

Česká zemědělská univerzita v Praze
Fakulta životního prostředí
Katedra ekologie



Analýza podobnosti ekologických nároků larev a dospělců lotických a lentických druhů vážek

Analysis of ecological traits in larvae and adults of lotic and lentic dragonfly
species (Odonata)

Bakalářská práce

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

Bakalantka: Marie Dostálová

Praha 2020

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Marie Růžičková

Environmentální vědy

Aplikovaná ekologie

Název práce

Analýza podobnosti ekologických nároků larev a dospělců lotických a lentických druhů vážek

Název anglicky

Analysis of ecological traits in larvae and adults of lotic and lentic dragonfly species (Odonata)

Cíle práce

Vážky, z pohledu ekologie i fylogeneze patří mezi dobře prozkoumané skupiny křídlatého hmyzu. Tento řád je běžně používán jako modelová skupina pro testování mnoha ekologicko-evoluční teorii. Z pohledu ekologie se velmi výrazně liší adaptace druhů vázaných na tekoucí (lotické) a stojaté (lentické) vody.

Cílem této bakalářské práce je analyzovat vlastnosti lentických a lotických druhů evropských druhů vážek a získané poznatky porovnat s dostupnou literaturou

Metodika

Při zpracování bakalářské práce budou použity metody analýzy ekologických vlastností získaných z databáze traitů evropských druhů vážek, případně dalších odborných publikací o vážkách. Pro analytickou část bude využito statistických metod v programu R.

Harmonogram řešení

březen – červen 2019: příprava podkladů pro bakalářskou práci

červen – září 2019: získávání informací a fotografií v terénu

září 2019 – leden 2020: sestavení osnovy práce a zpracovávání podkladů

leden – březen 2020: analýza dat a vyvození závěrů

Doporučený rozsah práce

40 stran + přílohy

Klíčová slova

Vážky, Odonata, výběr prostředí, životní historie, biodiverzita

Doporučené zdroje informací

- Aguesse, P. (1968) Les odonates de l'Europe Occidentale, du nord de l'Afrique et des Iles Atlantique. Faune de l'Europe et du Bassin Me'diterrane'en (Paris), 4, 1–258
- Anholt BR. 1992. Sex and habitat differences in feeding by an adult damselfly. Oikos 65:428–32
- Askew, R.R. (2004) The dragonflies of Europe (revised edn). Harley Books, Colchester, UK.
- Dolný A., Bárta D., Waldhauser M., Holuša O., Hanel L., et al. (2007). Vážky České republiky: Ekologie, ochrana a rozšíření. Český svaz ochránců přírody Vlašim, 672 s.
- J. Boudot, V. J. Kalkman, F. Peels. 2015. Atlas of the European dragonflies and damselflies. Zeist : KNNV Publishing, 2015.
-

Předběžný termín obhajoby

2019/20 LS – FŽP

Vedoucí práce

Mgr. Filip Harabiš, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Konzultant

Ing. Jana Hronková

Elektronicky schváleno dne 15. 3. 2020

doc. Ing. Jiří Vojar, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 15. 3. 2020

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 15. 06. 2020

Čestné prohlášení:

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením Mgr. Filipa Harabiše, Ph. D. a s použitím uvedené literatury a pramenů. Prohlašuji, že tištěná verze se shoduje s verzí odevzdanou přes Univerzitní informační systém.

V Praze dne 20. 6. 2020

.....

Marie Dostálová

Poděkování:

Tímto bych chtěla poděkovat především mému vedoucímu Mgr. Filipovi Harabišovi Ph.D., za jeho odborné vedení, ochotu, pomoc a čas, který věnoval mně a mé práci. Dále chci poděkovat mé konzultantce Ing. Janě Hronkové za rady, kterých se mi dostalo. Také chci poděkovat svému dědečkovi Ing. Václavu Dostálovi za korekturu této práce. A v neposlední řadě za velkou podporu a toleranci během studia musím poděkovat svému příteli Jakobovi.

V Praze dne 20. 6. 2020

.....

Marie Dostálová

Abstrakt

Vážky (Odonata) jsou hemimetabolující hmyz, který během svého života prochází několika vývojovými stádii. Při tomto procesu mění jak podobu a způsob života, tak i ekologické nároky na prostředí. Jednotlivá vývojová stadia lotických a lentických druhů mohou mít podobné nebo i rozdílné nároky na vodní prostředí.

Je známo, že míra biodiverzity vážek v Evropě je přímou odezvou glaciální a postglaciální historie tohoto území. Osídlení lotických a lentických stanovišť jednotlivými druhy je ovlivněno podmínkami těchto habitatů. Druhy i ze stejných podtříd i čeledí žijí na obou z vyjmenovaných habitatů. Není však jasné, zda se jejich ekologické vlastnosti liší.

Cílem této práce bylo objasnit podobnost vlastností (trajtů) v životní historii napříč stadii larvy a dospělé mezi druhy preferující tekoucí vody a druhy žijící na stojatých vodách.

Data byla sesbírána z dostupné databáze zvlášť pro podřád Anizoptera (různokřídlice) a zvlášť pro Zygoptera (stejnokřídlice). Oba datasey byly následně testovány analýzou deviance a nebyl prokázán žádný shodný výsledek z těchto dvou analýz. Není jednotný prokazatelný rozdíl v ekologických vlastnostech larev a dospělců lotických a lentických druhů vážek.

Klíčová slova: Vážky, Odonata, výběr prostředí, životní historie, biodiverzita

Abstract

Dragonflies (Odonata) are hemimetabolous insects passing through several life stages during their complex life cycle. During this process between stages, they did not change only morphology, but also ecological requirements to habitats. The development stages of lotic and lentic species may have similar or different requirements on the aquatic environment.

It is known that dragonflies biodiversity in Europe is a direct response to a glacial and postglacial history of this area. Distribution of lotic and lentic species in habitats are given by the specific conditions.

Species of the same subclasses and families live on both habitats. Though, it is not clear whether their ecological characteristics are different.

This thesis is aiming to analyze whether Odonata have similar traits in their life history across larvae and adult stages between species that prefer running waters and those living in still water.

Data were collected from the available database separately for Anisoptera and Zygoptera dragonflies. Both datasets were tested by analysis of deviance and has not shown same results. Consequently there is no demonstrable difference in the ecological traits of larvae and adults of lotic and lentic dragonfly species.

Keywords: Dragonflies, Odonata, environment selection, life history, biodiversity

Obsah

1	Úvod	- 9 -
2	Cíle práce.....	- 11 -
3	Literární rešerše	- 12 -
3.1	Ontogeneze	- 12 -
3.1.1	Stádium vajíčka	- 13 -
3.1.2	Stádium larvy	- 14 -
3.1.3	Stadium dospělce.....	- 17 -
3.2	Rozdíly mezi podřády	- 19 -
3.2.1	Morfologické rozdíly larev	- 19 -
3.2.2	Morfologické rozdíly dospělců	- 20 -
3.3	Habitaty.....	- 21 -
3.3.1	Lentická stanoviště.....	- 23 -
3.3.2	Lotická stanoviště.....	- 25 -
3.4	Diverzita a glaciální historie v Evropě	- 29 -
3.4.1	Diverzita skupin dle původu.....	- 31 -
4	Metodika	- 34 -
4.1	Sběr dat	- 34 -
4.2	Zpracování dat	- 36 -
5	Výsledky	- 37 -
6	Diskuze	- 39 -
7	Závěr.....	- 41 -
8	Přehled literatury a použitých zdrojů	- 42 -
9	Přílohy	- 49 -

1 Úvod

Odonata jsou řádem středně velkého, až velkého paleopterního¹ hmyzu (Rowe a Trueman 2009). Okřídlení bezobratlí predátoři s nedokonalou proměnou. Larvy vážek jsou vodní, rovněž dravé a vyskytují se ve všech druzích vnitrozemských vod. Dospělci se obvykle vyskytují v blízkosti sladkovodních ploch a některé terestrické druhy lze najít i zdánlivě zcela mimo dosah od těchto stanovišť.

Největší hojnost a diverzita vážek je v orientálních a neotropických² regionech. Zatímco v palearktických zónách je diverzita Odonat. nenápadná nebo minimální (Richards a Davies 1977). Dnes se moderní řád *Odonata* taxonomicky dělí do tří recentních podtříd. Dvě hlavní *Zygoptera*, *Anisoptera* a endemické *Anisozygoptera*. Více než polovina všech druhů jsou tropické, ale zástupci obou hlavních podřádů se vyskytují ve všech oblastech vyjma Antarktidy. Třetí podřád *Anisozygoptera*, známý z fosilií, dnes už představují jen tři druhy žijící v Japonsku a v Himalájích (Rowe a Trueman 2009). Na celém světě je známo na 6000 druhů vážek z přibližně 2800 druhů z podřádu *Zygoptera*, 2900 druhů z podřádu *Anisoptera*. Na Evropském kontinentu žije 146 druhů a v převážné míře v zastoupení podřádu *Anisoptera* (Boudot et al. 2015). Pouhých 74 druhů vážek řazených do dvou podřádů žije na území České republiky a jen 70 z nich zde udržuje trvalé populace (Dolný et al. 2016).

Fylogenetický vývoj tohoto okřídleného hmyzu se řadí do prvohor a dnešní nejstarší recentní podřád vážek *Anisozygoptera* je doložen z počátku druhohor. *Zygoptera* a *Anisoptera* se objevují až koncem druhohor (Hanzák et al. 1979).

Některé ekologické limity jsou pravděpodobně stanoveny fyzikálními požadavky konkrétní životní fáze, některé strukturálními rysy stanoviště a některé druhovými interakcemi vážek (Córdoba-Aguilar 2010). Mnoho výzkumů se zaměřuje na jednotlivé etapy životního cyklu a nemalé množství studií při výzkumu nezohledňuje předcházející vývoj jedince. Tato jednostrannost může být zavádějící

¹ paleopterózní – okřídlený a žijící prvohorách.

² neotropické regiony – jihoamerická oblast

a ovlivňovat dosavadní výzkumy (Stoks a Cordoba-Aguilar 2012). Odpovědí na stresující podmínky, ve kterých žije larva, může být právě dospělec, nebo naopak, podmínkám působících na dospělé odpovídá kondice a morfologie následující generace.

Tento efekt promítající se v následujících fázích může podstatně změnit výsledky vycházející ze studií, které končí nebo začínají přeměnou. Neustále přibývá potvrzujících důkazů o tom, že etapy jsou vzájemně propojené skrze metamorfózu a mohou nést znaky předchozích stádií (Stoks a Cordoba-Aguilar 2012).

Překvapivě víme jen velmi málo o ekologických faktorech, které omezují distribuci druhů na konkrétní druh stanoviště. Ačkoli výběr stanoviště dospělého může hrát při určování limitů velkou roli, rozšíření druhů je pravděpodobně stanoveno procesy působícími na vodní larvální fázi (Córdoba-Aguilar 2010). Přístup studií, zabývajících se následky environmentálních podmínek k integrovaným životním cyklům, je tedy do budoucna potřebný (Stoks a Cordoba-Aguilar 2012). A proto je také tato práce zaměřená na všechna vývojová stadia vážek. Práce vznikla za účelem objasnění podobnosti a také odlišnosti nároků na prostředí a v projevech těchto nároků skupin vážek žijících na tekoucích vodách a skupin žijících na vodách stojatých.

2 Cíle práce

Vážky, jejich diverzita, ekologie a fylogeneze patří mezi dobře prozkoumané odvětví křídlatého hmyzu. Tento řád se běžně používá jako modelový organismus tvořící ekologicko-evoluční teorii. (Stoks a Cordoba-Aguilar 2012). Z pohledu ekologie se velmi výrazně liší adaptace druhů vázaných na tekoucí (lotické) a stojaté (lentické) vody. Cílem této bakalářské práce je analyzovat vlastnosti a reflektovat odezvy lentických a lotických evropských druhů vážek na jejich prostředí napříč životními fázemi se zahrnutím životní historie a získané poznatky porovnat s dostupnou literaturou. Na základě dostupných informací budou provedeny dvě analýzy na dvou evropských podřádech Zygoptera a Anizoptera a následně bude testována následující statistická otázka:

- 1) Jsou ekologické vlastnosti druhů, jako je míra distribuce, disperze, délka larválního stádia, nebo perioda letové fáze, podobné na lotických a na lentických stanovištích?

3 Literární rešerše

3.1 Ontogeneze

Více jak 80 % živočichů z veškeré fauny se vyvíjí tzv. dokonalou proměnou. Tímto pojmem se rozumí ontogenetický vývoj pouze přes larvální stadium v dospělce, jinak také holometabolismus (Stoks a Cordoba-Aguilar 2012). Životní cyklus vážek má tři vývojové fáze. Jsou jimi vajíčko, larva a dospělec (Corbet 2004). CLC³ je proměna přes metamorfózu, kdy se právě díky existenci proměny v různých fázích vývoje projevují různé znaky. Stále není jisté, do jaké míry jsou životní stadia propojena (Pechenik 2006). Ontogenetický vývoj vážek a i samotného podkmene Hexapoda (šestinozí) je ovlivněn řadou vnějších faktorů. Na vývoj jedince výrazným způsobem působí teplota, vlhkost vzduchu, dostupnost potravy a její kvalita.

Vajíčka jsou kladena samičkami do rostlinných tkání vodních rostlin, nebo volně do vody a ve stádiu vajíčka vážka setrvá pouze několik týdnů (Stoks a Cordoba-Aguilar 2012). Vajíčka ve vodním prostředí mohou rovnou započít svůj vývoj v larvu, nebo mohou přejít do takzvané diapauzální fáze. Diapauza představuje útlum metabolismu umožňující překonat nepříznivé podmínky prostředí. Nejčastěji jde o zimní období, kdy v diapauzálním stádiu vajíčko přečká drsné chladné podmínky (Askew 2004). Diapauza je také podmíněna geneticky a může být zahájena například změnou fotoperiody. Diapauza se může týkat nejen vážky ve stadiu vajíčka, ale i stadia larvy (Alekseev 2019). Mnoho druhů lentických vážek rodu *Lestes* (šídlatky) lze najít na dočasných rybnících, kde jejich vajíčka přecházejí do fáze diapauzy, a ta přetrvá v této fázi následující období vypouštění rybníka i nepříznivé podmínky v průběhu zimy (Córdoba-Aguilar 2010). Po vylíhnutí se jednotlivci objevují jako vodní nebo vzácně jako semi-vodní larvy (McPeck a Peckarsky 1998). Larvální stadium je vodní a zároveň nejdelší vývojová fáze (Stoks a Cordoba-Aguilar 2012). Jednotlivci mohou zůstat ve stadiu larvy i jen pár týdnů, typicky larvy vážek, které obývají dočasné vodní plochy. Na stálých vodních plochách se mohou

³ CLC – complex life cycle (komplexní životní cyklus)

vyskytovat druhy vážek například se semivoltinními⁴ larvami (McPeck a Peckarsky 1998).

Během larvální fáze dochází ke značnému růstu, a to jak co do velikosti, tak i do hmotnosti. Larvy vážek jsou důležití predátoři nižšího řádu ve vodní potravní síti. Larvy jsou predátory, ale jsou také zároveň predovány. Živí se širokou řadou drobných živočichů a vyskytuje se u nich i mezidruhová či vnitrodruhová predace (Stoks a Cordoba-Aguilar 2012).

