

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Anita Bonková

**Habitatové preference vážek vzhledem k charakteru litorální a příbřežní
vegetace**

Habitat selection by dragonflies – effect of littoral and riparian vegetation

Bakalářská práce

Vedoucí práce/ Školitel: RNDr. Martin Černý, PhD.

Praha, 2023

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

Zároveň bych chtěla poděkovat svému školiteli RNDr. Martinu Černému za pomoc s prací a zapůjčení užitečné literatury, své rodině, příteli a kamarádům za čestnou podporu během celého studia.

V Praze, dne 10. prosince 2023

Podpis

Abstrakt

Vážky tvoří jeden z důležitých pilířů většiny vodních ekosystémů a hrají významnou roli při udržování jejich rovnováhy. Hlavním cílem této bakalářské práce je shrnout dosavadní poznatky o habitatových preferencích příslušníků řádu Odonata se zaměřením na efekt litorálních a ripariálních vegetací, které jsou kritickými složkami vodních biotopů a významně ovlivňují rozšíření, početnost a reprodukční úspěšnost vážek. V práci se věnuji všem vývojovým stádiím, od larev po dospělé. Tyto poznatky jsou důležité pro udržování a revitalizaci sladkovodních ekosystémů, ve kterých je nutné věnovat se složení litorální a ripariální vegetace pro podporu rozmanitých potřeb tohoto jedinečného hmyzího řádu.

Klíčová slova: habitatová preference, vážky, Odonata, příbřežní vegetace, litorální vegetace

Abstract

Dragonflies form one of the important pillars of most aquatic ecosystems and play an important role in maintaining their balance. The main goal of this bachelor's thesis is to summarize current knowledge about the habitat preferences of members of the order Odonata, with a focus on the effect of littoral and riparian vegetation, which are critical components of aquatic biotopes and significantly influence the distribution, abundance and reproductive success of dragonflies. In my work, I focus on all developmental stages, from larvae to adults. These findings are important for the maintenance and revitalization of freshwater ecosystems, in which it is necessary to pay attention to the composition of littoral and riparian vegetation to support the diverse needs of this unique insect order.

Key words: habitat preference, dragonflies, Odonata, riparian vegetation, littoral vegetation

Obsah

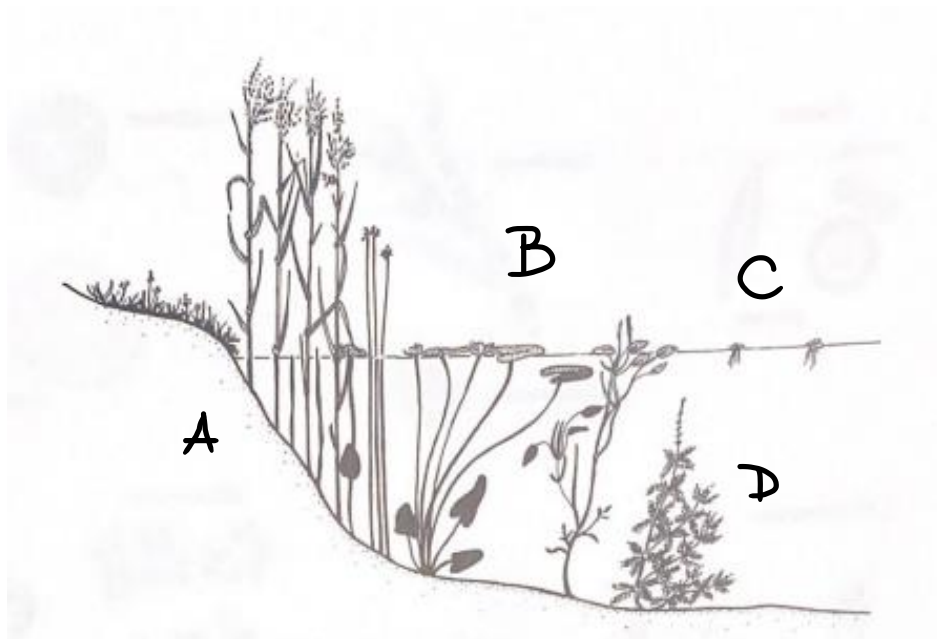
1. Úvod.....	1
2. Obecně k řádu Odonata.....	2
1.1 Taxonomie řádu.....	3
1.1.1 Zygoptera (Stejnokřídlice).....	3
1.1.2 Anisoptera (Různokřídlice).....	4
3. Larvální fáze.....	5
4. Ekdyze.....	7
5. Předreprodukční fáze dospělce.....	8
6. Pohlavně dospělí jedinci.....	9
7. Ovipozice.....	10
7.1 Exophytická ovipozice.....	11
7.2 Endophytická ovipozice.....	12
7.2.1 Podvodní ovipozice.....	13
7.3 Epiphytická ovipozice.....	13
7.4 Detekce predace a parazitismu.....	14
8. Praktické využití interakcí Odonata s příbřežní vegetací.....	15
9. Závěr.....	17
10. Literatura.....	18

1. Úvod

Výběr habitatu je velmi důležité životní rozhodnutí většiny organismů, které může mít zásadní vliv jak na fitness konkrétního jedince, tak i jeho potomků. I přes to, že zástupci řádu Odonata hrají v ekosystému důležitou roli, ať už jako predátor či kořist, stále u nich panují jisté nejasnosti. Habitatové preference jsou lépe mapovány například u obojživelníků (Graeter et. al., 2008).

Vážky procházejí jak akvatickou fází ve stádiu nymfy, tak stádiem dospělého schopného letu. Je pro ně tedy důležité zvolit habitat, který bude poskytovat vhodné podmínky pro všechna tyto životní stádia. Litorální či ripariální vegetace hraje v tomto výběru významnou roli.

Litorální a ripariální vegetaci můžeme shrnout pod jeden pojem, kterým je vegetace příbřežní. Hlavním rozdílem je, skutečnost, zda je součástí lentického systému (litorální vegetace) či systému lotického (ripariální vegetace) (Marsh & Fairbridge, 1999).



Obrázek 1 - Struktura litorální vegetace: A - emerzní rostliny, B - natantní rostliny, C - pleustofyty, D - submerzní rostliny (převzato a upraveno z Brönmark & Hansson, 1998)

Mezi vegetací je patrná jistá zonalita (viz. Obrázek 1). Na okrajích vodní plochy roste vegetace emerzní. Kořeny emerzních rostlin se sice nacházejí pod vodní hladinou, listy a květy ale vyčnívají nad hladinu, jak můžeme vidět třeba u orobinců (*Typha*) či rákosů (*Phragmites*). Natantní rostliny mají kořeny také na dně, ale jejich

listy a květy na hladině pouze plavou. Příkladem natantní rostliny jsou lekníny (*Nymphaea*) či stulíky (*Nuphar*). K heterogenitě vegetace pod hladinou napomáhají také submerzní rostliny. Rostliny tohoto typu jsou čistě akvatické. Typickým zástupcem je vodní mor (*Elodea*). Na hladině můžeme spatřit ještě pleustofyty. Velmi jednoduché rostliny, mezi něž patří například okřehek (*Lemna*).

Heterogenní struktura vegetace ve vodních plochách má pozitivní dopad nejen na larvální stádia vážek, ale i na dospělé (Remsburg & Turner, 2009; Monteiro-Junior et al., 2013; Rodrigues et al., 2019). Nymfám poskytuje úkryty před predátory a vhodná místa pro lov. Při přeměně na dospělé slouží vegetace jako opora a poskytuje výhodná místa pro lov a ovipozici, což jim umožňuje zakládání teritorií, která přitahují potenciální partnery a celkově zvyšují fitness jedince. (Ward & Mill, 2005, Remsburg & Turner, 2009, Guillermo-Ferreira & Del-Claro, 2011).

Narušení nebo degradace tohoto křehkého ekosystému má na populace Odonata výrazný negativní dopad, který může zapříčinit snížení početnosti a diverzity jednotlivých druhů v lokalitách (Fotsing et al., 2022). Proto se přítomnost a zachování této vegetace jeví jako jeden ze zásadních faktorů pro udržení zdravých populací a podporu jejich úspěšného vývoje.

2. Obecně k řádu Odonata

Odonata se řadí mezi hemimetabola, tedy hmyz s proměnou nedokonalou. Znamená to, že ve vývoji se nenachází stádium kukly, ale nymfa se za svůj život několikrát svlékne a postupně se přemění v dospělého jedince schopného letu a rozmnožování (Corbet, 1999; Stoks & Cordoba-Aguilar, 2012). Život vážky začíná vajíčkem, které bylo nakladeno přímo na povrch vodní plochy nebo do rostlinného materiálu.

