

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

KATEDRA EKOLOGIE



**Sezónní změna habitatových preferencí vážek rodu *Sympecma*
(Odonata: Lestidae)**

Seasonal changes in habitat selection of winter damselflies (Odonata: Lestidae)

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Vypracoval: Filip Sismilich

Vedoucí práce: Mgr. Filip Harabiš, Ph.D.

2020

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Filip Sismilich

Krajinářství

Územní technická a správní služba

Název práce

Sezónní změna habitatových preferencí vážek rodu *Sympecma* (Odonata: Lestidae)

Název anglicky

Seasonal changes in habitat selection of winter damselflies (Odonata: Lestidae)

Cíle práce

Kryptické zbarvení je jednou z unikátních vlastností vážek rodu *Sympecma*. Tato adaptace jim umožňuje splynout s okolím a tím snížit riziko predace během přezimování. Cílem této bakalářské práce je formou literární rešerše shromáždit podklady o tom do jaké míry a na základě čeho vážky rodu *Sympecma* mění své habitatové preference v závislosti na změnách okolního prostředí (zejména vegetace) vyvolaných střídáním ročních období. Druhým cílem je provést analýzu metodik pro hodnocení účinnosti kryptického zbarvení a na základě těchto zjištění navrhnout metodiku pro hodnocení účinnosti kryptise u rodu *Sympecma*.

Metodika

Rešeršní činnost na téma habitatových preferencí vážek rodu *Sympecma* vzhledem k sezónním změnám.

Doporučený rozsah práce

40 – 50 stran + přílohy

Klíčová slova

Kryptické zbarvení, Vážky, Predace, Přezimování

Doporučené zdroje informací

- Harabiš F, Dolný A, Šipoš J (2012) Enigmatic adult overwintering in damselflies: coexistence as weaker intraguild competitors due to niche separation in time. *Popul Ecol* 54: 549-556
- Harabiš F. (2016) The value of terrestrial ecotones as refuges for winter damselflies (Odonata: Lestidae). *Journal of Insect Conservation* 20: 971-977
- Manger R, Dingemans NJ (2009) Adult survival of *Sympetma paedisca* (Brauer) during hibernation (Zygoptera: Lestidae). *Odonatologica* 38: 55-59
- Ruxton DG, Sherratt TN, Speed M (2004) *Avoiding Attack: The Evolutionary Ecology of Crypsis, Warning Signals and Mimicry*. Oxford University Press, 264 pp.

Předběžný termín obhajoby

2019/20 LS – FŽP

Vedoucí práce

Mgr. Filip Harabiš, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Elektronicky schváleno dne 2. 3. 2020

doc. Ing. Jiří Vojar, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 4. 3. 2020

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

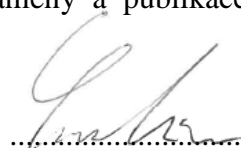
Děkan

V Praze dne 13. 03. 2020

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval samostatně, pod vedením Mgr. Filipa Harabiše, Ph.D., a že jsem uvedl všechny literární prameny a publikace, ze kterých jsem čerpal.

V Praze dne 23. 3. 2020



.....

Poděkování

Děkuji svému vedoucímu Mgr. Filipu Harabišovi, Ph.D. za poskytnuté materiály sloužící k vypracování této bakalářské práce a za jeho ochotu vždy poradit.

V Praze dne 23. 3. 2020



.....

Abstrakt

Vážky rodu *Sympecma* jsou charakteristické řadou unikátních adaptací. Nejvýraznějším znakem je přezimování ve stadiu dospělce v terestrickém prostředí. V porovnání s ostatními druhy vážek vyskytujícími se v České republice žijí vážky *Sympecma* výrazně déle. Aby dokázali v co největší míře přežít dlouhé prereproduktivní období, vyhnout se predaci a následně se reprodukovat, vyvinula se u nich určitá forma krypse. Předpokladem je, že v rámci krypse jsou vážky *Sympecma* nejen krypticky zbarveny do odstínů hnědé barvy, která jim umožňuje splýnout s okolní vegetací, ale do určité míry se u nich vyskytuje i kryptické chování, které se projevuje například vhodnou volbou stanoviště. V našich podmínkách se nicméně prostředí v průběhu roku mění a vážka musí na tyto změny reagovat. Prvním cílem této bakalářské práce je formou literární rešerše shromáždit informace o tom, jaké jsou preference vážek rodu *Sympecma* vzhledem k sezónním změnám, a to především ke změnám vegetace. Druhým cílem je zhodnocení metodik pro hodnocení účinnosti kryptického zbarvení a na základě získaných informací optimalizovat metodiku pro hodnocení účinnosti krypse u vážek rodu *Sympecma*.

Klíčová slova: Kryptické zbarvení, vážky, predace, přezimování

Abstract

Sympecma dragonflies are characterized by a many unique adaptations. The most significant characteristic is overwintering as imago phase in terrestrial environment. In comparison with other species of dragonflies in the Czech republic, they live significantly longer. In order to survive long prereproductive period in as large numbers as possible, to decrease a predation risk and subsequently reproduce, this species developed a form of crypsis. The hypothesis is, that crypsis consists not only of brown cryptic coloration, which allows them to merge with surrounding vegetation but also cryptic behavior which consists in appropriate choice of habitat. In our climatic conditions where seasons are changing during the year, the dragonflies must react to these changes. First point of this research is gather informations about seasonal changes in habitat selection of *Sympecma* especially to the changes of vegetation. Second point is to compare methodics for analysing cryptic behavior and based on the gathered informations optimize methodology for the evaluation of efficiency of crypsis in genus *Sympecma*.

Key words: Cryptic coloration, dragonflies, predation, overwintering

Obsah

1. Úvod.....	9
2. Cíle práce	9
3. Literární rešerše	10
3.1 <i>Sympecma fusca</i> a <i>Sympecma paedisca</i>	10
3.1.1 Taxonomické zařazení	10
3.1.2 Základní charakteristika a poznávací znaky	10
3.1.3 Vážky a teplota	14
3.1.4 Areál výskytu	15
3.1.5 Biologie a biotop larev	16
3.1.6 Biologie a biotopy dospělců v prerreproduktivním období.....	17
3.1.7 Biologie a biotopy dospělců v reproductivním období.....	23
3.1.8 Mortalita během jednotlivých fází života	26
3.1.9 Ohrožení.....	27
3.2 Kryptické zbarvení a chování	27
3.2.1 Charakteristika ochranného zbarvení.....	27
3.2.2 Typy kryptického zbarvení	28
3.2.3 Metodiky pro hodnocení účinnosti kryptického zbarvení.....	31
4. Výsledné zhodnocení a diskuze	42
5. Optimalizace metodiky vyhodnocení krypse	46
6. Závěr a přínos práce.....	48
7. Seznam literatury	49
8. Přílohy.....	56

1. Úvod

V České republice se vyskytují dva druhy šídlatek rodu *Sympecma* – šídlatka hnědá (*Sympecma fusca* Vander Linden, 1820) a šídlatka kroužkovaná (*Sympecma paedisca* Brauer, 1877). Třetí zástupce rodu (*Sympecma gobica* Förster, 1900) obývá pouze prostředí střední Asie (Dumont a Borisov, 1993). Tato bakalářská práce se zabývá pouze druhy *Sympecma fusca* a *Sympecma paedisca*. S rodem *Sympecma* je spojena široká škála unikátních adaptací. Mezi nejvýznamnější adaptaci patří přezimování ve stadiu dospělce (imaga). Tato strategie přezimování je v případě vážek naprosto unikátní a žádný jiný druh touto adaptací nedisponuje. Umožňuje jedincům vyhnout se sezonnímu maximu konkurence ze strany jiných živočišných druhů a predaci v dospělých i larválních stádiích. Přínosem pro dospělé je, že mohou těžit z volné ekologické niky, zatímco larvální stadia mohou využít náskok ve své velikosti oproti konkurenčním druhům. Na rozdíl od ostatních druhů vážek, u kterých se imaga vyskytují jen po dobu několika týdnů, musí dospělí jedinci vážek *Sympecma* přečkat období trvající více než 9 měsíců. (Harabiš a kol., 2012). Z důvodu takto dlouhého prereproduktivního období jsou imaga *Sympecma* mnohem déle vystavena riziku predace, než ostatní druhy vážek (Jödicke, 1997). V rámci ukrytí se před nepřítelem rod *Sympecma* využívá kryptické zbarvení (Jödicke, 1997). Kryptické zbarvení lze vysvětlit jako adaptaci, kdy je cílem organismu splynout s prostředím a vyhnout se tak detekci od potenciálního predátora (Stevens a Merilaita, 2011). Přírodní prostředí je vlivem střídání ročních období během roku nicméně variabilní a *Sympecma* musí na tyto aktuální změny adekvátně reagovat.

2. Cíle práce

Cílem této bakalářské práce je formou literární rešerše shromáždit podklady o tom, do jaké míry a na základě čeho vážky rodu *Sympecma* mění své habitatové preference v závislosti na změnách okolního prostředí, (zejména vegetace) vyvolaných střídáním ročních období. Druhým cílem je provést analýzu metodik pro hodnocení účinnosti kryptického zbarvení a zamyslet se nad aplikací metodiky na rod *Sympecma*.

3. Literární rešerše

3.1 *Sympecma fusca* a *Sympecma paedisca*

3.1.1 Taxonomické zařazení

Taxonomické zařazení podle Dolný a kol., (2008a):

Říše: *Animalie* (živočichové)

Kmen: *Arthropoda* (členovci)

Podkmen: *Hexapoda* (šestinozí)

Třída: *Insecta* (hmyz)

Podtřída: *Pterygota* (křídlatí)

Nadřád: *Palaeoptera* (starokřídlí)

Řád: *Odonata* (vážky)

Podřád: *Zygoptera* (stejnokřídlice)

Čeleď: *Lestidae* (šídlatkovití)

Rod: *Sympecma* (šídlatka)

3.1.2 Základní charakteristika a poznávací znaky

Vážky patří do řádu hmyzu, který se na naší planetě vyvinul přibližně před 325 miliony lety. Jedná se o velmi rozmanitou skupinu živočichů, s množstvím charakteristických rysů a řadou forem (Dolný a kol., 2008a). Jejich historie sahá až do karbonu, kdy jedinci některých druhů dosahovali až šedesáticentimetrového rozpětí křídel. Po změně klimatu začaly větší druhy mizet a objevovat se druhy menší (Zahradník, 2011). V současné době patří mezi největší vážky České republiky páskovec kroužkovaný (*Cordulegaster boltonii*) a šídlo královské (*Anax imperator*) s rozpětím křídel až 10,5 cm. Dodnes bylo na zemi popsáno více než 5700 recentních druhů vážek. Odhad celkového množství na zemi činí cca 7000 druhů, včetně druhů dosud neobjevených (Dolný a kol., 2008a). V Evropě žije cca 130 druhů vážek a v České republice byl dosud prokázán výskyt 74 druhů vážek (Dolný a kol., 2016).

Vážky se dělí do dvou podřádů – stejnokřídlice (*Zygoptera*), přibližně 35 % všech druhů a různokřídlice (*Anisoptera*), přibližně 65 % všech druhů vážek (Dolný a kol., 2008a). Nejpatrnějším rozdílem mezi jedinci podřádu *Zygoptera* a *Anisoptera* je jejich velikost. Dospělí jedinci podřádu *Zygoptera* jsou výrazně menší než zástupci podřádu *Anisoptera*. Přední i zadní pár křídel zygopterních vážek je na rozdíl od křídel podřádu *Anisoptera* stejně velký, zato *Anisoptera* má zadní křídla u báze širší než křídla přední. Oči podřádu *Zygoptera* jsou na rozdíl od očí *Anisoptera* odděleny, a zabírají poměrově menší část hlavy, přičemž se nacházejí na její straně (Dolný a kol. 2016).

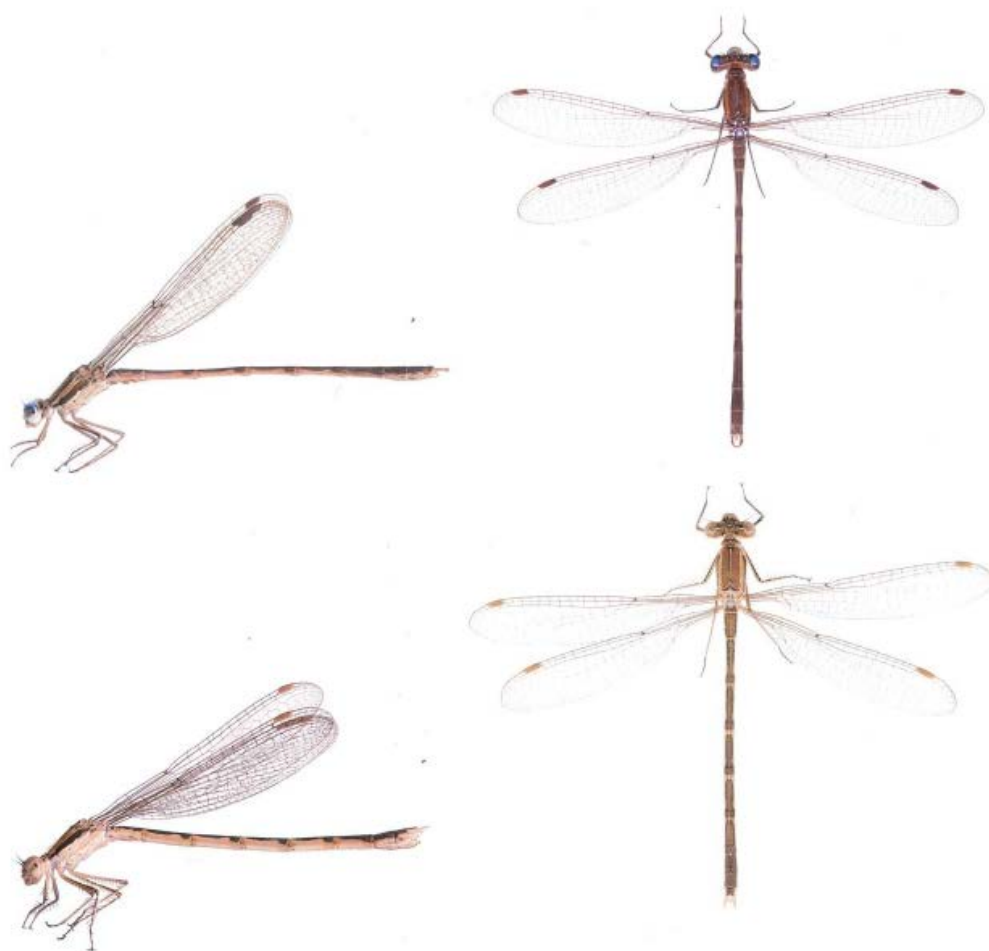
Podřád *Zygoptera* se dále dělí do několika čeledí. Jednou z nich je čeleď šídlatek (*Lestidae*). Dospělí jedinci čeledi *Lestidae* mívají obvykle štíhlé tělo a menší velikost. Jedinci *Lestidae* jsou nejčastěji zelení s matným kovovým leskem. Některé části těla (první a poslední článek zadečku a částečně i hrud') mohou být pokryty popraškem vosku bělavé až namodralé barvy. Přední křídla mají spíše pětiúhelníková pole než čtyřúhelníková. Délka plamky je viditelně větší, než její šířka a bývá dlouhá minimálně jako dvě políčka. Křídla na rozdíl od většiny vážek z podřádu *Zygoptera* skládají kolmo k ose těla. Masky larev bývá dlouhá a kaudální lamely jsou dlouhé a široké (Dolný a kol., 2008a).