Na konci larvální fáze jedinci metamorfují na okřídlené dospělé (McPeck a Peckarsky 1998). Larva se několikrát průběžně svlékne a při posledním svlečení dojde k metamorfóze, kdy přejde do suchozemského stádia a dokončí vývoj (Stoks a Cordoba-Aguilar 2012). Exuvie⁵ nese většinu determinačních znaků larvy posledního instaru⁶ (Dolný et al. 2016). Když dojde ke ztvrdnutí exoskeletonu, velikost ani tvar jedince se už nemění. (Córdoba-Aguilar 2010). Dalším obdobím je fáze, kde dochází k doformování a zrání jedince v plně vyvinutého dospělé. K této fázi dochází v blízkosti vodních ploch. (McPeck a Peckarsky 1998). Průměrná délka života dospělé vážky je podle druhu různá, například *Pyrrhosoma nymphula* (šidélko ruměnné) se dožívá průměrně sedmi dnů. Maximum je ale mnohem vyšší, třeba *Anax imperator* (šídla královského) činí 60 dnů (Askew 2004). Jednou z těchto výjimek jsou šídlatky rodu *Sympecma* například *Sympecma paedisca* (šídlatka kroužkovaná), u které imago, tedy dospělý jedinec, přezimuje a dožívá se 9-10 měsíců (Dolný et al. 2016).

3.1.1 Stádium vajíčka

Život vážek začíná vajíčkem, které samice naklade do vody nebo v její těsné blízkosti. Některé druhy při kladení sestupují dokonce pod vodu (Koleček 2019).

O faktorech působících ve stadiu vajíčka na celkovou demografii populace je známo jen málo. Je mnoho důvodů, proč nedojde k vylíhnutí larvy. Jedním z vnitřních faktorů ovlivňující úmrtnost je skutečnost, že u vajíčka nedošlo

⁴ semivoltinní – vývojové stadium ve kterém jedinec přezimuje více než jedenkrát

⁵ exuvie – svlečka (svlečená kutikula)

⁶ instar – jednotlivé fáze mezi svlékáními

k fertilizaci⁷ (Córdoba-Aguilar 2010). Environmentální podmínky zvyšující úmrtnost vajíček vážek jsou extrémní teploty, vysychání, znečišťující látky, výskyt predátorů a parazitoidů (Stoks a Cordoba-Aguilar 2012). Jedna studie zjistila, že kvůli výše uvedeným důvodům, 22,6 % vajíček druhů *Lestes disjunctus Selys*, které ovipozují endofyticky do vodní rostlinné tkáně, se nevylíhlo (Duffy 1994).

Podmínky prostředí určující následující rysy vajíčka mohou být přeneseny i do dalšího stádia. Za prvé, doba embryonálního vývoje, a tedy i načasování líhnutí vajíčka, se při nízkých teplotách zvyšuje a snižuje se při časovém presu (Johansson a Šniegula 2010). Za druhé, velikost čerstvě vylíhnutého jedince se zmenšuje s klesající teplotou (Stoks a Doorslaer 2005). Oba rysy mohou mít vliv na následující stádium larvy vážky. Larvy, které se líhnou později a v menší velikosti, mohou být více predovány jinými vážkami (Lepkojus a Suhling 2001). Je zajímavé, že vlastnosti vajíček mohou dokonce přímo ovlivnit i dospělce. Například přežití do reprodukční zralosti se zvýšilo s pozdějšími daty líhnutí vajíček u samců *Chalcolestes viridis* (šídlatka velká) (Stock a De Block 2005).

Pro lotické druhy vážek je jedním z faktorů působících na vývoj vajíčka rychlost proudění vody. Vajíčka druhu *Calopteryx splendens* (motýlice lesklá) se vyvinula rychleji a měla nižší mortalitu, když byla nakladena do rychle tekoucí vody než ta, kde došlo k ovipozici v pomalu tekoucí vodě, a to v důsledku inkrustace vodní rostliny (Siva-Jothy et al. 1995).

O příčinách a míře úmrtnosti vážek ve stádiu vajíčka však nevíme téměř nic (Corbet 2004). Kromě toho není známo, do jaké míry jsou demografické procesy působící ve stádiu vajíčka závislé na hustotě populace (Córdoba-Aguilar 2010).

3.1.2 Stádium larvy

Nymfy (larvy) vážek se líhnou ve vodě nebo v blízkosti vody z vajíčka (Askew 2004). Protože mnoho druhů tráví většinu svého života jako larvy, je larvální fáze demograficky kritickou fází životního cyklu pro stanovení distribuce i hojnosti

⁷ fertilizace – oplodnění

na lokalitě (Córdoba-Aguilar 2010). Existuje několik podmínek prostředí způsobující numerical effect⁸ ve stádiu dospělosti zvýšením míry úmrtnosti larev (Stoks a Córdoba-Aguilar 2012). Příčiny snižující počet dospělců jsou letální⁹ i neletální a velmi často působí vzájemně.

Larvální úmrtnost v důsledku predace je převládající demografickou silou, která formuje abundanci většiny druhů (Córdoba-Aguilar 2010). Hlavními predátory ve vodním prostředí larev vážek jsou ryby a neméně významnými predátory pak další jiný vodní hmyz (Wissinger et al. 2006). Jeden z pokusů míry ovlivnění predace na larvách byl proveden na vážkách rodu *Leucorrhinia* v laboratorním prostředí. Polovina zkoumaného vzorku byla rozdělena sítkou, za kterou se skrývali jejich predátoři a larvy tak nebyly přímo ohroženy. Vážky v blízkosti rybiho predátora mimo přímé ohrožení měly míru přežití 2,5 – 4,3krát menší než druhá polovina vzorku, která nebyla predacnímu stresu vystavena. Dále bylo zjištěno, že larvám, které byly vystaveny přítomnosti predátora, se z 11 % nepodařilo přeměnit v dospělce, zatímco larvy z druhé skupiny měly mortalitu při metamorfóze pouze 2 % (Rowe et al. 2011). Dále také terénní experimentální výsledky ukazují, že až 80% úmrtnosti larev je způsobeno dominantním predátorem, se kterým druh žije (Stoks et al. 2003). Intenzita predace také závisí na strukturální rozmanitosti prostředí, ve kterém se larva nachází, a kde k této interakci dochází (Barmuta a Warfe 2004). Úmrtnost a růst larev jsou také ovlivněny mezidruhovou či vnitrodruhovou predací (kanibalismem) (Stoks a McPeck 2003a). Larvy obecně reagují behaviorálně na přítomnost těchto hrozeb snížením aktivity, která může změnit krátkodobě míru příjmu potravy (Trembath a Anholt 2001).

Larvy vážek jsou podobně jako dospělci dravé a potřebují dostatečné množství potravy (Stock 2001). To znamená, že hladina příjmu potravy bývá často nižší než hladina, které by vedla k maximální rychlosti růstu. Toto omezení může být způsobeno celkově nižší produktivitou stanoviště nebo konkurencí o zdroje s jinými

⁸ numerical effect – efekt přenosu početnosti do další fáze

⁹ letální – přímo způsobující smrt

skupinami, které jsou na stejné úrovni v potravní síti. Ačkoli omezená dostupnost potravin často zpomaluje růst larev, úroveň potravy je zřídka natolik nízká, aby byla významným zdrojem úmrtnosti (Stoks a McPeck 2003a). Larvy druhu *Enallagma boreale* z rodu šidélkovití, chované v laboratorním prostředí, se sníženým množstvím potravy se před i po metamorfóze vyskytovaly s průměrně nižší tělesnou hmotností (Anholt 1990). Krátkodobý pokles dostupnosti potravy má na larvy obvykle neletální formu ohrožení, a to v podobě zpomalení růstu a snížení hmotnosti. Nedávné studie však ukázaly, že tento vztah může být pouze náhodný. (Stoks a McPeck 2003) Bylo zjištěno, že larvy se živí pomaleji v přítomnosti predátorů, ale po pominutí hrozby vyrovnají příjem, takže během dne konzumují stejné celkové množství potravy. Jsou však fyziologicky méně schopni přeměnit konzumovanou potravu na svou vlastní biomasu, a to má až 50% dopad na rychlost růstu. (McPeck 2004). Procesy ovlivňující rychlost růstu také nepřímo ovlivní celkovou úmrtnost vážek, a to prodloužením délky larválního období (McPeck a Peckarsky 1998) Procesy, které zpomalují tempo růstu a vývoje, vystaví larvy déle přímým zdrojům úmrtnosti jako je predace. (Crumrine 2005)

Dalším nepřímým zdrojem mortality vážek je vysoká hustota larev (Anholt, 1990). Bylo zjištěno, že úmrtnost jedinců, způsobená predací, roste s rostoucí hustotou vážek ve fázi larvy (McPeck a Peckarsky 1998). Dále také rychlost růstu larev klesá se zvyšující se hustotou larev, což je charakteristickým znakem konkurence (Anholt 1990)

Nemalou hrozbu larválního stadia vážek mohou představovat parazité. Mezi parazity ohrožující larvu patří z protostomních (prvoústých) živočichů některá Nematoda (hlístice) a z říše hub kmen Microsporidie (hmyzomorky) (Škoríková a Moravec 1998). Parazitismus na larvách vážek je pravděpodobně významnou příčinou mortality a problémem v růstu tohoto stadia, ačkoliv demografické účinky parazitů byly podrobněji studovány na vážkách se stádiu dospělce. (Córdoba-Aguilar 2010).

Některé další podmínky prostředí, jako časové omezení, expozice pesticidů a vysoká teplota snižují imunitní funkci larvy (Hardersen a Frampton 1999),

(Johansson a Rowe 1999). Při laboratorním pokusu za vysoké teploty bylo zjištěno, že u larev *Chalcolestes viridis* (šídlatka velká) došlo ke vzniku nižších hladin stresového proteinu spojeného se nižší odolností proti chladu (Stoks a De Block 2011). Tyto podmínky prostředí se dále mohou přenést skrze metamorfózu do stádia dospělce. Projevem u dospělce jsou například vizuálně méně symetrická křídla, či nižší obsah tuku v těle, který je metabolickým palivem spotřebovávaným během vytrvalostního letu. (Marden 2008).

Další účinky prostředí larev s projevy, jako je svalová ultrastruktura, fyziologie a složení bílkovin ve vážkách, zůstávají prozatím utajeny (Marden 2008). Vzhledem k důkazům o určité vazbě mezi larválním a dospělým stádiem, mají podmínky prostředí larev potenciál formovat zdatnost a kondici dospělce. Dále environmentální podmínky larev ukázaly kladnou korelaci přežití dospělců do reprodukční zralosti a také počet rozmnožujících se párů (Stoks a Cordoba-Aguilar 2012).

3.1.3 Stadium dospělce

Ačkoli předchozí práce hodně objasnily faktory, které ovlivňují úspěšnost páření, víme poměrně málo o populačních procesech, které probíhají v dospělém stádiu a ovlivňují rychlost růstu populace. Míra mortality dospělých je pro většinu druhů poměrně vysoká, i přes fakt, že dospělci se dožívají z pravidla několika dní. (Córdoba-Aguilar 1994). Faktorů prostředí, které mají následný dopad na přežití dospělce, je několik, ale jen málo těch, o kterých víme dost. Dobře prozkoumanou interakcí přežití a plodnosti dospělců je napadení parazity. Odonata jsou hostiteli mnoha parazitů, jak endoparazitů, tak ektoparazitů. Napadení parazitem může být pro infikovanou vážku velmi škodlivé (Córdoba-Aguilar 2010).

Jedním z endoparazitů infikující dospělce vážek je třída prvoků Gregarinidea (hromadinky). Významnou složkou potravy, která tvoří až 75 % z celkového množství příjmu, jsou bezobratlí z čeledi Chironomidae (pakomárovití) a Ceratopogonidae (pakomárcovití). Tento hmyz je často napaden vajíčky hromadinek a ty se po pozření dospělcem dostávají do trávicí soustavy vážky. Uvnitř těla vážky pak oocyty dokončí

vývoj v dospělce a dojde k rozmnožení (Åbro 1996). Jedinci infikovaní těmito parazitickými prvky se vyskytují průměrně s nižším obsahem tuku v těle, stávají se horšími letci a v mnoha případech se snižuje úspěšnost jejich přežití (Siva-Jothy et al. 2008). Dalším významným parazitem jsou ektoparazitičtí roztoči (Acari). V hojném množství parazitují na vážkách larvy roztočů podrodu *Arrenurus* (přívěskovci). Tento podrod ektoparazitů je schopen pokrýt až 50 % těla hostitelské vážky a také si často vybírají specifické části těla, kde na hostiteli parazituje (Zawal a Buczyński 2013). Ektoparaziti vážek často snižují plodnost a úspěšnost přežití jedinců (Rolf 1999).

Další faktory prostředí, které zvyšují mortalitu a které už nepatří mezi dobře prozkoumané, jsou přítomnost a hustota predátorů na lokalitě, nepříznivé povětrnostní podmínky a nedostatek potravy. Dospělci vážek mají po metamorfóze z larvy vyčerpané zásoby tuku a mají tendenci ubývat na hmotnosti během prvních několika dnů tohoto stádia (Anholt et al. 1991). Všechny tyto environmentální podmínky mají za následek numerical effect v přenosu z dospělého stádia na následující generaci (Stoks a Córdoba-Aguilar 2012).

Zajímavé je to, že průměrná úmrtnost je rozdílná napříč pohlavím vážek. Hlavním faktorem ovlivňujícím mortalitu je rozdíl v chování samců a samic. Samice většiny druhů se zdržují většinu času dále od vodních ploch, a to vede pravděpodobně k vyšší mortalitě (Marden a Rowan 2000). Toto chování samice je nejspíše obrannou reakcí na boj samců o samice na teritoriích u vodních ploch za účelem páření (Stoks a Córdoba-Aguilar 2012). Ve skutečnosti je primárním a určujícím demografickým faktorem ve stadiu dospělce plodnost samice a to, kolikrát se samice vrátí zpět k vodní ploše a kolikrát dojde k ovipozici samice (Fincke 1982). Pohlavní buňky vážek dozrávají až ve chvíli, kdy se promění v dospělce, tyto dospělci mají po vylíhnutí vyčerpané zásoby tuku, takže počet vajíček, které může samice naklást, závisí primárně na množství potravy, kterou zkonsumuje v tomto stadiu (Richardson a Baker 1997). Není známo, do jaké míry, omezení dostupnosti potravy u samic a plodnost samice ovlivňuje demografii populací (Córdoba-Aguilar 2010).

Tato zjištění o mortalitě a plodnosti u dospělců vážek silně poukazují na to, že hustota populací dospělců má s vysokou pravděpodobností vliv při demografických procesech. Zejména soutěžení o zdroje a parazitismus, může silně záviset na hustotě populace a mít jiné projevy napříč různými druhy vážek. To by mělo být v budoucnu, z oblasti regulace populací, plodnou oblastí výzkumu (Córdoba-Aguilar 2010).

3.2 Rozdíly mezi podřády

V porovnání s mnoha jinými organismy není diverzita vážek nikterak vysoká. A ačkoliv jsou oba podřády žijící v Evropě vývojově velmi staré, jejich zástupci si zachovali poměrně unikátní vzhled (Dolný et al. 2016). Anizoptera a Zygoptera spojuje mnoho společných rysů, ale mnoho jich je také rozlišuje. Už ve stádiu vajíčka vykazují rozdíly napříč podřády. Už před vylíhnutím larvy se dá rozpoznat podřád podle morfologie vajíčka (Corbet 1962). Vajíčka Anizopter jsou především oblejší a kulatější a mají v průměru 0,5 mm. U Zygopterních vážek je vajíčko podlouhlé až válcovité a má v průměru na délku 1 mm. Druhy kladoucí vajíčka do tkáně rostlin, mají vajíčka podlouhlá, zatímco druhy, které kladou volně, mají vajíčka v rosolovitém obalu a oblého tvaru (Zelený a Hanel 2000). Z toho také plyne, že většina Zygopterních vážek klade svá vajíčka do rostlin endofyticky a většina Anizopter volně – exofyticky.