Poté nastává stádium larvy, označované také nymfa či niada. Larva je výhradně akvatická. Je vybavena silnou čelistí, která z ní dělá zdatného predátora. Živí se různorodou kořistí, od hmyzu po pulce. Po 8 až 15 svlecích (instarů) vylézá na souš, kde se přichytí na vegetaci a započne svůj poslední svlek. V tomto období nastává velké množství zásadních morfologických změn, na jehož konci nastává přeměna v dospělého okřídleného jedince, který ale ještě není pohlavně dospělý. Dospělec svlékne svůj larvální exoskeleton a zanechá ho ve formě tzv. exuvie (Corbet, 1999).

Pohlavně nedospělý jedinec je v porovnání s finální fází, imagem, velmi slabý a neutrálně zbarvený (Silsby, 2001). Hlavní prioritou je pro něj nabrat dostatek energie na vývoj pohlavních znaků a celkové zesílení svalového aparátu (Marden et. al., 1998). Pak už je považován za dospělé imago připravené na páření a následnou ovipozici. V porovnání s larválním stádiem žije imago výrazně kratší dobu, od několika týdnů po měsíce (Corbet, 1999; Silsby, 2001; Stoks & Cordoba-Aguilar, 2012).

1.1 Taxonomie řádu

Řád Odonata je považován za nejstarší existující okřídlený hmyz, který se vyvinul z již neexistujícího řádu Protoodonata (Koukalová-Peck, 2009). Fosilní pozůstatky tohoto řádu pochází převážně z období pozdního Karbonu. Toto historické období je typické rozsáhlými mokřady, tvořícími pro tyto prapředky dnešních vážek ideální podmínky (Carpenter, 1953; Ware et. al., 2014). Zástupci řádu Protoodonata dosahovali úctyhodných velikostí. Rozpětí jejich křídel bylo až 700 mm (Corbet & Brooks, 2008).

Dnes se Odonata rozdělují do tří podřádů, Zygoptera (Stejnokřídlice), Anisoptera (Různokřídlice) a Anisozygoptera (Šídlice). Posledně jmenovaný podřád je dnes již téměř vyhynulý. Existují pouze dva druhy žijící ve střední a jižní Americe. Celkem řád Odonata čítá okolo popsanych 6300 druhů (May, 2019). Hmyz však patří mezi třídu s nejvíce dosud neobjevenými druhy, proto lze předpokládat, že i u Odonata budou díky použití nových metod počty druhů narůstat (Stork, 2018).

1.1.1 Zygoptera (Stejnokřídlice)

Pro Zygoptera je typická jejich drobnější velikost, užší, ale delší tělo a oči umístěné po stranách hlavy. Při odpočinku mohou díky flexibilnější struktuře skládat svá křídla nad tělo. Jedná se o velmi obratné letce, což je velmi výhodné v prostředí s hustou vegetací.

Při rozmnožování se samec pomocí specializovaných struktur, které se nacházejí na konci abdomenu, přichytí za hlavičku samice a vytvoří tzv. tandem. Samice má tzv. endophytickou ovipozici, což znamená že klade vajíčka do rostlinného materiálu.

V současné době se podřád Zygoptera skládá z více než 25 čeledí (Bybee et. al., 2021). Pro účely této práce si však představíme pouze čtyři.

Coenagrionidae (šidélka) je obsáhlá čeleď, pod kterou spadá velké množství druhů rozšířených po celém světě, s výjimkou Antarktidy, jakými jsou například *Enallagma*, *Ischnura*, *Coenagrion* a další.

Další čeledí jsou Lestidae (šidlatky), skládající se z druhů jako *Lestes* a *Sympecma*. Jsou typické svými mírně rozevřenými křídly při odpočinku.

Calopterygoidae (motýlice) se vyznačují svým pestrým až metalickým zbarvením. Vyskytují se převážně v okolí čistých tekoucích vod. Typickým zástupcem je druh *Calopteryx*.

A v poslední řadě čeleď Platycnemididae (šidélka), pro kterou je charakteristické světlé zbarvení nožiček a výrazná pohlavní dimorfie. Příkladem je rod *Platycnemis* (Černý & Waldhauser, 2015; May, 2019).

1.1.2 Anisoptera (Různokřídlice)

V porovnání se Zygoptera jsou zástupci tohoto podřádu větší a robustnější. Díky odlišné struktuře nejsou schopni je při odpočinku skládat křídla, drží je tedy horizontálně, stejně jako při letu. Mají velké oči, které zabírají většinu jejich hlavy. Díky tomu disponují výborným zrakem, který hojně využívají při lovu kořisti a navigaci v prostoru.

Samci Anisopter jsou vysoce teritoriální. Druhy, které se nepřipojují do tandemu, zůstávají v blízkosti samice, kterou si agresivně brání před ostatními samci. Kromě toho některé druhy také chrání i vhodná místa pro ovipozici.

Do tohoto podřádu spadá 11 čeledí (Carle et. al., 2015). Čeleď Aeshnidae (šídla), mezi které spadají jedny z největších žijících vážek s rozpětím křídel až 13 cm. Typickými zástupci jsou rody *Aeshna* či *Anax*.

Další velmi obsáhlou čeledí jsou Libellulidae (vážky), mezi které řadíme rody typické i pro českou krajinu, jako je např. *Libellula*, *Sympetrum* a *Orthetrum*.

Gomphidae (klínatky) byly pojmenovány podle výrazného rozšířeného zadečku připomínajícího tvarem klín. Patří mezi ně například rody *Gomphus* a *Stylurus*.

Corduliidae (lesklíce) jsou typické svým lesklým metalickým zbarvením, převážně zelené barvy. Řadíme sem rody *Cordulia*, *Epithea* nebo *Somatochlora*.

Poslední vybranou čeledí, jsou Cordulegastridae (páskovcoviti). Jde o velmi drobnou čeleď. Typickým zástupcem jsou rody *Cordulegaster* a *Epithea* (Černý & Waldhauser, 2015; Carle et.al., 2015; May, 2019).

3. Larvální fáze

Larvální fáze bývá v životě vážky tou nejdelší. Pohybuje se od pár měsíců po několik let (Silsby, 2001). Prvním stádiem je tzv. protolarva, která bývá někdy zcela opomíjena. Trvá totiž pouhých několik minut či pár hodin, ve kterých má čerstvě vylíhnutý jedinec jediný cíl, a to najít vodní plochu. Protolarva se od larvy značně liší. Její anatomie je uzpůsobena vývoji uvnitř vajíčka a postrádá například pevnou kutikulu. Je tedy velmi náchylná na vnější poškození. Pevnou kutikulu získá až po prvním svleku, po kterém je již považována za plnohodnotnou larvu (Truman & Riddford, 1999). Mezi protolarvou a dospělcem musí larva absolvovat svlek ještě 8 až 18 krát, přičemž přesný počet závisí na druhu (Corbet & Brooks, 2008).

Larvy obývají značné množství rozdílných mikrohabitatů (Buskirk & Sherman, 1985), pro které se u nich vyvinuly různé adaptace a životní strategie. Burrowers se pomocí speciálně vyvinuté spodní čelisti, která funguje jako lopata, zahrabávají do sedimentu na dně. Potravu loví ze zálohy. Tuto strategii vidíme převážně u zástupců čeledi Gomphidae (Baird, 2014; Tennessen, 2019). Hiders se, na rozdíl od burrowers, aktivně nezahrabávají. Využívají spíše svého nenápadného zbarvení a splývají s okolním substrátem. Často také využívají úkryty v podobě vodních rostlin či potopeného dřeva. Jde o strategii rozšířenou například mezi jedinci z čeledi Corduliidae (Corbet & Brooks, 2008).

Sprawlers jsou nymfy adaptované pro aktivní lov kořisti. Pomocí nožiček se pohybují mezi vegetací a kořist vyhledávají. Sprawlers můžeme najít mezi zástupci Libellulidae. A v poslední řadě jsou claspers, které tráví čas přichyceny na stoncích či listech vodních rostlin blízko hladiny. Tyto larvy svou kořist také aktivně vyhledávají. Mezi zástupce řadíme druhy čeledě Aeshnidae (Corbet, 1999; Corbet & Brooks, 2008).

V oblastech s komplexnější vegetací se nachází výrazně více nymf. Pro tento jev existuje dvojí vysvětlení, které se vzájemně nevylučuje. Více makrofytů tvoří lepší prostředí pro výskyt řas a jiného fytoplanktonu a zooplanktonu, důležitých článků potravního řetězce, které tvoří ideální podmínky pro lov kořisti a mají pozitivní vliv na její množství (Verdonschot & Peeters, 2012; Tavares et. al., 2018; Huikkonen et. al., 2019).

Enallagma cyathigerum (šidélko kroužkované) je druhem generalistickým. Nachází se ve vodních plochách s velkým i malým množstvím vegetace. V laboratorních podmínkách měly larvy tohoto druhu možnost zvolit si mezi nádržemi bez vegetace nebo s řídkou či hustou vegetací. Larvy tohoto šidélka jsou claspers, k lovu potřebují pevnou strukturu, na kterou se mohou zavěsit (Verdonschot & Peeters, 2012). Proto dávaly přednost nádrži s vegetací hustou.