Velikost těla dospělého jedince (imaga) *Sympecma fusca* se pohybuje mezi 34 až 39 mm a délka zadního křídla je 18 až 23 mm. *Sympecma paedisca* bývá dlouhá v rozmezí 36 až 39 mm a velikost zadního křídla je mezi 18 až 22 mm. Patří tak k drobnějším druhům. Tělo dospělých jedinců vážek rodu *Sympecma* je složeno klasicky ze tří částí – předohrud', středohrud', zadohrud'. Tělo vážek se z pohledu morfologie vyznačuje výrazně větší hlavou v poměru k hrudi. Složené oči zabírají větší část hlavy, jsou oddělené a umožňují mozaikovitě vidění. Zajímavým jevem je, že oči samic i samců po přezimování získávají z původních odstínů hnědé barvy barvu modrou (Dolný a kol., 2008a; Dolný a kol., 2016). Výrazné zmodrání někdy i celého oka se projevuje častěji u samců než u samic. Tato změna je důsledkem pohlavní dospělosti (Manger, 2007). Mezi očima se nachází pár tykadel. Zadeček je tvořen celkem jedenácti články. Deset jich je celistvých, protáhlého, úzkého charakteru a poslední je zachován jako přívěsek. Pohlavní ústrojí samiček se nachází na osmém až devátém článku (Dolný a kol., 2008a). Samičky rovněž disponují spermatékou pro uchování semene samců. Samci mají dva pohlavní orgány, přičemž

primární pohlavní ústrojí je na devátém článku a na druhém až třetím článku se nachází spermatofor, což je sekundární pohlavní orgán (Corbet, 1999; Dijkstra a Lewington, 2006). Na druhém a třetím článku jsou též umístěna blanitá, čirá křídla s množstvím pětiúhelníkových políček. Ta jsou celkem čtyři a každé je připnuto k samostatnému svalu a lze tak ovládat každé zvlášť. Plamky předních křídel jsou v porovnání se zadními křídly posunuty blíže k jejich koncům. Křídla jsou v klidové poloze na rozdíl od většiny vážek z čeledi *Lestidae* složena podél zadečku, souběžně s jeho osou. Celkově se jedná o slabší letce. Končetiny vážkám slouží primárně k přichycování na vegetaci, k chůzi vhodná nejsou (Dolný a kol., 2008a). Oba zástupci vyskytující se na území České republiky, tedy *Sympecma fusca* a *Sympecma Paedisca* se vyznačují hnědým až bronzovým zbarvením. Od ostatních zástupců čeledi *Lestidae* se tímto tedy odlišují. (Silsby, 2001). *Sympecma fusca* se vyznačuje světle hnědým zbarvením na spodní části těla a tmavšími odstíny na horní části těla, které je opatřeno tmavě hnědým pruhem. Pohlavní dimorfismus není u rodu *Sympecma* přítomen až na nevýrazné rozdíly ve zbarvení a rozdílné přívěsky. Co se týče zaměnění s jinými druhy, tak je to možné právě s příbuznou *Sympecma paedisca*. Druhy od sebe lze rozlišit na základě tmavých pruhů na horní části hrudi, kdy je v případě *Sympecma paedisca* přítomen viditelný zub na straně tmavě hnědého pruhu. Tento zub u *Sympecma fusca* zcela chybí. Dalším kritériem pro rozlišení jsou rozdílné přívěsky, kdy v případě *Sympecma fusca* je konec spodního přívěsku delší než u *Sympecma paedisca*. Starší jedinci, zejména ti po přezimování mohou být tmavší barvy a jejich kresba nemusí být tak výrazná. (Dolný a kol., 2008a; Dolný a kol., 2016). Podoba jedinců obou pohlaví je zřejmá z obrázku 1 (Obr. 1) na straně 13 (str. 13).

I přes poměrně rozsáhlou variabilitu lze u vážek stanovit tři základní charakteristické rysy. Těmi jsou až na výjimky amfibiotický životní cyklus (závislost na vodě, alespoň v larvální fázi) a pobyt v suchozemském prostředí ve stadiu imaga (Corbet, 1999; Dijkstra a Lewington, 2006). Všechna vývojová stadia vážek jsou zároveň predátoři a jejich primárním smyslem je zrak. Existence jedince budoucí vážky začíná nakladením vajíčka do vodního prostředí. Kladení vajíček začíná v jarních měsících. Z vajíčka se následně po dvou až šesti týdnech vyvine prolarva a poté vlastní larva. Po několikanásobném procesu vývoje larvy se jedinec přesouvá z vodního prostředí na souš, kde se během metamorfózy promění v dospělce. Metamorfóza probíhá nejčastěji v druhé polovině července a první polovině srpna.

Bezprostředně po dosažení stadia dospělé jsou juvenilní jedinci stále poměrně náchylní, a dokonce i světleji zbarvení. Stadium imaga vážek rodu *Sympecma* trvá přibližně 240 až 300 dní, někdy dokonce i 11 měsíců a jedna generace se u nás vyskytuje přibližně od poloviny července do začátku června dalšího roku (Dolný a kol., 2008a). Na jihu střední Asie byla pozorována délka života i delší než rok (Borisov, 2006). To je na poměry ostatních vážek v mírném pásmu, které se dožívají několika týdnů opravdu hodně (Jödicke, 1997; Manger a Dingemanse 2009). U dospělců lze rozlišit tři životní etapy v této následnosti: prereproduktivní období před přezimováním, přezimování (které je pořád součástí prereproduktivního období) a reproduktivní období (Jödicke, 1997). Prereproduktivní období spadá do pozdního léta/ podzimu/ zimy a reproduktivní do jara. Požadavky na biotopy se v průběhu těchto etap mění v závislosti na prioritách vážek v daném období (Harabiš, 2016). Sezónní fenologie druhu *Sympecma fusca* je zřejmá z přílohy č. 3.



Obr. 1: Samec (nahore) a samice (dole) *Sympecma fusca* (Dolný a kol., 2016)

3.1.3 Vážky a teplota

Jak již bylo řečeno, vážky rodu *Sympetma* vynikají unikátní životní strategií, kdy dokážou přečkat zimu ve stadiu dospělce (Dijkstra a Lewington, 2006). Tato adaptace je důsledkem působení suchého, pouštního prostředí střední Asie, odkud rod pochází (Harabiš a kol., 2012). Mělké vodní nádrže v zimě obvykle promrzají až na dno a je tak znemožněno přezimování ve vodě (Borisov, 2006). V našich podmínkách v pozdním podzimním období, kdy jde teplota pod kritickou mez, u vážek nastane diapauza (Manger a Dingemanse, 2009). Během diapauzy, což je stav, kdy dochází ke snížení metabolických procesů hluboko pod běžné hodnoty rovněž, bývá omezen příjem potravy a jsou často pozorovány změny chování. Součástí příprav na tuto fázi bývá nahromadění nutričních rezerv a vyhledání vhodného zimoviště (Denlinger, 1991). Diapauza trvá od počátku listopadu do konce února, kdy lze již nepravidelně zaznamenat aktivitu některých jedinců (Dolný a kol., 2008a).

Období přezimování je pro ektotermní organismy obecně kritickou fází. Mezi negativní činitele patří nízká teplota, dehydratace, či tvoření ledových krystalů (Hanel, 1999). Hmyz se musí spoléhat na vnější zdroje tepla, aby své tělo ohřál. Z tohoto důvodu buď musí hmyz mráz tolerovat, nebo se jinak adaptovat, aby předešel úmrtí (Denlinger a Lee, 2010). Strategii přežití zimy lze rozdělit na dva hlavní typy. První možností je migrace, kdy se jedinci po dobu nepříznivého období přesunou na místo s příhodnějšími podmínkami a zimě se tak vyhnou. Druhou možností je přetrvání ve stávajícím biotopu a následná snaha se s nízkými teplotami vyrovnat. To lze učinit dvěma způsoby, jedná se o toleranci vůči zmrznutí, nebo vyhýbání se zmrznutí (Leather a kol., 1995). V mírném pásmu severní polokoule, kde jsou teplotní výkyvy sezónní a obvykle trvají delší dobu, je hlavní strategií vyhýbání se zmrznutí (Sinclair a Chown, 2005). Tato strategie spočívá v tom, že se organismy snaží předejít tvorbě ledových krystalů ve vlastním těle. K tomu účelu např. produkují „protimrazové“ proteiny (Denlinger a Lee, 2010). Tato strategie je spojena s vysokou mortalitou (Bale, 1996). Naproti tomu strategie tolerance mrazu převažuje v mírných oblastech jižní polokoule (Sinclair a Chown, 2005). Organismy vybavené touto adaptací dokážou přežít i přítomnost ledových krystalů v jejich těle. Podmínkou však je, aby se krystalizace omezila pouze na extracelulární tekutiny, tekutý stav cytoplasmy musí být udržen. U této strategie přezimování je nižší míra mortality, než v prvním případě (Bale, 1996).

Kromě závislosti na klimatických podmínkách v rámci ročních období se u vážek projevují i změny chování v rámci denní doby (Dolný a kol., 2008a). Výrazně reagují především na změny slunečního záření (Hanel a Zelený, 2000). Denní aktivita je maximální převážně za příhodného slunného počasí a mezi 10 až 17 hodinou (Dolný a kol., 2008a). Vážky rodu *Sympecma* nicméně mohou být aktivní i při relativně nízkých teplotách 7 až 9 stupňů celsia (Jödicke, 1997, Borisov, 2006). Nízká teplota výrazně ovlivňuje převážně jejich schopnost pohybu (Corbet, 1999). Z důvodu této velké závislosti na slunci se u vážek vyvinula forma termoregulační strategie spočívající v poloze křídel vůči slunci. Rovněž mohou rozechvět své létací svaly a tyto vibrace zužitkovat pro zvýšení tělesné teploty. Naproti tomu metabolismus mohou v případě potřeby zchladit klouzavým letem bez pohybu křídel. Vyhledávání vhodné polohy vůči slunci se ale odehrává i mimo let, při odpočinku na vegetaci. Orientace osy těla rovnoběžně se slunečními paprsky snižuje množství přijaté energie. Naopak vystavení těla kolmo ke slunečním paprskům maximalizuje plochu dopadu a tím pádem i množství přijatého tepla (Dolný a kol., 2008a). Absorbci záření ovlivňuje rovněž pigmentace (Braude a kol., 2001).

3.1.4 Areál výskytu

Areálem rozšíření vážek *Sympecma* jsou v první řadě pouštní a polopouštní oblasti střední Asie, odkud i pochází. Tyto oblasti se zpravidla vyznačují nedostatkem trvalých vodních ploch (Borisov, 2006; Suhling a kol., 2015). Důsledkem toho je, že se u vážek rozvinula závislost na terestrickém prostředí (Jödicke, 1997). V současnosti se *Sympecma fusca* vyskytuje v oblasti vymezené západní Evropou, severní Afrikou (severní Maroko, Alžírsko, Tunisko) a střední Asií. Ve střední, jižní a západní Evropě žije na souvislém území. Dále se lokálně vyskytuje na jihu Švédska, západě Běloruska a v jižním a západním Rusku. Druh zároveň neobývá horské oblasti střední a východní Evropy. V České republice se vyskytuje mozaikovitě po celém území, s výjimkou hornatého reliéfu (Dolný a kol., 2008a) a vod s vysokou rybí obsádkou bez litorální vegetace (Harabiš a kol., 2012).

Naproti tomu areál *Sympecma paedisca* se rozprostírá mezi západní Evropou a východní Asií. Místo souvislého výskytu v Evropě vede přes východní až centrální Polsko, odkud mozaikovitě pokračuje na západ dvěma výběžky: severní prochází přes severní a západní Německo (Dolní Sasko, Holštýnsko a Vestfálsko) do Nizozemska. Jižní výběžek vede přes Rakousko do severní Itálie a Švýcarska, až k hranicím

s Francií. Dále se častěji vyskytuje v Rusku, Pobaltí, Bělorusku a v severní části Ukrajiny. Ostrůvkovitý výskyt byl zaznamenán i v jižním Finsku, Slovensku a jiných částech Německa, Švýcarska a Rakouska. Druh chybí ve větší části Skandinávie, na Britských ostrovech, v Belgii, Lucemburku, na Iberském poloostrově a na Balkáně. V České republice se druh vyskytuje pouze izolovaně v oblasti Karlovarska, Sokolovska a Chomutovska, tedy oblastech v minulosti využívaných pro těžbu hnědého uhlí. Tyto oblasti jsou vysoce antropogenně ovlivněné, dnes ovšem člověkem již zřídka osídlené (Dolný a kol., 2008a; Dolný a kol., 2016).

3.1.5 Biologie a biotop larev

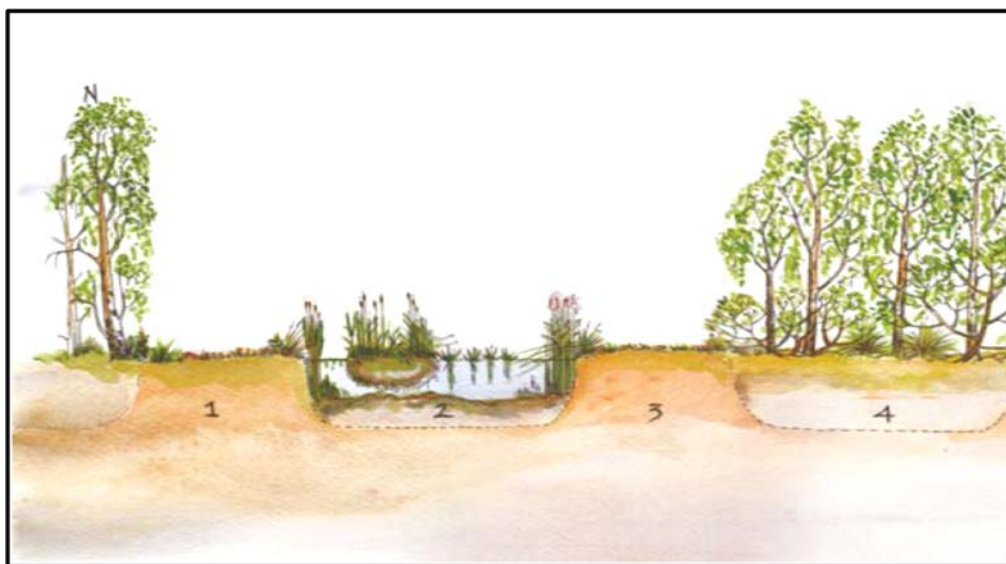
Larvy podřádu *Zygoptera*, do kterého *Sympecma* patří, mají na rozdíl od podřádu *Anisoptera* menší velikost a jsou užší. Na konci jejich zadečku se nachází tři kaudální lamely ve tvaru lístku. Larvy druhů *Sympecma fusca* a *Sympecma paedisca* nelze vzájemně jednoznačně rozlišit, jejich rozdíl je zejména ve velikosti zubů a vnější větve laminální palpy (Dolný a kol., 2016). Larvy *Sympecma fusca* se vyvíjejí ve vodním prostředí a často bývají přichyceny na podvodních částech vegetace. V mělčích vodách byly larvy nalezeny i na dně, většinou se ovšem vyskytují v hloubce 30–50 cm. Ideální je stojatá voda bez proudu, dovedou ovšem překonat i proud silnějšího rázu (Sternberg a Buchwald, 1999). Dýchání probíhá celým povrchem těla, včetně listových tracheálních žáber a upravenou částí střeva. Živí se převážně ostatními vodními larvami a hmyzem – zooplanktonem. V některých případech se mohou rovněž chovat i kanibalisticky a pozřít mladší jedince. Jejich spodní pysk je přeměněn na tzv. vymrštitelnou masku, kterou v případě, že se nachází kořist v jejich dosahu, aktivují. V případě nutnosti larvy dokážou bez potravy vydržet i několik měsíců (Dolný a kol., 2008a).

Rychlost larválního vývoje závisí hlavně na teplotě vody (Sternberg a Buchwald, 1999). Larva prochází během vývoje nejčastěji deseti instary, celý proces trvá osm až deset týdnů v případě *Sympecma fusca* a 12 týdnů v případě *Sympecma paedisca* (Dolný a kol., 2008a). Tento cyklus je na poměry ostatních středoevropských vážek relativně krátký, protože není narušen diapauzou (Jödicke, 1997). Samotná proměna v dospělce probíhá hlavně na přelomu července a srpna a trvá od několika desítek minut do cca dvou hodin (Dolný a kol., 2016). Během této doby je jedinec velmi náchylný vnějším vlivům (Dolný a kol., 2008a). Podoba larvy, včetně podrobného popisu je zřejmá z přílohy č. 2.

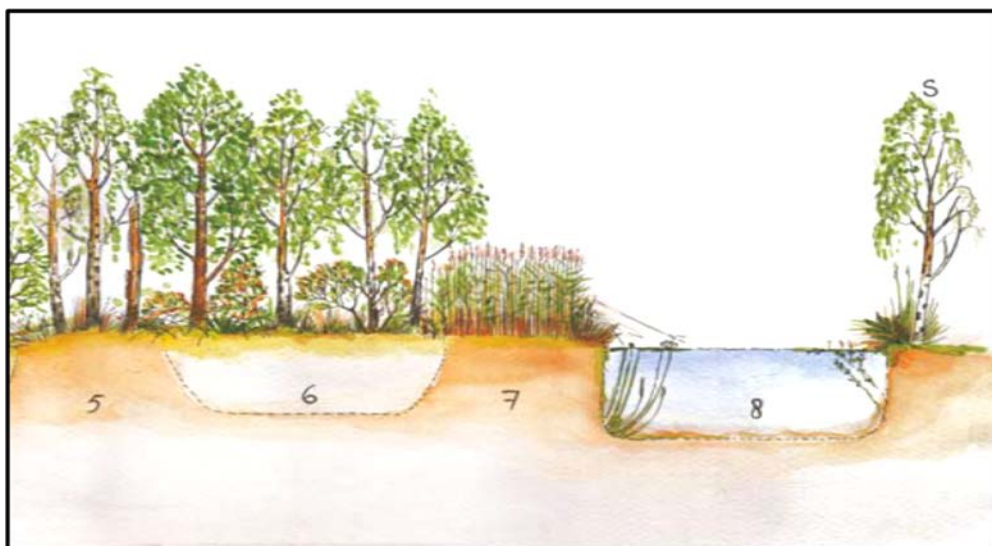
3.1.6 Biologie a biotopy dospělců v prereproduktivním období

Během prereproduktivního období se šídlatky vyskytují mimo vodní habitat (Jödicke, 1997). Zimování probíhá na specifických biotopech (Dolný a kol., 2016). Přezimování vážek *Sympecma* může probíhat v bezprostřední blízkosti vody, ale také několik kilometrů daleko (Miller a Miller, 2006). Informace o výběru zimního habitatu se nicméně různí. Některé se zmiňují o zimování v úkrytu, pod ochranou rostlin či staré kůry. Jiné naopak o zimování na volně rostoucí vegetaci (Jödicke, 1997). Jödicke (1997) tvrdí, že *Sympecma fusca* obvykle přezimuje na zemi v husté vegetaci, nebo volně sedí na rostlinách. Schweighofer (2011) zase předpokládá, že se ukrývá v dutinách a pod hrabankou. Sternberg a Buchwald (1999) definují jako vhodné stanoviště pro přezimování zežloutlou travu, eventuálně vřesoviště, nebo řídké lesy.

