

zahrnoval pouze bentické formy, přičemž planktonní se vyvinuly nezávisle na sobě u více skupin (např. u čeledí Asaphidae, Trinucleidae, Remopleuridae, Proetidae a Calymenidae). Současné studie navíc naznačují (např. Park a Choi 2011), že výše zmíněné kategorie planktonních stadií s metamorfózou a bentických s přímým vývojem představují zřejmě jen extrémní případy víceméně souvislé řady strategií raných postembryonálních stadií trilobitů.

Jak je uvedeno výše, většina dospělých jedinců žila až na výjimky v těsné blízkosti mořského dna. Planktonní stadia tak byla pro mnoho druhů jedinou možností šíření na větší vzdálenosti. Tento předpoklad však prakticky nikdo u trilobitů detailně netestoval. Na druhou stranu u druhů s bentickými stadii se v současné době podařilo nejen potvrdit jejich omezené možnosti šíření (např. Budil a kol. 2009, Laibl a kol. 2014), ale také morfologickou variabilitu mezi jednotlivými populacemi. Např. kambrický druh *Sao hirsuta* měl bentická protaspidní stadia (obr. 1). Dospělci tohoto druhu jsou známi z několika ostrůvkovitých výskytů v Čechách, Německu a Španělsku a každá z těchto populací vykazuje mírně odlišný počet trnů na hlavovém štítu. Uvedená variabilita může být vysvětlena genetickou izolací jednotlivých popu-

lací, způsobenou omezenými možnostmi šíření, a následnou změnou fenotypu.

Ontogeneze a fylogeneze

Studium postembryonálního vývoje je velice užitečné jak při odhalování vzájemných vztahů mezi organismy, tak při hledání homologických znaků (tedy těch, které různé druhy zdědily od společného předka). Od konce 50. let 20. stol. začala být ontogenetická data hojně využívána při řešení fylogenetických vztahů mezi jednotlivými skupinami trilobitů. Velký význam byl kladen především na ta nejmenší – protaspidní – stadia, která mohou mezi vyššími taxonomickými jednotkami vykazovat značnou rozmanitost (obr. 11). U blíže příbuzných skupin jsou si však až nápadně podobná. A tak na základě studia morfologie protaspidních stadií byly stanoveny některé čeledi trilobitů nebo dokonce celé řády. Např. řád Asaphida zahrnuje morfologicky velice rozdílné druhy, alespoň co se dospělců týče, všichni ale mají velmi podobná protaspidní stadia (např. Fortey a Chatterton 1988). U zástupců čeledi Proetidae jsou si navzájem tak podobná, že rozlišení bývá někdy dost problematické. Vzhled těchto drobných jedinců zůstává navíc natolik konzervativní, že i u druhů vzdálených od sebe časově téměř

100 milionů let jsou tato stadia prakticky k nerozeznání (Lerosey-Aubril a Feist 2005).

Mějme však na paměti, že i raná ontogenetická stadia podléhají selekčním tlakům a mohou tedy i v rámci jedné skupiny být nečekaně variabilní (např. u čeledi Paradoxididae). Vývoj trilobitů může také být silně ovlivněn změnami v rychlosti ontogeneze nebo rozdílným načasováním vývoje některých orgánů nebo znaků konkrétního druhu či jedince (heterochronickými procesy), jako je zpomalení vývoje (pedomorfóza), nebo naopak jeho zrychlení (peramorfóza). Některé druhy tak v dospělosti připomínají mladé jedince blízké příbuzných druhů, případně mají zpomalený či zrychlený vývoj různých částí těla. Pro studium fylogeneze trilobitů je tedy vhodné využívat informace zahrnující celý postembryonální vývoj, nejen jejich nejmenší stadia.

Výzkum zaměřený na ontogenezi trilobitů finančně podpořila Grantová agentura Univerzity Karlovy prostřednictvím projektu č. 656912 a 361515.

Seznam použité literatury je uveden na webové stránce Živý.