3.2.1 Morfologické rozdíly larev

Morfologické adaptace, které se u larev projevují, jsou téměř všechny spojeny s jedním ze tří procesů. Adaptace vzniká v závislosti na způsobu dýchání, lovu a obrany (Corbet 1962). U Anizopterních vážek jsou larvy v porovnání se Zygoptery výrazně robustnější (Příloha č. 1). Na konci těla na zadečku je anální pyramida, která se skládá z několika trnových struktur a je bez kaudálních lamel (Dolný et al. 2016). Některé druhy používají anální pyramidu jako zbraň (Corbet 1962). Žábry se nacházejí laterálně po stranách exuvie Anizopter a často se v těchto místech vyskytují trny, které

slouží k obraně před predátory. Dorsální i laterální trny slouží jako sekundární obrana proti rybám.

Zygopterní larvy jsou oproti Anizopterním štíhlé, drobnější a výrazně protáhlejší (Příloha č. 1). Hlavním determinačním znakem jsou 3 (vzácně 2) kaudální lamely na konci abdomenu (Corbet 2004). Tyto přívěsky jsou doplňkovým dýchacím zařízením, které se stává důležitým pro přežití při kriticky nízkém prokysličení vody (Corbet 1962). Jejich další význam také nejspíš souvisí s autotomií. Lamely pravděpodobně slouží jako sekundární obrana proti útoku ryb (Dolný et al. 2016).

3.2.2 Morfologické rozdíly dospělců

Po posledním instaru se larvy mění v dospělé a znaky, které nesly jako larvy, se částečně promítnou i do dospělého stádia. Mezi tyto přenesené morfologické znaky lze řadit proporce těla. Různokřídlice jsou mohutnější a v průměru větší, zatímco dospělci stejnokřídlic jsou štíhlí a drobnější. Mezi znaky, které mají tyto podřády společné, patří relativně velká hlava s velkýma složenýma očima vzhledem ke zbytku těla (Corbet 1962). U Anizopter, na rozdíl od Zygopter, tyto složené oči překrývají téměř celou hlavu a téměř u všech čeledí, se vzájemně dotýkají (Dolný et al. 2016). Anizoptera mají dva páry stejně dlouhých morfologicky rozrůzněných membránovitých křídel se silnou bází na hrudi a bohatou žilnatinou. Spletitá a složitá síť žilek dodává křídům sílu a pružnost (Corbet 2004). Při odpočinku dospělce Anizopter jsou křídla vždy rozevřená (Příloha č. 2).

Zygoptera mají vzhledem k poměru těla také velké oči, ale jejich oči jsou oddělené a jsou uloženy po stranách hlavy (Dolný et al. 2016). Křídla Zygopter jsou stejně dlouhá, a i jejich morfologie je podobná. Křídla jsou s méně bohatou žilnatinou a výsledkem je pomalejší let vážky (Corbet 2004). Při odpočinku většina dospělých zástupců Zygopter skládá křídla k sobě (Příloha č. 2) (Dolný et al. 2016).

3.3 Habitaty

Odonata jsou okřídlený hmyz, který se vyskytuje v relativní blízkosti především sladkých vod. Existují i druhy prodávající část vývoje v brakické vodě. Druhy jako *Aeshna mixta* (šídlo pestré) a *Ischnura elegans* (šidélko větší), jsou tolerantní k mírnému zasolení prostředí (Obenberger 1958). Odonata, jako hemimetabolní skupina, v průběhu jednotlivých fází jejich CLC vykazuje různé nároky na prostředí (Stoks a Cordoba-Aguilar 2012). Stádium larvy má úzkou vazbu na vodní prostředí, zatímco dospělci pobývají v typicky terestrických biotopech a nezdívka i ve větších vzdálenostech od vodního prostředí (Dolný et al. 2016). Většina druhů vážek je schopná se v dospělém stádiu vzdalovat od vodních ploch, a to v řádu jednoho, až několika kilometrů (Córdoba-Aguilar 2010). Přítomnost většího počtu imag v určitém prostředí však zpravidla nebývá náhodná, i když vazba dospělců vážek k obývaným stanovištím je v porovnání s larválním stádiem přece jen méně determinovaná (Dolný et al. 2016). Jedním z hlavních environmentálních rysů, které vymezují distribuci stanovišť, je rozdíl mezi tekoucími a stojatými vodami. A proto také dělíme habitaty vážek na lentické a lotické vodní stanoviště. Tyto habitaty se mezi sebou liší v mnoha ohledech (Sternberg 1998). V evolučním časovém měřítku jsou vývoj a probíhající děje na lotických stanovištích považovány za předvídatelnější než na lentických stanovištích (Ribera et al. 2003). Například původ některých říčních systémů v horách střední Evropy sahá až k mezozoiku (Hof et al. 2006). Naproti tomu lentická stanoviště jsou v průměru mladší než lotická stanoviště. Mnoho větších jezer v Evropě pochází ze čtvrtohor z pleistocénu (Sternberg 1998). Menší lentická stanoviště mohou vyschnout a vytratit se během několika desetiletí (Hof et al. 2006). Jsou i druhy, které potřebují pouze omezené množství vody. Mezi lentické stanoviště se řadí také periodické tůně a některé druhy se vyvíjejí primárně na těchto stanovištích (Córdoba-Aguilar 2010). Mezi tato stanoviště drobných periodických vod řadíme pluviotelmy¹⁰, dendrotelmy (kmeny stromů), fytotelmy (listy rostlin) či litotelmy (skalní útvary) (Dolný et al. 2016). Periodické tůně jsou osidlovány zejména druhy,

¹⁰ Pluviotelmy – lesní a luční periodické tůně napájené dešťovou nebo sněhovou vodou

kteře jsou citlivé na některé negativní faktory, jako je přítomnost predátorů nebo nedostatek kyslíku. V tůních dochází k výraznému prokysličení právě díky pravidelnému vysychání (Thorp a Rogers 2018). Existuje dokonce několik exotických druhů čeledi Megalagrion, kterým k vývoji stačí pouze listová hrabanka s vysokou relativní vlhkostí (Polhemus 1993).

Podmínky lotických a lentických stanovišť jsou od sebe velmi odlišné. Hlavním rozdílem je doba zadržení vody a rychlosti proudění. Doba zadržení vody v lentickém ekosystému je v průměru deset let a u lotických ekosystémů v průměru dva týdny (Wetzel 2001). Další faktory, které můžou distribuovat vážky na odlišná stanoviště, jsou tepelné vlastnosti prostředí, zákal a míra prosvětlení, obsah živin, hodnota pH a míra prokysličení vody (Seidu et al. 2019). Díky vlastnostem molekulových částic vody mají tyto faktory jiné vlastnosti na lotických a lentických stanovištích (Kalff 2002). Fyzikální, chemické a biologické vlastnosti lentických a lotických ekosystémů, jsou uvedeny v tabulce (Příloha č. 3). Fyzikálně-chemické vlastnosti dělají z vodních ploch unikátní stanoviště. Voda působí jako ochrana proti mnoha náhlým výkyvům prostředí, takže životní podmínky ve vodním prostředí jsou oproti suchozemským stanovištím konstantní a lépe předvídatelné (Lampert a Sommer 2007). Struktura vody se dramaticky mění, v důsledku teploty. Při teplotách vyšších než 4 °C převažují účinky tepelné roztažnosti a hustota neustále klesá. Tato zvláštnost, že voda má maximální hustotu při 4 °C než při nejnižší teplotě, se označuje jako anomálie hustoty vody. Bez této anomálie by nejchladnější voda klesala v zimě na samotné dno a způsobila by komplexní zamrznutí vodní plochy (Hutchinson a Edmondson 1957).

Voda je také vynikající rozpouštědlo. Rozpuštěné plyny ve vodě pocházejí ze vzduchu nebo z metabolických aktivit organismů ve vodě. Mezi specifickým plynem a vodou se vyvíjí difúzní rovnováha. Řešení a transport plynů a iontů jsou velmi důležitými faktory prostředí pro vodní organismy (Lampert a Sommer 2007)

3.3.1 Lentická stanoviště

Distribuci druhů vážek vymezuje jejich preference osidlování různých typů stanovišť a to určuje především rozdíl mezi charakteristikou habitatů tekoucích a stojatých vod (Córdoba-Aguilar 2010). Lentická stanoviště osidluje oproti lotickým výrazně více druhů, což platí jak globálně, tak na úrovni jednotlivých regionů (Dolný et al. 2016). Nejlépe rozumíme faktorům určujícím distribuci druhů mezi stojatými vodními habitaty z pohledu stálosti hladiny. Od nejméně stálých dočasných tůní, jarních rybníků, které každoročně vysychají, až po velká jezera, která jsou relativně stálá. Pokud stanoviště stojatých vod v průběhu roku vyschne, všechny larvy přítomné v době vyschnutí zahynou. Z tohoto důvodu je frekvence vysychání vodní plochy určujícím faktorem vymezující distribuci druhů na různá stanoviště (Córdoba-Aguilar 2010). Některé skupiny mají díky přirozenému výběru vlastnosti, které jim umožňují obývat tyto dočasné vody. Například diapauza vajíček mnoha druhů zygopterních vážek *Lestes* (šídlatky) (Sawchyn a Church 1973). Většina evropských vážek je alespoň fakultativně vázána právě na stojaté vody a na specifika dílčích mikrohabitatů, tj. vliv přítoku a odtoku u rybníků a přehradních hrází, přítomnost určitého typu vegetace nebo určitého rostlinného taxonu (Dolný et al. 2016).

Podmínky lentických stanovišť se liší od podmínek panujících na tekoucích vodách. Světlo proniká pouze do určité hloubky, v závislosti na zákalu. Teplota se mění sezónně a s hloubkou (Wetzel 2001). Mezi fyzikální vlastnosti těchto stanovišť patří stratifikace vodní nádrže. Stratifikace je vytvořena rozdílem v hustotě vyplývající z diferenciálního ohřevu stojatých vod. Při nízké teplotě či při silných větrech v případě mělkých vod, ke stratifikaci nedochází (Lampert a Sommer 2007). Stabilita stratifikace vody roste se stoupající teplotou (léto), z důvodu tepelné odlišnosti ve hmotnosti a hustotě vody. Proudění vzduchu může ovlivnit pouze hladinu a v těchto případech už nemá takovou sílu, aby mezi sebou vrstvy promíchalo (Wetzel 2001). Tím vznikne typický teplotní profil stratifikovaného jezera se dvěma oddělenými vodními sloupci, teplým epilimnionem a studeným hypolimnionem.

Tyto úrovně odděluje zóna s největší změnou teploty, známá jako metalimnion (Lampert a Sommer 2007).

Dalším fyzikálním faktorem ovlivňující lentické habitaty je míra pronikajícího světla (Seidu et al. 2019). Hloubka průniku světla je dána mírou zakalení vody, koncentrací řas a rozptýlenými látkami a částicemi (Lampert a Sommer 2007). Hloubka průniku světla rozděluje jezero do trophogenické zóny a tropholytické zóny a udává, do jaké hloubky jsou schopné žít makrofyty, kde hledají některé druhy vážek úkryt (Seidu et al. 2019). Světlo určuje primární produktivitu fytoplanktonu jezera a následně určuje hloubku průniku světla (Kalff 2002).

S mírou prostupnosti světla úzce souvisí obsah kyslíku ve vodě. Množství kyslíku na lentických stanovištích závisí na míře kontaktu hladiny s atmosférickým kyslíkem a na oběhu a mísení vody (Wetzel 2001). Produkce kyslíku obvykle převládá v osvětlené úrovni vody a spotřeba kyslíku ve formě rozkladu organických látek klesá ke dnu, kam světlo neproikne (Lampert a Sommer 2007). Vzhledem k tomu, že je pouze malá část vody v tomto stanovišti v přímém kontaktu s atmosférou a z důvodu rozkladu, ke kterému dochází aktivně především v dolní části, je v lentických ekosystémech, v porovnání s lotickými relativně nízký obsah kyslíku (Wetzel 2001).

Míra prostupnosti světla má také vliv na snižování, či zvyšování kyselosti (Davie 2008). Hodnota pH v trophogenické vrstvě je jiná než v neosvětlené zóně. Fotosyntetizující řasy a makrofyty snižují množství CO₂, čímž se zvýší pH. Naopak v hlubších vrstvách, roste podíl látek CO₂ a CaCO₃ a tím se má hodnota pH tendenci snižovat (Kalff 2002).

Určitý vliv na výběr stanoviště může mít obsah nerozpuštěných látek, které můžeme dělit do různých typů v závislosti na původu (Lampert a Sommer 2007). Autochtonní součást látek pochází hlavně z růstu řas a makrofyt. Nepůvodní organická hmota je produktem rašeliny, rozkladu spadaneho listí a jiné vegetace (Wetzel 2001).

Jedním z typů lentických stanovišť jsou slepá ramena a záplavové mokřadní oblasti. Toto stanoviště obývá mnoho druhů a jedním z nich je v ČR zákonem chráněný druh *Leucorrhinia caudalis* (vážka široká) (Zelený a Hanel 2000).

Plůdkové rybníky jsou příkladem lentického biotopu s pestrá odonatofaunou (Příloha č. 4). Lze zde najít druhy jako *Lestes dryas* (šídlatka tmavá), *Sympetrum depressiusculum* (vážka rumělková), *Sympetrum pedemontanum* (vážka podhorní), *Leucorrhinia albifrons* (vážka běloústá), *Leucorrhinia pectoralis* (vážka jasnoskvrnná) (Dolný et al. 2016).

Cordulia aenea (lesklíce měděná) je stagnofilní druh obývající různé typy stojatých vod, biotopy, které preferuje, jsou bohatě zarostlé mezotrofní vody a také zatopené pískovny a šterkovny (Holuša a Mückstein 2007) (Příloha č. 5).

Faktor mající významnou roli při vymezení rozšíření vážek nejen na stojatých vodách je predace (Power 2006). Mezi taxony vážek jsou druhy, které jsou přizpůsobeny k soužití s rybími predátory. Obvykle je jejich pohyb pomalejší, což je účinné proti dravým rybám, ale neúčinné proti predáčnímu tlaku jiných vážek (Stoks a McPeck 2003). *Coenagrion lunulatum* (šídélko jarní) je stagnostolní druh, který snese predáční tlak ryb, a lze ho najít na menších rybnících s extenzivními rybochovnými aktivitami (Dolný et al. 2016). Naproti tomu jsou druhy, které zvolily taktiku vyšší aktivity a rychlejšího pohybu. Tyto druhy jsou pak více odolné proti predaci jiných dravých vážek, nikoli však proti dravým rybám (Stoks a McPeck 2003a). Evoluční studie ukázaly, že tyto behaviorální rozdíly mezi taxony jsou výsledkem adaptivních evolučních reakcí na koexistenci s těmito typy predátorů (Stoks a McPeck 2006). Predátoři vážek byli silnými činiteli přirozeného výběru v evolučních dějinách Odonat a zůstávají významnými zdroji úmrtnosti, které dnes vymezují distribuci druhů na stanoviště (Córdoba-Aguilar 2010).