Vegetace také nymfám poskytuje dostatek úkrytů před predátory, kterými jsou nejčastěji sladkovodní ryby (Tolonen et. al., 2003; Venderschot & Peeters, 2012; Tavares et. al., 2018). Knorp & Dorn (2016) ve svém výzkumu predace vážek živorodkou *Gambusia affinis* zjistili, že ve vodních plochách s velkým množstvím vegetace se dožilo dospělosti až o 68% více nymf než v plochách bez ní.

Některé druhy využívají jako úkryt konkrétní rostliny. Například larvy *Aeshna viridis* (šídlo zelené) jsou úzce spojeny s listy emergentního *Stratiotes aloides* (řezan pilolistý) (Rantala et. al., 2004).

Dalším příkladem jsou larvy *Pachydiplax longipennis* asociované se submerzní *Sagittaria platyphylla* (šípátka širokolistá), u nás běžnou akvarijní rostlinou pocházející ze Severní a Střední Ameriky. Šípátka má poměrně robustní listy, u jejichž báze se larvy sdružují. Jsou tak sice chráněny před predátory, ale nemají zde moc kořisti. Larvy proto toto bezpečné útočiště opouštějí, ve snaze najít vhodnou kořist (Wellborn & Robinson, 1987).

Na závěr této kapitoly nemohu nezmínit zajímavou výjimku potvrzující pravidlo. Někdy se totiž bezpečí hledané ve vegetaci stává pravým opakem. U nás celkem běžná *Urticularia australis* (bublinatka jižní) patří mezi natantní masožravé rostliny, lovcí hmyz pomocí měchýřků. Za kořist ji padnou většinou korýši, jakými jsou třeba *Daphnia*. Uvnitř lapavých měchýřků byly ale objeveny i menší nymfy (Martens & Grabow, 2011).

4. Ekdyze

Velké množství pevných stonků a listů v rámci příbřežní a litorální vegetace pozitivně ovlivňuje úspěšnost posledního svleku (McCauley, 2008; Remsburg, 2011; Tavares et.al., 2017). Larvy v této fázi, která trvá velmi krátce, opouštějí vodní prostředí a hledají vhodná místa na ekdyzi. Vážka je v tento okamžik velmi náchylná na jakékoli vyrušení. Je proto nutné, aby byla dostatečně chráněna před abiotickými stresory, jakými může být i déšť či vítr (Jacob & Suhling, 1999; Khelifa et. al., 2013). Pro poslední svlek jsou vhodné různé druhy rákosů a orobinců. Mohou být využity také vysoké trávy, jakými je například *Carex*. Známe také druhy vážek, které preferují kmeny stromů.

Příkladem je *Cordulegaster erronea*, zástupce čeledi Cordulegastridae (páskovcovití), druh poměrně hojný v severovýchodní části USA. Jejich počet zde nápadně klesá v důsledku častého kácení dřevin v okolí vodních ploch (Barlow, 2001). Larva je schopna před posledním svlekem urazit vzdálenost až 518 cm a vyšplhat do výšky až 229 cm (Moskowitz & May, 2019).

Heterogenita vegetace je tedy velmi důležitá (McCauley, 2008). U larev Zygopter, žijící v habitatu s vyšší rostlinnou diverzitou, byla pozorovaná nižší mortalita při ekdyzi, než v prostředí bez ní (Jacob & Suhling, 1999; Tavares et.al., 2017). Můžeme se domnívat, že podobně je tomu i u zástupců Anisopter.

V případě příliš husté vegetace nastává další problém. Jedinci nemají dostatek prostoru pro správné rozvinutí křídel a může dojít k jejich trvalému poškození. Podobný problém může nastat i při pravém opaku, tedy příliš řídké vegetaci. Při nedostatku vhodných míst dochází k jejich přeplnění. Úspěšnému svleku pak brání ostatní jedinci (Ubukata, 1973, Zebesa et. al. 2014).

I na první pohled ideální vegetace není zcela bezpečná. Heterogenita terestrické vegetace a vegetace v oblasti litorálu se ukazuje jako ideálním habitatem pro predátory, kteří využívají toho, že svlékající se vážka se nachází ve stavu strnulosti, je tedy snadnou kořistí. Byla pozorována predace ze strany pavouků (Rehfeldt, 1992; Walker, 2009) a mravenců (Zebesa et. al., 2014). Jejich vliv na mortalitu je ale v porovnání s ostatními stresory zanedbatelný (Jacob & Suhling, 1999).

5. Předreprodukční fáze dospělce

Po posledním svleku a úspěšném prvním letu (maiden flight) nastává takzvaná předreprodukční fáze, období, kdy jedinci pohlavně dospívají. Délka této fáze se pohybuje od 48 hodin po několik měsíců a liší se u jednotlivých druhů. Závisí mimo to i na velkém množství dalších kritérií, mezi něž patří například pohlaví jedince. (Corbet, 1999) nebo teplota prostředí (Ubukata, 1973). V tomto období je jejich hlavní prioritou nabrat dostatek energie na budoucí rozmnožování.

Přítomnost vegetace slouží jedincům jako ochrana před přírodními jevy, jako je například déšť či vítr, ale také jim poskytuje vhodná místa pro spánek, lov a perching, kdy jedinci hledají vhodná vyvýšená místa například pro vyhřívání se na slunci, což napomáhá jejich termoregulaci (Corbet, 1999). Odonata můžeme rozdělit mezi perchers a fliers, přeneseně sedavé a letce.

Toto rozdělení je úzce spojeno právě se schopností termoregulace (Corbet & May, 2008). Dospělci se ráno vyhřívají na svých perching sites, v průběhu dne se postupně přesouvají níž (Hykel et. al., 2020). Druhy s větší velikostí těla, v našem případě zástupci Anisopter, potřebují nejen teplo z prostředí, ale i teplo vytvářené fyzickou aktivitou, proto většinu času tráví v letu. Naopak Zygoptera, s tělem drobnějším a méně energeticky náročným, mohou svoji energii vynaložit k hledání potravy, partnera či pouze odpočívání. (Clark & Samways, 1996; Corbet, 1999)

Zde platí, že čím větší velikosti jedinec dosahuje, tím vyšší místo pro perching preferuje. Oblíbené jsou například vrcholky stromů a keřů či pevná stébla trav nebo rákosů. Tato místa mu umožňují nejlepší přístup k slunečnímu záření, ale zároveň poskytují výhodná místa na zpozorování kořisti, případně po dospění nalezení vhodného partnera. Hykel et. al. (2020) na základě pozorování jedinců rodu *Sympetrum*, zjistil, že u výběru správné perching site nejde pouze o výšku, ale i o stabilitu. Pozoroval výraznou preferenci tlustších větví a méně hustého porostu, což by také potvrdzovalo využití těchto míst na hledání kořisti. Naopak tenčí větve byly jedinci vynechávány, i když byly z hlediska dostupnosti slunečního záření ideální.

Zajímavým úkazem byly v této studii samice. Ty si překvapivě pro perching vybíraly objektivně méně vhodná místa v hustším porostu. Vysvětlením by mohla být teritorialita samců, (Worten & Morrow, 2016; Hykel et. al., 2020) ale je známo, že ve fázi dospívání se teritorialita u samců ještě tak výrazně neprojevuje (Corbet, 1999).

Hykel et. al. (2020) navrhuje, že důvodem může být to, že samice si vybíraly místa dál od zkoumané plochy. Dalším vysvětlení ukazuje jistou strategičnost tohoto chování. Samice si vybírají místa v hustší vegetaci, kde je možnost větší koncentrace kořisti. Mohou tudíž energii, kterou by jinak vynaložily k letu, šetřit pro budoucí ovipozici.

Přítomnost a struktura perching sites ovlivňuje také celkovou diverzitu přítomných druhů. Husté porosty dřevin s širokými korunami negativně ovlivňují počet jedinců a celkovou diverzitu zástupců Anisoptera. Nejen že zastíněné oblasti brání dostatečné termoregulaci, zhoršují ale také přístup ke kořisti a schopnost letu celkově (Clark & Samways, 1996; Samways & Steytler, 1996; Stevens & Bailowitz, 2008; French & McCauley, 2018). Naopak zástupci Zygoptera jsou v tomto směru mnohem flexibilnější. Díky menší velikosti i lepší termoregulaci jsou schopni přežít jak v hustě, tak řidčeji zalesněných plochách (Samways & Steytler, 1996).

Heterogenní vegetace vytváří také vhodnější místa pro lov kořisti. Přímo totiž ovlivňuje množství herbivorního hmyzu, který je jejich primární potravou (Bonari, 2017; Knuff et.al., 2020). Některé studie ukazují, že jisté druhy se zdržují na místech, která jsou ideální pouze pro lov kořisti či odpočinek. Až po dovršení pohlavní zralosti se přesouvají na stanoviště odlišná, která jsou vhodnější na ovipozici. (Bried & Erwin, 2005).