Ketelaar a kol. (2007) se věnovali pozorování *Sympecma paedisca* v průběhu celého roku v oblasti národního parku De Weerribben a jeho okolí, v Nizozemsku. Zájmová oblast byla z velké části bohatá na rašeliniště a plochy, které dříve rašeliništi byly, ale rašelina byla v průběhu času vytěžena. V okolí byly všechny typy stanovišť, nutné pro kompletní životní cyklus (viz Obr. 2, str. 17 a Obr. 3, str. 18).



Obr. 2: Průřez preferovaných přírodních stanovišť *Sympecma paedisca* v De Weerribben – 1) Relativně suché, sekané každý rok, vystaveno slunci, první sledování dospělci po přezimování. Oblast zrání, páření a lovu. 2) Rašeliniště – přítomnost orobince úzkolistého (*Typha angustifolia*) a rákosu obecného (*Phragmites australis*) a dalších rostlin. Stanoviště pro ovipozici a vývoj larev. 3) Relativně suché, sekané každý rok, se stínem. Stanoviště pro dospívání, páření a lov. 4) Les na starém rašeliništi, relativně vlhké, přítomnost břízy (*Betula*), vrby (*Salix*), rašeliničku (*Sphagnum*) a ostřice (*Carex*). Stanoviště pro páření, lov a spánek. (Ketelaar a kol., 2007).



Obr. 3: Průřez preferovaných přírodních stanovišť *Sympecma paedisca* v De Weerribben – 5) Les na relativně suché půdě, přítomnost břízy, topolu osika (*Populus tremula*), ostružiník (*Rubus*), bezkolence (*Molinia*). 6) Les na relativně suché půdě v konečné fázi terestricace. Přítomnost břízy, vřesny bahenní (*Myrica gale*), bezkolence modrého a další vegetace. Stanoviště sloužící k přezimování. 7) Oblast zrání. 8) Příkop, hluboký cca 1,5 m. Stanoviště sloužící k ovipozici a vývoji larev (méně preferované než stanoviště č. 2) (Ketelaar a kol., 2007).

Bylo zjištěno, že čerstvě vylíhnutí jedinci se během července a srpna zdržují v blízkosti reprodukčního habitatu, kde se schovávají v lužním biotopu a loví menší hmyz. Po nějaké době se jedinci začali přesouvat také do přilehlého lesa a postupem léta se hromadně přesouvali od reprodukčního habitatu. Na konci léta byla imaga vidět ve vyšších lesních oblastech mimo De Weerribben. Místa výskytu byla sušší, na vlhčích místech zaznamenána nebyla. V těchto místech se koncentrovali v hojném počtu na vřesovištích, obklopených stromy. Nejvíce vyhledávanou částí bylo vřesoviště ze severu chráněné stromy, a přitom dostatečně vystavené slunečnímu svitu. V těchto vřesovištích byly také četná slatiniště, těm se ale *Sympecma* vyhýbala. Nejvyšší hustota byla pozorována v říjnu a listopadu. Zatímco v srpnu jedinci preferovali převážně stonky zelených rostlin, na podzim to byly zežloutlé stonky kvetoucího bezkolence modrého (*Molinia caerulea*), vřesu obecného (*Calluna vulgaris*), či mrtvé dřevo. Od listopadu sedávali jedinci na vegetaci níže. Přezimující jedinci v De Weerribben byli zaznamenáni pouze v lesích, nebo na okraji lesů, nikoliv v otevřeném terénu. Převážná většina vzorků byla pozorována na bezkolenci modrém, na okraji lesa, na relativně suchých místech (Obr. 4, str. 19).



Obr. 4: Přezimující *Sympecma paedisca* na bezkolenci modrém na okraji lesa (Ketelaar a kol., 2007).

Stalder (2013) prováděl v podzimním a zimním období v letech 2010 až 2013 výzkum v oblasti Lengwilu ve Švýcarsku, při kterém se zabýval pozorováním aktivity *Sympecma fusca* a *Sympecma paedisca*. Vážky zde byly zaregistrovány v letech 2010 a 2011, avšak na podzim roku 2011 zde byla pokosena vegetace a v zimě 2011/2012 zde žádné vážky nalezeny nebyly. Během roku 2012 už zde opět přítomné byly. Zimní stanoviště bylo na slunné louce s travinami, přičemž imaga se nacházela zejména na stoncích čertkusu lučního (*Succisa pratensis*). Vážky byly zaznamenány i ve skupinách – např. na jednom stonku zimovali 2 kusy (viz příloha č. 1). Chování jedinců se odvíjelo od přítomnosti sněhu, slunečního svitu a teploty. Pokud v místě nebyla přítomna kompaktní sněhová vrstva, ale sníh i tak alespoň částečně přítomen byl, jedinci se nacházeli v půdním substrátu, ale stále i v různých výškách na vegetaci. Pokud začalo sněžit, vážky se začali přesouvat směrem dolů po stonku. Při nasněžení jednotné vrstvy sněhu v zimních měsících, nebyly nalezeny žádné vážky nad sněhem, museli být tedy ukryté pod ním, v substrátu. Teprve na konci března, když začalo svítit slunce, se začali jedinci přesouvat nahoru za slunečním teplem. Někteří jedinci byli pozorováni i nad celistvou vrstvou sněhové pokrývky, nebo byli přímo na sněhu.

Hiemeyer a kol. (2001) pozorovali *Sympecma paedisca* v prereproduktivním období mezi lety 1997 až 2001 v Allgäu, v Bavorsku. Pozorování probíhalo na břehu vodní plochy, tedy v blízkosti reprodukčního habitatu. Pobřežní vegetace, bohatá na rákosiny byla zastoupena např. ostřicí vyvýšenou (*Carex Elexata*). Jedinci byli zachyceni bez výjimky na vlhkých, slunečných místech, nicméně vystavených, vlivům počasí. Jedinci se nacházely přibližně 1 m až 5 m od vody, zejména volně na vegetaci. Při teplotách kolem 0 stupňů celsia nebyla zaznamenána letová činnost, jedinci pouze lezli. Nad 15 stupňů celsia i létali. V chladných dnech se pohybovali dole u stébla, kde byly sněhové otvory. Po výrazném sněžení mnoho jedinců zaznamenáno nebylo, protože byli ukryti pod sněhem. Při dešti se *Sympecma paedisca* posouvala směrem nahoru po stonku od vlhké země. Byla zaznamenána tendence při zvyšujících se teplotách přesouvat se na svislá stébla. Po celou zimu bylo zaznamenáno chování, kdy se jedinci stěhovali za teplem, ne pouze na jaře.

Teske (2011) studoval podzimní stanoviště *Sympecma fusca* a *Sympecma paedisca* u nádrže Thülsfelder Talsperre (Dolní Sasko) v období mezi lety 2009 až 2011. Zájmová oblast byla bohatá na otevřené lesní oblasti, trávy a mrtvé dřevo. Vážky byly zachyceny celkem na 3 stanovištích. První stanoviště byla travnatá plocha s dostatkem slunečního svitu v blízkosti lesa. Bylo typické přítomností vřesu obecného a třtiny křovištní (*Calamagrostis epigejos*). Vážky se zde chovali klidně, nelétali a nehledali potravu, zaznamenána zde byla pouze *Sympecma paedisca*. Oblast byla díky stromům i relativně chráněná větrem. Ve vedlejší oblasti více vystavené větru vážky zaznamenány nebyly. Druhá oblast byla mýtina obklopená borovicemi. Zaznamenána zde byla *Sympecma paedisca* a další jedinci *Sympecma*, kteří ale nebyli zachyceni a není zřejmé, zda šlo o druh *Sympecma fusca* či *Sympecma paedisca*. Vážky se nacházeli na svislých zažloutlých stoncích třtiny křovištní. Na tomto stanovišti bylo pozorováno podobné chování jako v lokalitě č. 1, s rozdílem, že vážky navzájem sváděly souboj o své místo, kde by mohli vyčkávat. Tato rivalita byla mezi jedinci nezávisle na pohlaví. Jedinci, kteří zde již byli, bránili své teritorium vůči nově příchozím jedincům. Na obou stanovištích byli rovněž zaregistrováni jedinci na mrtvém dřevě. Na třetím stanovišti byl zjištěn výrazně vyšší výskyt oproti dvěma předchozím lokalitám. Stanoviště je charakterizováno větší mýtinou s lesem s vyššími stromy než na předchozích dvou lokalitách. Je zde bohatá vrstva bylinného podrostu a část mýtiny je kryta stromy a druhá část je odhalena. Zde bylo přítomno minimálně

100 jedinců. *Sympecma paedisca* zde byla v poměru přibližně 70 % vůči 30 % *Sympecma fusca*. V části, kde sluneční svit byl přítomný celý den, bylo zaznamenáno 80 % všech jedinců. Chování jedinců v lokalitě 3 odpovídalo dvěma předchozím. Vzhledem k těmto nálezům zde byl předpoklad, že v okolí budou jedinci i přezimovat. V zimních měsících zde nebyli i přes několikahodinové hledání lokalizováni žádní jedinci. Počátkem března bylo pozorováno prvních 5 až 10 dospělců – výhradně samci obou druhů. Co se týče počasí, všechny dny, kdy byla *Sympecma* zaznamenána byly relativně teplé, bez srážek a zároveň bylo dostatečné množství slunečního svitu. Dny, kdy *Sympecma* nalezena nebyla, byly charakteristické právě zataženou oblohou. Ideální podmínky pro výskyt *Sympecma* se jeví jako minimálně 20 stupňů celsia, s přímým sluncem a bez přítomnosti silnějšího větru. Teske (2011) rovněž vyzpozoval nižší denní interval aktivity mezi 13. až 14. hodinou. Letová činnost ubývala s poklesem slunečního záření a teploty vzduchu. Od cca 20. hodiny již nebyli zachyceni žádní jedinci.

Harabiš (2016) prováděl pozorování na Homolce v blízkosti Milíčovského rybníka. Cílem bylo zanalyzovat habitatové preference vážek *Sympecma fusca* ve zdejším prostředí, které je výrazně ovlivněno lidskou činností. Sběr dat probíhal ve třech etapách – v prereproduktivním období (20. 7. 2014 až 30. 9. 2014) a v reproduktivním (15. 4. 2015 až 20. 6. 2015). Následující léto došlo k nečekanému zásahu, kdy byla část vegetace v místech sloužících jako ekotony pokosena. Po tomto zásahu proběhl další sběr dat v prereproduktivním období (27. 8. 2015 až 2. 10. 2015). V pravidelných intervalech byly monitorovány celkem 4 dílčí oblasti (les, ekoton, louka, pole), přičemž všude byly podobné světelné podmínky a složení vegetace. Jedinci byli sbíráni za příhodného slunečního počasí při teplotách 18 až 25 stupňů celsia. Všichni zachycení jedinci byli označeni číslem na křídle, bylo zaznamenáno pohlaví a typ mikrohabitatu s polohou, na které byl jedinec zachycen. Následně byli jedinci propuštěni. Poměr samic a sameců byl v prereproduktivním období srovnatelný. Data byla vyhodnocována pomocí počítačového programu, pomocí kterého byl mimo jiné vypočítán celkový odhad populace. Z vyhodnocení dat vyplývá, že v srpnu byli jedinci zachyceni především v ekotonech. Byly pozorovány pouze 3 případy přeletů mimo ekoton. Ekotony byly vyhledávány i přesto, že v oblasti tvořili jen zlomek z celkového množství stanovišť. Následně došlo, k již zmíněné ztrátě vhodných ekotonů během následujícího prereproduktivního období. Při srovnání výsledků

ze stejného období minulého roku byl zaznamenán úbytek populace o jednu desetinu a rovněž změna prostorového rozložení jednotlivců. Harabiš (2016) také zjistil, že v případě výskytu v lese vyhledávali koruny stromů, kam dopadalo slunce. Toto chování, kdy vážky vyhledávají sluneční průsvity je typické obzvláště pro vážky žijící v tropických deštných lesech (Cordero – Rivera, 2005). Na základě těchto výsledků je zřejmé, že ekotony představují klíčový habitat pro druh *Sympecma* a umožňují přežít dlouhé prereproduktivní období (Harabiš, 2016).

Ekotony jsou místa, kde se prolíná více druhů stanovišť (Townsend a kol., 2010). Tato stanoviště nabízejí vysokou vegetaci, která podporuje kryptické chování vážky a chrání ji před predací. Jejich křovinná a stromová vegetace slouží samicím v prereproduktivním období jako kryt (Jödicke, 1997; Manger a Dingemanse, 2009).

Mezi lety 2010 až 2013 prováděl Brockhaus (2014) výzkum imag *Sympecma fusca* a *Sympecma paedisca* v Chomutově. Byli studováni jak jedinci dospívající, tak i jedinci dospělí. Pozorování probíhalo pomocí metody zpětného odchyty. Během něj bylo zaznamenáno celkem 705 jedinců a 473 z nich bylo individuálně označeno (375 *Sympecma fusca*, 98 *Sympecma paedisca*). Sledování a odchyt probíhaly ve třech dílčích oblastech – S1) reprodukční habitat s větší vodní plochou, s přítomností rákosu a přilehlým stanovištěm na souši (odchyt na jaře), S2) reprodukční habitat zcela obklopený rákosím, bez přítomnosti stínu a s množstvím podvodní vegetace (odchyt na jaře), S3) prereproduktivní habitat dále od vody s větším množstvím úkrytů, ale zároveň i otevřenějšími slunečnými plochami, se zastoupením bříz (*Betula*), či třtiny křovištní (odchyt léto/podzim). Jedinci byli značeni na křídlech čísly v chronologickém pořadí. Kvůli nízké míře úspěšnosti zpětného odchyty (3,5 % až 7,2 %) byly populace hodnoceny matematickým modelem. Na základě získaných dat se předpokládá celkový počet. Z vyhodnocení dat vyplývá, že v prereproduktivním habitatu (S3) byl větší počet samic. Dále se zjistilo, že *Sympecma fusca* se v prereproduktivním habitatu vyskytovala až do října. *Sympecma fusca* se také přibližně v polovině září přesunula z travních stonků do míst s větším slunečním svitem – kmeny stromů, křoviny. Naproti tomu se zdá, že *Sympecma paedisca* se průběžně vzdaluje od dospívajícího habitatu. Možná tento druh dává přednost otevřenější oblastem, které jsou spojeny spíše s přezimováním. *Sympecma paedisca* opustila „dozrávající“ habitat relativně brzy. Na konci září 2013 zde již byli v 100% zastoupení jedinci *Sympecma fusca*, přičemž od konce srpna zastoupení *Sympecma*

paedisca plynule klesalo. Podle pozorování se také zdá, že imaga pravděpodobně potřebují jakýsi prostor kolem sebe (potravní stanoviště, protože jedinci nikdy nebyli nacházeni méně než 50 cm od sebe). V této zájmové lokalitě byla v přesile *Sympecma fusca* – od 68 % do 86 % zastoupení.

V prostředí Asie jsou běžné i sezónní migrace, kdy *Sympecma* migruje i na delší vzdálenosti. Tyto přesuny se dějí z důvodu vysokých teplot. V červnu až září migrují na hory a na přezimování se vrací opět do pouštní zóny (Borisov, 2006). Z Japonska pochází i záznam o masové migraci *Sympecma paedisca* z listopadu 1980, kdy roj pravděpodobně hledal místo pro přezimování (Jödicke a Mitamura, 1995; Jödicke, 1997). Borisov (2006) tvrdí, že sezónní vertikální migrace bude nejspíše novějším typem přizpůsobení. Na druhou stranu Samraoui (2009) uvádí, že u Alžírské populace *Sympecma fusca* se kromě migrační strategie v letních měsících vyvinula forma i estivace. Tou se vyrovnávají s vysokými letními teplotami.