3.3.2 Lotická stanoviště

Tekoucí vody jsou v současnosti z hlediska ohrožení vodní fauny, včetně vážek, výrazně rizikovější než vody stojaté (Dolný et al. 2016). Ač jsou lotická stanoviště evolučně starší a předvídatelnější, zejména pro larvy vážek představují více extrémní podmínky (Hof et al. 2006). Výběr habitatu může být ovlivněn několika faktory, ať už je to druhové složení litorálu, přítomnost predátorů a jejich druh, či míra

prokysličení. Faktory odlišující lotická stanoviště od lentických, jsou uvedeny v tabulce (Příloha č. 3). Proudící voda je hlavním znakem, který odlišuje tento typ biotopu od lentických stanovišť (Davie 2008). Konstantní mísení proudící vody eliminuje všechny vertikální gradienty, jako je teplotní stratifikace, vyjma prostupnosti světla (Lampert a Sommer 2007). Pro organismy, které se nepohybují a nemají přichytná zařízení, může mít proudící voda silně negativní následky. Tyto organismy jsou unášeny po proudu, bez možnosti vrátit se na jejich původní stanoviště. Proud je silný selektivní činitel, na který musí být organismy přizpůsobené (Davie 2008). Kolísající průtok vody je další silnou selektivní silou v tocích. Extrémním průtokem, při povodních, se může mechanicky narušit charakter dna a to může mít katastrofální dopad na populaci (Lampert a Sommer 2007). Síla průtoku je také zodpovědná za strukturování koryta a za jeho následnou kolonizaci organismy (Power 2006). To znamená, že rychle tekoucí bystřiny mají dno, které se skládá především z velmi hrubého kamenitého materiálu, zatímco dno tišších spodních toků, má písčité až bahnitý charakter (Lampert a Sommer 2007).

S proudem vody se mění také tepelné vlastnosti vody (Seidu et al. 2019). Teplota díky neustálému pohybu a mísení vody nemá teplotní rozvrstvení jako lentická stanoviště (Lampert a Sommer 2007). Místo toho, proudy obvykle mají od počátku do konce podélné teplotní gradienty. Prameny mají velmi stálou, ale nízkou teplotu (Hynes a Lund 1971). Teplo ovlivňuje sluneční světlo a střídání dne a noci. Tento vliv je znát nejvíce na malých potocích, které se přes den v průběhu odpoledne ohřejí na maximum a poté se ochlazují, dokud nedosáhnou nejnižší teploty pozdě v noci. Tyto malé potoky se mohou teplotně v létě lišit až o více jak 6 °C a to je ve stálosti teploty výrazně odlišuje od lentických stanovišť (Lampert a Sommer 2007). Teplotu vody tedy do jisté míry určuje sluneční světlo a pronikání světla do tekoucích vod je silně ovlivněno mírou zakalení vody (Wetzel 2001).

Jedním z prediktivních fyzikálních faktorů lotických stanovišť, které mohou omezit distribuci druhů podél říčního kontinua je, do jaké míry je tekoucí voda prokysličená (Apodoca a Chapman 2004). Obsah nasycení rychle proudících bystřin se může vzácně blížit až 100 % relativního prokysličení. Charakteristické je, že míra

nasycení kyslíkem, tak jako teplota vody, se mění v průběhu podélného vodního profilu (Lampert a Sommer 2007). Voda v pramenech má zpravidla nejnížší obsah kyslíku. U této čerstvě vyvěřelé podzemní vody dlouho nedošlo ke kontaktu hladiny s atmosférou. Tento deficit se rychle vyrovnává s narůstající rychlostí proudu (Hynes a Lund 1971). S klidnějším proudem je také patrná změna obsahu kyslíku v průběhu dne a noci. Přes den se na produkci kyslíku podílejí fotosyntetizující řasy a vodní rostliny. Naopak v noci se kyslík spotřebovává při rozkladu po proudu jdoucí napadané organické hmoty (Lampert a Sommer 2007).

Výběr stanoviště může ovlivnit samotná charakteristika koryta. Biotopy s širším korytem řeky a nižším zastoupením vegetace v litorálu, primárně nejsou hojně osídlovány vážkami (Askew 2004). Spolu s průběhem říčního profilu se také mění mnoho dalších fyzikálních a biologických faktorů (Power 2006).

Specializované druhy vážek se vyskytují ve všech úsecích podélného profilu říčních systémů, od pramenných stružek, vlastního pramene až po veletoky (Dolný et al. 2016). Naopak mnoho taxonů vážek vyžaduje určité rysy stanoviště a typicky obývá specifické úseky toků (Córdoba-Aguilar 2010). Na pramenných chladných stružkách a navazujících lesních potůčcích lze typicky nalézt krenofilní¹¹ druh vážky *Cordulagaster bidentata* (páskovec dvojzubý) (Příloha č. 6). Na tomto stanovišti lze také najít dalšího páskovce *Cordulagaster boltonii* a to pokud je už dno vodního toku hlubší a dno pokryto písčitém substrátem (Dolný et al. 2016). Druh *Calopteryx splendens* se vyskytuje po celé délce tekoucích vod vyjma prameniště. Vyhýbá se stinným habitatům a vyžaduje členitý břeh s odkrytým břehem s odhalenými kořeny stromů a s dostatkem vzrostlé vegetace (Apodoca a Chapman 2004). Druh obývající šterkonosné, divoce větvíci se toky, hostí například druh *Onychogomphus forcipatus* (klínatka vidlitá) (Příloha č. 7) (Dolný et al. 2016). Vážky z čeledí Coenagrionidae (šidélkovití) a Libellulidae (vážkovití) jsou charakteristickými obyvateli stanovišť pomaleji tekoucích vod s bohatou vegetací a velkým zastoupením makrofytů (Hofmann a Mason 2005). Pramenité,

¹¹ krenofilní – s úzkou vazbou na pramenné vody

meandrující řeky, na písčivcovém sedimentu, zejména řeky v úseku metaritrón-hyporitrón, tak i větší řeky v úseku hyporitrón-epipotamon, jsou typickým biotopem naturové vážky *Ophiogomphus cecilia* (klínatka rohatá) (Dolný et al. 2016).

Biologickým faktorem, který vymezuje distribuci druhů na konkrétní stanoviště jsou predátoři. Ryby, ale také kanibalistické vážky hrají podstatnou roli při rozšíření některých druhů na lotických habitatech (Power 2006). Výběr stanoviště může být ovlivněn typem rybního predátora. Příkladem je *Ophiogomphus cecilia* (klínatka rohatá), která si habitat vybírá v úseku lipanového a parmového pásma (Dolný et al. 2016).

V porovnání se stojatými vodami jsou lotická stanoviště z hlediska znalostí méně prozkoumaná než lentická, a údaje o druzích obývajících tento typ habitatu jsou ovlivněny nedostatkem údajů (Piglia et al. 2017). Bylo zjištěno, že druhové spektrum odonatocenóz biotopů nezávisí ani tolik na původu nebo velikosti vodní plochy, ale daleko více na pokročilosti sukcesního stádia vodní a litorální vegetace, na znečištění vody a na míře predáčnického tlaku (Dolný et al. 2016). O ekologických faktorech, které omezují distribuci druhů konkrétního typu stanoviště, toho nevíme mnoho (Hof et al. 2006). Nicméně z výše uvedených důvodů mají lentické druhy větší sklon k rozptýlu než lotické druhy. Zvýšená tendence k disperzi může zase vést k většímu rozsahu druhů (Dynesius a Jansson 2000). Přestože máme významné pozorovací důkazy o dopadech těchto faktorů na distribuci vážek, nebyly provedeny téměř žádné experimentální testy (Hof et al. 2006). Význam některých vlastností druhu a vnějších faktorů, jako je rozptýl, fenologie nebo relativní predáčnický tlak na jednotlivá vývojová stádia, je velmi proměnlivý a lze jej kvantifikovat pouze v lokálním měřítku v rámci jednotlivých populací (Dolný et al. 2016).

3.4 Diverzita a glaciální historie v Evropě

Rozšíření superrodiny¹² a rodiny odonat odrážejí dokonce už dávné procesy vikarizace¹³ (Sternberg 1998).

Některé rody a druhy mají širokou působnost, jiné jsou naopak pouze lokální. Několik druhů vážek jsou pozoruhodné svou schopností migrovat na velké vzdálenosti. Tímto dnes žijícím druhem s neobyčejnými letovými dosahy a se silnou migrační schopností je například druh *Pantala flavescens*. Tato vážka je schopná letět přes tisíce kilometrů a překonat dokonce i oceány (Buczyński et al. 2014). Do našich zeměpisných šířek tak míří populace vážek, které se vylíhly až v povodí Nilu. Tyto vážky se zde mohou rozmnožovat, však jejich larvy v našich podmínkách zpravidla nejsou schopny přečkat zimu, a proto až na výjimky hynou (Koleček 2019). Některé skupiny jsou specializované na lotická stanoviště na potoky nebo řeky, jiné na rybníky a jiné na stojaté vody a další na bažinatá místa (Rowe a Trueman 2009).

Ve velké míře současnou diverzitu evropských vážek ovlivnila poslední glaciální a postglaciální historie. Během chladnějších období pleistocénu bylo mnoho druhů severní polokoule nuceno posunout svůj areál na jih (Lister a Stewart 2001). V průběhu pleistocénu (stejně jako holocénu) fungovala orientace východních a západních hlavních pohoří jako rozptylová bariéra nejen pro živočichy ale i rostliny. Existují důkazy, že tyto bariéry způsobily vymírání druhů tím, že zabránily severním druhům proniknout do jižních refugií. Například nízký počet dřevin vyskytujících se v Evropě ve srovnání se Severní Amerikou je interpretován jako důsledek vyhynutí mnoha druhů vážek (Woodward 1989).

V případě, že druh nevyhynul v důsledku izolace, své působiště přesouvá. V Evropě v posledním glaciálu v pleistocénu, byly druhy vytlačeny ledovcem a chladnými podmínkami, postupně emigrovali blíže na jih k mediteránu za příznivějším klimatem. V teplejším období pleistocénu druhy znovu kolonizovali jejich dřívější areály (Ribera a Vogler 2000).

¹² superrodina – evolučně spjatá rodina

¹³ vikarizace – jev, geograficky oddělující populace, vycházející z vývoje země. Tyto populace, mají společného předka a odlučuje je většinou, fyzická bariéra jako je moře, pohoří.

Poslední interglaciál, neboli holocén, je nejmladší geologické období čtvrtohor trvající do dnes, které probíhá již zhruba 10 000 let (Ložek 1993). S příchodem holocénu a ústupem ledovce došlo ke zpětnému osidlování. Rychlost rekolonizace závisí na geografickém uspořádání konkrétní oblasti. Mezi Evropou a Severní Amerikou existují zásadní rozdíly v geografické orientaci pohoří. V Evropě jsou pohoří orientována od západu na východ, zatímco v Severní Americe jsou orientována z jihu na sever. Tyto rozdíly měly silný vliv na rozdílnou biogeografii¹⁴ těchto kontinentů (Woodward a Adams 1989).

Ve Střední Evropě se invaze vážek vymezuje pouze na několik migračních tras a to díky probíhajícím změnám v topografii v průběhu postglaciální doby. Údolí Rýna mezi Bodamským jezerem a Waldshutem, plnilo funkci bariér, zatímco důležitou roli jako „mosty“ při jejich překonávání hrály geotektonické deprese, jako je „Ženevská brána“, „Burgundianská brána“ a „Moravská brána“.

Rozsah zpětné imigrace vážek do střední Evropy závisel na jedné straně na vzdálenostech, které musely překonat ze svých dosavadních útočišť a na straně druhé, na různých klimatických obdobích, které v holocénu probíhají, Preboreální, Boreální, Atlantické, Subboreální a Subatlantické doby (Sternberg 1998).

Vzhledem k tomu, že hory představují překážky v rozptylu a vzhledem k orientaci pohoří v Severní Americe a Evropou, rekolonizace severních oblastí v Severní Americe probíhala v kratším období než rekolonizace v Evropě (Rehn 2003). V důsledku toho se v boreálních a arktických regionech Severní Ameriky vyskytuje více lotických druhů než v evropských regionech (Hof et al. 2006).

S ohledem na ekologii a chování vážek se předpokládá princip aktuálnosti, tedy že ekologické nároky jednotlivých druhů vážek byly stejné, bez ohledu na rozdíl ve specializaci (dokonce i po celou dobu postglaciální) a měly rozhodující vliv na jejich šíření. To platí zejména pro klimatické (teplotní) parametry. Od té doby se chování při migraci nezměnilo (Sternberg 1998). Následná postglaciální kolonizace je zřejmě přímým odrazem současné diverzity (D'Aguilar a Dommanget 1998).

¹⁴ biogeografie – rozdělení biodiverzity v prostoru a čase

3.4.1 Diverzita skupin dle původu

Jednotlivé druhy lze zařadit podle jejich původu a současné působnosti a podle klimatických nároků do několika skupin.

Atlanto-středomořská skupina

Atlanto-středomořskou skupinu charakterizuje dnešní rozšíření v západním Středomoří v oblasti jihozápadní Evropy a severozápadní Afrikou. Pouze 6 druhů z původních 12 zde přežilo dobu ledovou (Sternberg 1998). Z druhů specializovaných na tekoucí vody to jsou *Coenagrion mercuriale* (šidélko přilbovité), *Gomphus simillimus* (klínatka žlutá), *Gomphus pulchellus* (klínatka západní), *Onychogomphus uncatus* (klínatka žlutořitná), *Oxygastra curtisii* (lesklíče čárkovaná) a z druhů lentických *Coenagrion scitulum* (šidélko huňaté) (Příloha č. 8) (Ortega et al. 2016). Přítomnost dalších druhů je pouze odrazem emigrace jiných druhů v důsledku doby ledové (Sternberg 1998).

Holomediterránská skupina

Početnější autochtoní skupinou je skupina holomediterránských druhů. Tyto druhy jsou většinou rozšířeny po celém Středomoří. Nacházejí se především podél evropského středomořského pobřeží a dále v severní Africe jako je Maroko, Tunisko a Alžírsko. Tato skupina zahrnuje 13 druhů, z nichž některé byly ještě z poloviny minulého století nedílnou součástí střeoevropské fauny a pravděpodobně dříve také druhy běžné (Sternberg 1998). Z lotických druhů je to druh *Orthetrum brunneum* (vážka hnědoskvrnná) (Příloha č. 9). Většina druhů z této skupiny jsou druhy lentické: *Lestes barbarus* (šidlatka brvnatá), *Sympecma fusca* (šidlatka hnědá), *Aeshna mixta* (šidlo pestré), *Orthetrum cancellatum* (vážka černořitná), *Sympetrum sanguineum* (vážka rudá), *Sympetrum striolatum* (vážka žíhaná), *Sympetrum fonscolombii* (vážka jarní), *Anax imperator* (šidlo královské), *Anax ephippiger* (šidlo hnědé),

Sympetrum meridionale (vážka jižní), *Aeshna affinis* (šídlo rákosní) a *Crocothemis erythraea* (vážka červená) (Ortega et al. 2016).