6. Pohlavně dospělí jedinci

Perching sites nejsou využívána pouze pro vyhřívání, odpočívání a hledání kořisti. Ve chvíli, kdy jedinec pohlavně dospěje, přidává se ještě funkce další, a to hledání vhodného partnera. V tomto období samci tvoří teritoria, jejichž umístění může zásadně ovlivnit jejich šanci na páření. Na počátku období rozmnožování obsahují teritoria také výhodné perching sites, tedy velkou část terestrické vegetace. Tato místa poskytují jim jistou přehlednost. V průběhu tohoto období samci, ve snaze maximalizovat svoje šance na páření, přesouvají svá teritoria do vegetace příbřežní, ke konci i z většinové části pouze nad vodní hladinu. Vysvětlením je zvýšený výskyt samic u výhodných míst pro ovipozici. Toto chování bylo zachyceno například u samců *Somatochlora flavomaculata* (lesklice skvrnitá), kteří chrání svá teritoria pravidelnými přelety (Wildermuth, 2009).

Vegetace také slouží k orientaci v prostoru. Dospělci využívají k ohraničení svých teritorií výrazné body v okolí, mezi které můžeme řadit dřeviny či příbřežní vegetaci (Lojewski & Switzer, 2015; Aromaa et. al., 2019).

Zakládání teritorií není jednotné ani u druhů stejné čeledě. De Marco Jr. a Resende (2004) tento fakt pozorovali u dvou druhů čeledi Libellulidae (vážkovití) a to *Perithemis mooma* a *Orthemis discolor*. *P. mooma* je tzv. resource control species, tedy druh, který se při zakládání teritoria zaměřuje na velké množství míst vhodných pro ovipozici. Dá se tedy říct, že samci tohoto druhu čekají až jim do teritoria samice sama přiletí. Naopak *O. discolor* vytváří teritoria kolem vysokých perches, které jim umožňují co nejrychleji spatřit vhodnou partnerku.

Dospělci se ve výběru teritorií orientují i podle vizuálních signálů. Více vysoké vegetace znamená také více stínu. Vážky se řídí za pomoci specializovaných fotoreceptorů polarizovaným světlem odrážejícím se od vodní hladiny (French & McCauley, 2017). *Libellula pulchella* zásadně zakládá teritoria pouze v oblastech s malým zastíněním. Pokud dojde k zastínění plochy, kde už bylo teritorium založeno, toto místo opustí (Pezalla, 1979).

Libellula společně s téměř všemi Anisoptera kladou vajíčka exophyticky (viz kap. 8), nejsou tedy na vegetaci přímo vázány. Méně vegetace přispívá k usazování sedimentů v řekách, což vytváří malé tůňky a jezírka, která jsou pro tyto druhy ideálním prostředím (Rocha et. al., 2023). Ve stojatých vodách přítomnost vysoké vegetace a dřevin podporuje růst dalších makrofytů, například v podobě pleustofytů (*Lemna*), což pozitivně ovlivňuje výskyt Zygopter a dalších druhů, které ovipozitují endo a epifyticky (Calvao et. al., 2022).

7. Ovipozice

Výběr stanovišť se u Odonata řídí hierarchickým procesem, přičemž významnou roli hrají faktory na úrovni habitatu a jednotlivých stanovišť. Vizuální podněty, jako je přítomnost dalších zástupců stejného druhu, polarizované světlo odrážené od vodních ploch a strukturální rysy, jako je vegetace, jsou pro vážky důležitým signálem pro jejich výběr. (Corbet 1999; Frati et. al. 2016; Kietzka et. al., 2017) Pokud jde o výběr místa pro kladení vajíček, mnoho druhů vážek projevilo jasné preference pro konkrétní druhy nebo části rostlin (Gibbons et.al., 2002; Rodrigues et. al., 2019).

Tyto preference přispívají k celkovému úspěchu jejich reprodukční strategie (Resetarits, 1996). Samice se snaží co nejlépe vyhodnotit kvalitu místa, kam naklade svá vejce tak, aby zajistila optimální podmínky pro vývoj a růst svých potomků. Tím přispívá k předání svého genetického materiálu dalším generacím. (Buskirk & Sherman, 1985; Orians & Wittenberger, 1991; Mousseau & Fox, 1998; Lambret et.al., 2018). Reakcí na snahy zvýšit pravděpodobnost úspěšnosti je mezi vážkami vznik různých ovipozičních strategií, ve kterých je role rostlin, ať už menší či větší, neodmyslitelná.

Tyto strategie dělíme na dvě základní – exophytickou a endophytickou, ze které někteří autoři kvůli přehlednosti oddělují strategii ještě třetí, ovipozici epiphytickou. (Corbet, 1999)

7.1 Exophytická ovipozice

Druhy preferující exophytickou strategii kladou svá vajíčka přímo na vodní hladinu či těsně pod ní nebo také do odhaleného substrátu na dně plochy. K exophytické ovipozici se uchylují převážně druhy, kde samice má nefunkční či redukované kladélko. Tento jev můžeme najít hlavně u podřádu Anisoptera (Různokřídlice), konkrétně například u čeledi Gomphidae (klínatkovití), Libellulidae (vážkovití) a Corduliidae (lesklicovití). Rostliny tedy pro ovipozici nevyužívají skoro vůbec, avšak některým druhům příbřežní či litorální vegetace slouží jako úkryt před samci, kteří samice, ve snaze o kopulaci, při ovipozici vyrušují (Corbet, 1999).

Zejména v tropech mohou rostliny nepřímo sloužit jako substrát pro ovipozici. Tomuto jevu se říká phytotelmata. Jedná se dočasné plochy, ve kterých se voda drží uvnitř kmenů, květin nebo listů rostlin jako bromélie či dracény (Maguire, 1971; Orr, 1994; Mogi, 2004). Příklady využívání těchto phytotelmat můžeme najít u některých zástupců Libellulidae. Existuje ale jedna menší čeleď, specializovaná zásadně pouze na osidlování phytotelmat. Jedná se o Pseudostigmatidae patřící však do Zygopter (Ingleby et. al., 2012) a rod *Gynacantha* (Aeshnidae) (Rocha et. al., 2023).

7.2 Endophytická ovipozice

Endophytickou strategii můžeme pozorovat u všech zástupců podřádu Zygoptera (Stejnokřídlice) a čeledi Aeshnidae (šídlovití). Samice, vybavena speciálním kladélkem, připomínajícím svým tvarem kosu, klade vejce přímo do listů či stonků rostlin, tlejícího dřeva či jiného substrátu plovoucího blízko hladiny vodní plochy. Rozhodnutí ale není pouze na samici. Samec nejprve vybírá místo, kde tandem přistane, samice poté místo za použití kladélka zhodnotí pomocí speciálních receptorů (Matushkina & Gorb, 2002) a učiní finální rozhodnutí, zda je pro vejce vhodné. Pokud s místem není spokojena, tandem se přemístí. Výběr rostlin k endophytické ovipozici může být zcela náhodný či přesně daný. Schopnost rychle najít vhodné místo pro ovipozici se ale jeví z evolučního hlediska jako velmi výhodná, jelikož tandem nejen vynaloží méně energie při hledání, ale také se zásadně snižuje riziko predace. Včasné nalezení místa pro ovipozici snižuje také riziko kompetice ze strany ostatních samců. (Martens 2001, Lambret et.al. 2015a)

Příkladem může být *Lestes macrostigma* (šídlatka velkosvrnná). Samci tohoto druhu dávali při ovipozici přednost živým rostlinám *Bolboschoenus maritimus* (kamyšník přímořský) před ostatními dostupnými druhy. Preferenci stejné rostliny projeví i samice tohoto druhu. Můžeme se tak domnívat, že vejce nakladená do rostlinné tkáně *B. maritimus* mají větší šanci na úspěšné vylíhnutí (Lambert et.al. 2015).

Některé druhy *Zygoptera* jsou schopny rozpoznat rozdíl mezi živým a mrtvým rostlinným materiálem. Touto hypotézou se zabýval německý biolog Andreas Martens (2001), který si za modelové organismy vybral *Sympecma fusca* (šídlatka hnědá) a *Coenagrion caerulescens*. Oba druhy preferují pro ovipozici mrtvý rostlinný materiál plovoucí na vodní hladině. Martens se domnívá, že tato preference může být ovlivněna faktem, že vejce ani jednoho z těchto druhů neprochází diapauzou. Je tedy třeba, aby vhodný materiál byl dostatečně vlhký, aby tak nedocházelo k vyschnutí vajec. Materiál mrtvý totiž v porovnání s tím živým obsahuje větší množství vody, proto je tedy těmito druhy preferován. (Martens 2001 Lambret et.al. 2015)

U některých samců byla pozorována agrese vůči ostatním samcům spojená s obranou rostliny vhodné pro ovipozici. Jev byl zaznamenán u samců druhu *Oxyagrion microstigma* a rostliny *Eleocharis sp.* (bahničky) (Guillermo-Ferreira & Del-Claro, 2011).

