druhů odlišné mechanismy, jak toho docílit. Jedním z efektů tohoto jevu je i výrazné prodloužení kopulace.

Doba kopulace tedy může mít různou délku. U šesti zástupců Zygoptera (*Platycnemis acutipennis*, *Platycnemis latipes*, *Lestes virens*, *Lestes viridis*, *Lestes barbarus* a *Enallagma cyathigerum*) bylo prokázáno, že samci dokáží zjistit, zda se samice již dříve pářila. Pokud tomu tak bylo, je páření delší. To je podmíněno kompeticí spermií (Uhia & Corderorivera, 2005). Podobný jev byl zjištěn u šidélka *Ceriagrion tenellum*, u kterého bylo páření se samicí, která se již dříve pářila, až o půl hodiny delší, než se samicí pářící se poprvé. Samci totiž odstraňovali spermie ze zásobních orgánů samice, resp. z *bursa copulatrix*. Téměř všechny spermie byly odstraněny v 9 z 10 případů a to již za 10 minut. Na druhou stranu samci nebyli schopní odstranit spermie ze spermatéky, jelikož ta měla úzký vstupní kanálek. Dobu kopulace tedy ovlivňovalo množství spermií v zásobních orgánech samice a samci zvyšovali svůj reprodukční úspěch delší kopulací (Andrés & Cordero Rivera, 2000). Odlišné délky kopulací, související také s místem páření, byly zjištěny u *Orthetrum cancellatum*. Dlouhá kopulace trvala až 17 minut a bylo při ní odstraněno téměř 100 % spermií ze zásobních orgánů samice. Krátká kopulace trvala kolem 30 sekund a bylo při ní odstraněno jen 10–15 % spermií (Siva-Jothy, 1987). Často platí, že samci, kteří se pářili jako poslední, získají větší krátkodobí fertilizační úspěch, který je ale velmi proměnlivý a s časem klesá (Córdoba-Aguilar, Uhía & Rivera, 2003).

To, že se doba kopulace liší mezi jednotlivými druhy, bylo dokázáno také u rodu *Calopteryx*. Doba kopulace byla nejkratší u *Calopteryx maculata*, u *Calopteryx aequabilis* byla doba téměř dvojnásobná, tedy v průměru více než dvě minuty dlouhá a u motýlice *Calopteryx amata* trvala kopulace průměrně tři a půl minuty (Meek & Herman, 1990).

Samotná kopulace u druhu *Libellago semiopaca* trvala přibližně dvě minuty a většina kopulací proběhla v dopoledních hodinách (Orr, 2009), naopak většina kopulací u šidélka *Ischnura graellsii* proběhla v odpoledních hodinách (Cordero, 1989). Při pozorování samců *Paraphlebia zoe* byl objeven vztah mezi velikostí a kopulační dobou. U pigmentovaných platilo, že větší velikosti vedly ke kratší kopulační době, kdežto u průhledně okřídlených samců byl nalezen opačný efekt. To může být vysvětleno jako kompenzace, protože průsvitní samci mají obecně omezenější přístup k samicím než pigmentovaní (Wong-Muñoz et al. 2013)

Zdá se tedy zřejmé, že odstraňování spermií předchůdců nemusí být stoprocentní a je ovlivněno dobou, kterou pár v kopulačním spojení stráví. Asi zatím nezhodnocenou otázkou zůstává časový „trade-off“ mezi délkou trvání kopulace (s vyšší pravděpodobností paternity) vůči šanci v případném „ušetřeném čase“ oplodnit další samici.

Je také možné, že doba trvání kopulace bude záviset na denzitě samců v populaci a s ní související ochotou samic se pářit. Při vysoké hustotě samců v populaci může docházet k nuceným kopulacím, kterým se samice brání. To bylo pozorováno v italské populaci motýlice *Calopteryx haemorrhoidalis*, kde 55 % kopulací bylo vynucených a jednotliví samci střídali mezi strategií nucení a námluvami (Cordero, 1999).