Ponto-středomořská skupina

Další skupinou je Ponto-středomořská skupina, která skýtá celkem 6 druhů. Na základě původního distribučního centra na území Balkánu a Malé Asie jde až o 7 druhů. Všechny druhy pravděpodobně jsou dnes žijící refugia tohoto území. (Sternberg 1998). Na lotických stanovištích z této skupiny můžeme najít druh *Coenagrion ornatum* (šidelko ozdobné), *Calopteryx splendens* (motýlice lesklá) a vzácně *Cordulegaster bidentata* (páskovec svojzubý), který je v České republice jedinou krenofilní vážku (Příloha č. 10) (Dolný et al. 2016). Tento páskovec není typickým druhem ponto-středomořského typu, přesto by pro účely zjednodušení měl být k této skupině přiřazen. (Sternberg 1998). Druhy upřednostňující stojaté vody: *Ischnura pumilio* (šidélko malé), *Libellula depressa* (vážka ploská), *Orthetrum albistylum* (vážka bělořitná) a *Anax parthenope* (šídlo tmavé) (Dolný, et al. 2016).

Ponto-kaspická skupina

Druhy tohoto typu ustoupily během pleistocénu do oblasti Kavkazu mezi Černým a Kaspickým mořem. Zpětná kolonizace těchto druhů pravděpodobně začala poměrně brzy a to pravděpodobně během období boreální invaze (Sternberg 1998). Na jedné straně mnoho druhů setrvalo na přechodném stanovišti nebo se rozšířilo, a to do celé Evropy a jižního Ruska. Byly také schopny kolonizovat vzdálené ostrovy jako je Anglie a Irsko. Jejich osídlení na ostrovech poukazuje na existenci pozemních mostů k těmto ostrovům a na absenci konkurenčních druhů. Tato skupina vážek je tolerantní vůči kontinentálním podnebím, což jim umožnilo zahájit invazi dlouho před klimatickým optimem Atlantského oceánu (Sternberg 1998). Z této skupiny jsou to pouze druhy lotické, a to *Gomphus vulgatissimus* (klínatka obecná) a druh *Onychogomphus forcipatus* (klínatka vidlitá) (Příloha č. 11) (Dolný et al. 2016).

Euroasijská a sibiřská skupina

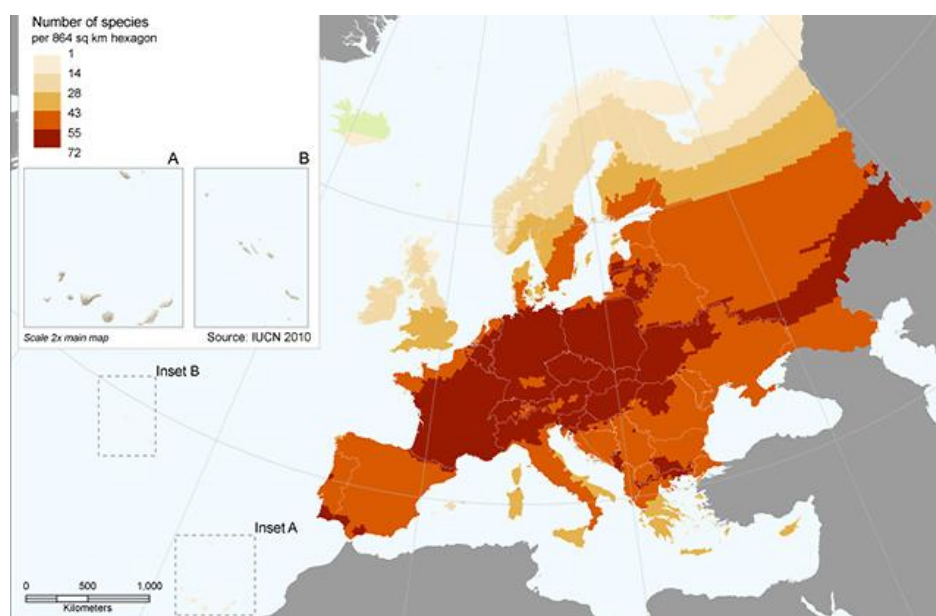
Skupina zahrnuje většinu středoevropských druhů. Druhy euroasijské a sibiřské mají dnes své hlavní rozšíření v severní a střední Evropě. Jsou to pozůstatky dřívějšího tahu na západ. V jižní střední Evropě jsou euroasijské druhy lokálně rozmístěny. Naopak na západní Evropě můžeme pozorovat izolované pozůstalé relikvie. Druhy této skupiny jsou klimaticky náročnější, jejich rekolonizace pravděpodobně nastala během teplejšího Boreálu a dosáhla svého maxima s nástupem Atlantiku (Sternberg 1998). Z lotických druhů je to *Ophiogomphus cecilia* (klínatka rohatá). Z lentických jsou to druhy *Sympecma paedisca* (šídlatka kroužkovaná), *Coenagrion lunulatum* (šídélko jarní), *Aeshna grandis* (šídlo velké) (Příloha č. 12) (Dolný et al. 2016). Z druhů této skupiny, obývající rašelinná stanoviště je to *Nehalennia speciosa* (šídélko lesklé) která je zároveň nejmenší vážkou Evropy.

Dalším ovlivněním mezi diverzitou skupin lotických a lentických taxonů na různých kontinentech by mohl mít výběr stanoviště podle zeměpisné šířky (Hof et al. 2006). Mohlo by však existovat alternativní vysvětlení zvýšení podílu lentických druhů s rostoucí zeměpisnou šířkou. Zejména z toho důvodu, že mohou být lentická stanoviště dispoziční ve větších zeměpisných šířkách. Například činností ledovců způsobující deprese, které se naplňují vodou. Bohužel v současné době nemáme žádná data, pomocí kterých by bylo možné toto alternativní vysvětlení otestovat. Zejména velké množství malých a středních vodních stojatých ploch na velké geografické měřítko je hlavní překážkou otestování této hypotézy (Ribera et al. 2003).

4 Metodika

4.1 Sběr dat

Předmětem sběru dat bylo celé území Evropy. Byla použita data z dostupné databáze vlastností (traitů) evropských druhů vážek dragons-database.eu. Tato databáze je projektem České zemědělské univerzity v Praze, která poskytuje data o morfologii a životní historii jednotlivých druhů vážek na základě dostupných publikovaných zdrojů v knihách a vědeckých člancích (WOS, Scopus).



Obrázek č. 1 – Druhová rozmanitost vážek na Evropském kontinentu (<https://biodiversity.europa.eu/topics/species/dragonflies>)

V programu Excel byly vytvořeny dva seznamy všech evropských vážek rozdělené podle zařazení do podtřídy podle dostupné internetové databáze evropských vážek DragonflyPix.com (Příloha č. 13, Příloha č. 14). U všech druhů byla do tabulky zapsána informace o minimální a maximální velikosti těla. Z minima a maxima velikosti byla spočítána střední hodnota velikosti těla. Následně byly druhy rozděleny podle typu stanoviště která osidlují, na lotické a lentické. Druhy, které osidlují jiná

nebo obě stanoviště, nebyly do analýz zařazeny. Následně byla do tabulky zaznamenaná informace o tom, zda jsou informace o vlastnostech u daných druhů dostupné.

Na základě dostupnosti dat a preference stanoviště byly vybrány u zygopterních vážek všechny druhy lotických druhů a k nim stejný počet lentických druhů, které měly podobnou velikost těla. U podřádu Anizoptera byl vybrán vzorek o maximálním počtu lotických druhů s rozptylem délky těla do 2 cm. K lotickým druhům byl vhodně vybrán stejně velký vzorek lentických druhů s podobným rozptylem velikosti těla. Následně byl vytvořen dokument v programu Excel, kde byly zaznamenány vlastnosti (traits) u druhů, které budou součástí analýzy ekologických vlastností a také vizualizace v podobě grafů (Příloha č. 15, Příloha č. 16). Do analýzy u datasetů u obou podtříd bylo zahrnuto celkem šest proměnných. Proměnná „type“ je kategoriální (kvalitativní) o dvou kategoriích, lotic a lentic a vyjadřuje preferenci osídlování habitatů. Proměnná „distribution“ je kategoriální a nabývá hodnot od 3 do 7, které charakterizují kategorie míry rozšíření druhu (3 – rare, 5 – local, 7 – very widespread). Proměnná „dispersal“ je kvantitativní na poměrové škále. Hodnoty měření jsou u datasetu Zygoptera od 1,44 do 3,19 a u datasetu Anizopter od 1,8 do 3,47. Tento prediktor charakterizuje relativní disperzní schopnost druhů založenou na odhadu odborníků (na relativní škále). Proměnná „larva“, která popisuje střední hodnotu délky larválního stádia, je kvantitativní. Tato proměnná udává střední hodnotu délky larválního vývoje uvedenou v měsících. U této proměnné škála nabývá hodnot u Zygopterních vážek od 2,5 do 24 a u Anizopterních 3,5 do 42. Proměnná „flight“ je kvantitativní vyjadřující periodický výskyt druhu v letové fázi dospělého vedený v měsících. Nabývá u datasetu Zygoptera hodnot od 2 do 5 a u Anizopter od 1,5 do 4,5. Proměnná „species“ je kategoriální a udává druh, ke kterému byla data o ekologických vlastnostech sesbírána.

Popis jednotlivých proměnných je zpracován v tabulce (Příloha č. 17). Pro zjednodušení nahrávání dat do programu pro analýzu, byly oba datasety převedeny z formátu Sešit Excelu (xlsx.) do textového formátu (txt.).

4.2 Zpracování dat

Analýza ekologických vlastností a vizualizace dat proběhla v programu R studio (R Development_Core Team, 2019)

Protože data nemají normální rozdělení, byl použit zobecněný lineární model (GLM) s binomickou distribucí. Zobecněný lineární model GLM je logistický model.

$$glm(Y \sim x_1 + x_2 + \dots + x_n, family = binomial)$$

Y je označení vysvětlované proměnné, která je v případě mé práce typ stanoviště (lotic x lentic). Část $x_1 + x_2 + \dots + x_n$ značí vysvětlující proměnné. Mezi tyto vysvětlující proměnné jsem zařadila traits, které zahrnují, jak larvální, tak i dospělé stadium vážek. Příkaz $family = binomial$ popisuje závislou proměnnou jako binomickou.

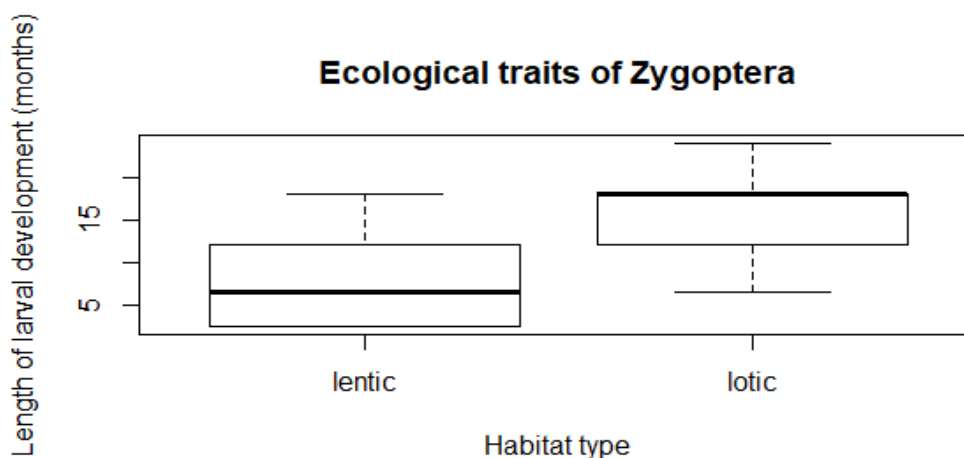
Cílem bylo analyzovat rozdíly ekologických traitů v závislosti na typu stanoviště (lotic / lentic). Statistická otázka byla testována na základě hladiny významnosti 5 % pravděpodobnosti ($P = 0.05$).

Výstupem analýzy tohoto modelu bude, zda je signifikantní rozdíl ekologických vlastností druhu napříč životní historií mezi lotickými a lentickými druhy.

Dalším výstupem dat je vizualizace v podobě grafů, kde byly porovnány ekologické nároky druhů mezi lotickými a lentickými stanovišti. Výstupem pro porovnání v grafech budou také data, která nebyla předmětem testování analýz.

5 Výsledky

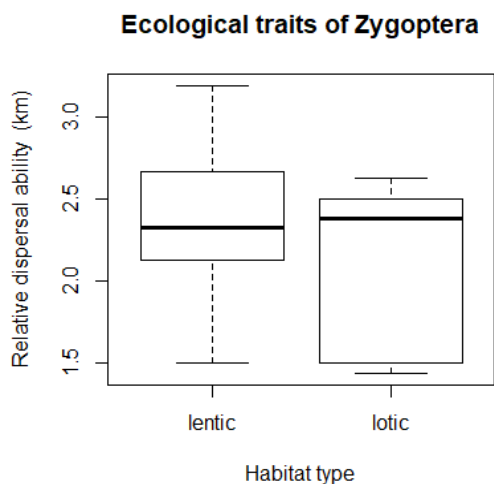
Mezi evropské vážky patří celkem 146 druhů vážek. Z tohoto počtu, byla pouze u 43 druhů známá data o ekologických vlastnostech. U podřádu Zygoptera bylo shledáno pouze 5 lotických druhů, které měly dostatečné množství dat, aby mohly být předmětem analýzy. U Anizopter byla dostupná data u 8 lotických druhů a pouze 6 jich mohlo být zanalyzováno. Oba zástupci čeledi Cordulegastridae (páskovci) nemohli být zahrnuti do analýzy z důvodu významného rozdílu velikosti těla oproti většině. Při analýze modelu podtřídy Zygopter byl zjištěn signifikantní rozdíl jen u prediktoru určující délku larvální fáze ($P = 0.0009745$). Tedy u Zygopter platí, že délka larvální fáze se liší na lotických a na lentických stanovištích. Konkrétně je u této podtřídy doba larválního stádia delší (Graf č. 1).



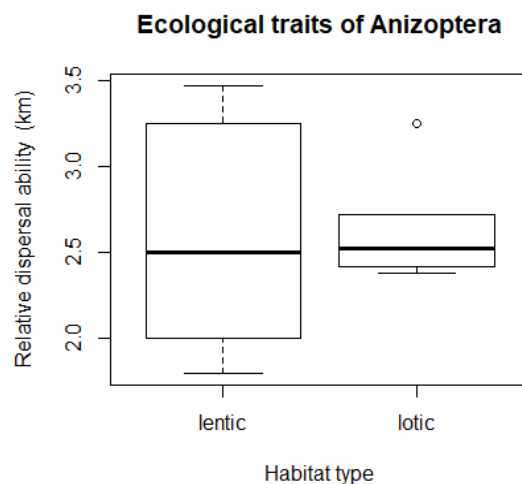
Graf č. 1 – Průměrné délky larválního stádia Zygopter mezi různými typy prostředí

U ostatních ekologických vlastností podřádu Zygoptera byla pravděpodobnost rozdílu ve vlastnostech mezi typem stanoviště nízká (Příloha č. 19).

Při analýze druhého modelu podřádu Anizoptera nebyl zjištěn žádný signifikantní rozdíl u žádných z prediktorů (Příloha č. 20). Z analýzy vyplývá, že žádné z ekologických vlastností druhů se neliší na lentických a lotických stanovištích. Výsledky vizualizace dat ekologických nároků vážek poukázaly na to, že obě podtřídy mají jiný rozptyl na jednotlivých typech habitatu (Graf č. 2, Graf č. 3).