Michal Hykel, Hana Šigutová, Aleš Dolný

Význam suchozemského prostředí pro život vážek na příkladu ohrožené vážky rumělkové

Vážky během svého životního cyklu využívají jak vodní, tak suchozemské prostředí. Vývoj larev, běžně víceletý, a obvykle také vajíček, probíhá v našich podmínkách ve vodě, a to prakticky ve všech typech sladkovodních biotopů. S přeměnou larvy v dospělé (imago) se u vážek přirozeně mění i jejich nároky na prostředí. Po proměně dospělci nevyužívají pouze bezprostřední okolí mokřadů, ale často po dobu několika týdnů pobývají daleko od vodní plochy. Většina opatření na ochranu ohrožených druhů vážek je přitom zaměřena pouze na vodní stanoviště a suchozemské prostředí v jejich okolí bývá přehlíženo. Hlavním důvodem této skutečnosti je, že úbytek většiny druhů vážek nastal právě následkem znehodnocení nebo likvidace vodního prostředí. Dalším důvodem může být fakt, že existuje jen málo odborných studií zabývajících se významem terestrického prostředí pro život tohoto hmyzu.

Dospělci vážek jsou rozptylovým stadiem. Při šíření se krajinou se snaží najít novou vhodnou vodní plochu k osídlení. Jejich výskyt v typicky terestrických biotopech proto může být pouze náhodný. Nicméně během většiny životně důležitých aktivit, mezi nimi patří lov kořisti, vyhledávání partnera, páření, odpočinek nebo nocování, vážky cíleně vyhledávají k tomu vhod-

né prostředí (obr. 3). V těchto případech tedy již nejde o náhodnost, ale prostorově a časově zákonitou vazbu k danému místu. Např. páření se obvykle odehrává v těsné blízkosti vody, často na pobřežní vegetaci, zatímco lov potravy bývá neefektivnější převážně mimo vodní prostředí, v místech s větším množstvím potenciálních kořistí. Typickými příklady takových stanovišť

jsou suchozemské ekotony, tedy přechodové oblasti mezi dvěma různými biotopy, jako jsou lesní lemy, lesní cesty nebo okraje luk. Na těchto biotopech se můžeme u nás nejčastěji setkat s většími druhy vážek s dobrými letovými schopnostmi, např. se šídly rodu *Aeshna*, především s šídlem modrým (*A. cyanea*), š. pestrým (*A. mixta*) a š. rákosním (*A. affinis*).

Význam terestrického prostředí pro jednotlivé druhy vážek souvisí s délkou období, po které v něm musejí během svého života v podobě dospělce setrvat. Obecně u nich platí, že larvální stadium představuje delší část životního cyklu. Např. vývoj larev páskovce dvojzubého (*Cordulegaster bidentata*) může trvat až pět let, zatímco dospělci žijí několik týdnů. Jen u několika málo našich druhů je délka doby výskytu dospělce časově srovnatelná nebo trvá i déle než larvální vývoj. Zpravidla jde o druhy s neobvyklou životní strategií. Patří mezi ně naše dvě šídlatky rodu *Sympetrum*, které v podobě imaga dokonce zimují, zatímco všechny ostatní naše vážky zimu přečkávají ve stadiu vajíčka nebo larvy. Dospělci obou těchto šídlatek v suchozemském prostředí setrvávají až 9 měsíců, přičemž jejich larvy se ve vodě vyvíjejí pouze dva až tři měsíce. Rovněž náš modelový druh – vážka rumělková (*Sympetrum depressiusculum*) je s ohledem na poměr délky života larev a dospělců spíše atypická. Osídluje především periodicky vysychající biotopy, larvální vývoj probíhá proto relativně rychle a zabere zhruba stejné časové období (dvou- až tříměsíční), jakého se mohou dožít dospělci. Vazba těchto druhů k terestrickému prostředí by proto měla být v porovnání s většinou ostatních druhů výrazně silnější.