4 Postkopulační fáze

Kopulace u mnoha druhů přechází do specifického postkopulační chování, neboť samci některých druhů hlídají svoji partnerku i po kopulaci, po dobu kladení vajíček. Tento jev je známý u mnoha druhů obou podřádů (Corbet, 2004), avšak některé studie ukazují i na variabilitu chování samců v rámci populace.

Samci rodu *Calopteryx* se lišili v častosti hlídání samice při kladení vajíček. Samci *Calopteryx aequabilis* hlídali samice v 85 %, u *Calopteryx maculata* hlídalo partnerku už jen 74 % samců a samci *Calopteryx amata* hlídali samice jen v polovině případů (40 z 81) (Meek & Herman, 1990). V populaci *Calopteryx haemmorrhoidalis* s velkou samčí denzitou byly samice často rušeny při kladení vajíček samci, kteří se snažili získat páření bez předchozího

námluvního chování (Cordero, 1999). V běžné populaci *Calopteryx haemorrhoidalis asturica* jsou samci samicím nablízku při kladení průměrně čtyři minuty a pak se vrací na vyvýšené místo. Doba kladení vajíček je u tohoto druhu velmi rozmanitá a to od 13 minut až po 97 minut (Córdoba-Aguilar, 2000).

Šidélko *Enallagma vesperum* zůstává v tandemu i při kladení vajíček a to v 47 z 56 sledovaných případů (Moody, 2009). V tandemu zůstávají i jedinci *Telebasis carmesina* a kladení vajíček trvá přibližně půl hodiny (Alves-Martins et al., 2012). Stejně dlouhou dobu hlídají samci *Libellago semiopace* svoji partnerku při kladení vajíček (Orr, 2009). Samci *Enallagma hageni* hlídali svoji partnerku v 15 z 22 případů (Fincke, 1982).

Naopak samci *Orthetrum cancellatum* své samičky nehlídali a samice tohoto druhu strávily kladením vajíček maximálně minutu a půl (Siva-Jothy, 1987).

Z toho lze vyvodit, že samci mají v podstatě dvě možnosti. Buď samici ochrání, zajistí, že nebude vyrušena při kladení vajíček a tím zajistí potomstvo a bude mít případně možnost se se samicí po kladení znovu pářit, nebo ušetří čas, který může věnovat případnému hledání nové partnerky.

Závěr

Individuální reprodukční úspěšnost jedinců ovlivňují faktory spojené s tělesnou stavbou a fyzickou zdatností nejvíce v prekopulačním období, kdy je možné sledovat námluvní chování a u mnoha druhů boje o teritorium. Teritorium je často velmi důležité pro získávání partnerek. Faktory ovlivňující reprodukční úspěšnost mohou být mezi jedinci odlišné z důvodu jiných podmínek při larválním vývoji. Larvální vývoj je ovlivněn hlavně množstvím potravy a parazity. Samotná kopulace a následné postkopulační období už nejsou výrazně ovlivněny tělesnou stavbou jedince, ale je možné, že zde bude hrát roli časový „trade-off“ mezi dobou věnovanou zajištění paternity versus dobou věnovanou získání další samice.

Ze všech faktorů ovlivňujících reprodukční úspěšnost je velikost nejvíce prostudovaným a rozhodujícím faktorem. Dostatečně jsou u Odonata prozkoumány také tukové zásoby a pigmentace. Na druhou stranu vliv hmotnosti na fitness vážek je prozkoumán málo.

Podobně jako u jiných řádů i u vážek jsou někteří zástupci prozkoumáni do největších detailů a o jiných najdeme v odborné literatuře je minimum informací. Mezi dobře prozkoumané patří především motýlice, a to *Hetaerina americana*, u které je reprodukční úspěšnost zkoumána ze všech úhlů pohledu. Dobře prozkoumané jsou také faktory ovlivňující individuální reprodukční úspěšnost zástupců rodu *Calopteryx* a výborně je zdokumentováno také jejich chování a to jak námluvní tak postkopulační. Poměrně dostatečné množství informací nalezneme i o zástupcích šidélek rodu *Enallagma*.