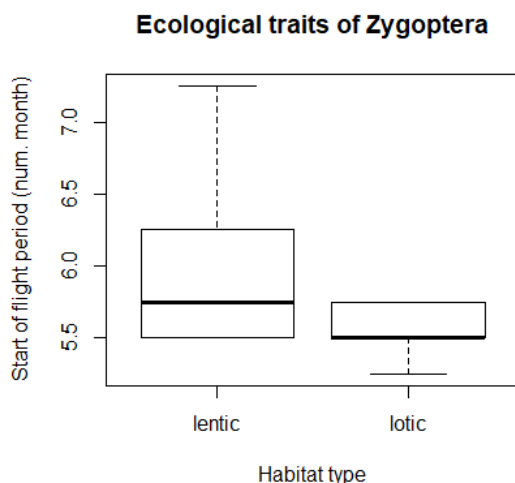


Graf č. 2 – Relativní rozdíly v Rozptylových schopnostech Zygopterních vážek

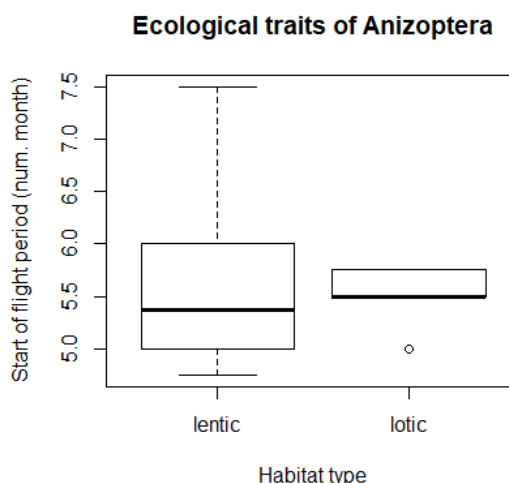


Graf č. 2 – Relativní rozdíly v Rozptylových schopnostech Anizopterních vážek

Dále analýza dat poukázala na rozdílnou dobu počátku proměny v dospělce, tedy na různý začátek letové fáze mezi podřády u lotických a lentických druhů (Graf. č. 4, Graf č. 5).



Graf č. 4 – Počátky letových fází Zygopterních druhů na lotických a lentických habitatech



Graf č. 5 – Počátky letových fází Anizopterních druhů na lotických a lentických habitatech

6 Diskuze

Ačkoliv se z pohledu ekologie velmi výrazně liší adaptace druhů vázaných na tekoucí (lotické) a stojaté (lentické) vody, z analýzy plyne, že druhy vázané na lotické a lentické stanoviště se výrazně neliší ve vybraných ekologických vlastnostech. Výsledky analýzy ukazují, že pouze u Zygoter je doba, ve které setrvá vážka jako larva, rozdílná na lotických a lentických stanovištích. Konkrétně doba vývoje larvy je u Zygoterních vážek delší na lotických stanovištích.

Diverzita evropských vážek je přímo ovlivněna poslední glaciální a postglaciální historií (Dynesius a Jansson 2000). Počet mnou srovnávaných druhů byl nízký a odrážel omezenou diverzitu vážek na území Evropy, která je oproti jiným kontinentům výrazně nižší. Faktem však zůstává, že druhové spektrum odonatocenóz biotopů nezávisí ani tolik na původu nebo velikosti vodní plochy ale daleko více na stupni sukcesního stádia vodní a litorální vegetace a na znečištění vody a na míře predančního tlaku (Dolný et al. 2016). Predátoři působí v obou typech stanovišť. Predace byla silným činitelem přirozeného výběru evoluční historie řádu Odonata a zůstává významnou příčinou úmrtnosti vedoucí k různé distribuci druhů na stanoviště (Córdoba-Aguilar 2010).

Dalším faktorem, který ovlivnil velikost vzorku, byla nízká diverzita na lotických habitatech. Za nízkou diverzitu na tomto stanovišti může jeden z faktů a to že lotické druhy mají menší tendenci k rozptylu než lentické druhy. Tato snížená tendence rozptylu lotických druhů vede k menšímu rozsahu druhů (Dynesius a Jansson 2000). Díky různým rozptylovým schopnostem a distribuci lze vyvodit, že lotická stanoviště osidluje oproti lentickým výrazně méně druhů, což platí jak globálně, tak na úrovni jednotlivých regionů (Dolný et al. 2016). Souvisí to i s celkově vyšší heterogenitou lentických habitatů.

Dále platí, že lotická stanoviště jsou z hlediska znalostí méně prozkoumaná než lentická, a údaje o druzích obývajících tento typ habitatu bývají ovlivněny nedostatkem údajů (Piglia 2017). Ač jsou lotická stanoviště předvídatelnější, představují více extrémní podmínky a to zejména pro larvy vážek (Hof et al. 2006).

A právě larvální fáze je kritickou fází životního cyklu pro stanovení distribuce i hojnosti mezi jednotlivými stanovišti (Pechenik 2006, Córdoba-Aguilar 2010). Proudící voda je hlavním faktorem, který odlišuje tento typ habitatu od lentických stanovišť a může být příčinou zdejší nižší diverzity (Davie 2008). Teploty u dna většiny lotických stanovišť v zimě neklesají pod 4 stopně, zatímco na lotických stanovištích se tato teplotní bariéra netvoří. Tato stanoviště mají nejen rozdílné teplotní poměry, ale také jinou míru prokysličení, či prostupnost světla. (Lampert a Sommer 2007).

Vážka může na nepříznivé podmínky lotického stanoviště reagovat různě. Například u larvy, ale i u vajíčka může dojít k diapauze v podobě útlumu metabolismu. Osobně se domnívám, že aby se larvy na lotických stanovištích vystavily co nejmenším rizikům a chladným teplotám, musí svůj vývoj urychlit a správně načasovat. Souvisí to i s přezimovacími strategiemi jednotlivých druhů.

Ač nebyla prokázána u obou datasetů žádná podobnost ve výsledcích analýz, lze předpokládat, že délka larválního stádia bude různá na lotických a lentických stanovištích. A to díky jejich odlišným podmínkám.

I když podmínky panující na stanovištích jsou známe, překvapivě víme jen velmi málo o ekologických faktorech, které omezují distribuci druhů na konkrétní druh stanoviště (Córdoba-Aguilar 2010). Přestože máme významné důkazy o působení ekologických faktorů na distribuci vážek, nebyly provedeny téměř žádné experimentální studie, které by mohly rozklíčovat kritické hodnoty jednotlivých faktorů (Hof et al. 2006). Význam některých vlastností druhu, jako je rozptyl, fenologie a působení vnějších faktorů (jako je relativní predační tlak na jednotlivá vývojová stádia), je velmi proměnlivý a z toho vyplývá, že jej lze kvantifikovat pouze v lokálním měřítku v rámci jednotlivých populací (Dolný et al. 2016).

I přes značné důkazy o propojení jednotlivých stádií vážky se mnoho výzkumů zaměřuje na jednotlivé etapy životního cyklu. Tato jednostrannost může být zavádějící a může ovlivňovat dosavadní výzkumy (Stoks a Cordoba-Aguilar 2012). Tedy do nadcházejícího přístupu studií, zabývajících se enviromentálními podmínkami a integrovanými životními cykly, je do budoucna nezbytné zapojit všechny stádia organismů (Stoks a Cordoba-Aguilar 2012).

7 Závěr

Literární rešerše se zaměřila na diverzitu a míru distribuce vážek na lotických a lentických stanovištích s důrazem na ekologii a životní historii druhů. Závěrem lze shrnout, že při malém množství dat na základě obou analýz podobnosti ekologických traitů larev a dospělců lotických a lentických druhů vážek nebyly prokázány rozdíly mezi těmito vlastnostmi. Výběr druhů se však zaměřil především na habitatově nevyhraněné druhy. A bylo by zajímavé zaměřit se v budoucnu na více specializované druhy. Pro následující analýzu ekologických vlastností druhů mezi různým typem habitatů by bylo nutno získat mnohem více dat o jednotlivých druzích s dostatečnou variabilitou, aby bylo možné vyvodit prokazatelné závěry.

8 Přehled literatury a použitých zdrojů

- Åbro A. 1996.** Gregarine infection of adult *Calopteryx virgo* L. (Odonata: Zygoptera). Journal of Natural History. 30, 1996, 6, stránky 855-859.
- Alekseev W. R. 2019.** Dormancy in Aquatic Organisms. Theory, Human Use and Modeling. S.l. : SPRINGER, 2019. stránky 197-205.
- Anholt B. R. 1990.** An experimental separation of interference and exploitative competition in a larval. Ecology. 71, 1990, 4, stránky 1483-1493.
- Anholt B. R., Marden J. H. a Jenkins D. M. 1991.** Patterns of mass gain and sexual dimorphism in adult dragonflies (Insecta: Odonata). Canadian Journal of Zoology. 69, 1991, 5, stránky 1156-1163.
- Apodaca C. K. a Chapman, L. J. 2004.** Larval damselflies in extreme environments: behavioral and physiological response to hypoxic stress. Journal of Insect Physiology. 50, 2004, 9, stránky 767-775.
- Askew R. R. 2004.** The Dragonflies of Europe. Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie. 74, 2004, 4, stránky 457-458.
- Barmuta L. A. a Warfe D. M. 2004.** Habitat structural complexity mediates the foraging success of multiple predator species. Oecologia. 141, 2004, 1, stránky 171-178.
- Boudot J., Kalkman V. J. a Peels F. 2015.** Atlas of the European dragonflies and damselflies. Zeist : KNNV Publishing, 2015.
- Buczyński P., Shapoval A. P. a Buczyńska E. 2014.** *Pantala flavescens* at the coast of the Baltic Sea (Odonata: Libellulidae) Odonatologica.43, Petersburg, 2014 , stránky 3-11.
- Corbet P. S. 1962.** A Biology of Dragonflies. London : H.F. & G. Witherby ltd, 1962.
- Corbet P. S. 2004.** Dragonflies: behavior and ecology of Odonata. Ithaca, NY: Comstock Publishing Associates, 2004.
- Córdoba-Aguilar A. 1994.** Adult Survival and Movement in Males of the Damselfly *Hetaerina cruentata* (Odonata: Calopterygidae). The Florida Entomologist. 77, 1994, 2, stránky 256-257

- Córdoba-Aguilar A. 2010.** Dragonflies and damselflies: model organisms for ecological and evolutionary research. Oxford : Oxford University Press, 2010.
- Crumrine P. W. 2005.** Size structure and substitutability in an odonate intraguild predation system. *Oecologia*. 145, 2005, 1, stránky 132-139.
- D'Aguilar J.L. a Dommaget J. 1998.** Guide des libellules d'Europe et d'Afrique du nord. Lausanne : Delachaux et Niestlé, 1998.
- Davie T. 2008.** Fundamentals of Hydrology. London : Routledge, 2008.
- Dolný A., Harabiš F. a Bárta D. 2016.** Vážky (Insecta: Odonata) České republiky. Praha : Academia, 2016.
- Duffy G. W. 1994.** Demographics of *Lestes disjunctus disjunctus* (Odonata: Zygoptera) in a riverine wetland. *Canadian Journal of Zoology*. 72, 1994, 5, stránky 910-917.
- Dynesius M. a Jansson R. 2000.** Evolutionary consequences of changes in species' geographical distributions driven by Milankovitch climate oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 97, 2000, 16, stránky 9115-9120.
- Fincke O. M. 1982.** Lifetime mating success in a natural population of the damselfly, *Enallagma hageni* (Walsh) (Odonata: Coenagrionidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 10, 1982, 4, stránky 293-302.
- Hanzák J., Halík L. a Mikulová M. 1979.** Světem zvířat. Díl V, Bezobratlí 1. Praha : Albatros, 1979. stránky 26-29.
- Hardersen S. a Frampton C. M. 1999.** Effects of short term pollution on the level of fluctuating asymmetry - a case study using damselflies. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 92, 1999, 1, stránky 1-7.
- Hof Ch., Brändle M. a Brandl R. 2006.** *Journal of Biogeography*, Wiley. 33, 2006, 1, stránky 63-70.
- Hofmann T. A. a Mason C. F. 2005.** Habitat characteristics and the distribution of Odonata in a lowland river catchment in eastern England. *Hydrobiologia*. 539, 2005, 1, stránky 137-147.

- Holuša O. a Mückstein P. 2007.** Vážky (Odonata) Žďárských vrchů: faunisticko-ekologická studie. Žďár nad Sázavou : AOPK ČR, Správa CHKO Žďárské vrchy, 2007.
- Hutchinson G. E. a Edmondson Y. H. 1957.** A Treatise on Limnology: Geography, physics, and chemistry. 1. Hoboken : John Wiley & Sons, 1957.
- Hynes H. B. a Lund J. W. 1971.** The Ecology of Running Waters. The Journal of Ecology. 59, 1971, 3, stránky 910-911
- Johansson F. a Rowe L. 1999.** Ecology. Life history and behavioral responses to time constraints in a damselfly. 80, 1999, 4, stránky 1242-1252.
- Johansson S. a Śniegula F. 2010.** Ecological Entomology. Photoperiod affects compensating developmental rate across latitudes in the damselfly *Lestes sponsa*. 35, 2010, 2, stránky 149-157.
- Kalff J. 2002.** Limnology: Inland Water Ecosystems. San Francisco : Benjamin-Cummings Publishing Company, 2002.
- Koleček J. 2019.** Vážky – duhové klenoty hmyzí říše. Živá příroda. 2019, 2.
- Lampert W. a Sommer U. 2007.** Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams. New York : Oxford University Press, 2007. 2.
- Lepkojus S. a Suhling S. 2001.** Differences in growth and behaviour influence asymmetric predation among early-instar dragonfly larvae. Canadian Journal of Zoology. 79, 2001, 5, stránky 854-860.
- Lister J.R. a Stewart A. M. 2001.** Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. Trends in Ecology and Evolution. 16, 2001, stránky 608-613.
- Ložek V. 1993.** Limity a cíle renaturace z hlediska vývoje krajiny ve čtvrtohorách. Životné prostredie. 27 , 1993, Sv. 3, 120-123.
- Marden J. H. 2008.** Dragonfly flight performance: a model system for biomechanics, physiological genetics, and animal competitive behaviour. Dragonflies and Damselflies. 2008, stránky 249-260.

- Marden J. H. a Rowan B. 2000.** Growth, Differential Survival, and Shifting Sex Ratio of Free-Living *Libellula pulchella* (Odonata: Libellulidae) Dragonflies During Adult Maturation. *Annals of the Entomological Society of America*. 93, 2000, 3, stránky 452-458.
- Marden J. H., Fescemyer H. W., Saastamoinen M., MacFarland S. P., Vera J. C., Frilander M. J. a Hanski I. 2008.** Weight and nutrition affect pre-mRNA splicing of a muscle gene associated with performance, energetics and life history. *Journal of Experimental Biology*. 211, 2008, 23, stránky 3653-3660.
- McPeck M. A. 2004.** The growth/predation risk tradeoff: so what is the mechanism? *The American Naturalist*. 163, 2004, 5, stránky 88-111.
- McPeck M. A. a Peckarsky B. L. 1998.** Life histories and the strengths of species interactions: combining mortality, growth, and fecundity effects. *Ecology*. 79, 1998, 3, stránky 867-879.
- McPeck M. A. a Peckarsky B. L. 1998.** Life histories and the strengths of species interactions: combining mortality, growth, and fecundity effects. *Ecology*. 3, 1998, Sv. 79, stránky 867-879.
- Obenberger J. 1958.** *Entomologie IV (systematická část 3)*. Praha : Československá akademie věd, 1958.
- Ortega S. C., Villegas F. J. C. a Haza E. Z. 2016.** *Odonata of Cordoba*. Cordoba : Cordoba City Hall, 2016. stránky 6-54.
- Pechenik J. A. 2006.** Larval experience and latent effects--metamorphosis is not a new beginning. *Integrative and Comparative Biology*. 46, 2006, 3, stránky 323-333.
- Piglia A., Galliani C. a Scherini R. 2017.** *Dragonflies and Damselflies of Europe*. Verona : WBA Project Srl, 2017.
- Polhemus D. A. 1993.** Damsels in distress: A review of the conservation status of Hawaiian *Megalagrion* damselflies (Odonata: Coenagrionidae). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 3, 1993, 4, stránky 343-349.
- Power M. E. 2006.** Environmental controls on food web regimes: A fluvial perspective. *Progress in Oceanography*. 68, 2006, Sv. 2-4, stránky 125-133.