3.1.7 Biologie a biotopy dospělců v reprodukčním období

Během jarního reprodukčního období ustupuje snaha schovávat se a převažuje potřeba reprodukovat se, zejména ze strany samců (Harabiš, 2016). Ekotony v době reprodukce *Sympecma* využívá pouze v době nepříznivých povětrnostních podmínek (Harabiš a kol., 2012). V této době se dospělci opět stahují do blízkosti vodního biotopu kvůli ovipozici (Dolný a kol., 2016). Hlavní reprodukční období rodu *Sympecma* probíhá ve střední Evropě od konce dubna do počátku června (Dolný a kol., 2008a). Borisov (2006) nicméně v přírodní rezervaci Tigrovaya Balka v Tádžikistánu pozoroval kopulaci *Sympecma paedisca* na začátku října. To by znamenalo, že část populace může být bivoltinní, tj. že dokáže za sezónu vytvořit dvě generace (Borisov, 2006). Bivoltinní chování bylo pozorováno též u *Sympecma fusca* v severní Africe (Jacquemin, 1994). Kopulace probíhá zpravidla přímo nad hladinou, na vodních plochách s bohatou litorální vegetací. Před kopulací se sameček tře zadníma nohama o zadeček samičky. Samotná kopulace trvá deset až dvacet minut (Sternberg, Buschwald, 1999). Ke kladení vajíček dochází v krátké době po aktu. Samci z čeledi *Lestidae* často doprovází samice i po páření, aby se vyhnuli rekopulaci od jiných samců (Dolný a kol., 2008a). Samotná vajíčka klade *Sympecma* převážně v tandemu, kdy samičku drží sameček svým přívěskem za hlavou. Ovipozice ale může probíhat i bez samečka, přičemž vajíčka nebývají kladena na jedno místo, ale jsou rozmístěna na různé plovoucí rostlinné části. Nutný

je dostatečný přístup světla. Kladení většinou probíhá na hnědém, či žlutohnědém podkladu do mrtvých rostlin. Pouze 8 % bylo na zelené vegetaci. Důvodem je nejspíše malá nabídka zelené vegetace po přezimování (Sternberg a Buschwald, 1999). Z vajíček nakladených na jaře se líhnou larvy za dva až šest týdnů (Dolný a kol., 2008a).

Sympecma fusca se vyskytuje převážně u stojatých vod a u vodních toků je k vidění pouze výjimečně. Drtivá většina našich stojatých povrchových vod je umělého původu. Přírodní jezera, která jsou reprezentována hlavně šumavskými ledovcovými jezery *Sympecma fusca* neobsazuje. Ráda si vybírá vodní plochy s pokročilým sukcesním vývojem litorální vegetace a celkově habitaty přírodě bližší (Dolný a kol., 2008a). Žije pouze na vodních plochách s nízkým výskytem ryb (Jödicke, 1997). Nevyhovují jí rybníky s převahou kapra a starších ryb, které způsobují úbytek zooplanktonu, sloužícího jako potrava larev a následná tvorba fytoplanktonu. Vhodným stanovištěm jsou rybníky s extenzivním chovem ryb, kde je přítomnost litorální vegetace, dostatek zdrojů a variabilita dalších podmínek dostatečná (Dolný a kol., 2008a). *Sympecma fusca* je i relativně běžný druh v prostředí s lidskou přítomností (Willigalla a Fartmann, 2012). Člověkem ovlivněné prostředí typu důlních tůní či výsypek osidluje poměrně často. Kolísání hladiny, rozsah pH i vyšší salinitu snáší dobře. Určujícím faktorem je nadmořská výška, u nás se vyskytuje běžně do 500 m. n. m. Od 700 až 800 m. n. m se nevyskytuje vůbec. Více než polovina lokalizovaných jedinců žije mezi 200 až 300 m. n. m. (Dolný a kol., 2008a). Názorný příklad podoby reproduktivního habitatu je zřejmý z obrázku 5 na straně 26.

Ketelaar a kol. (2007) se v rámci svého pozorování, které je popsáno v předchozí kapitole věnovali i výzkumu vážek *Sympecma* během reproduktivního období. Během výzkumu se zjistilo, že rozmnožování probíhá na chráněných biotopech, s dostatečným množstvím plovoucích rostlinných zbytků. Larvy pravděpodobně pobývali na mělčině s pomalu proudící vodou. Po přezimování byly první exempláře k vidění od konce února v teplých a slunečných dnech. Preferovány byly lesní okraje orientované na jih. Postupem dne, kdy na večer slunce svítilo již pouze na vrcholcích stromů, se *Sympecma* za sluncem přesouvala. Při vhodných podmínkách byly sledovány první reprodukční aktivity v polovině března.

Harabiš (2016) při pozorování imag *Sympecma* v prereproduktivním období (viz předchozí kapitola) zaznamenal v jarním reproduktivním období postupný přesun z přezimovacích habitatů do ekotonů (do konce dubna), následovaný přesunem do reprodukčního habitatu. V tomto období také došlo k častějším přesunům na delší vzdálenosti mezi transekty. Cílem těchto přeletů bylo hledání vhodného partnera a mikrohabitatu pro ovipozici. Kromě toho byly zaznamenány rozdílné preference mezi pohlavími. V jarním období byl zaznamenaný počet samic v reproduktivním habitatu výrazně nižší, než byl počet samců. Důvodem tohoto jevu je pravděpodobně fakt, že samice se i v reproduktivním období chovají na rozdíl od samců stále krypticky. Zároveň se ukázalo, že oproti prereproduktivnímu období využívají imaga v době jarní reprodukce ekotony pouze v případě nepříznivých povětrnostních podmínek. Chování, kdy vážky vyhledávali sluneční prostory v korunách stromů, se projevovalo i v tomto období.

Z jarní části celosezónního pozorování (viz předchozí kapitola), které provedl Brockhaus (2014) vyplývá, že v jarním reproduktivním období byl počet samic v reprodukční oblasti (S1, S2) nižší. Reprodukční stanoviště bylo převážně obýváno samci. Všechny samice, které zde byly zaznamenány, byly zapojeny do reprodukčních aktivit. Mezi hustotou samců v blízkosti vody a reprodukčními aktivitami byla úzká korelace. Mezi *Sympecma fusca* a *Sympecma paedisca* nebyly zaznamenány rozdíly v reprodukčním chování. V oblasti S1 byl přibližně stejný poměr *Sympecma paedisca* – 44 a 48 %, vůči *Sympecma fusca*, může to znamenat, že dává přednost vodním plochám o větší rozloze – S2 mělo menší plochu a *Sympecma fusca* zde byla v minimálním zastoupení 68 %, oproti maximálnímu zastoupení *Sympecma paedisca* 32 %.

Co se týče výskytu na extrémních stanovištích, existují i důkazy o přítomnosti *Sympecma fusca* v bývalých důlních kalových nádržích. Jedná se o umělé nádrže vybudované za účelem odkládání průmyslového odpadu jako je popílek, nebo struska. Vhodné podmínky těchto nádrží jsou způsobeny vysokou zakaleností vody a tím nevhodnými podmínkami pro vznik fytoplanktonu ve vodě a poměrné odlehlosti od lidských obydlí a antropogenního vlivu. Mezi další extrémní stanoviště, na kterých ji lze lokalizovat patří přechodové rašeliniště, nebo slatiniště. Výjimečně se může vyskytovat i na vrchovištích. Přítomnost *Sympecma paedisca* byla prokázána pouze výjimečně na Vrchovištích, či přechodných rašeliništích (Dolný a kol., 2008a).



Obr. 5: Reprodukční habitat – Milíčov 1. 6. 2019 (Filip Sismilich).

3.1.8 Mortalita během jednotlivých fází života

Životní historie vážek *Sympecma* disponuje množstvím adaptací, které zmírňují vliv nízké teploty na jedince. Přesto je období přezimování obdobím s rizikem vysoké mortality (Harabiš a kol., 2012). Její hodnoty se různí, nicméně míra přežití nepřesahuje 50 %. Manger a Dingemanse (2009) se zabývali mírou přežití v období přezimování u rodu *Sympecma paedisca* v regionu Binnenveld, v Nizozemsku. Sběr dat probíhal od září 2004 do dubna 2005. Zimovištěm bylo vřesoviště. Během prosince až března byla přezimující imaga označena číslem, zaznamenána jejich poloha a opět uvolněna. Oblast byla prohlížena 2x až 8x měsíčně na cca 1,5 hodiny denně. Na základě pravděpodobnostního výpočtu byla stanovena míra přežití 42 %. Relevanci vyšší hodnoty autoři obhajují důvodem, že ostatní studie jsou zkresleny jarními přesuny na jiná stanoviště. Během pozorování na jaře nebyly zaznamenány žádné přelety mezi lokalitami, z tohoto důvodu se autoři domnívají, že tato naměřená hodnota je odpovídající skutečné míře mortality během přezimování. Výzkum nezjistil příčinu mortality. Donath (1981) předpokládá, že úmrtnost v době přezimování způsobuje extrémně nízká teplota. Nicméně teploty během sledování ale extrémně nízké nebyly. Z tohoto důvodu byla nízká míra přežití nejspíše důsledkem jiných příčin. Jedním možným důvodem je predace od hlodavců, druhou

možností je poškození rostlin, na kterých přezimují od lidí, dobytka či psů. Naproti tomu Sternberg a Buschwald (1999) uvádí, že míra přežití zimního období se pohybuje okolo 18 %, ale v tomto případě není vyloučena migrace na jiná stanoviště. Různé studie naznačují, že přežití zimy u dospělců *Sympecma paedisca* by se mohlo lišit v průběhu let (Donath, 1981; Brockhaus, 1998). Podobnou hodnotu získal i Harabiš (2016), když sledoval *Sympecma fusca* na pražské Homolce. Z jeho pozorování vyšlo, že pouze 18 % samců a 16,6 % samic se podílelo na jarní reprodukci – to ukazuje buď na vysokou mortalitu, nebo velkou emigraci během prereproduktivního období.

3.1.9 Ohrožení

Sympecma fusca má přidělen status málo dotčený. V minulosti měla status téměř ohrožený. Za touto hrozbou stálo potenciální ohrožení přirozených stanovišť (Dolný a kol., 2008a). V současné době je její populace spíše na vzestupu (Dolný a kol., 2016). *Sympecma paedisca* je v České republice téměř ohroženým druhem. V minulosti byla kriticky ohroženým druhem nacházejícím se na červeném seznamu a zároveň byla zařazena i do seznamu celoevropsky ohrožených druhů soustavy natura 2000. Příčiny tohoto ohrožení nejsou úplně známy. Často jsou uváděny klimatické změny a vliv hospodaření v krajině (Dolný a kol., 2016).

3.2 Kryptické zbarvení a chování

3.2.1 Charakteristika ochranného zbarvení

Kryptické zbarvení je společně se sémantickým zbarvením forma ochranného zbarvení, které je využíváno pestrou škálou živočichů. Společně jej lze nazvat, jako adaptivní zbarvení. Úlohou sémantického zbarvení je zvýraznění živočicha, nebo jeho částí pomocí pestrých a vzájemně kontrastních barev. Toto zvýraznění funguje jako výstraha pro potenciálního predátora, což je dáno tím, že mnoho jedovatých a nebezpečných živočichů je zbarveno právě tímto způsobem. (Cott, 1940). Za pomoci kryptického zbarvení se naopak organismus snaží konfrontaci úplně vyhnout, tím že zůstane predátorem neozorován (Komárek, 2016). Kryptické zbarvení nelze definovat přesně například určitou barvou, odstínem nebo kresbou, je totiž formováno mnoha faktory. Ty se mění v závislosti na ročním období, počasí i mikrohabitatu živočicha (Endler, 1990).

Co se týče účinnosti krypse, v živočišné říši snad není nikoho lepšího než hlavonožců. Tito mořští měkkýši dokážou v okamžiku vysláním mozkového signálu kompletně změnit barvu svého těla na nejrůznější barvy, od písku až po barevné korálové útesy. Naproti tomu zvířata, která mají pevné, nebo pomalu se měnící (denní, sezónní, životní) kryptické vzory se musí ve správný čas přesunout do správného prostředí a efektivně zde využít své maskování (Stevens a Merilaita, 2011). Spoustu druhů hmyzu se dokáže adaptovat na sezónní změny v rámci různých vývojových stadií. Larvální stadium motýla *Biston strataria* vypadá jako větvička rostlin, na kterých odpočívá, zatímco dospělec je zbarven tak, aby byl těžko lokalizovatelný na kůře stromu. Existují ovšem i druhy, které reagují na změny prostředí v rámci jedné životní fáze (Cott, 1940). Hanel a Hanelová v roce (2012) zveřejnili článek o sledování kněžice trávozelené (*Palomena viridissima*) a její reakce na různé změny podkladu. U kněžice tmavozelené se vyskytuje mechanismus, kdy jedinec postupně mění zbarvení těla s ohledem na měnící se okolí v průběhu různých ročních období (Zahradník, 2004). Jejich pozorování ukázalo, že jedinci, kteří byli ve venkovních podmínkách, získali z původní světle zelené barvy barvu hnědou mnohem rychleji než jedinci vevnitř. Podobný jev se vyskytuje i u sarančete uherského (*Acrida unguirica*), která má za přítomnosti vlhkosti barvu světle zelenou a v sušších obdobích se přizpůsobuje vegetaci a svou barvu mění na šedožlutou (Okay, 1953). Reakci na změnu podkladu lze pozorovat i u zlatoočky obecné (*Chrysoperla carnea*), jejíž zelené zbarvení se před zimováním mění na hnědé. Zhnědnutí se považuje za indikátor blížící se reprodukční pauzy v souvislosti se zimováním. Změnu zbarvení zřejmě vyvolává především snižující se teplota (Hanel a Hanelová, 2012). Jako další příklad sezónního zbarvení lze uvést zajíce běláka (*Lepus timidus*), který v zimním období mění srst do bíla, ale bez přítomnosti sněhu má běžně barvu hnědou (Andreska a Hanel, 2010).

3.2.2 Typy kryptického zbarvení

Podle Stevens a Merilaita, (2011) lze kryptické zbarvení dělit i jako primární (snaží se zabránit detekci), nebo sekundární (účinné v případě, že primární obrana selže. Jde např. o aposematismus, který značí, že kořist není k jídlu).

Podle konkrétní strategie lze krypsi dělit na tyto formy (Stevens a Merilaita, 2011):

1) Splynutí s podkladem (Background matching): objekt se snaží vizuálně sloučit s podkladem o stejné barvě, jasu a vzoru. Jedná se o hlavní typ maskování a základ pro většinu dalších forem utajení, přičemž zvíře odpovídá barvě a vzoru podkladu. V případě, že je organismus schopen být shodný pouze s jedním podkladem, jedná se o specializované splývání. V opačném případě, kdy je v souladu s více druhy podkladu, jde o splývání kompromisní (Stevens a Merilaita, 2011). Nevýhodou této strategie ovšem je, že obraz těla je stále zřetelný (Trosianko a kol., 2013). Názorný příklad splnutí s podkladem je vidět na obrázku 6 – část A, B na straně 31.

2) Ukryvání vlastním stínem (Self – shadow concealment): spočívá v tom, že se stín vrhaný organismem vyruší protistínem (Stevens a Merilaita, 2011). Cott (1940) tvrdí, že účinnost tohoto typu kryptise funguje na prolnutí hranic objektu s pozadím, přičemž stěžejní je odrazivost těla objektu. Výsledkem je, že při vhodných světelných podmínkách se obrys těla viditelně ztrácí.

3) Protistín (Obliterative shading): jedná se o systematické zbarvení částí těla vzhledem ke slunci (Stevens a Merilaita, 2011). Orientace ke slunci byla pozorována u velkého množství druhů. Důvodem je většinou termoregulace, ale může být i využitelná v rámci kryptise (Penacchio a kol., 2015). Mnoho zvířat využívá protistínu, tj. je tmavší na té části těla, která je přivrácena ke slunci a na druhé odvrácené straně světlejší (Thayer, 1909). Thayer (1909) to ilustroval na příkladu housenky (*Actuis luna*). Ta má horní část světlejší než spodní. Když visí na vegetaci ve své přirozené pozici nohama vzhůru, je mnohem hůře detekovatelná, než když je v poloze obrácené.

4) Disruptivní zbarvení (Disruptive coloration): disruptivní zbarvení spočívá v rozbití obrysů těla (Stevens a Cuthill, 2006). Snaží se vytvořit dojem falešných hranic a tím zabránit určení tvaru kořisti. Je to množina skvrn a vzorů, díky kterým by predátorovi měla být znesnadněna detekce obrysů těla, nebo části těl (Stevens a Merilaita, 2011). Podle Stevens a Merilaita (2011) může být iluze obrysu těla vyvolána následujícími způsoby:

a) kombinací splnutí barvy vzoru kořisti při jejím okraji společně s podkladem (kontrast vůči podkladu),

b) přítomností prvků jako body, nepravidelné tvary, či pruhy na těle kořisti – v blízkosti středu těla i jeho okraje (kontrast vzoru).