Poznatky z této práce bych ráda využila i ve své diplomové práci, ve které bych se chtěla zaměřit na to, jak velikost a hmotnost samců *Cordulegaster boltonii* ovlivňuje jejich typické epigamní chovní – „skenovací“ lety, při kterých vyhledávají samice.

Seznam literatury

Alves-Martins, F., Del-Claro, K., Jacobucci, G. B. (2012). Sexual size dimorphism, mating system and seasonality of a Neotropical damselfly, *Telebasis carmesina* (Coenagrionidae). *International Journal of Odonatology*, *15*(4), 263–273.

Andrés, J., Cordero Rivera, A. (2000). Copulation duration and fertilization success in a damselfly: an example of cryptic female choice? *Animal Behaviour*, *59*(4), 695–703.

Anholt, B. (1997). Sexual size dimorphism and sex-specific survival in adults of the damselfly *Lestes disjunctus*. *Ecological Entomology*, *22*(2), 127–132.

Beck, M. L., Pruett-Jones, S. (2002). Fluctuating Asymmetry, Sexual Selection, and Survivorship in Male Dark-Winged Damselflies. *Ethology*, *108*(9), 779–791.

Bergmann, C. (1848). *Ueber die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse* (p. 116).

Bick, G. H., Hornuff, L. E. (1965). Behavior of the damselfly, *Lestes unguiculatus* Hagen (Odonata: Lestidae). *Proceedings of the Indiana Academy of Science*, *75*, 110–115.

Borisov, S. N. (2010). Study of dragonfly (Odonata) migrations in the Western Tien Shan mountains using ornithological traps. *Entomological Review*, *89*(9), 1025–1029.

Carchini, G., Domenico, M. Di, Chiarotti, F., Tanzilli, C., Pacione, T. (2005). Fluctuating asymmetry, body size, reproductive period and life time mating success of males of *Cercion lindeni* (Odonata: Coenagrionidae). *European Journal of Entomology*, *102*(4), 707–712.

Carchini, G., Chiarotti, F., Di Domenico, M., Paganotti, G. (2000). Fluctuating asymmetry, size and mating success in males of *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Odonata: Coenagrionidae). *Animal Behaviour*, *59*(1), 177–182.

Conrad, K. F., Willson, K. H., Whitfield, K., Harvey, I. F., Thomas, C. J., Sherratt, T. N. (2002). Characteristics of dispersing *Ischnura elegans* and *Coenagrion puella* (Odonata): age, sex, size, morph and ectoparasitism. *Ecography*, *25*(4), 439–445.

Contreras-Garduño, J., Buzatto, B. A., Abundis, L., Nájera-Cordero, K., Córdoba-Aguilar, A. (2007). Wing Colour Properties do not Reflect Male Condition in the American Rubyspot (*Hetaerina americana*). *Ethology*, *113*(10), 944–952.

Contreras-Garduño, J., Buzatto, B. A., Serrano-Meneses, M. A., Najera-Cordero, K., Cordoba-Aguilar, A. (2008). The size of the red wing spot of the American rubyspot as a heightened condition-dependent ornament. *Behavioral Ecology*, *19*(4), 724–732.

Contreras-Garduño, J., Córdoba-Aguilar, A., Martínez-Becerril, R. I. (2011). The relationship between male wing pigmentation and condition in *Erythrodiplax funerea* (Hagen) (Anisoptera : Libellulidae). *Odonatologica*, *40*(2), 89–94.

Corbet, P. S. (2004). *Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata* (p. 829).

Cordero, A. (1989). Reproductive behaviour of *Ischnura graellsii* (Rambur) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, *18*(3), 237–244.

Cordero, A. (1999). Forced Copulations and Female Contact Guarding at a High Male Density in a Calopterygid Damselfly. *Journal of Insect Behavior*, *12*(1), 27–37.

Córdoba-Aguilar, A., Uhía, E., Rivera, A. C. (2003). Sperm competition in Odonata (Insecta): the evolution of female sperm storage and rivals' sperm displacement. *Journal of Zoology*, *261*(4), 381–398.