- Rehn A. C. 2003.** Phylogenetic analysis of higher-level relationships of Odonata. *Systematic Entomology*. 2003, 29, stránky 181-239.
- Ribera A. P. a Vogler I. 2000.** Habitat type as a determination of species range sizes: the example of lotic-lentic in aquatic Coleoptera. *Biological Journal of the Linnean Society*. 71, 2000, stránky 33-52.
- Ribera I., Foster G. N. a Vogler A. P. 2003.** Does habitat use explain large scale species richness patterns of aquatic beetles in Europe? *Ecography*. 26, 2003, 2, stránky 145-152.
- Richards O. W. a Davies R. G. 1977.** *Imms' General Textbook of Entomology*. 9. London : Chapman and Hall, 1977. Sv. 1.
- Rolff J. 1999.** Parasitism increases offspring size in a damselfly: experimental evidence for parasite-mediated maternal effects. *Animal Behaviour*. 58, 1999, 5, stránky 1105-1108.
- Rowe L., McCauley S. J. a Fortin M. 2011.** The deadly effects of “nonlethal” predators. *Ecology*. 92, 2011, 11, stránky 2043-2048.
- Rowe R. a Trueman J. 2009.** Dragonflies and damselflies. *The Tree of Life Web*. 16. October 2009. <http://tolweb.org/Odonata/8266/2009.10.16>.
- Sawchyn W. W. a Church N. S. 1973.** The effects of temperature and photoperiod on diapause development in the eggs of four species of *Lestes* (Odonata: Zygoptera). *Canadian Journal of Zoology*. 51, 1973, 12, stránky 1257-1265.
- Seidu I., Nsor C. A., Danquah E., Tehoda P. a Oppong S. K. 2019.** Patterns of Odonata Assemblages in Lotic and Lentic Systems in the Ankasa Conservation Area, Ghana. *International Journal of Zoology*. 2019, 2019, stránky 1-14.
- Siva-Jothy M. T., Gibbons D. W. a Pain D. 1995.** Female oviposition-site preference and egg hatching success in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 37, 1995, 1, stránky 39-44.
- Siva-Jothy M. T., Tsubaki Y., Hoope, R. E. a Plaistow S. J. 2008.** Investment in immune function under chronic and acute immune challenge in an insect. *Physiological Entomology*. 26, 2008, 1, stránky 1-5.

- Sternberg K. 1998.** The postglacial colonization of Central Europe by dragonflies, with special reference to southwestern Germany (Insecta, Odonata). *Journal of Biogeography*. Blackwell Science, 1998, 25, stránky 319–337.
- Stock R. 2001.** Food stress and predator-induced stress shape developmental performance in a damselfly. *Oecologia*. 127, 2001, 2, stránky 222-229.
- Stoks R. a Cordoba-Aguilar A. 2012.** Evolutionary Ecology of. *Annual Review of Entomology Odonata: A Complex Life Cycle Perspective*. 2012, Sv. Annu. Rev. Entomol. 2012, 57
- Stoks R. a De Block M. 2005.** Fitness effects from egg to reproduction: bridging the life history. *Ecology*. 86, 2005, 1, stránky 85-197.
- Stoks R. a De Block M. 2011.** Rapid Growth Reduces Cold Resistance: Evidence from Latitudinal Variation in Growth Rate, Cold Resistance and Stress Proteins. *PLoS ONE*. 6, 2011, 2
- Stoks R. a Doorslaer W. 2005.** Thermal reaction norms in two *Coenagrion* damselfly species: contrasting embryonic and larval life-history traits. *Freshwater Biology*. 50, 2005, 12, stránky 1982-1990.
- Stoks R. a McPeck M. A. 2006.** A Tale of Two Diversifications: Reciprocal Habitat Shifts to Fill Ecological Space along the Pond Permanence Gradient. *The American Naturalist*. 168, 2006, 6, stránky 50-72.
- Stoks R. a McPeck M. A. 2003.** Antipredator behavior and physiology determine *Lestes* species turnover along the pond-permanence gradient. *Ecology*. 84, 2003, 12, stránky 3327-3338.
- Stoks R. a McPeck M. A. 2003a.** Predators and life histories shape *Lestes* damselfly assemblages along a freshwater habitat gradient. *Ecology*. 84, 2003a, 6, stránky 1576-1587.
- Stoks R., McPeck M. A. a Mitchell J. L. 2003.** Evolution of prey behavior in response to changes in predation regime: damselflies in fish and dragonfly lakes. *Evolution*. 57, 2003, 3, stránky 574.

- Škoríková B. a Moravec F. 1998.** Amphibians and larvae of aquatic insects as new paratenic hosts of *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoidea), a swimbladder parasite of eels. *Diseases of Aquatic Organisms*. 34, 1998, stránky 217-222.
- Thorp J. H. a Rogers D. C. 2018.** Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates: Volume 4: Keys to Palaearctic Fauna. Cambridge : Academic Press, 2018. stránky 355-376.
- Trembath R. a Anholt B. R. 2001.** Predator-induced morphological and behavioral changes in a temporary pool vertebrate. *Israel Journal of Zoology*. 47, 2001, 4, stránky 419-431.
- Wetzel R. G. 2001.** Limnology: Lake and River Ecosystems. 3. California : Academic press, 2001.
- Wissinger S. A., Whissel J. C., Eldermire C. a Brown W. S. 2006.** Predator defense along a permanence gradient: roles of case structure, behavior, and developmental phenology in caddisflies. *Oecologia*. 147, 2006, 4, stránky 667-678.
- Woodward J. M. a Adams F. I. 1989.** Patterns in tree species richness as a test of the glacial extinction hypothesis. *Nature*. 1989, 339, stránky 699-701.
- Zawal A. a Buczyński P. 2013.** Parasitism of Odonata by *Arrenurus* (Acari: Hydrachnidia) larvae in the Lake Świdwie, nature reserve (NW Poland). *Acta Parasitologica*. 58, 2013, 4, stránky 486-489.
- Zelený J. a Hanel L. 2000.** Vážky. Výzkum a ochrana. 1. Vlašim : Český svaz ochránců přírody, základní organizace Vlašim, 2000.

9 Přílohy



Příloha č. 1 – Obrázek porovnání larev mezi podřády: vlevo zástupce Zygoter *Platycnemis pennipes* a vpravo zástupce Anizopter *Somatochlora arctica*
(<https://www.cbrochard.com/index.php?itemid=1484&type=3>,
<https://www.cbrochard.com/index.php?itemid=1484&type=3>)



Příloha č. 2 – Obrázek porovnání dospělců mezi podřády: Vlevo zástupce Zygopter *Platycnemis pennipes* a vpravo zástupce Anisopter *Somatochlora arctica*

(<https://www.cbrochard.com/index.php?itemid=1484&type=3>,
<https://www.cbrochard.com/index.php?itemid=1484&type=3>)

	Lotické ekosystémy	Lentické ekosystémy
Proud	Přítomen: voda teče kontinuálně a určitým směrem	Chybí: voda neproudí kontinuálně a nemá určitý směr
Morfologie vodní plochy	Lineární, delší, užší a mělčí s mnohotvárný břeh	Cirkulární a hlubší povodí s méně diverzifikovaný břeh
Stálost vodní plochy	Relativně stálá: může trvat mnoho tisíc let	Méně stálá: obvykle trvá jen několik set až několik tisíc let
Zdroj vody	Prameny, srážky, tání sněhu a ledu	Zdrojem jsou primárně řeky, dominuje povrchová voda
Rychlost proudu vody	Vysoká	Nízká
Doba zdržení vody	Nízká, průměrně v řádu týdnů	Vysoká: v řádu až desítek let
Prokysličení	Obvykle vysoké procento	Obvykle nízké procento
Obsah rozpuštěné soli	Nižší	Nižší
Přizpůsobivost organismů	Musí být evolučně adaptováni	Musí být evolučně adaptováni
Míra specializace organismů	Vysoká	Nízká
Rozsah stanovišť	Vyšší	Nižší
Druhovú rozmanitost	Nižší	Vyšší
Stabilita	Vysoká	Nízká

Příloha č. 3 – Tabulka porovnání vlastností lotických a lentických stanovišť v Evropských poměrech



Příloha č. 4 – Plůdkový rybník jako příklad lotického biotopu s pestrou odonatofaunou (Dolný et al. 2016)



Příloha č. 5 – Mokřad ve šterkovně jako příklad lentického biotopu významného především pro výskyt stagnikolních vážek (Dolný et al. 2016)



Příloha č. 6 – Zlatý potok nedaleko Prachatic jako charakteristický lesní lotické stanoviště krenofilních druhů



Příloha č. 7 – Štěrkonosný divoce se větvící tok jako příklad lotického stanoviště (Dolný et al. 2016)



Příloha č. 8 – Lentický druh *Coenagrion scitulum* (šidélko huňaté) jako zástupce
Altano – středomořské skupiny

(http://www.dragonflypix.com/speciespages/coenagrion_scitulum_en.html)



Příloha č. 9 - *Orthetrum brunneum* (vážka hnědoskvřnná) typický zástupce lotických
stanovišť Holomediterránské skupiny

(http://www.dragonflypix.com/speciespages/orthetrum_brunneum_en.html)



Příloha č. 10 – Zlatý potok u Prachatic a lotický kreofilní druh Punto-středomořské skupiny *Cordulegaster bidentata* (páskovec svojzubý)



Příloha č. 11 – Zástupce obývající tekoucí vody *Onychogomphus forcipatus* (klínatka vidlitá) který pochází z Punto – kaspické skupiny

(http://www.dragonflypix.com/speciespages/onychogomphus_forcipatus_en.html)



Příloha č. 12 – Velký Hodonický rybník. Zástupce lentického stanoviště *Aeshna grandis* (šídlo velké), které lze řadit do Euroasijské a sibiřské skupiny

European Damselflies (Zygoptera)	length (mm)	hindwing (mm)	type	length mean (mm)	hindwing mean (mm)	data	my selection
16. Coenagrion mercuriale	27-31	12-21	lotic	29	16,5	Yes	1
17. Coenagrion ornatum	30-31	17-24	lotic	30,5	20,5	Yes	2
43. Platynemis pennipes	35-37	19-23	lotic	36	21	Yes	3
2. Calopteryx splendens	45-48	28-31	lotic	47	29,5	Yes	4
3. Calopteryx virgo	45-49	24-36	lotic	47,5	30	Yes	5
15. Coenagrion lunulatum	30-33	16-22	lentic	31,5	20,5	Yes	1
20. Coenagrion scitulum	30-33	14-20	lentic	31,5	17	Yes	2
19. Coenagrion pulchellum	34-38	16-23	lentic	36	19,5	Yes	3
8. Chalcolestes viridis	39-48	23-28	lentic	43,5	25,5	Yes	4
35. Lestes barbarus	40-45	20-27	lentic	42,5	23,5	Yes	5
32. Ischnura pumilio	26-31	14-18	lotic	28,5	16	Yes	
30. Ischnura hastata	20-27	20-27	lentic	23,5	23,5	Yes	
11. Coenagrion hastulatum	31-33	16-22	lentic	32	19	Yes	
26. Ischnura elegans	30-34	14-21	lentic	32	17,5	Yes	
21. Enallagma cyathigerum	29-36	15-21	lentic	32,5	19	Yes	
23. Erythromma lindeni	30-36	19-21	lentic	33	20	Yes	
24. Erythromma najas	30-36	19-24	lentic	33	21,5	Yes	
18. Coenagrion puella	33-35	15-25	lentic	34	20	Yes	
39. Lestes virens	30-39	19-23	lentic	34,5	21	Yes	
45. Pyrrhosoma nymphula	33-36	19-24	lentic	34,5	21,5	Yes	
38. Lestes sponsa	35-39	17-24	lentic	37	20,5	Yes	
46. Sympecma fusca	34-39	18-23	lentic	37	20,5	Yes	
36. Lestes dryas	35-40	20-25	lentic	37,5	22,5	Yes	
47. Sympecma paedisca	36-39	18-22	lentic	37,5	20	Yes	
7. Chalcolestes parvidens	44-50	22-26	lentic	47	24	Yes	
25. Erythromma viridulum	26-32	16-20	lentic	29	18	No	
40. Nehalennia speciosa	24-26	11-16	lentic	25	13,5	No	
2. Coenagrion intermedium	27-30	15-19	lentic	28,5	17	No	
31. Ischnura intermedia	26-31	14-18	lotic	28,5	16	No	
33. Ischnura saharensis	26-31	12-17	lotic	28,5	14,5	No	
28. Ischnura genei	29-32	12-18	lentic	30	15	No	
10. Coenagrion caerulescens	30-33	14-21	lotic	31,5	18,5	No	
27. Ischnura fountaineae	27-34	19-24	lentic	31,5	21,5	No	
9. Coenagrion armatum	31-34	16-21	lentic	32,5	18,5	No	
34. Ischnura senegalensis	29-37	14-22	lentic	33	18	No	
42. Platynemis latipes	33-37	18-22	lotic	35	20	No	
12. Coenagrion hylas	33-38	19-28	lentic	35,5	23,5	No	
13. Coenagrion intermedium	35-36	19-22	lotic	35,5	20,5	No	
41. Platynemis acutipennis	34-37	18-19	lotic	35,5	18,5	No	
44. Pyrrhosoma elisabethae	36-38	20-24	lotic	37	22	No	
5. Ceriagrion georgifreivi	35-40	17-20	lotic	37,5	18,5	No	
22. Epallage fatime	40-50	30-34	lotic	42,5	32	No	
1. Calopteryx haemorrhoidalis	45-48	23-37	lotic	46,5	30	No	
4. Calopteryx xanthostoma	45-50	27-29	lotic	47,5		No	
37. Lestes macrostigma	39-48	24-27	bractic				
6. Ceriagrion tenellum	25-35	15-21	bouth				
29. Ischnura graellsii	26-31	13-19	bouth				

Příloha č. 13 – Seznam všech evropských Zygopterních vážek a postup selekce při výběru vzorku