Endophytická ovipozice je pravděpodobně tou nejstarší. Její výskyt můžeme pozorovat na fosilních pozůstatcích již z pozdního Karbonu. Vzhledem k tomu, že složení karbonských lesů se podobalo tropickým mokřadům, můžeme se domnívat, že i prapředci dnešních Odonata hojně přítomnosti rostlin využívali. (Béthoux et. al., 2004) Je ale možné, že tato strategie se datuje ještě dál. Zatím nejstarší rostlinná fosilie, na které jsou patrné známky endophytické strategie byla nalezena v oblasti Doněcké uhelné pánve na východní Ukrajině (Dernov, 2022).

7.2.1 Podvodní ovipozice

Podvodní endophytická ovipozice je speciální strategie, která s sebou přináší množství rizik i benefitů. Můžeme ji pozorovat u Calopterygidae a Coenagrionidae (Dolný et.al., 2014). Samice někdy v přítomnosti velkého množství samců preferuje ovipozici pod vodou, aby předešla vyrušení kompetujícími samci v průběhu kladení (Corbet, 1999; Hawking et. al. 2004). Tato strategie je také výhodná i pro samotná vajíčka. Jako hlavní výhodu můžeme považovat ochranu před abiotickými faktory, zdá se ale, že dalším pozitivem by mohla být zvýšená ochrana před parazitoidy (Corbet, 1999; Harabiš et.al., 2014).

Samozřejmě samice riskuje predaci ze strany ryb, ale je také šance, že se jí nepodaří po nakladení vajíček z vody vzlétnout. Pro tento případ se u samic některých druhů vyvinula zajímavá strategie. Samice na vodní hladině se snaží přilákat samce, který, ve snaze se s ní spářit, samici uchopí a do vzduchu vynese. Pro samce je tato akce výhodná, jelikož je zde stále možnost, že samice v sobě má ještě část neoplozených vajíček (Corbet, 1999).

7.3 Epiphytická ovipozice

Epiphytická ovipoziční strategie se liší od té endophytické tím, že samice klade vejce nikoliv dovnitř rostliny ale přímo na její povrch, ať už se jedná o listy, kořeny či větve (Corbet, 1999; Hawking et. al., 2004). Pro druhy s tímto typem ovipozice stejně jako druhy endophytické, bývá fatální, pokud dojde ke ztrátě litorální vegetace a stromů či keřů, které jim vhodná místa na ovipozici zajišťují. (Rodrigues et. al., 2019)

7.4 Detekce predace a parazitismu

Predace a parazitismus je největším rizikem pro správný vývoj vajíček (Harabiš et.al., 2019). Proto by se schopnost včas identifikovat lokality, kde toto riziko hrozí, jeví jako evolučně výhodná. Řada bezobratlých obývajících stejné lokality si vyvinula způsoby, jak detektovat podle chemických signálů predátory, převážně ryby. Příkladem jsou například některé druhy komárů (Vonesh & Blaustein, 2010).

Přítomnost podobné schopnosti se bohužel u Odonata zatím neprokázala (Knorp & Dron, 2016). McGuffin et.al. (2006) ale při svém pozorování zjistili, že se samice plochám s rybami vyhýbaly. Jelikož bylo prokázáno, že dospělci při výběru místa pro ovipozici berou v potaz vizuální podněty, můžeme se domnívat, že samice jednoduše přítomnost ryb u hladiny vidí. To by také vysvětlovalo fakt, že v případě zhoršené průhlednosti vody, samice není schopna přítomnost ryb detekovat a do této plochy svá vajíčka naklade, i když pro jejich nymfy je toto místo kvůli zvýšené predaci nevhodné.

Může se zdát, že endofyticky nakladená vajíčka jsou před okolními vlivy dokonale chráněna, ale opak je pravdou. Právě tato vajíčka jsou nejvíce náchylná k napadení parazitoidy. Mezi parazitoidy můžeme řadit až 10 % dosud popsaných hmyzích druhů, převážně se jedná o Hymenoptera (blanokřídlí), Diptera (dvoukřídlí) a Coleoptera (brouci) (Eggleton & Belshaw, 1992; Weber et. al., 2008; Fatouros et. al., 2020).

Nalzáme mezi nimi druhy přímo specializované na vajíčka hmyzích predátorů, jakými jsou Odonata. Jsou to některé druhy z čeledě Mymaridae (brvuškovití), konkrétně rod *Anagrus*, a všechny zástupci Hydrophylita. Hydrophylita jsou drobné vosičky, měřící pouze několik desetin milimetru, náležící do čeledě Trichogrammatidae (drobněnkovití). Jedná se o nejmenší dosud objevený okřídlený hmyz, který je z těchto důvodů extrémně složitý na pozorování. Druh *Hydrophylita emporos*, objevený teprve nedávno, pochází z Taiwanu a parazituje na samicích Zygoter. Konkrétně byl pozorován u *Psolodesmus mandarinus* z čeledě Calopterygidae. Tato vosička se vozí na abdomenu *P. mandarinus*, kde čeká na počátek jeho ovipozice. Poté využije penetrované hladiny, po abdomenu sleze až k vajíčkům, do kterých naklade vajíčka svá (Shih et.al., 2013).

Zygoptera a čeleď Aeshnidae adaptovaly různé strategie, jak své nevylihnuté potomky před tímto osudem ochránit. Využívají pro ovipozici pevnější rostlinný materiál, jakým je například kůra stromů a keřů. Penetrace takto silného materiálu je ale pro ně výrazně energeticky náročnější a také riskantnější, jelikož tráví hodně času na jednom místě a mohou se tak stát snadnou kořistí. Nicméně se zdá, že se tento trade-off vyplácí. Při porovnání mortality vajíček způsobené parazitoidy u dvou příbuzných druhů *Lestes sponsa* (šídlatka páskovaná), ovipozitující do měkkých rostlinných pletiv a *Chalcolestes viridis* (šídlatka velká), jejíž strategií je přímý opak, byla mortalita *L. sponsa* výrazně vyšší (Harabiš et. al., 2019).

Další výhodou je využívání pro ovipozici mrtvého rostlinného materiálu. Parazitoidi nachází vejčka vážek v pletivu díky chemickým signálům, které rostlina produkuje. U mrtvého materiálu už ale tyto signály nenajdeme. Například *Sympecma fusca* (šídlatka hnědá) ovipozitující do mrtvého rostlinného materiálu má skoro nulovou mortalitu vajíček způsobenou napadením parazitoidy (Harabiš et. al., 2019).

8. Praktické využití interakcí Odonata s přibřežní vegetací

Vzhledem k zvyšujícímu se množství disturbancí v krajině a ztráty přirozených mokřadů dochází také k úbytku populací hmyzu přímo vázaného na tyto typy habitatů. (Rodrigues et. al., 2019) Vážky se díky svému životnímu cyklu, který zasahuje do terestrického i vodního prostředí, jeví jako výborný modelový organismus pro hodnocení dopadu těchto disturbancí na živé organismy (Cunningham-Minnick et. al., 2019).

Změna prostředí s sebou přináší množství stresorů, které organismy nutí se přizpůsobit či místo zcela opustit. Silva et. al. (2021) ve své studii na larvách zkoumal řadu těchto stresorů, Kromě jiného i vliv změny zastínění ripariální vegetací a přeměny přírodní vegetace na vegetaci více vhodnou k zemědělskému využití. Studie byla provedena v Brazílii, která se s úbytkem přirozených mokřadů potýká již několik desítek let (Malingreau & Tucker, 1988; Ometto et.al., 2011; da Conceição Bispo et.al., 2023). Díky využití tzv. multi-trait přístupu, který bere ohled na více než jednu vlastnost, se podařilo posoudit adaptabilitu jak behaviorálních vlastností, tak i morfologických, fylogenních a fyziologických.

Výsledkem bylo zjištění, že odolnost jednotlivých larev přímo souvisí s jejich morfologickými (způsob respirace, velikost těla), fyziologickými (způsob termoregulace) a behaviorálními vlastnostmi (ovipoziční strategie), které korespondují s jejich rozdělením na Anisoptera a Zygoptera (Silva et. al. 2021). To odpovídá i předchozímu výzkumu, kterým bylo prokázáno, že odstranění příbřežní vegetace způsobilo změny ve složení druhů na stanovištích (Da Silva Monteiro Junior et. al., 2013). Problémem tedy není snížení počtu jedinců, ale celkové diverzity (Delpon et. al., 2019).

Jedním z velkých problémů u Zygopter se ukázal být nedostatek dřevin či jiné vegetace poskytující stín (Silva et.al., 2021). Úbytek vegetace způsobil taktéž nedostatek vhodných míst pro endofytickou ovipozici. U larev absence dostatečného počtu stinných ploch nepřímo ovlivňuje jejich respiraci nižší koncentrací kyslíku ve vodě (Corbet, 1999).