Córdoba-Aguilar, A., Salamanca-Ocaña, J. C., Lopezaraiza, M. (2003). Female reproductive decisions and parasite burden in a calopterygid damselfly (Insecta: Odonata). *Animal Behaviour*, *66*(1), 81–87.

Córdoba-Aguilar, A., Contreras-Garduño, J., Peralta-Vázquez, H., Luna-González, A., Campa-Córdova, A. I., Ascencio, F. (2006). Sexual comparisons in immune ability, survival and parasite intensity in two damselfly species. *Journal of Insect Physiology*, *52*(8), 861–9.

Cordoba-Aguilar, A. (1995a). Male territorial tactics in the damselfly *Hetaerina cruentata* (Rambur) (Zygoptera : Calopterygidae). *Odonatologica*, *24*(4), 441–449.

Córdoba-Aguilar, A. (1995b). Fluctuating asymmetry in paired and unpaired damselfly males *Ischnura denticollis* (Burmeister) (Odonata, Coenagrionidae). *Journal of Ethology*, *13*(1), 129–132.

Córdoba-Aguilar, A. (2000). Reproductive behaviour of the territorial damselfly *Calopteryx haemorrhoidalis asturica* Ocharan (Zygoptera : Calopterygidae). *Odonatologica*, *29*(4), 295–305.

Córdoba-Aguilar, A. (2002). Wing pigmentation in territorial male damselflies, *Calopteryx haemorrhoidalis*: a possible relation to sexual selection. *Animal Behaviour*, *63*(4), 759–766.

Córdoba-Aguilar, A. (2008). *Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research* (p. 288).

Córdoba-Aguilar, A. (2009). A female evolutionary response when survival is at risk: male harassment mediates early reallocation of resources to increase egg number and size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *63*(5), 751–763.

Crumrine, P. W. (2010). Body size, temperature, and seasonal differences in size structure influence the occurrence of cannibalism in larvae of the migratory dragonfly, *Anax junius*. *Aquatic Ecology*, *44*(4), 761–770.

Černý, M. 4th May 2015. pers. comm.

De Block, M., Stoks, R. (2007). Flight-related body morphology shapes mating success in a damselfly. *Animal Behaviour*, *74*(4), 1093–1098.

Dmitriew, C., Rowe, L. (2005). Resource limitation, predation risk and compensatory growth in a damselfly. *Oecologia*, *142*(1), 150–4.

Dompreh, K. A., Eghan, M. J., Kotsedi, L., Maaza, M. (2013). Comprehensive optical study of the dragonfly *Aeshna cyanea* transparent wing. *Optics Communications*, *297*, 176–181.

Feng, H.-Q., Wu, K.-M., Ni, Y.-X., Cheng, D.-F., Guo, Y.-Y. (2006). Nocturnal migration of dragonflies over the Bohai Sea in northern China. *Ecological Entomology*, *31*(5), 511–520.

Fincke, O. M. (1982). Lifetime Mating Success in a Natural Population of the Damselfly, *Enallagma hageni* (Walsh) (Odonata : Coenagrionidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *10*(4), 293–302.

Fincke, O. M. (1985). Alternative mate-finding tactics in a non-territorial damselfly (Odonata : Coenagrionidae). *Animal Behaviour*, *33*, 1124–1137.

Fincke, O. M. (1992). Consequence of larval ecology for territoriality and reproductive success of a neotropical damselfly. *Ecology*, *73*(2), 449–462.

Fincke, O. M. (1996). Larval behaviour of a giant damselfly: territoriality or size-dependent dominance? *Animal Behaviour*, *51*(1), 77–87.

Fitzstephens, D., Getty, T. (2000). Colour, fat and social status in male damselflies, *Calopteryx maculata*. *Animal Behaviour*, *60*(6), 851–855.

Forbes, M. R. L. (1991). Ectoparasites and mating success of male *Enallagma ebrium* damselflies (Odonata : Coenagrionidae). *OIikos*, *60*(3), 336–342.

Forbes, M. R. L., Baker, R. L. (1990). Susceptibility to parasitism : experiments with the damselfly *Enallagma ebrium* (Odonata : Coenagrionidae) and larval water mites , *Arrenurus* spp . (Acari : Arrenuridae). *Oikos*, *58*(1), 61–66.