European Dragonflies (Anizoptera)	length (mm)	hindwing (mm)	type	length mean (mm)	hindwing mean (mm)	data	my selection
56. <i>Orthetrum coerulescens</i>	36-45	28-33	lotic	41,5	30,5	Yes	1
53. <i>Orthetrum brunneum</i>	41-49	33-37	lotic	45	35,5	Yes	2
37. <i>Gomphus vulgatissimus</i>	45-50	28-33	lotic	47,5	30,5	Yes	3
49. <i>Onychogomphus forcipatus</i>	46-50	25-30	lotic	48	27,5	Yes	4
32. <i>Gomphus flavipes</i>	50-55	30-35	lotic	52,5	32,5	Yes	5
51. <i>Ophlogomphus cecilia</i>	50-60	30-36	lotic	55	33	Yes	6
43. <i>Libellula depressa</i>	39-48	32-38	lentic	43,5	35	Yes	1
52. <i>Orthetrum albivulum</i>	45-50	33-38	lentic	47,5	36	Yes	2
66. <i>Somatochlora arctica</i>	45-51	28-35	lentic	48	31,5	Yes	3
34. <i>Gomphus pulchellus</i>	47-50	29-31	lentic	48,5	30	Yes	4
28. <i>Cordulia aenea</i>	47-55	29-35	lentic	51	32	Yes	5
2. <i>Aeschna coerulea</i>	54-64	37-41	lentic	59	39	Yes	6
72. <i>Sympetrum danae</i>	29-34	20-30	lentic	31,5	25	Yes	
73. <i>Sympetrum depressiusculum</i>	29-34	24-28	lentic	31,5	26	Yes	
40. <i>Leucorrhinia dubia</i>	31-36	21-27	lentic	33,5	24	Yes	
42. <i>Leucorrhinia rubicunda</i>	31-38	27-31	lentic	34,5	29	Yes	
74. <i>Sympetrum flaveolum</i>	32-37	23-32	lentic	34,5	27,5	Yes	
39. <i>Leucorrhinia caudalis</i>	33-37	29-32	lentic	35	30,5	Yes	
41. <i>Leucorrhinia pectoralis</i>	32-39	30-33	lentic	35,5	31,5	Yes	
38. <i>Leucorrhinia albifrons</i>	33-39	23-28	lentic	36	25,5	Yes	
75. <i>Sympetrum fonscolombii</i>	33-40	26-31	lentic	36,5	28,5	Yes	
78. <i>Sympetrum sanguineum</i>	34-39	23-31	lentic	36,5	27	Yes	
76. <i>Sympetrum meridionale</i>	35-40	25-30	lentic	37,5	27,5	Yes	
81. <i>Sympetrum vulgatum</i>	35-40	24-27	lentic	37,5	25,5	Yes	
80. <i>Sympetrum striolatum</i>	35-44	24-30	lentic	39,5	27	Yes	
29. <i>Cycothemis erythraea</i>	36-45	23-33	lentic	40,5	28	Yes	
44. <i>Libellula fulva</i>	42-45	32-38	lentic	43,5	35	Yes	
45. <i>Libellula quadrimaculata</i>	40-48	32-40	lentic	44	35,5	Yes	
54. <i>Orthetrum cancellatum</i>	44-50	35-41	lentic	47	38	Yes	
65. <i>Somatochlora albestris</i>	45-50	30-34	lentic	47,5	32	Yes	
62. <i>Pantala flavescens</i>	45-55	38-42	lentic	50	40	Yes	
8. <i>Aeschna mixta</i>	56-64	37-42	lentic	60	39,5	Yes	
31. <i>Epitheca bimaculata</i>	55-65	36-44	lentic	60	40	Yes	
1. <i>Aeschna affinis</i>	57-66	37-42	lentic	61,5	39,5	Yes	
12. <i>Anax ephippiger</i>	61-70	43-48	lentic	65,5	45,5	Yes	
15. <i>Anax parthenope</i>	62-75	44-51	lentic	68,5	47,5	Yes	
11. <i>Aeschna viridis</i>	65-75	38-45	lentic	70	41,5	Yes	
4. <i>Aeschna cyanea</i>	67-76	43-53	lentic	71,5	48	Yes	
7. <i>Aeschna juncea</i>	65-80	40-48	lentic	72,5	44	Yes	
10. <i>Aeschna subarctica</i>	70-76	39-46	lentic	73	42,5	Yes	
5. <i>Aeschna grandis</i>	70-77	41-49	lentic	73,5	45	Yes	
21. <i>Cordulegaster bidentata</i>	69-79	45-51	lotic	73,5	47,5	Yes	
14. <i>Anax imperator</i>	66-84	45-52	lentic	75	48,5	Yes	
22. <i>Cordulegaster boltonii</i>	74-85	40-51	lotic	79,5	45,5	Yes	
83. <i>Trithemis kirbyi</i>	30-34	23-29	lotic	32	26	No	
64. <i>Seisiothemis nigra</i>	30-38	24-27	lentic	34	25,5	No	
84. <i>Trithemis festiva</i>	31-37	23-32	lotic	34	27,5	No	
35. <i>Gomphus schneiderii</i>	40-48	29-32	lotic	44	30	No	
48. <i>Onychogomphus castae</i>	43-46	22-27	lotic	44,5	24,5	No	
36. <i>Gomphus similimus</i>	45-50	29-33	lotic	47,5	31	No	
67. <i>Somatochlora borisi</i>	45-50	31-34	lotic	47,5	32,5	No	
33. <i>Gomphus graslinii</i>	47-50	27-30	lotic	48,5	28,5	No	
71. <i>Somatochlora sahlbergi</i>	48-50	30-33	lentic	49	31,5	No	
68. <i>Somatochlora flavomaculata</i>	45-54	32-38	lentic	49,5	35	No	
50. <i>Onychogomphus uncutus</i>	50-53	29-33	lotic	51,5	31	No	
69. <i>Somatochlora meridionalis</i>	50-55	34-39	lotic	52,5	36,5	No	
20. <i>Callaeschna microstigma</i>	50-60	35-41	lotic	55	38	No	
86. <i>Zygonyx torridus</i>	50-60	45-50	lotic	55	47,5	No	
60. <i>Orthetrum trinacria</i>	51-67	34-38	lentic	59	36	No	
6. <i>Aeschna isoceles</i>	62-66	39-45	lentic	64	42	No	
16. <i>Boyeria cretensis</i>	69-71	44-47	lotic	70	45,5	No	
3. <i>Aeschna crenata</i>	71-86	44-60	lentic	74,5	47	No	
46. <i>Ludenia tetraphylla</i>	69-80	36-40	lentic	74,5	38	No	
23. <i>Cordulegaster helladica</i>	68-83	41-49	lotic	75,5	45	No	
27. <i>Cordulegaster trinacriae</i>	73-79	45-49	lotic	76	47	No	
25. <i>Cordulegaster insignis</i>	71-83	40-49	lotic	77	44,5	No	
26. <i>Cordulegaster picta</i>	72-89	43-53	lotic	80,5	48	No	
13. <i>Anax immaculifrons</i>	80-86	54-60	lotic	83	57	No	
24. <i>Cordulegaster heros</i>	77-96	45-58	lotic	87,5	51,5	No	
9. <i>Aeschna serrata</i>	75-81	48-53	brachic				
17. <i>Boyeria irene</i>	63-71	39-45	bouth				
18. <i>Brachythemis impartita</i>	25-34	20-26	bouth				
19. <i>Brachytron pratense</i>	54-63	34-37	bouth				
30. <i>Diplacodes lefebvrei</i>	25-34	19-29	bouth				
47. <i>Macromia splendens</i>	70-75	42-49	bouth				
55. <i>Orthetrum chrysostigma</i>	39-48	27-32	bouth				
57. <i>Orthetrum nitidimerve</i>	46-50	31-38	bouth				
58. <i>Orthetrum sabina</i>	43-50	28-33	bouth				
59. <i>Orthetrum taeniolatum</i>	33-38	25-28	bouth				
61. <i>Oxygastra curtisii</i>	47-54	33-36	bouth				
63. <i>Paragomphus genei</i>	37-50	21-26	bouth				
70. <i>Somatochlora metallica</i>	50-55	37-44	bouth				
77. <i>Sympetrum pedemontanum</i>	28-35	18-24	bouth				
79. <i>Sympetrum sinaticum</i>	34-37	24-27	bouth				
82. <i>Trithemis annulata</i>	32-38	20-35	bouth				
83. <i>Trithemis arteriosa</i>	32-38	23-30	bouth				

Příloha č. 14 – Seznam všech evropských Anizopterních vážek a postup selekce při výběru vzorku do druhého datasetu

type	dispersal	distribution	verticalarea	faunatype	oviposition	overwinter	larva	spines	adult	adultnum	flight	migration	species
"lotic"	1,5	3	400	"AM"	"EN"	"L"	18	0	"Mid May"	5,5	2,5	0	"mercuriale"
"lotic"	1,44	3	450	"PM"	"EN"	"L"	12	0	"Late May"	5,75	2	0	"ornatum"
"lotic"	2,38	7	350	"PC"	"EN"	"L"	6,5	1	"Early May"	5,25	4,5	0	"pennipes"
"lotic"	2,63	7	550	"PC"	"EN"	"L"	18	0	"Mid May"	5,5	4	0	"splendens"
"lotic"	2,5	7	550	"WES"	"EN"	"L"	24	0	"Late May"	5,75	4,5	0	"virgo"
"lentic"	1,5	3	550	"WES"	"EN"	"L"	12	0	"Mid May"	5,5	2	0	"lunulatum"
"lentic"	2,67	3	300	"WES"	"EN"	"L"	6,5	0	"Late May"	5,75	2	0	"scitulum"
"lentic"	2,13	5	300	"PM"	"EN"	"L"	18	0	"Mid May"	5,5	3	0	"pulchellum"
"lentic"	3,19	5	550	"H"	"EN"	"E"	2,5	0	"Early June"	6,25	4	1	"barbarus"
"lentic"	2,33	7	550	"AM"	"EN"	"E"	2,5	0	"Early July"	7,25	3,5	1	"viridis"

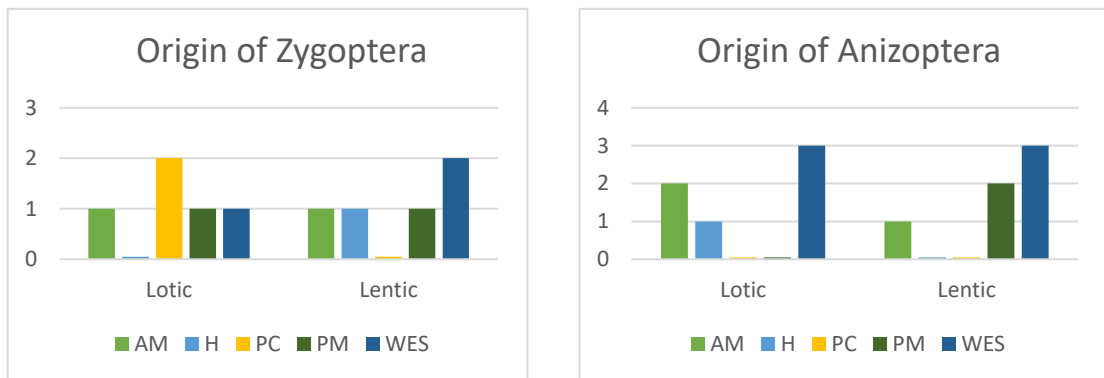
Příloha č. 15 – Dataset tajtů Zygoterních vážek

type	dispersal	distribution	verticalarea	faunatype	oviposition	overwinter	larva	spines	adult	adultnum	flight	migration	species
"lotic"	2,72	5	300	"AM"	"EX"	"L"	24	1	"Mid May"	5,5	3,5	0	"coerulescens"
"lotic"	3,25	3	400	"H"	"EX"	"L"	28	0	"Mid May"	5,5	3,5	0	"brunneum"
"lotic"	2,5	7	400	"WES"	"EX"	"L"	14	1	"May"	5	3	0	"vulgatissimus"
"lotic"	2,38	3	600	"WES"	"EX"	"L"	36	1	"Late May"	5,75	2,5	0	"forcipatus"
"lotic"	2,55	5	300	"AM"	"EX"	"L"	13	1	"Mid May"	5,5	3,5	0	"flavipes"
"lotic"	2,42	7	600	"WES"	"EX"	"L"	36	1	"Late May"	5,75	3,5	0	"cecilia"
"lentic"	3,47	7	600	"PM"	"EX"	"L"	3,5	1	"Early May"	5,25	4,5	0	"depressa"
"lentic"	3,25	5	600	"PM"	"EX"	"L"	12	1	"Mid May"	5,5	3,5	0	"albistylum"
"lentic"	2	5	900	"WES"	"EX"	"L"	36	0	"June"	6	3,6	0	"arctica"
"lentic"	2,5	5	450	"AM"	"EX"	"L"	30	1	"May"	5	3	1	"pulchellus"
"lentic"	2,5	7	600	"WES"	"EX"	"L"	30	1	"Late April"	4,75	3	0	"aenea"
"lentic"	1,8	3	1500	"WES"	"EN"	"EL"	42	1	"Mid July"	7,5	1,5	0	"caerulea"

Příloha č. 16 – Databáze tajtů Anizopterních vážek

Traits	type	description
dispersal	MEDIAN	Relative dispersal ability based on the awareness of experts
distribution	categories	1 – endemic, 2 – very rare, 3 – rare, 4 – scarce, 5 – local, 6 – widespread, 7 – very widespread,
verticalarea	MEDIAN	usual occurrence to height over sea level in ČR (m n.m.)
fauna type	categories	AM – atlanto-mediterranean, PM – ponto-mediterranean, H – holomediterranean, WES – west-siberian + eurosiberian, PC – ponto-caspian
oviposition	categories	S – on substrate, EN – endophytic, EX – exophytic
overwinter	categories	E – eggs, L – larvae, EL – eggs & larvae
larval stage	MEDIAN	length of larval development (months)
spines	categories	morphological defense against predators (1 – larvae with spines, 0 – larvae without spines)
adult	categories	metamorphosis to adult stage (Early/Mid/Late + May/June/July)
adultnum	numerical	num month [+ (0,25 – Early/0,5 – Mid/0,75 – Late)]
flight	MEDIAN	the flight period duration (months)
migration	categories	1 – yes, 0 – no

Příloha č. 17 – Popis a typ dat, která byla sesbírána a byla součástí analýzy či vizualizace ekologických vlastností



Příloha č. 18 – Grafické znázornění původu lotických a lentických druhů napříč podtřídami ve vzorku prostřednictvím zařazení do faunálních typů

```
> model_zygoptera=glm(type~dispersal+distribution+larval+flight, family="binomial")
> anova(model_zygoptera, test="Chi")
Analysis of Deviance Table

Model: binomial, link: logit
Response: type
Terms added sequentially (first to last)

          Df Deviance Resid. Df Resid. Dev Pr(>Chi)
NULL                9    13.863
dispersal           1     0.6221   8    13.241 0.4302786
distribution         1     2.3655   7    10.875 0.1240463
larval               1    10.8754   6     0.000 0.0009745 ***
flight               1     0.0000   5     0.000 1.0000000
```

Příloha č. 19 – Výsledky analýzy ekologické podobnosti vlastností Zygopter

```
> model_anizoptera=glm(type~dispersal+distribution+larval+flight, family="binomial")
> anova(model_anizoptera, test="Chi")
Analysis of Deviance Table

Model: binomial, link: logit
Response: type
Terms added sequentially (first to last)

          Df Deviance Resid. Df Resid. Dev Pr(>Chi)
NULL                11    16.636
dispersal           1  0.033027   10    16.602 0.8558
distribution         1  0.181247   9    16.421 0.6703
larval               1  0.010549   8    16.411 0.9182
flight               1  0.117121   7    16.294 0.7322
```

Příloha č. 20 – Výsledky analýzy ekologické podobnosti vlastností Anizopter