Vážka rumělková je jedním z 9 zástupců rodu *Sympetrum* vyskytujících se v Česku



republiky. Až na vážku tmavou (*S. danae*) je pro všechny druhy rodu charakteristický červeně zbarvený zadeček samců. Naopak samičky bývají většinou zbarveny v různých odstínech žluté a hnědé. Vážku rumělkovou můžeme od ostatních zástupců rodu odlišit podle černých nohou a tmavých skvrn kapkovitého tvaru po stranách zadečku (obr. 1 a 2). Délkou těla kolem 3 cm a rozpětím křídel 6 cm patří spíše k menším představitelům rodu *Sympetrum*. Líhnutí imag vážky rumělkové probíhá v našich podmínkách od konce června do poloviny srpna. Letová aktivita dospělců pak může za příznivého počasí trvat až do poloviny října.

Kromě výše uvedeného zasluhuje vážka rumělková pozornost z hlediska ochranného. Její populace v posledních letech zaznamenaly prakticky v celé Evropě výrazný pokles a tento trend nadále pokračuje. Proto je evidována jak v evropském, tak českém červeném seznamu ohrožených druhů. Hlavní důvod představuje úbytek jejich přirozených vodních biotopů – menších, pravidelně zaplavovaných tůň v nivách větších řek. Dnes již tato vážka v podmínkách střední Evropy využívá především člověkem vytvořené vodní plochy, mezi něž patří zejména plůdkové rybníky. U nás se vyskytuje jen vzácně. Ojedinelé záznamy pocházejí ze západních a severních Čech, ve větších počtech byla zjištěna prakticky jen na jediné lokalitě na severu Moravy.

Velikost území využívaného dospělci

Právě na zmíněné lokalitě – Borovecké rybníky v okolí Příbora v Moravskoslezském kraji – našla vážka rumělková významné útočiště. Jediný plůdkový rybníček o rozloze 0,3 ha zde hostí několikatisícovou populaci. Tento vzácný biotop, jehož existence je podmíněna činností místního rybářského svazu a příkladnou spoluprací mezi ekology a rybáři, přesně kopíruje vodní režim panující na přirozených stanovištích v centru areálu druhu, a umožňuje tak existenci stabilní populace. Její početnost je přitom pozoruhodně vysoká, přirozeně kolísá mezi desítkami až stovkami tisíc jedinců; musíme však poznamenat, že tyto hodnoty nejsou u studovaného druhu v případě vhodných biotopů ničím výjimečným. Je tedy zřejmé, že loka-

lita nabízí vážce vhodné podmínky pro život, a to jak z hlediska vodního prostředí, tak i terestrického. A vezmeme-li navíc v potaz její izolovanost (nejbližší známá populace vzdálená více než 100 km), ke studiu pohybu vážek v okolní krajině je ideální.

V rámci studií zaměřených na vybrané aspekty populační biologie vážky rumělkové jsme zjistili nejen silnou vazbu dospělců k mateřskému biotopu, ale zároveň poměrně velký akční rádius v „domovském okrsku“. Pohyby v této oblasti nazýváme rutinní (denní) a primárně jsou motivovány hledáním zdrojů potravy, sexuálních partnerů a míst k úkrytu nebo odpočinku. Délka pobytu dospělců mimo vodní biotop byla relativně dlouhá, imaga stráví v okolí vody zhruba tři měsíce. Uvažujeme-li, že larvální vývoj druhu trvá ve středoevropských podmínkách zhruba 6–8 týdnů, můžeme s jistou nadávkou říci, že většinu svého života mimo vajíčko prožijí jedinci vážky rumělkové na souši. Nejdále od vody se pohybovali juvenilní pohlavně nezralí jedinci, s pokračující sezónou (a nastupující pohlavní zralostí) byl patrný trend navracení se zpět k vodní ploše za účelem rozmnožování. Průměrná vzdálenost dosažená dospělci se pohybovala kolem 450 m od natálního biotopu, avšak celková plocha jejich domovského okrsku byla v porovnání s rozlohou mateřského rybníka téměř tisícnásobná. Také jsme pozorovali selektivitu

1 a 2 Vážka rumělková (*Sympetrum depressiusculum*), dospělý samec (obr. 1) a juvenilní samice (2). Charakteristickými znaky obou pohlaví jsou párové černé skvrny na bocích zadečku (díky jeho zploštění dobře viditelné i při pohledu svrchu), velmi hustá žilnatina křídel, zřetelně rozšířený zadeček a zcela černé nohy. Jde o zranitelný druh s vysokým rizikem vymizení z volné přírody.