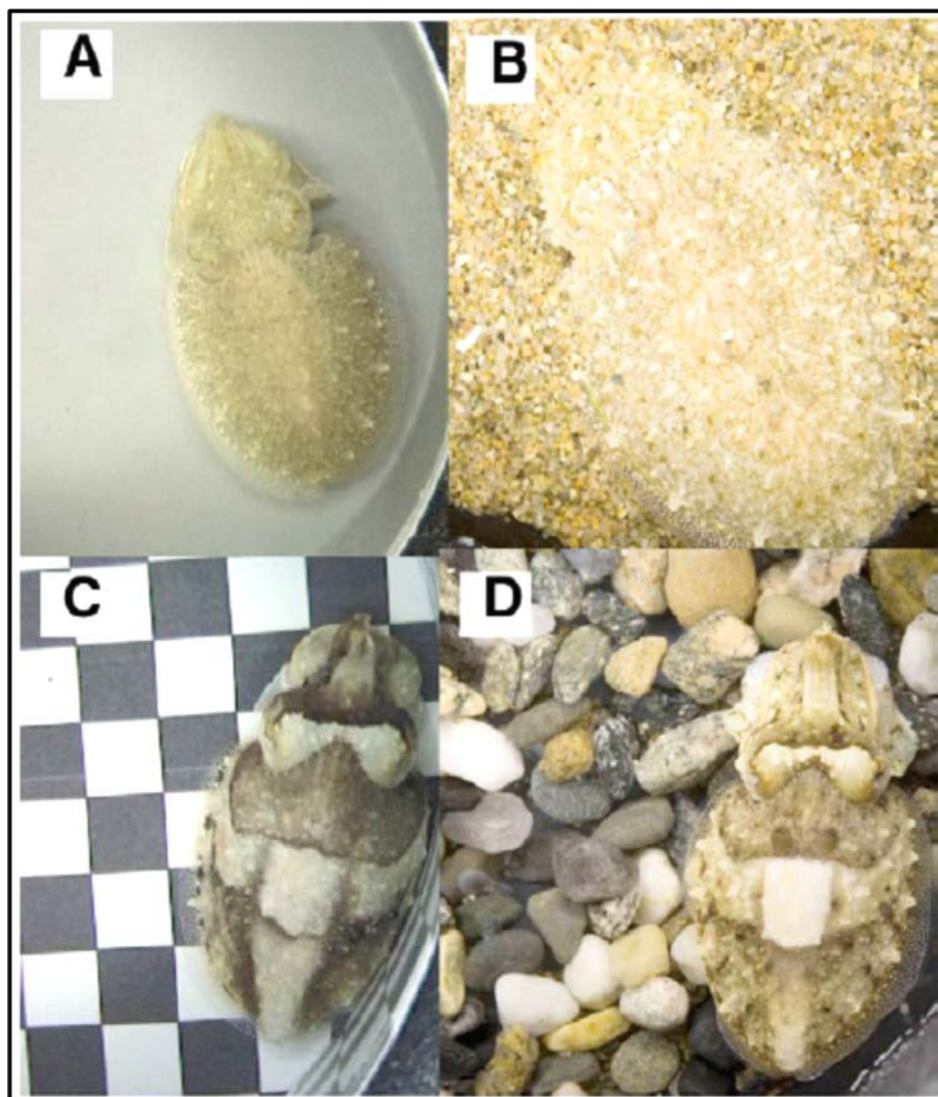
Názorný příklad disruptivního zbarvení je vidět na obrázku 6 – část C, D na straně 31.

5) Splynutí za pohybu (Flicker – fusion camouflage): jedná se o určitý typ vzoru, např. pruhy, který se při pohybu zvířete rozostří a objekt tak může splynout s podkladem

6) Distraktivní zbarvení (Distractive markings): méně důležitá část těla je výrazněji zbarvena, aby odvedla pozornost od důležitějších částí (Stevens a Merilaita, 2011). Vhodnou kombinací kontrastních a nekontrastních barev jsou určité části těla výraznější a přitahují pozornost. Jiné části jsou naopak velmi nenápadné a splývají s pozadím a tím je predátorovi ztížené přesné určení hranic těla (Cott, 1940).

7) Průhlednost (Transparency): šance na objevení je snížena přítomností průhledných částí, či celého těla. Tato strategie se uplatňuje výrazně více u vodních organismů. Ve vodě je snadnější dosáhnout průhlednosti objektu než na vzduchu. Je to dáno faktem, že rozdíl indexu lomu světla mezi objektem a okolím je právě ve vodě nižší (Stevens a Merilaita, 2011).

8) Stříbření (Silvering): typická obranná strategie ve vodě, kdy se od povrchu těla ryby odráží světlo. Denton a Land (1971) tvrdí, že tento mechanismus pod vodou pozoruhodně účinný, s výjimkou situací, kdy je od těla ryby odráženo přímé sluneční světlo. Hlavním problémem této strategie tedy je, že se jedinec musí pohybovat tak, aby neodrážel světlo z povrchu a tím neupozornil predátora na svou přítomnost.



Obr. 6: Příklady maskování dvou jedinců druhu sépie obecné (*Sepia officinalis*) na různých typech podkladu. Obr. A) zobrazuje jednotně zbarvenou sépii na podkladu odlišné barvy, obr. B) zobrazuje sépii z obr. A) na podkladu přibližně stejné barvy – zde se projevuje splynutí s podkladem. Obr. C) Zobrazuje druhou sépii zbarvenou různobarevným vzorem, umístěnou na šachovnici. Obr. D) Zobrazuje sépii z obr. C) na podkladu tvořeném různobarevným drobným kamenivem – v tomto případě se projevuje disruptivní zbarvení (Mathger a kol., 2007).

3.2.3 Metodiky pro hodnocení účinnosti kryptického zbarvení

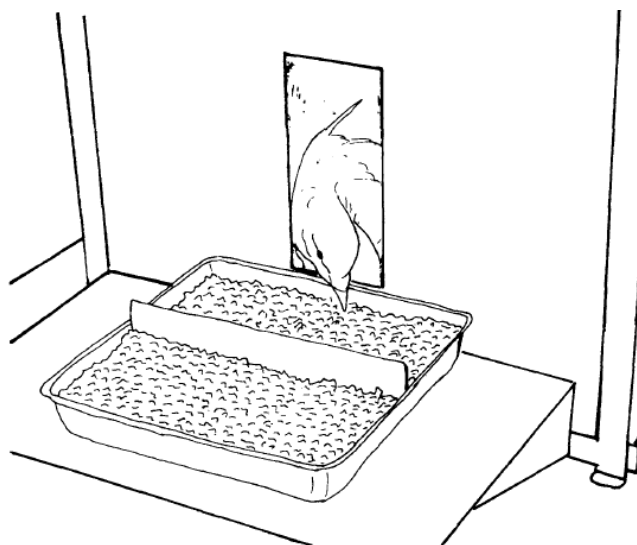
Historie experimentů posuzujících rozeznávací schopnosti predátora, co se týče vizuální orientace, sahá až do 80. let 20. století. Experimenty mohou probíhat jak venku, v přirozených podmínkách, tak v laboratorních prostorech. V obou případech se vyhodnocuje interakce mezi predátorem a kořistí. Kořistí v rámci experimentu může být jak reálný živočich, nebo plod, tak kořist umělá. Umělou kořistí může být např. digitalizovaná fotografie, nebo kompletně uměle vytvořený obraz kořisti.

Jako predátoři mohou pro účely studií posloužit jak lidé, tak i zvířata. Rozeznávací schopnosti predátora, jsou přizpůsobeny mnoha typům maskování kořisti. Základní informací o kořisti je pro vizuálně se orientujícího predátora obrys jeho těla. Predátor nicméně musí vyhodnocovat velké množství informací současně, nepodstatné informace musí ignorovat a na důležité podněty musí reagovat. Tento mechanismus se nazývá pozornost (Nieder, 2002).

S pozorností souvisí termín „search image“, který značí proces, při kterém si predátor na základě minulého setkání s daným druhem (kořistí) vytváří jakousi svoji představu o tom, jak jeho kořist vypadá. Pojem byl prvně definován Tinbergenem v rámci jeho experimentu provedeném v roce (1960). Pokus se zabýval pozorováním sýkor koňader (*Parus major*) v přírodních podmínkách a jeho účelem byla analýza složení jejich potravy. Bylo zjištěno, že druhy hmyzu, které se v předmětné oblasti objevili poprvé, ptáci svým mláďatům vůbec nenosili. V okamžiku, kdy ale zastoupení jedinců tohoto druhu v oblasti vzrostlo, procentuální zastoupení v potravě ptáků vzrostlo výrazně více, než by pravděpodobnostně odpovídalo. Podle Tinbergena (1960) to znamená, že kvůli opakovanému intenzivnímu setkávání si vytvořil predátor tzv. „search image“, který způsobil častější hledání této kořisti na úkor jiných druhů. Tinbergen (1960) rovněž předpokládal, že „search image“ je v jeden okamžik pro predátora pouze jeden a tím, že se zvýší predace na jednom druhu, znamená, že se sníží na ostatních. „Search image“ je tedy mechanismus vycházející z opětovného setkávání s druhem s kryptickým zbarvením, přičemž predátorovi umožňuje kryptici odhalit.

Gendron a Staddon (1983) na druhou stranu tvrdí, že predátor se snaží za každou cenu najít kořist co nejrychleji a nesnaží se vytvořit si „search image“. Toto tvrzení je založeno na myšlence, že predátor, který se snaží vyhledávat konkrétní znaky na kořisti, tak může ztrácet čas, který by mohl strávit hledáním jiné kořisti, případně dlouhým hledáním může kořist cyklicky přehlížet. Z jejich pokusu rovněž vyplývá, že pokud byla predátorovi vystavena jak kryptická, tak výrazná kořist, tak kryptická se stala obětí méně často a byla rovněž hledána delší dobu. Pro tento jev, kdy je základem teorie absence tvoření si představy o kořisti, byl zaveden obecný termín „search rate“.

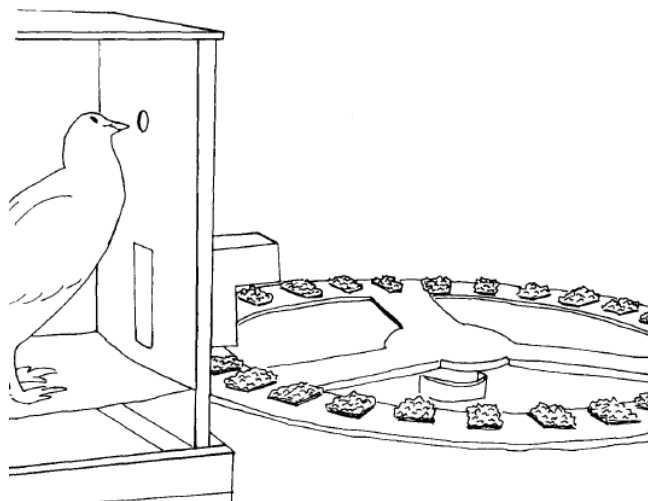
V roce (1992) provedli Reid a Shettleworth experiment za účelem vzájemného srovnání efektu „search image“ a „search rate“. Experiment probíhal s využitím ptačích predátorů. Jako predátoři byli zvoleni holubi skalní (*Columbia livia*). Holubi hledali v různobarevném písku pšenici v hnědé, zelené a žluté barvě. Zelená a hnědá pšenice byly pokládány za kryptické, kdežto žlutá za výraznou. V rámci experimentu byly provedeny tři různé metodiky pro ověření stanovených předpokladů. První metodikou byl tzv. volný výběr. Predátorům byla kořist podávána volně v miskách, které obsahovaly kořist např. o dvou druzích, přičemž jeden druh je poměrově početnější vzhledem k druhému. Podmínkou bylo, aby byly druhy stejně krypticky zbarvené. Následně se vyhodnocovalo, který druh je obětí predátorů častěji. Výhodou této metody je, že se přibližuje přirozeným přírodním podmínkám. Nevýhodou je, že po určité době se počty kořisti vyrovnají a tím pádem jsou predátorem vybírány stejně intenzivně. Podoba metodiky pomocí volného výběru je zřejmá z obrázku 7 na straně 33.



Obr. 7: Metoda volný výběr – miska s pískem, kde jsou dva druhy semen, přičemž holub si z nich vybírá (Reid a Shettleworth, 1992).

Druhou dílčí metodikou bylo podávání kořisti v sériích – predátorům byly předkládány nádoby buď s jedním (kryptickým), nebo druhým (výrazným) typem kořisti, či bez kořisti, přičemž tyto vzorky byly náhodně seřazeny. Vyhodnocoval se čas, za který byla kořist predátorem pozřena. V případě, že by se čas zkonsumování u dvou stejných, po sobě jdoucích kořistí zkracoval, dá se předpokládat, že je to

důsledek „search image“. Podoba metodiky při předkládání kořisti v sériích je zřejmá z obrázku 8 na straně 34.



Obr. 8: Série – misky s pískem, které jsou ptačímu subjektu v určitém pořadí podávány (Reid a Shettleworth, 1992).

V rámci třetí dílčí metodiky, která proběhla až jako poslední v pořadí z důvodu, že bylo nutné, aby si již subjekty stihli během dané doby „search image vytvořit“, byla vyhodnocována predace kořisti, se kterou se již pták setkal, a se kterou se predátor setkal poprvé.

Z vyhodnocení prvního pokusu vyplývá, že pokud bylo vybíráno ze dvou kryptických druhů, predátoři výrazně častěji volili početnější typ. Pokud byly druhy zastoupeny stejně často, nebyla zřejmá žádná preference. V případě, že měli holubi na výběr z kryptického a výrazného druhu, upřednostňovali výrazný typ. Z těchto výsledků plyne, že první pokus podpořil teorii „search image“. Z druhého pokusu zřejmé, že střídání typů kořisti mezi dvěma kryptickými typy dobu nalezení nezměnila, v případě změny mezi nápadnou a kryptickou se doba nálezu prodloužila. Toto zjištění podporuje teorii „search rate“, která předpokládá, že v případě změny dvou kryptických kořistí ke změně doby nálezu nedojde. Ze třetí metodiky vyplývá, že vybírali-li ptáci ze dvou kryptických, zvolili to, se kterým se dříve setkali. V případě, že měli na výběr mezi kryptickým, které znali a nápadným, preferovali známé, krypticky zbarvené. Tento pokus rovněž podpořil teorii „search image“.

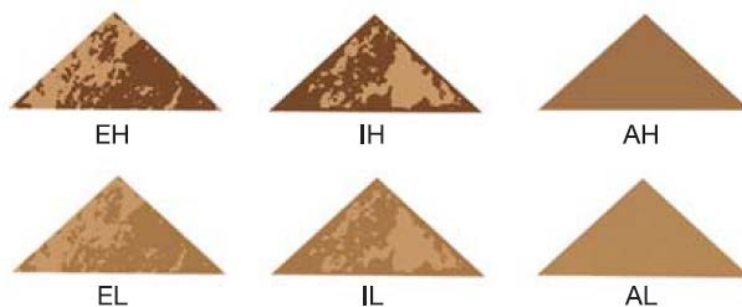
Vedle výše popsaných experimentů, které k výzkumu predace přistupují spíše z pohledu porozumění tomu, podle čeho se predátor orientuje, existují experimenty,

kteří se snaží přímo vyhodnotit účinnost konkrétního typu kryptického zbarvení. Velké množství experimentů vyhodnocuje míru kontrastu zbarvení kořisti vůči podkladu a rovněž vnitřní kontrast vzoru kořisti. Jak je zřejmé z předchozího textu, velmi kontrastní barvy mohou přitahovat predátorovu pozornost a tím pádem i zvýšit riziko odhalení. Nicméně kontrast může vzhledem k určitému podkladu vyvolávat efekt disruptivní zbarvení a tím pádem i rozbít obrys kořisti a snížit tak riziko odhalení (Cott, 1940).

Jednou z mála prací, která se metodicky snaží zařadit adaptaci živočicha ke konkrétnímu typu kypse je práce od Merilaita, (1998). Výzkum byl prováděn na druhu stejnonožce *Idotea Baltica*, stejnonožců řádu *Isopoda*. Analýza probíhala pomocí digitalizovaných fotografií, na kterých se přezkoumávaly tělesné proporce stejnonožců, společně s rozmístěním a kvantitou skvrn na jejich těle. Tento výzkum ukázal, že vzory na těle subjektu se vyskytují častěji u hranic těla a v porovnání s podkladem na, kterém byly zachyceny, jsou skvrny menších rozměrů a rozmanitější. Na základě těchto poznatků Merilaita (1998) usuzuje, že zbarvení těchto jedinců druhu *Idotea Baltica*, se dá zařadit spíše do kategorie disruptivní zbarvení.

Většina prací věnujících se účinnosti kryptického zbarvení porovnává navzájem v rámci jedné práce splynutí s podkladem a disruptivní zbarvení. Je to dáno tím, že disruptivní zbarvení se vždy objevuje v kombinaci se splynutím s podkladem, a proto je jejich vzájemné oddělení náročné (Stevens a Merilaita, 2009).

Účinností vysokokontrastního zbarvení se zabývali např. Cuthill a kol. (2005), kteří zveřejnili studii věnující se srovnávání různého rozložení vzorů a jejich kontrastů. Experiment probíhal v přírodní rezervaci Severní Somerset ve Velké Británii a jako predátoři zde byli využity sýkory modřinky (*Cyanistes caeruleus*). Zájmovou oblastí byl transekt o velikosti cca 1,5 kilometru na 20 metrů, kde byla kořist náhodně rozmístěna na dubové kůře. Potenciální kořist byla uměle vytvořena pomocí trojúhelníkových terčů, které měly představovat mŕu. Kořist byla celkem ve dvou variantách. První byla dvoubarevná, s tmavě hnědým vzorem na světle hnědém podkladu. Druhou možností byla její kontrolní monochromatická varianta v barvě průměru použitých barev kořisti číslo jedna. Kromě toho byly obě kořisti ve dvou kontrastech, vysokém a nízkém a na křídlech byl uložen moučný červ, jako jedlý prvek. Podoba kořisti je zřejmá z obrázku 9. na straně 36.