Jedinci náležící mezi Anisoptera si v tomto velmi disturbovaném prostředí vedou o něco lépe (Silva et.al., 2021). Exofytická ovipozice, která je přítomna u většiny zástupců (výjimkou je čeleď Aeshnidae), umožňuje dospělcům osídlit i vodní plochy bez přítomnosti vegetace. V jistých případech mohou disturbance přírodního habitatu dokonce zvýšit počet ploch vhodných pro tyto druhy (Remsburg & Turner, 2009). Plochy s řidší vegetací tedy způsobují častější výskyt druhů větší velikosti, což má ale za důsledek homogenizaci druhové diverzity (Pereira et. al., 2019).

Je tedy nutné snažit se vegetaci v okolí vodních ploch obnovovat. Velký pozor je však nutno dávat na vznik monokultur. Mabry & Dettman (2010) upozornili při obnově mokřadů v USA na přítomnost monokultur invazních druhů rákosů a orobinců. Diverzita druhů byla v této oblasti výrazně menší v porovnání s přirozenými mokřady. Na problémy s invazními druhy rostlin upozornil i Balzan (2012). Na Maltě se objevil invazní rákos *Arundo Donax (trst' rákosovitá)*. Tento rákos dosahuje obřích rozměrů a vytváří hustý porost. Vážky v něm nemohou létat, zastiňuje také plochu a zabraňuje růstu jiné litorální a natantní vegetace.

9. Závěr

Vztah Odonata k jejich habitatu, zejména pak litorální a ripariární vegetaci, je velmi složitý. Prostřednictvím zkoumání různých faktorů, včetně struktury vegetace, kvality vody a heterogenity stanovišť, můžeme získat cenné poznatky o roli, kterou tyto environmentální prvky hrají při selekci habitatů a jeho vlivu na úspěšnost životního cyklu vážek. Tato práce poukázala na důležitost litorální a ripariární vegetace v tomto výběru.

Emergentní rostliny poskytují vhodná místa pro odpočinek, termoregulaci, lov i úkryt. Nesmírně důležité je i množství vhodných míst pro ovipozici. Larvám jejich kořeny slouží hlavně jako úkryt před predátory a loviště. Struktura této vegetace, charakterizovaná rozmanitými rostlinnými druhy a odlišnými mikrohabitaty, přispívá k celkové komplexitě stanovišť, které vážky pro všechna svá životní stádia vyhledávají.

Kromě toho hraje vegetace zásadní roli v ovlivňování abiotických podmínek prostředí. Poskytuje stín, stabilizuje břehy a celkově napomáhá udržovat zdraví vodních habitatů (Giller & Malmqvist, 1998; Williams, 2006; van der Valk, 2012; Brönmark & Hansson, 2017). Interakce vážek s vegetací proto pouze podtrhuje důležitost ochrany komplexních habitatů.

Žijeme v době, kdy je příroda stále více poznamenávána dopady antropogenních činností a dochází tak k výrazným změnám životního prostředí. Pochopení principu výběru habitatu u vážek se tak stává pro jejich ochranu důležitějším než kdy jindy. Je tedy třeba uplatnit tyto vědecké poznatky při snaze o uchování a revitalizaci vodních ploch a neopomínat také důležitost příbřežní vegetace. Budoucí výzkum této problematiky může výrazně přispět k ochraně tak unikátního řádu, jakým Odonata nepochybně jsou.

10. Literatura

- Aromaa, S., Ilvonen, J. J., & Suhonen, J. (2019). Body mass and territorial defence strategy affect the territory size of odonate species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286(1917), 20192398. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2398>
- Baird, I. (2014). Larval burrow morphology and groundwater dependence in a mire-dwelling dragonfly, *Petalura gigantea* (Odonata: Petaluridae). *International Journal of Odonatology*, 17. <https://doi.org/10.1080/13887890.2014.932312>
- Balzan, M. V. (2012). Associations of Dragonflies (Odonata) to Habitat Variables within the Maltese Islands: A Spatio-Temporal Approach. *Journal of Insect Science*, 12(87), 1–18. <https://doi.org/10.1673/031.012.8701>
- Bethoux, O., Galtier, J., & Nel, A. (2004). Earliest Evidence of Insect Endophytic Oviposition. *PALAIOS*, 19(4), 408–413. [https://doi.org/10.1669/0883-1351\(2004\)019%3C0408:eeoieo%3E2.0.co;2](https://doi.org/10.1669/0883-1351(2004)019%3C0408:eeoieo%3E2.0.co;2)
- Bonari, G., Fajmon, K., Malenovský, I., Zelený, D., Holuša, J., Jongepierová, I., Kočárek, P., Konvička, O., Uříčář, J., & Chytrý, M. (2017). Management of semi-natural grasslands benefiting both plant and insect diversity: The importance of heterogeneity and tradition. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 246, 243–252. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.06.010>
- Bried, J. T., & Ervin, G. N. (2005). Distribution of Adult Odonata Among Localized Wetlands in East-central Mississippi. *Southeastern Naturalist*, 4(4), 731–744. [https://doi.org/10.1656/1528-7092\(2005\)004\[0731:doaoal\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1656/1528-7092(2005)004[0731:doaoal]2.0.co;2)
- Brönmark, C., & Hansson, L. A. (2017). *The biology of lakes and ponds*. Oxford university press.

- Buskirk, R. E., & Sherman, K. J. (1985). The Influence of Larval Ecology on Oviposition and Mating Strategies in Dragonflies. *The Florida Entomologist*, 68(1), 39.
<https://doi.org/10.2307/3494329>
- Bybee, S. M., Kalkman, V. J., Erickson, R. J., Frandsen, P. B., Breinholt, J. W., Suvorov, A., Dijkstra, K.-D. B., Cordero-Rivera, A., Skevington, J. H., Abbott, J. C., Sanchez Herrera, M., Lemmon, A. R., Moriarty Lemmon, E., & Ware, J. L. (2021). Phylogeny and classification of Odonata using targeted genomics. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 160, 107115. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2021.107115>
- Calvão, L. B., Siqueira, T., Paula, A., Kaory, C., & Juen, L. (2022). Correlates of Odonata species composition in Amazonian streams depend on dissimilarity coefficient and oviposition strategy. *Ecological Entomology*, 47(6), 998–1010.
<https://doi.org/10.1111/een.13188>
- Carle, F., Kjer, K., & May, M. (2015). A molecular phylogeny and classification of Anisoptera (Odonata). *Arthropod Systematics and Phylogeny*, 73, 281–301.
<https://doi.org/10.3897/asp.73.e31805>
- Carpenter, F. M. (1953). The Geological History and Evolution of Insects. *American Scientist*, 41(2), 256–270. <https://www.jstor.org/stable/27826488>
- Clark, T. E., & Samways, M. J. (1996). Dragonflies (Odonata) as Indicators of Biotope Quality in the Kruger National Park, South Africa. *The Journal of Applied Ecology*, 33(5), 1001. <https://doi.org/10.2307/2404681>
- Chytrý, M., Kučera, T., Kočí, M., Grulich, V., Lustyk, P., Šumberová, K., ... & Husák, Š. (2010). Katalog biotopů České republiky. Druhé vydání. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR.
- Corbet, P. S. (1999). Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata. Harley books.
- Corbet, P.S. and Brooks, S.J. (2008) *Dragonflies*, Collins.

- Corbet, P. S., & May, M. L. (2008). Fliers and perchers among Odonata: dichotomy or multidimensional continuum? A provisional reappraisal. *International Journal of Odonatology*, *11*(2), 155–171. <https://doi.org/10.1080/13887890.2008.9748320>
- Cunningham-Minnick, M. J., Meyer, T. B., & Crist, T. O. (2019). Shifts in dragonfly community structure across aquatic ecotones. *International Journal of Odonatology*, *22*(2), 121–133. <https://doi.org/10.1080/13887890.2019.1615006>
- da Conceição Bispo, P., Picoli, M.C.A., Marimon, B.S. et al. Overlooking vegetation loss outside forests imperils the Brazilian Cerrado and other non-forest biomes. *Nat Ecol Evol* (2023). <https://doi.org/10.1038/s41559-023-02256-w>
- da Silva Monteiro Júnior, C., Couceiro, S. R. M., Hamada, N., & Juen, L. (2013). Effect of vegetation removal for road building on richness and composition of Odonata communities in Amazonia, Brazil. *International Journal of Odonatology*, *16*(2), 135–144. <https://doi.org/10.1080/13887890.2013.764798>
- de Marco Jr., P., & Resende, D. C. (2004). Cues for territory choice in two tropical dragonflies. *Neotropical Entomology*, *33*(4), 397–401. <https://doi.org/10.1590/s1519-566x2004000400001>
- Delpon, G., Vogt-Schilb, H., Munoz, F., Richard, F., & Schatz, B. (2019). Diachronic variations in the distribution of butterflies and dragonflies linked to recent habitat changes in Western Europe. *Insect Conservation and Diversity*, *12*(1), 49–68. <https://doi.org/10.1111/icad.12309>
- Dernov, V. (2021). The Earliest Insect Endophytic Oviposition (Early Pennsylvanian, Eastern Ukraine). *Вісник*, *4*(95), 16–24. <https://doi.org/10.17721/1728-2713.95.02>
- Dolný, A., Helebrandová, J., Tereza, R., Šigut, M., & Harabiš, F. (2014). Ecological aspects of underwater oviposition in *lestes sponsa* (odonata: Lestidae). *Odonatologica*, *43*, 183–197.