Futahashi, R., Kawahara-Miki, R., Kinoshita, M., Yoshitake, K., Yajima, S., Arikawa, K., Fukatsu, T. (2015). Extraordinary diversity of visual opsin genes in dragonflies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1–10.

Gibbons, D. W., Pain, D. (1992). The influence of river flow rate on the breeding behaviour of Calopteryx damselflies. *Journal of Animal Ecology*, *61*(2), 283–289.

Grether, G. F. (1996). Sexual selection and survival selection on wing coloration and body size in the rubyspot damselfly *Hetaerina americana*. *Evolution*, *50*(5), 1939–1948.

Guillermo-Ferreira, R., Bispo, P. C. (2012). Male and female interactions during courtship of the Neotropical damselfly *Mnesarete pudica* (Odonata: Calopterygidae). *Acta Ethologica*, *15*(2), 173–178.

Guillermo-Ferreira, R., Del-Claro, K. (2011). Territoriality and male-biased sexual size dimorphism in *Argia reclusa* (Odonata: Zygoptera). *Acta Ethologica*, *15*(1), 101–105.

Hassall, C. (2013). Time stress and temperature explain continental variation in damselfly body size. *Ecography*, *36*(8), 894–903.

Hassall, C., Keat, S., Thompson, D. J., Watts, P. C. (2014). Bergmann's rule is maintained during a rapid range expansion in a damselfly. *Global Change Biology*, *20*(2), 475–82.

Hassall, C., Thompson, D. J., Harvey, I. F. (2008a). Latitudinal variation in morphology in two sympatric damselfly species with contrasting range dynamics (Odonata : Coenagrionidae). *European Journal of Entomology*, *105*, 939–944.

Hassall, C., Thompson, D. J., Harvey, I. F. (2008b). Wings of *Coenagrion puella* vary in shape at the northern range margin (Odonata : Coenagrionidae). *International Journal of Odonatology*, *11*(1), 35–41.

Hopeman, M. M., Abramson, Z. R. (2005). Sexual Dimorphism in the Dark-Winged Damselfly *Calopteryx maculata*. *University of Michigan Undergraduate Research Forum*, *2*, 28–30.

Irusta, J. B., Araújo, A. (2007). Reproductive tactics of sexes and fitness in the dragonfly, *Diastatops obscura*. *Journal of Insect Science*, *7*, 1–10.

Jennions, M. D. (1998). Tibial coloration , fluctuating asymmetry and female choice behaviour in the damselfly *Platycypha caligata*. *Animal Behaviour*, *55*, 1517–1528.

Jiménez-Cortés, J. G., Serrano-Meneses, M. A., Córdoba-Aguilar, A. (2012). The effects of food shortage during larval development on adult body size, body mass, physiology and developmental time in a tropical damselfly. *Journal of Insect Physiology*, *58*(3), 318–26.

Johansson, F. (2003). Latitudinal shifts in body size of *Enallagma cyathigerum* (Odonata). *Journal of Biogeography*, *30*(1), 29–34.

Johansson, F., Crowley, P. H., Brodin, T. (2005). Sexual size dimorphism and sex ratios in dragonflies (Odonata). *Biological Journal of the Linnean Society*, *86*(4), 507–513.

Kaiser, H. (1982). Do Condulegaster males defend territories? a preliminary investigation of mating strategies in *Cordulegaster boltoni* (Donovan) (Anisoptera : Cordulegasteridae). *Odonatologica*, *11*(2), 139–152.

Kasuya, E., Edanami, K., Ohno, I. (1997). Territorial Conflicts in Males of the Dragonfly, *Orthetrum japonicum japonicum* (Odonata : Libellulidae): The Role of Body Size. *Zoological Science*, *14*(3), 505–509.

Kaufmann, J. H. (1983). On the definitions and functions of dominance and territoriality. *Biological Reviews*, *58*(1), 1–20.

Koenig, W. D., Albano, S. S. (1985). Patterns of Territoriality and Mating Success in the White- tailed Skimmer *Plathemis lydia* (Odonata : Anisoptera). *American Midland Naturalist*, *114*(1), 1–12.