Tato vážka je specializována na dočasně vysychající vodní biotopy a má specifické nároky i na suchozemské prostředí.

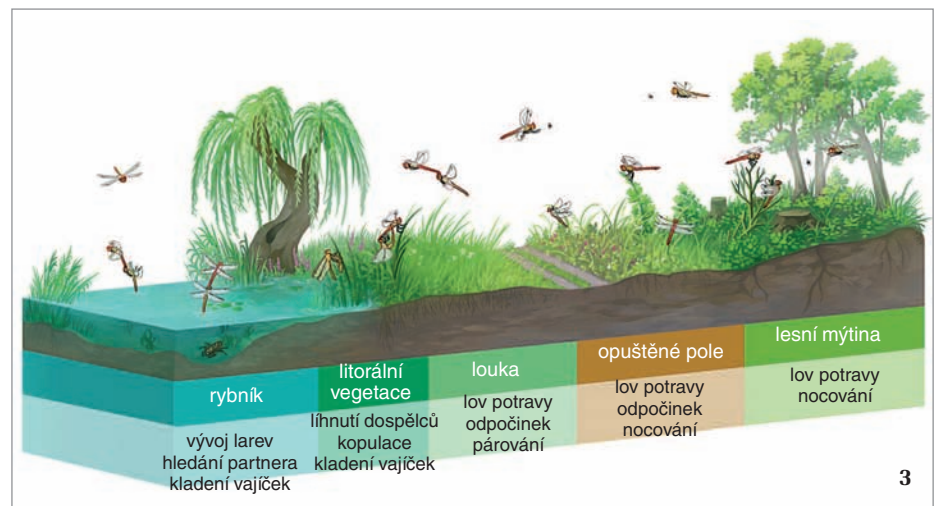
3 Vážky během životního cyklu využívají řadu biotopů. Dospělci pro své rutinní (denní) aktivity vyhledávají různé suchozemské biotopy, které jim poskytují nejvhodnější podmínky. Orig. J. Růžičková

4 až 6 Příklady vhodného a nevhodného suchozemského prostředí pro dospělé vážky rumělkové. K vhodným patří strukturovaná vegetace opuštěného pole (obr. 4) a extenzivně sečené louky (4), k nevhodným homogenní a intenzivně sečená louka (5). Snímky M. Hykla

mezi jednotlivými typy terestrického prostředí.

Vlastnosti suchozemského prostředí preferovaného vážkami

Logickým vyústěním předchozích prací bylo zjistit, které konkrétní biotopy dospělci vážky rumělkové využívají nejvíce





a jaké vlastnosti terestrického prostředí mají pro jejich výskyt klíčový význam. V okruhu vodní plochy, kde se larvy vyvíjejí, jsme sledovali plošky o rozloze 10×10 m s různými typy stanovišť (opuštěná pole, louky, lesní mýtiny, produkční pole a rumišťe – ruderální zarostlé a neudržované plochy, např. okraje silnic). Větší množství vázek se přirozeně vyskytuje blíže mateřské vodní ploše, proto jsme studijní plochy umístili v konstantní vzdálenosti 300 a 500 m od plůdkového rybníčku. Na vymezených ploškách jsme v prvním roce výzkumu během letové aktivity dospělců sledovali jejich výskyt a početnost. V následujícím roce jsme na nich zkoumali také vlastnosti vegetace, jako jsou struktura, pokryvnost nebo výška. Hodnotili jsme i množství potenciální kořisti, především dvoukřídlého hmyzu (Diptera), ale také ostatních členovců do velikosti přibližně 1,5 cm – imaga vážky rumělkové uloví např. i drobné pavouky.