- Eggleton, P., & Belshaw, R. (1992). Insect parasitoids: an evolutionary overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 337(1279), 1–20. <https://doi.org/10.1098/rstb.1992.0079>
- Fatouros, N. E., Cusumano, A., Bin, F., Polaszek, A., & van Lenteren, J. C. (2020). How to escape from insect egg parasitoids: a review of potential factors explaining parasitoid absence across the Insecta. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1931), 20200344. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.0344>
- Fotsing, J. K., Menbohan, S. F., Meyer, A., Leprêtre, A., & Usseglio-Polatera, P. (2022). Relationships between Physico-Chemical Parameters and Taxonomic Structure of Benthic Macroinvertebrate Assemblages in Streams of West Cameroon. *Water*, 14(9), 1490. <https://doi.org/10.3390/w14091490>
- Fрати, F., Piersanti, S., Reborа, M., & Salerno, G. (2016). Volatile cues can drive the oviposition behavior in Odonata. *Journal of Insect Physiology*, 91-92, 34–38. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2016.06.007>
- French, S. K., & McCauley, S. J. (2018). Canopy cover affects habitat selection by adult dragonflies. *Hydrobiologia*, 818(1), 129–143. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3600-5>
- Gibbons, L., Reed, J., & Chew, F. (2002). Habitat requirements and local persistence of three damselfly species (Odonata: Coenagrionidae). *Journal of Insect Conservation*, 6, 47–55. <https://doi.org/10.1023/A:1015754015603>
- Giller, P. S., & Malmqvist, B. (1998). *The biology of streams and rivers*. Oxford University Press.
- Graeter, G. J., Rothermel, B. B., & Gibbons, J. W. (2008). Habitat Selection and Movement of Pond-Breeding Amphibians in Experimentally Fragmented Pine Forests. *Journal of Wildlife Management*, 72(2), 473–482. <https://doi.org/10.2193/2006-330>

- Guillermo-Ferreira, R., & Del-Claro, K. (2011). Oviposition site selection in *Oxyagrion microstigma* Selys, 1876 (Odonata: Coenagrionidae) is related to aquatic vegetation structure. *International Journal of Odonatology*, *14*(3), 275–279.
<https://doi.org/10.1080/13887890.2011.621109>
- Hawking, J., Suhling, F., Wilson, K., Theischinger, G., & Reels, G. (2004). Underwater and epilithic oviposition by Australian Aeshnidae (Odonata). *International Journal of Odonatology - INT J ODONATOL*, *7*, 33–36.
<https://doi.org/10.1080/13887890.2004.9748192>
- Huikkonen, I., Helle, I., & Elo, M. (2019). Heterogenic aquatic vegetation promotes abundance and species richness of Odonata (Insecta) in constructed agricultural wetlands. *Insect Conservation and Diversity*, *13*(4), 374–383.
<https://doi.org/10.1111/icad.12396>
- Hykel, M., Růžicková, J., & Dolný, A. (2019). Perch selection in *Sympetrum* species (Odonata: Libellulidae): importance of vegetation structure and composition. *Ecological Entomology*, *45*(1), 90–96. <https://doi.org/10.1111/een.12778>
- Ingle, S. J., Bybee, S. M., Tennessen, K. J., Whiting, M. F., & Branham, M. A. (2012). Life on the fly: phylogenetics and evolution of the helicopter damselflies (Odonata, Pseudostigmatidae). *Zoologica Scripta*, *41*(6), 637–650.
<https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.2012.00555.x>
- J. Rantala, M., Ilmonen, J., Koskimäki, J., Suhonen, J., & Tynkkynen, K. (2004). The macrophyte, *Stratiotes aloides*, protects larvae of dragonfly *Aeshna viridis* against fish predation. *Aquatic Ecology*, *38*(1), 77–82.
<https://doi.org/10.1023/b:aeco.0000021005.22624.16>

- Khelifa, R., Zebba, R., Amari, H., & Mellal, M. (2013). Does wind affect emergence site selection in odonata? *African Entomology*, *21*, 383–387.
<https://doi.org/10.4001/003.021.0213>
- Kietzka, G. J., Pryke, J. S., & Samways, M. J. (2016). Aerial adult dragonflies are highly sensitive to in-water conditions across an ancient landscape. *Diversity and Distributions*, *23*(1), 14–26. <https://doi.org/10.1111/ddi.12493>
- Knorp, N. E., & Dorn, N. J. (2016). Mosquitofish predation and aquatic vegetation determine emergence patterns of dragonfly assemblages. *Freshwater Science*, *35*(1), 114–125.
<https://doi.org/10.1086/684678>
- Knuff, A. K., Staab, M., Frey, J., Dormann, C. F., Asbeck, T., & Klein, A.-M. (2020). Insect abundance in managed forests benefits from multi-layered vegetation. *Basic and Applied Ecology*, *48*, 124–135. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2020.09.002>
- Lambret, P., Besnard, A., & Matushkina, N. (2015). Initial preference for plant species and state during oviposition site selection by an odonate. *Entomological Science*, *18*(3), 377–382. <https://doi.org/10.1111/ens.12130>
- Lambret, P., Rutter, I., Grillas, P., & Stoks, R. (2018). Oviposition plant choice maximizes offspring fitness in an aquatic predatory insect. *Hydrobiologia*, *823*(1), 1–12.
<https://doi.org/10.1007/s10750-018-3663-3>
- Lojewski, J. A., & Switzer, P. V. (2014). The role of landmarks in territory maintenance by the black saddlebags dragonfly, *Tamea lacerata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *69*(3), 347–355. <https://doi.org/10.1007/s00265-014-1847-z>
- Mabry, C., & Dettman, C. (2010). Odonata Richness and Abundance in Relation to Vegetation Structure in Restored and Native Wetlands of the Prairie Pothole Region, USA. *Ecological Restoration*, *28*(4), 475–484. <https://doi.org/10.3368/er.28.4.475>

- Maguire, B. (1971). Phytotelmata: Biota and community structure determination in plant-held waters. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2, 1.
<https://doi.org/10.1146/annurev.es.02.110171.002255>
- Malingreau, J.-P., & Tucker, C. J. (1988). Large-Scale Deforestation in the Southeastern Amazon Basin of Brazil. *Ambio*, 17(1), 49–55. <https://www.jstor.org/stable/4313418>
- Marden, J., FITZHUGH, G., & Wolf, M. (1998). From molecules to mating success: Integrative biology of muscle maturation in a dragonfly. *Integrative and Comparative Biology*, 38. <https://doi.org/10.1093/icb/38.3.528>
- Marsh, G. A., & Fairbridge, R. W. (1999). Lentic and lotic ecosystems. *Encyclopedia of Earth Science*, 381–388. https://doi.org/10.1007/1-4020-4494-1_204
- Martens, A. (2001). Initial preference of oviposition sites: discrimination between living and dead plant material in *Sympetma fusca* and *Coenagrion caerulescens* (Odonata: Lestidae, Coenagrionidae). *European Journal of Entomology*, 98(1), 121–123.
<https://doi.org/10.14411/eje.2001.021>
- Martens, A., & Grabow, K. (2011). Early stadium damselfly larvae (Odonata: Coenagrionidae) as prey of an aquatic plant, *Utricularia australis*. *International Journal of Odonatology*, 14(1), 101–104.
<https://doi.org/10.1080/13887890.2011.568191>
- Matushkina, N., & Gorb, S. (2002). Stylus of the odonate endophytic ovipositor: a mechanosensory organ controlling egg positioning. *Journal of Insect Physiology*, 48(2), 213–219. [https://doi.org/10.1016/s0022-1910\(01\)00166-4](https://doi.org/10.1016/s0022-1910(01)00166-4)
- May, M. (2019). Odonata: Who They Are and What They Have Done for Us Lately: Classification and Ecosystem Services of Dragonflies. *Insects*, 10(3), 62.
<https://doi.org/10.3390/insects10030062>