Koenig, W. D., Albano, S. S. (1987). Lifetime reproductive success, selection, and the opportunity for selection in the white-tailed skimmer *Plathemis lydia* (Odonata: Libellulidae). *Evolution*, *41*(1), 22–36.

Koskimäki, J., Rantala, M. J., Suhonen, J. (2009). Wandering males are smaller that territorial males in the damselfly *Calopteryx virgo* (L.) (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica*, *38*(2), 159–165.

Lajeunesse, M. J., Forbes, M. R. (2003). A comparison of structural size and condition in two female morphs of the damselfly *Nehalennia irene* (Hagen) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, *32*(3), 281–287.

Leung, B., Forbes, M. R. (1997). Fluctuating asymmetry in relation to indices of quality and fitness in the damselfly, *Enallagma ebrium* (Hagen). *Oecologia*, *110*(4), 472–477.

Lowe, C. D., Harvey, I. F., Watts, P. C., Thompson, D. J. (2009). Reproductive timing and patterns of development for the damselfly *Coenagrion puella* in the field. *Ecology*, *90*(8), 2202–2212.

Marden, J. H. (1989). Bodybuilding Dragonflies: Costs and Benefits of Maximizing Flight Muscle. *Physiological Zoology*, *62*(2), 505–521.

Marden, J. H., Cobb, J. R. (2004). Territorial and mating success of dragonflies that vary in muscle power output and presence of gregarine gut parasites. *Animal Behaviour*, *68*(4), 857–865.

Marden, J. H., Fitzhugh, G. H., Wolf, M. R., Arnold, K. D., Rowan, B. (1999). Alternative splicing, muscle calcium sensitivity, and the modulation of dragonfly flight performance. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *96*(26), 15304–15309.

Marden, J. H., Rowan, B. (2000). Growth, Differential Survival, and Shifting Sex Ratio of Free-Living *Libellula pulchella* (Odonata : Libellulidae) Dragonflies During Adult Maturation. *Annals of the Entomological Society of Americe*, *93*(3), 452–458.

Marden, J. H., Waage, J. K. (1990). Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition that reflect physical advantages or residency. *Animal Behaviour*, *39*, 954–959.

Matsubara, K., Tojo, S., Suzuki, N. (2005). Age-Related Changes in Flight Muscle Mass, Lipid Reserves and Flight Capacity during Adult Maturation in Males of the Territorial Damselfly *Calopteryx atrata* (Odonata: Calopterygidae). *Zoological Science*, *22*(5), 587–592.

Meek, S. B., Herman, T. B. (1990). A comparison of the reproductive behaviours of three *Calopteryx* species (Odonata : Calopterygidae) in Nova Scotia. *Canadian Journal of Zoology*, *68*(1), 10–16.

Metcalfe, N. B., Monaghan, P. (2001). Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends in Ecology & Evolution*, *16*(5), 254–260.

Moody, D. L. (2009). Mating Behavior and Male Territoriality in *Enallagma vesperum* (Odonata : Coenagrionidae) on Ponds in Ohio and Northern Michigan. *Ohio Journal of Science*, *109*(3), 67–70.

Mourão, M. A. N., Peixoto, P. E. C. (2014). Do morphological and physiological characteristics of males of the dragonfly Macrothemis imitans determine the winner of territorial contests ? *Journal of Insect Science*, *14*(89), 1–10.

Munguía-Steyer, R., Córdoba-Aguilar, A., Romo-Beltrán, A. (2010). Do individuals in better condition survive for longer? Field survival estimates according to male alternative reproductive tactics and sex. *Journal of Evolutionary Biology*, *23*(1), 175–184.

Nagy, B., Székely, A., Szállassy, N. (2005). Site fidelity and fluctuating asymmetry in males of *Libellula fulva* (Odonata: Libellulidae). *Entomologica Romanica*, *10*, 59–64.