Zjistili jsme, že dospělci modelového druhu využívají jen některé terestrické biotopy s určitými vlastnostmi. Jde především o opuštěná pole (obr. 6), extenzivně obhospodařované louky (obr. 4) a lesní mýtiny. Tato stanoviště se vyznačují spe-

cifickou strukturou vegetace a vyšší mírou vegetačního pokryvu. Dospělci této vážky, stejně jako některé další druhy vázek, potřebují, aby se v porostu občas objevily pevné a vyvýšené rostliny. Využívají je jako místa k odpočinku a termoregulaci, ale hlavně jako pozorovatelné, odkud zahajují ve vhodnou chvíli lov (tento způsob lovu kořisti je typický mimo jiné pro zástupce rodu *Sympetrum*). V hustém porostu pod těmito rostlinami se mohou zase ukrývat za nepříznivého počasí. Právě nevhodná struktura a pokryvnost vegetace byly hlavním důvodem, proč se dospělci téměř nevyskytovali na intenzivně, pravidelně sečených loukách (obr. 5), produkčních polích nebo v ruderálních biotopech, které tvořil jednolitý nestrukturovaný porost (v případě rumišť obvykle šlo o nepůvodní rostliny, např. zlatobýl kanadský – *Solidago canadensis*).

Naše výsledky dále ukazují, že početnost dvoukřídlých, kteří bývají považováni za hlavní kořist dospělých vázek, zřejmě primárně neurčuje výběr místa k pobytu vázek. Zjištěný pozitivní vztah mezi hojností dospělců a množstvím určitých skupin členovců představoval spíše jen důsledek podobných biotopových nároků.

Zkrátka vážky, stejně jako mnozí jiní členovci, preferují strukturovanější vegetaci bez razantních změn v průběhu sezony.

Ochrana a management

Vážka rumělková v současné době patří k nejohroženějším druhům tohoto řádu ve střední Evropě. Kromě jiného i důsledkem faktu, že se naprostá většina jí obývaných vodních biotopů nachází v homogenní a zemědělsky intenzivně využívané krajině. V těchto oblastech jsou vhodné, a pro vážku přímo životně důležité, terestrické biotopy často buď degradovány, nebo dokonce zcela chybějí, což může být klíčové z pohledu ochrany celoevropsky ohroženého druhu. Vhodná ochranná opatření by proto v jejím případě neměla být zaměřena pouze na vodní prostředí (např. zajištění přirozeného hydrologického režimu a sezonní dynamiky mokřadů nebo rozvoje litorální zóny), ale i na aktivní ochranu suchozemského prostředí v okolí vod. Takový ochranný management je pak v praxi v mnoha aspektech totožný s tím, jaký se uplatňuje i u řady dalších druhů ohroženého terestrického hmyzu (např. motýlů). Pro vážky lze vhodné struktury vegetace dosáhnout ponecháním některých polí ladem nebo extenzivním sečením luk (podle typu louky, nejvýše dvakrát ročně). Alternativou může být pastva nebo ponechání neposečených částí, tedy použití mozaikovitě seče (viz také Živa 2016, 2: 88–90). Při samotné seči je rovněž důležité zohlednit, že dospělci během špatného počasí nelétají a mohou se ukrývat v husté luční vegetaci. Zejména mladí jedinci krátce po proměně jsou velmi špatní letci a před mechanizovaným sečením nemají šanci ulétnout. Proto je vhodné seč naplánovat mimo hlavní období proměny larvy v dospělé (emergence), a za příznivého počasí. V daném případě jde o první polovinu července, kdy se většina populace promění v dospělé během krátkého času, v adaptaci na vysychající biotopy.

Práce vznikla za přispění Ministerstva školství, mládeže a tělovýchovy v rámci účelové podpory Národního programu udržitelnosti I, projektu LO1208 TEWEP.

Použitá literatura uvedena na webu Živy.