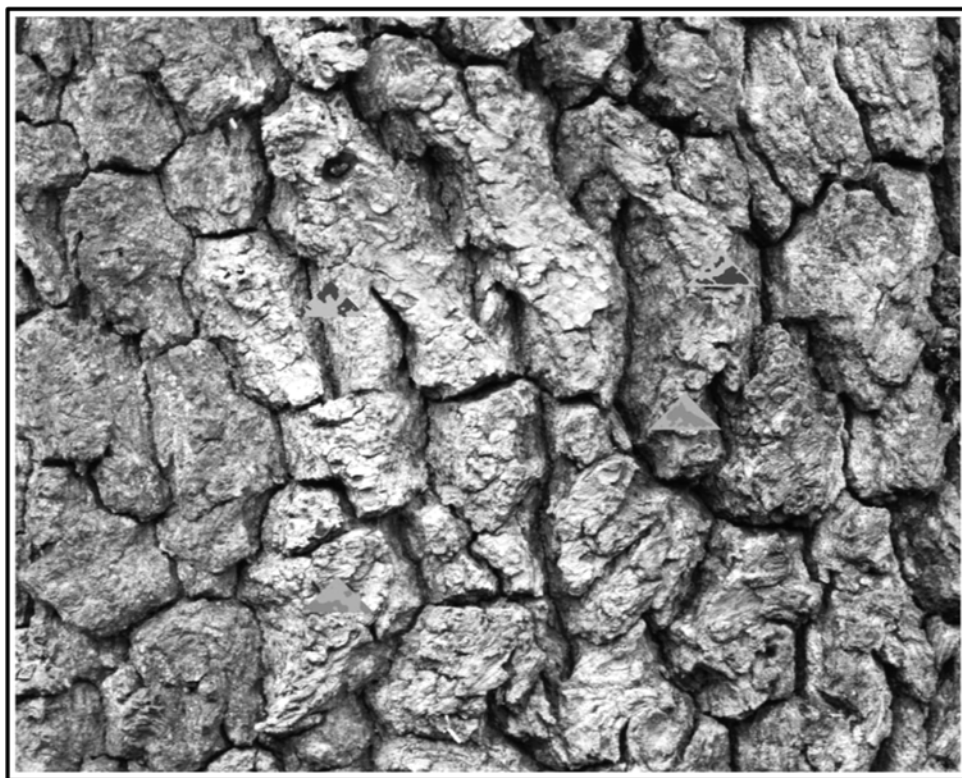
Obr. 9: Terčičky se vzory, použité jako kořist. EH – s vysokým vnějším kontrastem, IH – s vysokým vnitřním kontrastem, AH – monochromatické s vysokým kontrastem, EL – s nízkým vnějším kontrastem, IL – s nízkým vnitřním kontrastem, AL – monochromatické s nízkým kontrastem (Cuthill a kol., 2005).

Z výsledků je patrné, že monochromatické varianty byly lokalizovány v nejkratším čase. Nízký kryptický přínos měly i celkově vzory vnitřní, které nezasahovaly do okrajů těla (vysokokontrastní i nízkokontrastní). Nejlepší kryptické vlastnosti vykazovaly vzory, které zasahovaly do okraje těla a měly vysoký kontrast. Podobně dobré výsledky měly i vzory na okraji těla o nízkém kontrastu.

V roce (2013) vydali Troscianko a kol. studii, zabývající se srovnáním několika typů kryptického zbarvení, hlavně co se smyslu jejich fungování a schopnosti snížit detekci a mortalitu týče. Zaměřili se na tři typy – splynutí s podkladem (BM), disruptivní zbarvení (D) a distraktivní zbarvení (DI). Metodika samotného experimentu spočívala v detekci kořisti na pořízené digitalizované fotografii. Jako predátoři v tomto případě posloužili lidští dobrovolníci o celkovém počtu 420. Jako podklad byla použita fotografie dubové kůry, která byla následně digitalizována, převedena do stupňů šedi a 8 bitů. Fotografie byla subjektům zobrazována na obrazovce o rozlišení 1280x1024 pixelů. Na tomto pozadí se postupně generovaly trojúhelníky o rozlišení 100x50 pixelů, které měly zastupovat můru. Hodnotila se rychlost, za jakou dokáže potenciální predátor lokalizovat zmíněný předmět. K určení polohy musel dobrovolník vyznačit místo na dotykovém displeji. Kořist byla zbarvena podle odpovídajícího typu kryptiky vhodným poměrem světlé a tmavé barvy. Tmavý vzor činil přibližně 40 % plochy obrazce. Co se týče barevné hloubky, například u nízkokontrastní kořisti byla úroveň hloubky barev 67 % a 49 %. U vysokokontrastních vzorů byl poměr 77,5 % a 17,5 %. Monochromatická kořist měla hodnotu barevné hloubky na 50 %. Pro hodnocení účinnosti distraktivního

zbarvení byly na terčíky použity výrazné barevné značky. Motiv kořisti byl v každém případě generován softwarem a pro co největší přiblížení skutečnosti byla každá kořist složením vzorů unikátní. V rámci tohoto experimentu byly provedeny čtyři dílčí metodiky:

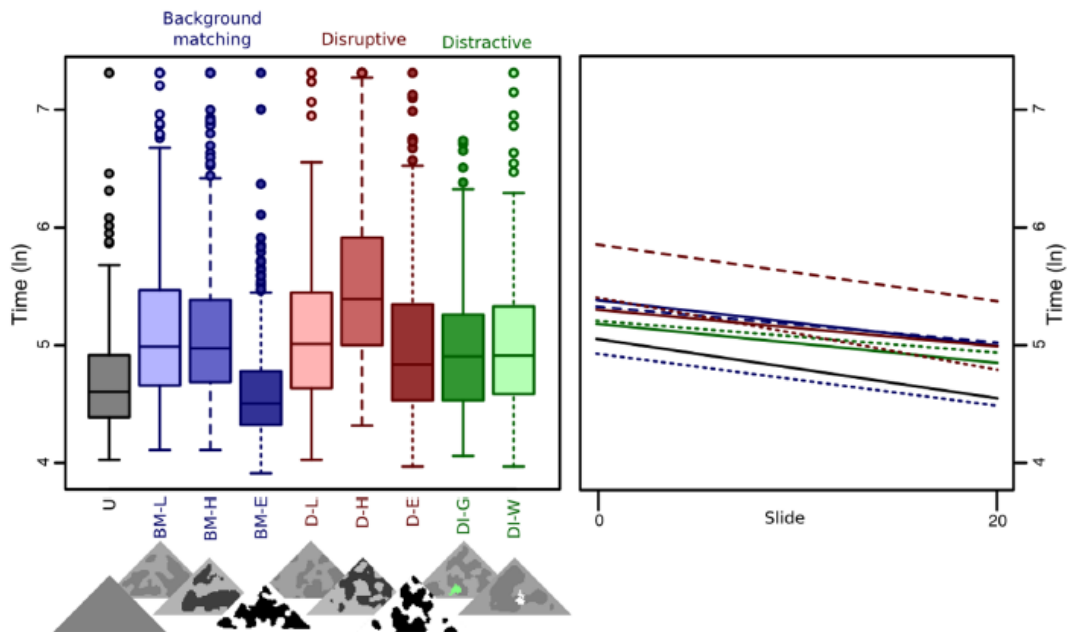
- a) Na podkladu se zobrazoval konkrétnímu člověku vždy jeden typ z devíti možných opakovaně, přičemž v jeden okamžik byl na pozadí přítomný jeden terčík. Tato metoda zjišťovala rychlost detekce při opakovaném setkání pouze na jednom typu kořisti.
- b) Na podkladu se zobrazovaly čtyři typy kořisti v jeden okamžik. Cílem bylo určit dobu detekce napříč typy. Podklad i s kořistí zobrazuje obrázku 10 na straně 37.
- c) Na podkladu se zobrazovala vždy pouze jedna kořist v jeden okamžik z pěti možných.
- d) Na podkladu se zobrazovaly postupně dva typy kořisti, v jeden okamžik byla zobrazena vždy pouze jedna. Cílem experimentu bylo zjistit, jak subjekty reagují na malý výběr druhu kořisti.



Obr. 10: Příklad rozložení snímku během experimentu b). Na podkladu jsou zobrazeny 4 typy kořisti (Troscianko a kol., 2013).

Ze srovnání jednotlivých metodik vyplývá následující:

- a) Z vyhodnocení experimentu č. 1 je zřejmé, že typ kořisti vysoce disruptivně zbarvený (D–H) měl výrazně delší dobu detekce než ostatní typy. Nejrychleji bylo detekováno splynutí s podkladem – extrémní (BM–E) a monochromatický typ (U). Časy detekce zbývajících typů kořisti jsou srovnatelné. Kompletní přehled je zřejmý z obrázku 11 na straně 39.
- b) Z vyhodnocení experimentu č. 2 plyne, že vysoce kontrastní vzory jsou i v případě kombinace několika druhů kořisti v jeden okamžik nejhůře naležitelné. Nejrychleji detekován byl nízkokontrastní vzor splynutí s podkladem, tedy s vnitřním kontrastem. Sledování rovněž ukázalo na trend, kdy s celkovým počtem vystavení stejným druhům kořisti účinnost disruptivního zbarvení s vysokým kontrastem začala klesat rychleji než v případě nízkokontrastního splynutí s podkladem. Dá se tedy předpokládat, že v případě dalšího setkávání by na základě zkušenosti účinnost dále klesala a splynutí s podkladem by se mohla stát účinnější.
- c) Z experimentu č. 3 vyplývá, že i v tomto případě je nejdelší doba detekce u vysokokontrastního disruptivního vzoru. Nad průměrem se rovněž nachází hodnoty nízkokontrastního disruptivního vzoru. Detekční časy ostatních vzorů – splynutí s podkladem vysokokontrastní a nízkokontrastní společně disruptivním vzorem s bílou skvrnou jsou srovnatelné.
- d) V experimentu č. 4 bylo disruptivní vysokokontrastní zbarvení rovněž vyhodnoceno jako zbarvení s nejdelší dobou detekce. Doba nalezení ostatních vzorů je opět srovnatelná. V tomto experimentu se nicméně opět ukazuje, že na základě zkušenosti predátora s disruptivní kořistí se její čas detekce snižuje ve prospěch nízkokontrastního splynutí s podkladem.



Obr. 11: Výsledky experimentu a). Z obrázku vlevo je zřejmé srovnání detekčního času všech použitých typů kořisti. Křivka v rámečku vpravo vyjadřuje vývoj doby detekce u jednotlivých typů v průběhu výzkumu. Výsledek je uveden ve zlogaritmované hodnotě zaznamenaných časů (Troscianko a kol., 2013).

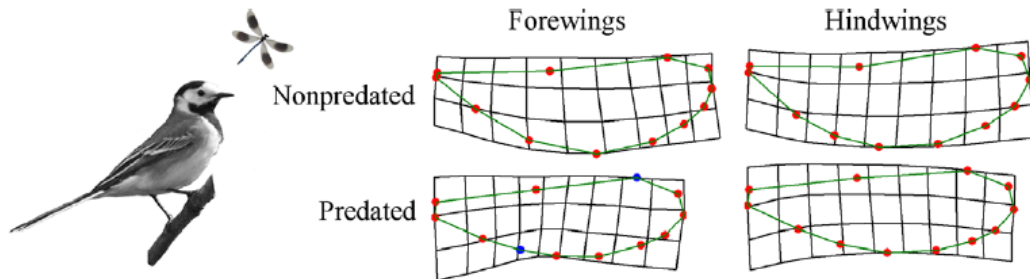
Po srovnání výsledků všech čtyř experimentů je zřejmé, že nejlépe by mělo fungovat disruptivní zbarvení s kontrastním vzorem. Vysokokontrastní vzory způsobují, že je veliký kontrast mezi prvky vzoru a podkladem a tím pádem odvrací pozornost od celkového obrysu těla. Nicméně možnou nevýhodou tohoto způsobu krypse může být relativně snadná zapamatovatelnost. Zatímco některé typy maskování jsou velmi účinné při prvotním kontaktu s predátorem, později se stávají horšími, protože se na ně dokáže predátor adaptovat. Záleží tedy na ekologické situaci. Když se bude kořist setkávat neustále s jinými predátory, účinnost by měla být vysoká. Z toho plyne, že výsledek účinnosti krypse může být tedy jakási kombinace samotné účinnosti krypse a zároveň schopnosti dravce se dané adaptací přizpůsobit. Nejhůře dopadlo distraktivní zbarvení. To je pravděpodobně způsobeno tím, že pro toto měření bylo rušivých prvků – distraktorů málo na dané ploše. Dravec ve volné přírodě se musí potýkat s větším množstvím těchto překážek a jejich kombinacemi a všechny je vyhodnocovat (Troscianko a kol., 2013).

Webster a kol. v roce (2013) provedli výzkum za účelem zjištění, zda se za účinností vysokokontrastního disruptivního zbarvení skutečně skrývá fakt, že je obrys těla narušen. Samotný experiment probíhal technologií eye – tracking, kdy

byly skupině dobrovolníků sledovány oči. Pozice očí byla sledována po celou dobu, tedy v průběhu hledání a momentu fixace na objekt. Kvantifikovaly se tři základní údaje: 1) celkový čas, který strávili jedinci pohledem v prostoru 1,5 stupně v místě kořisti, 2) počet průjezdů pohledem danou kořistí v prostoru 1,5 stupně, 3) doba fixace na objekt v poslední fázi před objevením, v oblasti 1,5 stupně. Jejich předpoklad byl, že pokud je narušeno rozpoznání obrysu kořisti, budou časy detekce delší a počet průjezdů zónou vyšší. Pokusu se účastnilo celkem 48 dobrovolníků, kterým bylo předloženo 63 terčů. Experiment probíhal na monitoru, přičemž jako podklad byla použita digitalizovaná fotka kůry stromu. Jakmile subjekt rozpoznal cíl, kolečkem myši zastavil časomíru a následně kliknutím na objekt potvrdil polohu objektu. Předpokladem bylo, že pokud vzory protínající hrany narušují rozpoznání objektu, dá se očekávat, že čím více vzorů na těle kořisti, tím delší bude průměrná doba nálezu. Tento předpoklad se výzkumem potvrdil. Kořist byla rozdělena na 2 základní typy – první typ měl větší počet vzorů při svém kraji, zato ale nebyl vzhledem k podkladu tolik shodný. Druhý typ kořisti byl s podkladem barevně shodnější, ale neměl takové množství vzorů. Tento výsledek ukazuje, že delší doby nálezu nebyly způsobeny barevnou shodností s podkladem. Toto může ukazovat na fakt, že disruptivní zbarvení je funkčně odlišné od splynutí s podkladem.

Výše popsané experimenty pracovaly s uměle vytvořenou kořistí. Jedním z mála provedených výzkumů, které jako kořist používají skutečného živočicha je práce autorů Outomuro, a Johansson (2015). Jako kořist byl použit druh vážky motýlice lesklá (*Calopteryx splendens*). Cílem výzkumu bylo zjistit do jaké míry je predace způsobena tvarem křídel. Jako data byla použita křídla živých jedinců, kteří byli odchyceni a následně umístěni do speciálního zařízení, které je vyfotilo a zároveň byla v lokalitě sbírána nepoškozená křídla motýlic, které podlehlí predátorovi. Tato křídla byla následně naskenována a vzájemně se porovnávala se vzorkem od živých jedinců. Křídla byla následně rozčleněna i do dalších skupin – levá a pravá, přední a zadní, ze živé kořisti a pozřené kořisti. V dalším kroku byla provedena vizualizace průměrného tvaru křídla z každé dílčí skupiny a zaznamenány morfologické údaje jako rozměry a vzory křídel. Následně bylo porovnáváno, jak se křídla pozřených a živých jedinců liší. Ze srovnání vyplývá, že výběr u ptáků se lišil mezi předními a zadními křídly. Ze srovnání předních křídel je zřejmé, že jedinci s kratšími a širšími křídly byli kořistí častěji a jedinci s delšími a poměrově užšími křídly, která byla v zadním okraji

vypouklá, byli obětí predátora méně často. Ze srovnání zadních křídel plyne, že živé vážky měly i v tomto případě křídla užší a jejich tvary v přední i zadní kraje byly více spojitě. Tvary křídel jsou zřejmé z obrázku 12 na straně 41.



Obr. 12: Rozdíl ve tvaru křídel jedinců, kteří podleli predaci a živých jedinců (Outomuro a Johansson, 2015).

Výsledky, které zaznamenali Cuthill a kol. (2005) se přibližně shodují s pozorováním Fräsera a kol. (2007), kteří výzkum prováděli s pomocí lidských predátorů, kteří měli za úkol lokalizovat uměle vytvořené můry na obrazovkách počítačů, či pozorováním, které provedli Merilaita a Lind (2005), kde byli použiti ptačí predátoři umístění ve voliérách. Bohužel však chybí experimentální důkaz, který by potvrdoval, že tyto výsledky jsou způsobené faktem, že by byl objekt hůře rozpoznatelný. Nenaznačují, že k narušení obrysu skutečně dochází (Cuthill a Troscianko, 2011).