Nagy, H. B., László, Z., Kövér, S., Szállassy, N., Dévai, G. (2011). Population size effects on the behaviour of *Libellula fulva* (Odonata : Libellulidae) males , a five year study. *North-Western Journal of Zoology*, *7*(1), 39–46.

Okajima, R. (2008). The controlling factors limiting maximum body size of insects. *Lethaia*, *41*(4), 423–430.

Oni-Orisan, A., Kaminsky, S., Pruett Jones, S., Blankespoor, H. (2006). Reproductive success and survivorship of damselfly *Enallagma hageni* infected with ectoparasite *Arrenurus*.

Orr, A. G. (2009). Reproductive behaviour of *Libellago semiopaca* on a Bornean rainforest stream (Odonata : Chlorocyphidae). *International Journal of Odonatology*, *12*(2), 157–180.

Outomuro, D., Adams, D. C., Johansson, F. (2013). Wing shape allometry and aerodynamics in calopterygid damselflies: a comparative approach. *BMC Evolutionary Biology*, *13*(1), 118.

Outomuro, D., Johansson, F. (2011). The effects of latitude, body size, and sexual selection on wing shape in a damselfly. *Biological Journal of the Linnean Society*, *102*(2), 263–274.

Outomuro, D., Rodríguez-Martínez, S., Karlsson, A., Johansson, F. (2014). Male wing shape differs between condition-dependent alternative reproductive tactics in territorial damselflies. *Animal Behaviour*, *91*, 1–7.

Pither, J., Taylor, P. D. (2000). Directional and fluctuating asymmetry in the black-winged damselfly *Calopteryx maculata* (Beauvois) (Odonata : Calopterygidae). *Canadian Journal of Zoology*, *78*(10), 1740–1748.

Plaistow, S. J., Tsubaki, Y. (2000). A selective trade-off for territoriality and non-territoriality in the polymorphic damselfly *Mnais costalis*. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, *267*(1447), 969–975.

Plaistow, S., Siva-Jothy, M. (1999). The ontogenetic switch between odonate life history stages: effects on fitness when time and food are limited. *Animal Behaviour*, *58*(3), 659–667.

Plaistow, S., Siva-Jothy, M. T. (1996). Energetic Constraints and Male Mate-Securing Tactics in the Damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *263*(1374), 1233–1239.

Purse, B., Thompson, D. (2005). Lifetime mating success in a marginal population of a damselfly, *Coenagrion mercuriale*. *Animal Behaviour*, *69*(6), 1303–1315.

Raihani, G., Serranomeneses, M., Cordobaaguilar, A. (2008). Male mating tactics in the American rubyspot damselfly: territoriality, nonterritoriality and switching behaviour. *Animal Behaviour*, *75*(6), 1851–1860.

Rantala, M. J., Hovi, M., Korkeamäki, E., Suhonen, J. (2001). No trade-off between the size and timing of emergence in the damselfly, *Calopteryx virgo* L . *Annales Zoologici Fennici*, *38*(2), 117–122.

Rensch, B. (1950). Die Abhängigkeit der relativen Sexualdifferenz von der Körpergrösse. *Bonner Zoologische Beiträge*, *1*, 58–69.

Romo-Beltrán, A., Macías-Ordóñez, R., Córdoba-Aguilar, A. (2008). Male dimorphism, territoriality and mating success in the tropical damselfly, *Paraphlebia zoe* Selys (Odonata: Megapodagrionidae). *Evolutionary Ecology*, *23*(5), 699–709.

Rundle, S. D., Bilton, D. T., Abbott, J. C., Foggo, A. (2007). Range size in North American *Enallagma* damselflies correlates with wing size. *Freshwater Biology*, *52*(3), 471–477.

Samejima, Y., Tsubaki, Y. (2009). Body temperature and body size affect flight performance in a damselfly. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *64*(4), 685–692.

Serranomeneses, M., Cordobaaguilar, A., Mendez, V., Layen, S., Szekely, T. (2007). Sexual size dimorphism in the American rubyspot: male body size predicts male competition and mating success. *Animal Behaviour*, *73*(6), 987–997.