- McGuffin, M., Baker, R. L., & Forbes, M. R. (2006). Detection and Avoidance of Fish Predators by Adult Enallagma Damselflies. *Journal of Insect Behavior*, 19(1), 77–91. <https://doi.org/10.1007/s10905-005-9013-0>
- Mogi, M. (2004). Phytotelmata: hidden freshwater habitats supporting unique faunas. *Freshwater invertebrates of the Malaysian Region*, 13-22.
- Monteiro-Júnior, C. S., Juen, L., & Hamada, N. (2014). Effects of urbanization on stream habitats and associated adult dragonfly and damselfly communities in central Brazilian Amazonia. *Landscape and Urban Planning*, 127, 28–40. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2014.03.006>
- Moskowitz, D. (2019). Nymph ecology, habitat, and emergence-site selection of cordulegaster erronea hagen (tiger spiketail dragonfly) in new jersey with implications for conservation. *Northeastern Naturalist*, 26, 141. <https://doi.org/10.1656/045.026.0113>
- Mousseau, T. A., & Fox, C. W. (1998). The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology & Evolution*, 13(10), 403–407. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(98\)01472-4](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(98)01472-4)
- Ometto, J. P., Aguiar, A. P. D., & Martinelli, L. A. (2011). Amazon deforestation in Brazil: effects, drivers and challenges. *Carbon Management*, 2(5), 575–585. <https://doi.org/10.4155/cmt.11.48>
- Orians, G. H., & Wittenberger, J. F. (1991). Spatial and Temporal Scales in Habitat Selection. *The American Naturalist*, 137, S29–S49. <https://www.jstor.org/stable/2462287>
- Orr, A. (1994). Life histories and ecology of Odonata breeding in phytotelmata in Bornean rainforest. *Odonatologica*, 23, 365–377.
- Pereira, D. F. G., de Oliveira Junior, J. M. B., & Juen, L. (2019). Environmental changes promote larger species of Odonata (Insecta) in Amazonian streams. *Ecological Indicators*, 98, 179–192. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.09.020>

- Pezalla, V. M. (1979). Behavioral Ecology of the Dragonfly *Libellula pulchella* Drury (Odonata: Anisoptera). *American Midland Naturalist*, 102(1), 1.
<https://doi.org/10.2307/2425062>
- Rehfeldt, G. (1992). Impact of predation by spiders on a territorial damselfly (Odonata: Calopterygidae). *Oecologia*, 89(4), 550–556. <https://doi.org/10.1007/bf00317162>
- Remsburg, A. (2011). Relative Influence of Prior Life Stages and Habitat Variables on Dragonfly (Odonata: Gomphidae) Densities among Lake Sites. *Diversity*, 3(2), 200–216. <https://doi.org/10.3390/d3020200>
- Remsburg, A. J., & Turner, M. G. (2009). Aquatic and terrestrial drivers of dragonfly (Odonata) assemblages within and among north-temperate lakes. *Journal of the North American Benthological Society*, 28(1), 44–56. <https://doi.org/10.1899/08-004.1>
- Resetarits, W. J. (1996). Oviposition Site Choice and Life History Evolution. *American Zoologist*, 36(2), 205–215. <https://doi.org/10.1093/icb/36.2.205>
- Rocha, T. S., Calvão, L. B., Juen, L., & Oliveira-Junior, J. (2023). Effect of environmental integrity on the functional composition of the Odonata (Insecta) community in streams in the Eastern Amazon. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11.
<https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1166057>
- Rodrigues, M. É., Roque, F. de O., Guillermo-Ferreira, R., Saito, V. S., & Samways, M. J. (2018). Egg-laying traits reflect shifts in dragonfly assemblages in response to different amount of tropical forest cover. *Insect Conservation and Diversity*, 12(3), 231–240. <https://doi.org/10.1111/icad.12319>
- Samways, M. J., & Steytler, N. S. (1996). Dragonfly (Odonata) distribution patterns in urban and forest landscapes, and recommendations for riparian management. *Biological Conservation*, 78(3), 279–288. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(96\)00032-8](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(96)00032-8)

- Shih, Y. T., Ko, C., Pan, K. T., Lin, S. C., & Polaszek, A. (2013). Hydrophylita (Lutzimicron) emporos Shih & Polaszek (Hymenoptera: Trichogrammatidae) from Taiwan, Parasitising Eggs, and Phoretic on Adults, of the Damselfly Psolodesmus mandarinus mandarinus (Zygoptera: Calopterygidae). *PLOS ONE*, 8(12).
<https://doi.org/10.1371/annotation/cf1aea8b-a03c-46ab-9456-05d054a7243a>
- Schowalter, T. D. (2022). *Insect ecology: an ecosystem approach*. Academic press.
- Córdoba-Aguilar, A., Beatty, C., & Bried, J. T. (Eds.). (2023). *Dragonflies and damselflies: model organisms for ecological and evolutionary research*. Oxford University Press.
- Silsby, J. (2001). *Dragonflies of the World*. CSIRO PUBLISHING.
- Silva, L. F. R., Castro, D. M. P., Juen, L., Callisto, M., Hughes, R. M., & Hermes, M. G. (2021). Functional responses of Odonata larvae to human disturbances in neotropical savanna headwater streams. *Ecological Indicators*, 133, 108367.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108367>
- Stevens, L. E., & Bailowitz, R. A. (2008). Odonata of Ash Meadows National Wildlife Refuge, Southern Nevada, USA. *Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science*, 40(2), 128–135. <https://doi.org/10.2181/1533-6085-40.2.128>
- Stoks, R., & Córdoba-Aguilar, A. (2010). Evolutionary Ecology of Odonata: A Complex Life Cycle Perspective. *Annual Review of Entomology*, 57, 249–265.
<https://doi.org/10.1146/annurevento120710100557>
- Tavares, R. I. S., Mandelli, A. M., Rincon Mazão, G., & Guillermo-Ferreira, R. (2017). The relationship between habitat complexity and emergence time in damselflies. *Limnologica*, 65, 1–3. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2017.04.009>
- Tennessee, K. J. (2019). Dragonfly Nymphs of North America. In *Springer eBooks*.
<https://doi.org/10.1007/978-3-319-97776-8>

- Tolonen, K., Hämäläinen, H., Holopainen, I., Mikkonen, K., & Karjalainen, J. (2003). Body size and substrate association of littoral insects in relation to vegetation structure. *Hydrobiologia*, 499, 179–190. <https://doi.org/10.1023/A:1026325432000>
- Truman, J. W., & Riddiford, L. M. (1999). The origins of insect metamorphosis. *Nature*, 401(6752), 447–452. <https://doi.org/10.1038/46737>
- Ubukata, H. (1973). Life History and Behavior of a Corduliid Dragonfly, *Cordulia aenea amurensis* Selys.: I. Emergence and Pre-reproductive Periods (With 8 Text-figures and 5 Tables). 北海道大學理學部紀要, 19(1), 251-269.
- van der Valk, A. (2012). *The biology of freshwater wetlands*. Oxford University Press.
- Vonesh, J. R., & Blaustein, L. (2010). Predator-Induced Shifts in Mosquito Oviposition Site Selection: A Meta-Analysis and Implications for Vector Control. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 56(3-4), 263–279. <https://doi.org/10.1560/ijee.56.3-4.263>
- Walker, I. (2009). Emergence of aquatic insects and spider abundance in the Balbina Reservoir (Presidente Figueiredo, Amazonas, Brazil) during the phase of declining eutrophication. *Acta Limnol. Bras*, 21(2), 199-207.
- Ward, L., & Mill, P. J. (2005). Habitat factors influencing the presence of adult *Calopteryx splendens* (Odonata: Zygoptera). *European Journal of Entomology*, 102(1), 47–51. <https://doi.org/10.14411/eje.2005.007>
- Ware, J., Beatty, C., Herrera, M., Valley, S., Johnson, J., Kerst, C., May, M., & Theischinger, G. (2014). The petaltail dragonflies (Odonata: Petaluridae): Mesozoic habitat specialists that survive to the modern day. *Journal of Biogeography*, 41. <https://doi.org/10.1111/jbi.12273>
- Weber, D. C., Saska, P., & Chaboo, C. S. (2008). Carabid Beetles (Coleoptera: Carabidae) as Parasitoids. *Springer EBooks*, 719–721. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6359-6_492

Wellborn, G. A., & Robinson, J. V. (1987). Microhabitat selection as an antipredator strategy in the aquatic insect *Pachydiplax longipennis* Burmeister (Odonata: Libellulidae).

Oecologia, 71(2), 185–189. <https://doi.org/10.1007/BF00377283>

Wildermuth, H. (2009). Season and temperature dependent location of mating territories in *Somatochlora flavomaculata* in a heterogeneous environment (Odonata:

Corduliidae). *International Journal of Odonatology*, 12(2), 181–193.

<https://doi.org/10.1080/13887890.2009.9748338>

Williams, D. D. (2006). *The biology of temporary waters*. Oxford University Press, USA.

Zebba, R., Khelifa, R., & Kahalerras, A. (2014). Emergence pattern, microhabitat choice, and population structure of the Maghribian endemic *Gomphus lucasii* Selys, 1849 (Odonata:

Gomphidae) in northeastern Algeria. *Aquatic Insects*, 36(3-4), 245–255.

<https://doi.org/10.1080/01650424.2015.1083587>