4. Výsledné zhodnocení a diskuze

V části literární rešerše zabývající se výlučně popisem metodik pro hodnocení kryptického zbarvení bylo zjištěno, že přítomnost kryptického zbarvení významně zvyšuje dobu nálezu predátorem, na rozdíl od situace, kdy přítomné není (Cuthill a kol., 2005; Troscianko a kol., 2013; Reid a Shettleworth, 1992). Podle Reida a Shettlewortha (1992) může účinnost kryptického zbarvení snížit opětovné setkání se stejným druhem kořisti. Tento experiment byl ale prováděn laboratorně a ve volné přírodě je přítomno výrazně více distraktorů, které musí predátor vyhodnotit (Troscianko a kol., 2013). V reálném prostředí by dle mého názoru vůbec nedošlo k tomu, že by si predátor vypěstoval návyk na kryptickou kořist na úkor kořisti dobře viditelné. Z výzkumů autorů je dále zřejmé, že základní typy kryptického zbarvení, tedy splynutí s podkladem a disruptivní zbarvení spolu úzce souvisí (Stevens a Merilaita, 2009). Pro maximální účinnost splynutí s podkladem je nutná barevná a kontrastní shodnost podkladu s kořistí. Pro maximální účinnost disruptivního zbarvení je nutná přítomnost rušivých vzorů ve větším množství na hraně obrysu kořisti, společně s barevnou a kontrastní shodností (Cuthill a kol., 2005; Troscianko a kol., 2013). Z experimentů (Cuthill a kol., 2005; Troscianko a kol., 2013), ve kterých byly posuzovány tyto 2 typy kryptiky, vykazuje nejvyšší úspěšnost vysokokontrastní disruptivní zbarvení. Dá se tedy předpokládat, že živočich vybavený disruptivními vzory bude na vhodném podkladu pro predátora nejhůře lokalizovatelný.

Co se týče kladů a záporů metodik jednotlivých experimentů, ve smyslu volby predátora, kořisti, či místa, v žádném pramenu jsem analytické porovnání nedohledal. Podle mého názoru, experimenty s použitím lidí jako predátorů, např. (Webster a kol., 2013) mají výhodu v lepší organizaci a nevýhodu v možnosti vytvoření dat ne tak relevantních, jako v případě použití skutečného predátora, např. (Outomuro a Johansson, 2015). Podobné výhody a nevýhody vidím i mezi laboratorními experimenty (Webster a kol., 2013) a experimenty prováděnými ve volné přírodě (Tinbergen, 1960). Terénní experimenty jsou velmi závislé na vnějších vlivech (bez ohledu na to jaká bude použita kořist, nebo predátor). Na druhou stranu, v laboratoři se dají vytvořit poměrně reálné podmínky, ovšem je zde riziko opomenutí zásadních efektů vzhledem k omezenému počtu faktorů, které je možné simulovat. Pro výzkum účinnosti kryptiky konkrétního živočišného druhu se jeví jako reálné použití jak živé (skutečné), tak i umělé kořisti. V případě, že se jedná o predátora

vizuálně se orientujícího, rozdíl by neměly být výrazné. Na druhou stranu při posuzování účinnosti kryptise před predátorem orientujícím se např. čichem by byla potřeba umělou kořist doplnit i o skutečnou. Základními ukazateli pro vyhodnocení účinnosti kryptického zbarvení mohou být doba detekce kořisti, procentuální úspěšnost respondentů, či míra upřednostnění výrazné kořisti před kořistí kryptickou.

Níže přikládám přehledovou tabulku, obsahující srovnání metodiky jednotlivých výzkumů zabývajících se kryptickým zbarvením (Tab. 1, str. 43).

Autor	Predátor	Kořist	Místo výzkumu	Komentář
Reid a Shettleworth (1992)	Holub skalní	Vícebarevná zrna	Laboratorní podmínky	Metodika pro výzkum orientace predátora, možné použití při výzkumu hlavních predátorů rodu <i>Sympecma</i>
Cuthill a kol. (2005)	Sýkora modřinka	Umělá měra	Přírodní podmínky	Vhodná metodika pro posouzení účinnosti konkrétního typu kryptise, pro posouzení účinnosti kryptise existujícího živočišného by nesměla být použita umělá kořist
Troscianko a kol. (2013)	Člověk	Umělá měra	Laboratorní podmínky	viz Cuthill a kol. (2005), výsledky obou metod se shodují
Webster a kol. (2013)	Člověk	Umělá měra	Laboratorní podmínky	Využití technologie eye – tracking se nejeví pro výzkum účinnosti kryptise u rodu <i>Sympecma</i> jako vhodné
Outomuro a Johansson (2015)	Konipas bílý	Motýlice lesklá	Přírodní podmínky	Analýza vhodného tvaru křídel může být využita při celkovém zhodnocení účinnosti kryptise

Tab. 1: Přehledová tabulka metodik kryptického zbarvení.

Odpověď na otázku, do jaké míry a na základě čeho mění vážky *Sympecma* své preference v závislosti na změnách vegetace vyvolaných střídáním ročních období není úplně jednoznačná. Harabiš (2016) tvrdí, že preference stanovišť se odvíjí od priorit jedince v daném období, tedy že v prereproduktivním období se druh chová výrazně krypticky a v období reprodukce tato potřeba ustupuje, a to zejména na straně samců. Podle těchto tvrzení se zdá, že habitatové preference v jednotlivých obdobích jsou podmíněny konkrétním cílem v daném období, nikoliv výběrem vhodné vegetační skladby. Přesto ale není vyloučeno, že vážky cíleně hledají v době reprodukce takové

stanoviště, které bude poskytovat jak vhodné podmínky pro množení a ovipozici, tak i značné množství úkrytů. Nabízí se otázka který, případně které typy krypse jsou součástí životní strategie vážek rodu *Sympecma*. V případě *Sympecma fusca* se kvůli jejímu zbarvení jeví jako nejlepší podklad suchá tráva a holé větve (Askew, 2004). Jödicke (1997) tvrdí, že maskování vážek rodu *Sympecma* spočívá kromě morfologické kamufláže (kryptické zbarvení, skládání křídel podél těla) i v kryptickém chování (použití úkrytů a shlukování se u vodní hladiny, pouze bezprostředně po emergenci). Ruxton a kol. (2004) popisuje, že krypse funguje na principu kombinace světla a hnědé barvy za předpokladu, že se jedinec nachází na vhodném podkladu. Většinou se jedná o základní druhy krypse (hnědě zbarvená *Sympecma* sedí na suchém hnědém rákosu). (Dolný a kol., 2008b). Dá se předpokládat, že u rodu *Sympecma* se uplatňuje pouze splynutí s podkladem. Při okrajích těla nejsou žádné vzory, které by vystupovali mimo obrys těla (viz obr. 1, str. 13). Jödicke (1997) tvrdí, že dospělci rodu *Sympecma* si své mikrohabitaty a tím pádem i vzor a barvu podkladu vybírají.

Vzhledem k tomu, že od pozdního léta až do konce zimy je barva vegetace převážně žlutá až hnědá, může krypse fungovat na výrazně větším množství vegetace než na jaře. V jarních měsících je naopak velká část vegetace zelená a za předpokladu barevné rozdílnosti obou prvků zde krypse takovou účinnost mít nebude. I přestože preference ekotonů v reprodukčním období vůči prereprodukčnímu klesá (Harabiš, 2016), stále se jedná o velmi důležité stanoviště. Většina autorů ekotony nezmiňuje, nicméně jejich popis výrazně definici ekotonu odpovídá. Částečná preference ekotonu v reprodukčním období může být způsobena právě také tím, že se zde nachází více heterogenní skladba vegetace a můžou se zde vyskytovat i barevně shodné druhy, na kterých krypse jedince fungovat může. Příkladem vhodně zvoleného podkladu v reprodukčním období může být jedinec zaznamenaný na suchém stéble v oblasti Milíčovského rybníka (Obr. 13, str. 45). Přestože je z fotografie patrné, že se v okolí nachází zelená vegetace, vážka je usazena na barevně shodném materiálu. Místo, kde byl jedinec zaznamenaný se nachází na hranici lesa a prosluněné mýtiny s množstvím keřů, ale zároveň v bezprostřední blízkosti vodní plochy.

Zmíněná pozorování popisují četné druhy vegetace, na kterých bývá *Sympecma* zachycena a může na nich kryptické zbarvení vážky fungovat. Nicméně podle dohledaných informací je také zřejmé, že jedinci se vždy krypticky nechovají,

viz Stalder (2013) a vážka zachycená na sněhu. Do jaké míry se imaga vážek *Sympecma* i krypticky chovají a podklad vybírají, tedy zůstává stále otázkou. Tento jev, kdy se dospělec krypticky nechová, může mít fatální následky zejména v období přezimování, kdy je snížena jeho hybnost. V období přezimování může být vážka snazší kořistí nejen kvůli snížené pohyblivosti, ale i kvůli nízkému výběru kořisti pro predátory. Čím více kořisti v okolí je, tím klesá šance, že bude konkrétní jedinec obětí predátora. Z tohoto důvodu je tedy pro ektotermní organismy přítomnost kryptického zbarvení více důležitá než pro organismy, které nejsou během nízkých teplot pohybově omezeny.



Obr. 13: *Sympecma fusca* zachycená 19. 4. 2019 v blízkosti Milíčovského rybníka (Filip Sismilich).

Výše popsané informace mohou posloužit jako základ pro navržení optimální metodiky pro hodnocení účinnosti kryptise u vážek rodu *Sympecma*. Metodika případného výzkumu by mohla fungovat na kombinaci vhodných principů z výše popsaných studií.

5. Optimalizace metodiky vyhodnocení krypte

Metodika sběru dat: Sběr dat bude probíhat dvoufázově – 1) v prereproduktivním období (na podzim) a 2) v reproduktivním (na jaře). V místě svého přirozeného výskytu budou foceni jedinci vážek rodu *Sympecma*, společně i s prostředím, ve kterém byli zachyceni. Pořízena bude jedna fotografie s jedincem a druhá ze stejného místa bez jedince. V okamžik zachycení bude k dané fotografii zaznamenána poloha pořízení, datum a čas. Nafoceno bude minimálně 100 jedinců digitální zrcadlovkou umožňující focení ve třídě RAW. RAW je jednotné označení souborových formátů, které obsahují nezpracovaný obrazový výstup ze snímače fotoaparátu, tudíž i nezkreslený (Reichmann, 2011). Při sběru dat bude rovněž zásadní dodržet podobné světelné podmínky a z toho důvodu focení provádět pouze ve dnech, které budou intenzitou slunce a oblačnosti podobné.

Výchozí lokalita pro sběr dat: Data budou sbírána v okolí Milíčovského rybníka (Obr. č. 14, str. 46), který se nachází v oblasti Milíčovského lesa. Milíčovský les je přírodní oblast na Praze 11, která dříve sloužila jako bažantnice a postupem času se přeměnila v rekreační park obklopený zástavbou pražského sídliště. Tato oblast je poměrně hodně navštěvovaná. Nachází se zde 3 až 4 rozdělené lokality s výskytem vážek *Sympecma* (Harabiš, 2016).



Obr. 14: Poloha možného odchytu *Sympecma fusca*. 50°01'36.0"N 14°32'40.9"E (www.google.cz/maps).

Dále by sběr dat mohl probíhat u vodní nádrže v blízkosti obce Nebužely, kde jsou rovněž další 2 až 3 oddělená stanoviště.

Metodika vyhodnocení dat: Na základě již pořízených digitalizovaných fotografií bude u každého jedince určeno, zda se jedná o samici, nebo samce a tento údaj bude přiřazen k záznamům pořízených v terénu. Z fotografií, kde je přítomna i vážka bude jedinec vyjmut pomocí vektorizace. Tento krok bude proveden v softwaru typu Adobe Photoshop, nebo podobném. V rámci studie budou provedeny celkem 2 dílčí experimenty:

1) V rámci prvního experimentu se bude vyhodnocovat úspěšnost dobrovolníků při lokalizování vážky na konkrétním typu pozadí (podkladu). Pozadí bude reprezentováno stanovišti, na kterých byli jedinci zachyceni. Tato pozadí budou podle typu zařazena do kategorií (les, pole apod.) a bude se hodnotit, na kterém typu podkladu je krypta nejúčinnější. Jedinci se budou na jednotlivých podkladech náhodně generovat. Pro tuto část experimentu bude použit rovněž Adobe Photoshop, nebo podobný software. Na podkladu se bude v jeden okamžik zobrazovat buď žádná vážka, nebo jedna vážka. Jestliže dobrovolník vážku na podkladu zaznamená, na dotykovém displeji jí označí. Jestliže nebude na obrazovce žádná vážka a dobrovolník to pozná, stiskne příslušnou klávesu. Jakmile budou všechny vážky na obrazovce detekovány, nebo bude stisknuté příslušné tlačítko, pozadí se změní. Podklad s kořistí se bude prezentovat na dotykové obrazovce v adekvátním rozlišení a velikosti (minimálně však 24“), aby predátor nemohl být zaměřen na celou plochu v jeden okamžik a musel celý podklad důsledně prohledávat. Skupina predátorů bude tvořena padesáti dobrovolníky, přičemž každému bude prezentováno 50 fotek. Při experimentu bude dodržena ochrana osobních údajů a zajištěna anonymita respondentů.

V rámci tohoto experimentu se bude vyhodnocovat:

A) Rychlost nálezů, bude-li na podkladu jakéhokoliv typu jedna, nebo žádná vážka jakéhokoliv pohlaví.

B) Rychlost nálezů, bude-li na podkladu shodného typu, na kterém byla zachycena jedna, nebo žádná vážka jakéhokoliv pohlaví.

Tyto dva experimenty budou mít za cíl ověřit, na jakém podkladu je kryptse nejúčinnější a zda bude účinnost kryptse jiná na podkladu na kterém byla vážka zachycena, než na který byla digitálně přidána.

2) V rámci druhého dílčího experimentu se bude vyhodnocovat pixelová shodnost vážky s podkladem, na kterém byla zachycena. Tento experiment bude sloužit pro ověření, do jaké míry bude prostředí, kde bude kryptse nejúčinnější pixelově shodné s kořistí. Veškeré editace budou probíhat v barevném modelu RGB.

6. Závěr a přínos práce

Cílem literární rešerše bylo zhodnotit na základě dostupné literatury do jaké míry vážky rodu *Sympecma* reagují na sezónní změny a jak se jim přizpůsobují a zároveň zanalyzovat metody pro hodnocení účinnosti kryptického zbarvení. Výše zmíněné cíle byly dle mého názoru naplněny. Na základě analýzy poznatků byla navržena metodika navazující diplomové práce, která by měla za cíl zkoumat účinnost kryptického zbarvení ke konkrétním typům podkladu. Podobná studie zkoumající účinnost kryptse u vážek rodu *Sympecma* dosud nebyla provedena. Tato bakalářská práce dala základ pro vypracování výše zmíněné studie, která by mohla dále podrobněji vysvětlit, jak funguje kryptické zbarvení u tohoto druhu vážek.

Co se týče dalšího výzkumu, stále jsou poměrně velké mezery ve studiu velikosti populace vážek rodu *Sympecma* mezi prereproduktivním obdobím před přezimováním a po přezimování. Chybí jednoznačné vysvětlení, zda je za jarní nízkou mírou zpětného odchytu pouze migrace na jiné stanoviště, nebo zda je tento jev způsoben smrtí. Tento fenomén je poměrně složitý na studium, a právě kvůli migraci je dle mého názoru ve volné přírodě jen těžko proveditelný. Dále je nezbytné pokračovat v pozorování habitatových preferencí jednotlivých druhů. Přestože se předpokládají podobné habitatové nároky, v mnoha věcech se různí. To také může být jeden z důvodů celkově nižšího rozšíření *Sympecma paedisca*. Rovněž je pravděpodobné, že se budou habitatové preference vážek, jakožto i jiných živočišných druhů časem měnit a dosud zjištěné informace budou postupem času ztrácet na své aktuálnosti. Předmětem dalšího výzkumu by mohlo být také studování příčiny toho, proč *Sympecma paedisca* opouští prereproduktivní habitat dříve než *Sympecma fusca*.

7. Seznam literatury

Andreska J., Hanel L., 2010: Vybrané kapitoly z autekologie a demekologie živočichů. Karolinum, Praha: 238 s.

Askew R. R., 2004: The dragonflies of Europe (revised edition). Entomologists record and journal of variation 116(5): 239–240.

Bale J. S., 1996: Insect cold hardiness: a matter of life and death. European Journal of Entomology 93: 369–382.

Borisov S. N., 2006: Adaptations of Dragonflies (Odonata) under Desert Conditions. Entomological Review 86: 534–543.

Braude S., Ciszek D., Berg N. E., Shefferly, N., 2001: The ontogeny and distribution of countershading in colonies of the naked mole–rat (*Heterocephalus glaber*). Journal of Zoology 253(3): 351–357.

Brockhaus T., 1998: Die Winterlibelle *Sympecma fusca* (Van der Linden, 1820) in der Region Chemnitz–Erzgebirge (Odonata). Ent. Nachr. Ber. 42: 231–234.

Brockhaus T., 2014: Mark–recapture studies on co–occurring *Sympecma fusca* (Vander linden, 1820) and *S. paedisca* (Brauer, 1877) (Odonata: Zygoptera: Lestidae). Polish journal of Entomology 83: 225–234.