Serrano-Meneses, M.-A., Azpilicueta-Amorín, M., Székely, T., Córdoba-Aguilar, A. (2007). The development of sexual differences in body size in Odonata in relation to mating systems. *European Journal of Entomology*, *104*(3), 453–458.

Sherratt, T. N., Laird, R. A., Hassall, C., Lowe, C. D., Harvey, I. F., Watts, P. C., Cordero-Rivera, A., Thompson, D. J. (2010). Empirical evidence of senescence in adult damselflies (Odonata: Zygoptera). *The Journal of Animal Ecology*, *79*(5), 1034–44.

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*, *20*(2), 147–151.

Siva-Jothy, M. T. (1999). Male wing pigmentation may affect reproductive success via female choice in a Calopterygid damselfly (Zygoptera). *Behaviour*, *136*, 1365–1377.

Siva-Jothy, M. T., Plaistow, S. J. (1999). A fitness cost of eugregarine parasitism in a damselfly. *Ecological Entomology*, *24*(4), 465–470.

Stoks, R. (2000). Components of lifetime mating success and body size in males of a scrambling damselfly. *Animal Behaviour*, *59*(2), 339–348.

Stoks, R. (2001). Food stress and predator-induced stress shape developmental performance in a damselfly. *Oecologia*, *127*(2), 222–9.

Stoks, R., Block, M. De, Mcpeek, M. A. (2006). Physiological Costs of Compensatory Growth in a Damselfly. *Ecology*, *87*(6), 1566–1574.

Stoks, R., McPeek, M. A. (2003). Predators and life histories shape *Lestes* damselfly assemblages along a freshwater habitat gradient. *Ecology*, *84*(6), 1576–1587.

Strobbe, F., Stoks, R. (2004). Life history reaction norms to time constraints in a damselfly: differential effects on size and mass. *Biological Journal of the Linnean Society*, *83*(2), 187–196.

Takahashi, Y., Watanabe, M. (2010). Female reproductive success is affected by selective male harassment in the damselfly *Ischnura senegalensis*. *Animal Behaviour*, *79*(1), 211–216.

Tsubaki, Y., Hooper, R. E., Siva-jothy, M. T. (1997). Differences in Adult and Reproductive Lifespan in the Two Male Forms of *Mnais pruinosa costalis* Selys (Odonata: Calopterygidae). *Researchers on Population Ecology*, *39*(2), 149–155.

Tsubaki, Y., Ono, T. (1987). Effects of age and body size on the male territorial system of the dragonfly, *Nannophya pygmaea* Rambur (Odonata : Libellulidae). *Animal Behaviour*, *35*, 518–525.

Tsubaki, Y., Samejima, Y., Siva-Jothy, M. T. (2010). Damselfly females prefer hot males: higher courtship success in males in sunspots. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *64*(10), 1547–1554.

Uhia, E., Corderorivera, A. (2005). Male damselflies detect female mating status: importance for postcopulatory sexual selection. *Animal Behaviour*, *69*(4), 797–804.

Waage, J. K. (1973). Reproductive behavior and its relation to territoriality in *Calopteryx maculata* (Beauvois) (Odonata : Calopterygidae). *Behaviour*, *47*, 240–256.

Waage, J. K. (1979). Dual Function of the Damselfly Penis : Sperm Removal and Transfer. *Science*, *203*(4383), 916–918.

Wikelski, M., Moskowitz, D., Adelman, J. S., Cochran, J., Wilcove, D. S., May, M. L. (2006). Simple rules guide dragonfly migration. *Biology Letters*, *2*(3), 325–9.

Wong-Muñoz, J., Anderson, C. N., Munguía-Steyer, R., Córdoba-Aguilar, A. (2013). Body Size and Morph as Drivers of Copulation Duration in a Male Dimorphic Damselfly. *Ethology*, *119*(5), 407–416.

Wong-Muñoz, J., Córdoba-Aguilar, A., Cueva del Castillo, R., Serrano-Meneses, M. A., Payne, J. (2010). Seasonal changes in body size, sexual size dimorphism and sex ratio in relation to mating system in an adult odonate community. *Evolutionary Ecology*, *25*(1), 59–75.