CNES, © 2020: Google maps (online) [cit. 2020. 03. 14] dostupné z

<<https://www.google.cz/maps/place/Homolka/@50.027068,14.5433636,813m/data=!3m1!1e3!4m5!3m4!1s0x470b9209daa2d6f5:0xb48f74e03dd5fd95!8m2!3d50.0267942!4d14.5447093?hl=cs&authuser=0>>

Corbet P. S., 1999: Dragonflies: Behavior and ecology of Odonata. Harley Books, Colchester, UK: 829 s.

Cordero – Rivera A., 2005: Forests and Dragonflies. Fourth WDA International Symposium of Odonatology, Pontevedra, Spain. Pensoft Publishers, Sofia: 299 s.

Cott, H. B., 1940: Adaptive coloration in animals. Methuen & Co. Ltd, London: 596 s.

Cuthill, I. C., Troscianko, T. S., 2011: Animal camouflage: biology meets psychology, computer science and art. *Colour in art, design and nature*: 5–24.

Cuthill, I. C., Stevens, M., Sheppard, J., Maddocks, T., Párraga, C. A., Troscianko, T. S., 2005: Disruptive coloration and background pattern matching. *Nature* 434: 72–74.

Denlinger D. L., 1991: Relationship between cold hardiness and diapause. In: *Insects at low temperature*. Springer, Boston: 174–198.

Denlinger D. L., Lee jr. Richard E., 2010: *Low temperature biology of insects*. Cambridge University Press, Cambridge: 406 s.

Denton, E. J., Land, M. F, 1971: Mechanism of reflexion in silvery layers of fish and cephalopods. *Proceedings of the Royal Society, Series B* 178: 43–61.

Dijkstra K – D. B., Lewington R., 2006: *Field guide to the dragonflies of Britain and Europe*. British Wildlife Publishing. Dorset: 320 s.

Dolný A., Harabiš F., Bárta D., 2016: *Vážky (Insecta: Odonata) České republiky*. Academia, Praha: 342 s.

Dolný A., Bárta D., Veselý M., 2008b: Mimikry u vážek. *Vesmír* 87: 314–319.

Dolný A., Bárta D., Waldhauser M., Holuša O., Hanel L. a kol., 2008a: *Vážky České republiky: Ekologie, ochrana a rozšíření*. Český svaz ochránců přírody Vlašim, Vlašim: 672 s.

Donath H., 1981: Die Auswirkungen des Winters 1978/79 auf die Populationen von *Sympecma fusca* (Vander Linden) in der nordwestlichen Niederlausitz (Odonata, Lestidae). *Ent. Ber.* 2: 49–52.

- Dumont H., Borisov S. N., 1993: Three not two species in the genus *Sympecma* (Odonata: Lestidae). Bull. Annls. Soc. r. belge Ent. 129: 31–40.
- Endler J. A., 1990: On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. Biological Journal of the Linnean Society 41(4): 315–352.
- Fraser, S., Callahan, A., Klassen, D., Sherratt, T. N., 2007: Empirical tests of the role of disruptive coloration in reducing detectability. Proc. R. Soc. B 274: 1325–1331.
- Gendron, R. P., Staddon, J. E. R., 1983: Searching for cryptic prey: The effect of search rate. The American Naturalist 121: 172–186.
- Hanel L., 1999: Vážky Podblanicka. Český svaz ochránců přírody Vlašim, Vlašim: 96 s.
- Hanel L., Zelený J., 2000: Vážky (Odonata), Výzkum a ochrana. – ČSOP Vlašim, Vlašim: 240 s.
- Hanel L., Hanelová J., 2012: Poznámka k sezónní homochromii kněžice trávozelené. Živa, 1: 29–30.
- Harabiš, F., 2016: The value of terrestrial ecotones as refuges for winter damselflies (Odonata: Lestidae). Journal of Insect Conservation 20(6): 971–977.
- Harabiš F., Dolný A., Šipoš J., 2012: Enigmatic adult overwintering in damselflies: coexistence as weaker intraguild competitors due to niche separation in time. Population Ecology 54: 549–556.
- Hiemeyer F.; Miller E.; Miller J., 2001: Winterbeobachtungen an *Sympecma paedisca* (Odonata: Lestidae). Libellula 20(3/4): 103–113.
- Jacquemin, G., 1994: Odonata of the Rif, northern Morocco. Odonatologica 23(3): 217–237.

- Jödicke R., 1997: Die Binsenjungfern und Winterlibellen Europas [= Neue Brehm-Bücherei 631]. Magdeburg (Westarp Wissenschaften), Berlin: 277 s.
- Jödicke R., Mitamura T., 1995: Contribution towards an annotated bibliography on hibernation in *Sympecma* Burmeister, 1839 (Odonata: Lestidae). *Opuscula zoologica fluminensia* 133: 1–9.
- Ketelaar R., Ruiter E. J., Uilhoorn H. M. G., Manger R., de Boer E. P., 2007: Habitat choice of *Sympecma paedisca* in the Netherlands. *Brachytron* 11(1): 21–33.
- Komárek S., 2016: Mimikry a příbuzné jevy: dějiny poznávání a výkladu vnějšího vzhledu živých organismů. Academia, Praha: 367 s.
- Leather Simon R., Walters Keith FA, Bale Jeffrey S., 1995: The ecology of insect overwintering. Cambridge University Press, Cambridge: 255 s.
- Manger R., 2007: Exterior characteristics of *Sympecma paedisca* in the Netherlands. *Brachytron* 11(1): 63–74.
- Manger R., Dingemanse N. J., 2009: Adult survival of *Sympecma paedisca* (Brauer) during hibernation (Zygoptera: Lestidae). *Odonatologica* 38: 55–59.
- Mäthger, L. M., Chiao, C. C., Barbosa, A., Buresch, K. C., Kaye, S., & Hanlon, R. T., 2007: Disruptive coloration elicited on controlled natural substrates in cuttlefish, *Sepia officinalis*. *Journal of Experimental Biology* 210(15): 2657–2666.
- Merilaita, S., 1998: Crypsis through disruptive coloration in an isopod. *Proc. R. Soc. B* 265: 1059–1064.
- Merilaita, S., Lind, J., 2005: Background-matching and disruptive coloration, and the evolution of cryptic coloration. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272(1563): 665–670.

- Miller E.; Miller J., 2006: Beobachten zum winterlichen Verhalten von *Sympecma fusca* (Odonata: Lestidae). *Libellula* 25(3/4): 119–128.
- Nieder A., 2002: Seeing more than men's eye: processing of illusory contours in animals. *J. Comp. Physiol A* 188: 249–260.
- Okay S., 1953: Formation of green pigment and colour changes in Orthoptera. *Bulletin of entomological research* 44(2): 299–315.
- Outomuro, D., Johansson, F., 2015: Bird predation selects for wing shape and coloration in a damselfly. *Journal of evolutionary biology* 28(4): 791–799.
- Penacchio O., Cuthill I. C., Lovell P. G., Ruxton G. D., Harris J. M., 2015: Orientation to the sun by animals and its interaction with crypsis. *Functional ecology* 29(9): 1165–1177.
- Reid, P. J., Shettleworth, S. J., 1992: Detection of cryptic prey: search image or search rate? *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Process* 18: 273–286.
- Reichmann, M., 2004: Understanding Raw Files (online) [cit. 2020. 03. 14] dostupné z <<https://luminous-landscape.com/understanding-raw-files-explained/>>
- Ruxton G. D., Sherratt T. N. Speed, Michael P., 2004: Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, warning signals and mimicry. Oxford University Press, New York: 249 s.
- Samraoui B., 2009: Seasonal ecology of algerian Lestidae (odonata). *International Journal of Odonatology* 12(2): 383–394.
- Schweighofer W., 2011: Ein Jahr mit *Sympecma fusca* in Niederösterreich (Odonata: Lestidae). *Libellula* 30(3/4): 157–172.
- Silby, J., 2001: Dragonflies of the World. CSIRO publishing, Colingwood VIC 3066, Australia, 216 s.

Sinclair B. J., Chown S. L., 2005: Climatic variability and hemispheric differences in insect cold tolerance: support from southern Africa. *Functional Ecology* 19(2): 214–221.

Stalder G., 2013: Aktivitäten der Gemeinen und der Sibirischen Winterlibelle (*Sympecma fusca* und *Sympecma paedisca*) im Spätherbst und Winter in ihrem Winterhabitat 2010–2013. *Mercurialem* 13: 11–20.

Sternberg K., Buchwald R., 1999: Die Libellen Baden – Württembergs. Ulmer Verlag, Stuttgart: 468 s.

Stevens M., Cuthill I. C., 2006: Disruptive coloration, crypsis and edge detection in early visual processing. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 273(1598): 2141–2147.

Stevens, M., Merilaita, S., 2009: Introduction. Animal camouflage: current issues and new perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society, Series B*, 364: 423–427.

Stevens M., Merilaita S., 2011: Animal camouflage: mechanism and function. Cambridge University Press, Cambridge: 386 s.

Suhling F., Sahlén G., Gorb S., Kalkman V. J., Dijkstra, K. D. B., van Tol J., 2015: Order Odonata. In Thorp and Covich's *Freshwater Invertebrates (Fourth Edition)*: 893–932.

Teske, A., 2011: Herbstlebensräume von *Sympecma paedisca* (Brauer, 1877) und *S. fusca* (Vander Linden, 1820) im Bereich Thülsfelder Talsperre (LK Cloppenburg). *Drosera–Naturkundliche Mitteilungen aus Norddeutschland* 1/2: 149–158.

Thayer G. H., 1909: *Concealing – coloration in the animal kingdom*. Macmillan Company, New York: 470 s.

Tinbergen L., 1960: The natural control of insects in pine woods. 1. Factors influencing the intensity of predation by songbirds. Arch. Néerl. Zool 13: 265–343.

Townsend C., Begon M., Harper J., 2010: Základy ekologie. Univerzita Palackého, Olomouc: 505 s.

Troscianko J., Lown A. E., Hughes A. E., Stevens M., 2013: Defeating Crypsis: Detection and Learning of Camouflage Strategies. PloS one 8(9).

Webster, R. J., Hassall, C., Herdman, C. M., Godin, J. G. J., & Sherratt, T. N., 2013: Disruptive camouflage impairs object recognition. Biology letters 9(6): 20130501.

Willigalla C, Fartmann T., 2012: Patterns in the diversity of dragonflies (Odonata) in cities across central Europe. European Journal of Entomology 109: 235–245.

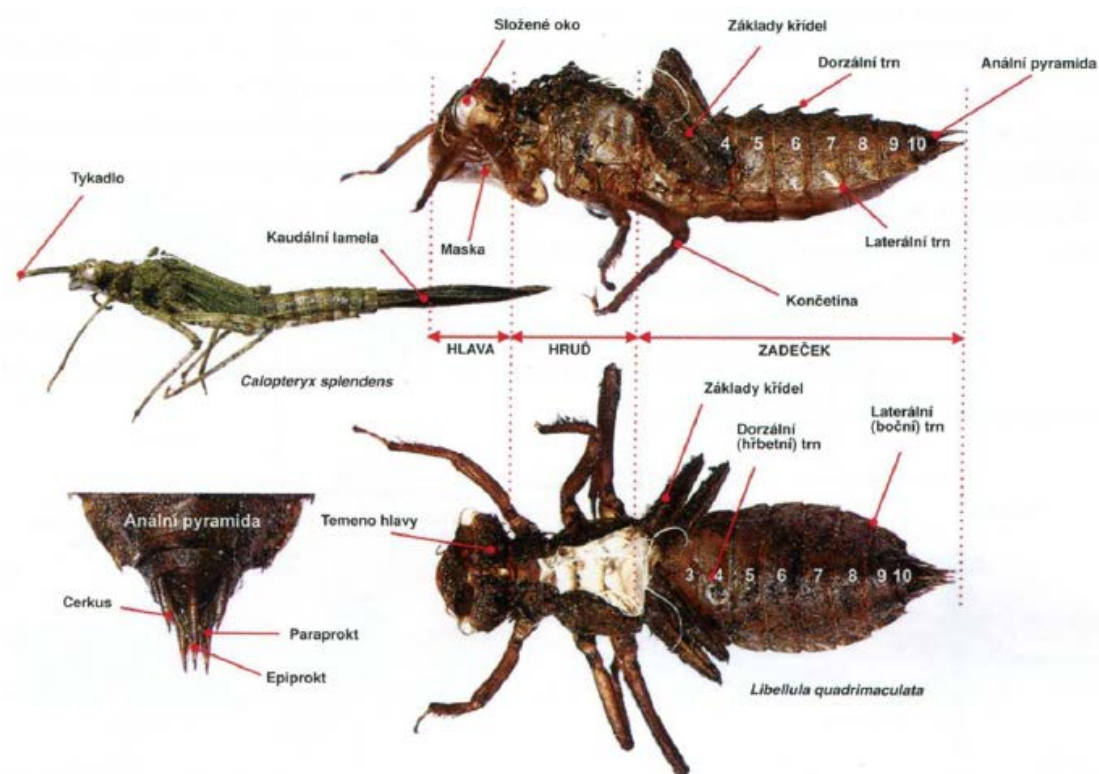
Zahradník J., 2011: Šestinožci. Aventinum, Praha: 224 s.

Zahradník J., Severa F., 2004: Hmyz. Aventinum, Praha: 326 s.

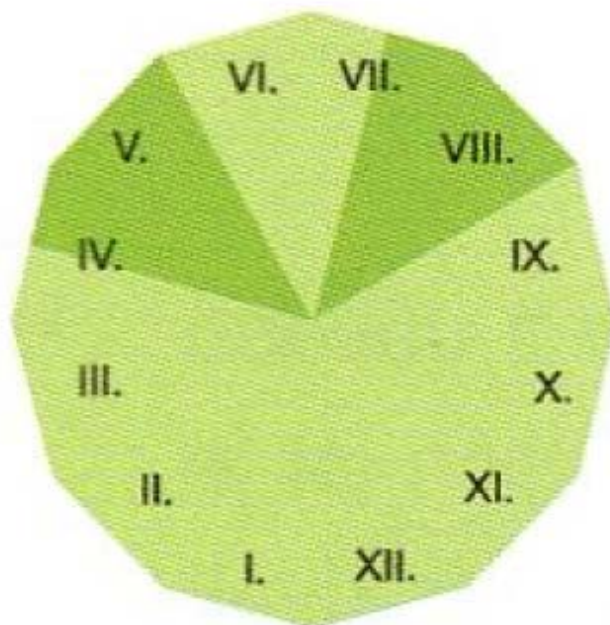
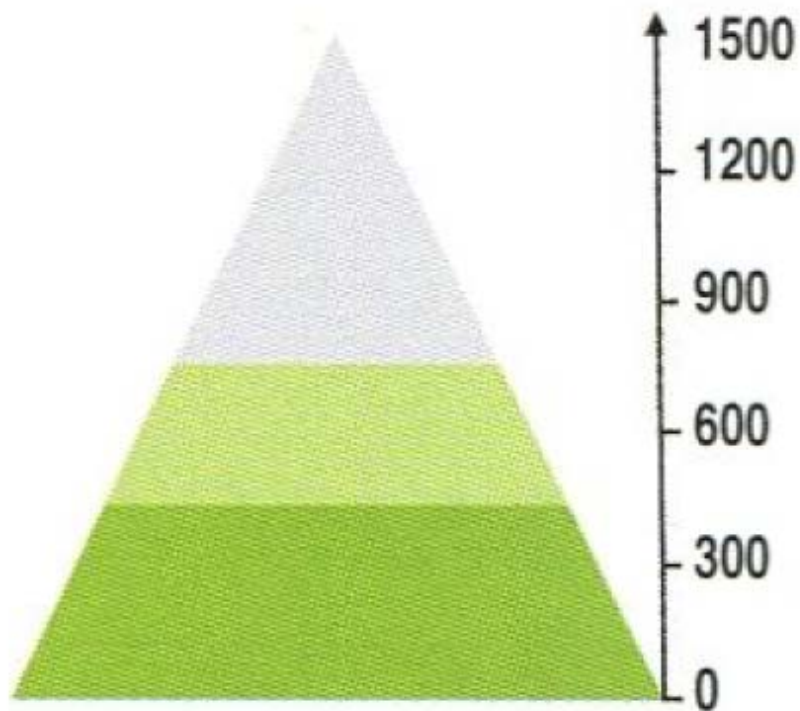
8. Přílohy



Příloha č. 1: *Sympecma fusca* (dole) a *Sympecma paedisca* (nahore) u rybníka Lengwiler, 28. 11. 2010 (Stalder, 2013).



Příloha č. 2: Larva vážky, včetně popisu jednotlivých částí těla (Dolný a kol., 2016).



Příloha č. 3: Grafy vyjadřují sezónní fenologii druhu *Sympecma fusca*. Horní graf vyjadřuje výskyt vzhledem k nadmořské výšce (tmavě zelená – běžný výskyt, světle zelená – ojedinělý výskyt, šedá – výskyt v této oblasti není znám) a spodní graf hustotu výskytu v jednotlivých měsících během roku (Dolný a kol., 2016).