

KARLOVA UNIVERZITA V PRAZE

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologie



Bc. Dominika Dubcová

Reprodukční chování samců páskovce kroužkovaného

(*Cordulegaster boltonii*)

Reproductive behaviour of males of Golden-ringed Dragonfly (*Cordulegaster boltonii*)

Diplomová práce

Školitel: RNDr. Martin Černý, Ph.D.

Praha, 2017

Prohlášení

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

V Praze dne 15. srpna 2017

Bc. Dominika Dubcová

PODĚKOVÁNÍ

Na této stránce bych ráda poděkovala svému školiteli RNDr. Martinovi Černému, Ph. D. za vedení práce a umožnění podílet se na tomto výzkumu, neméně také celému našemu týmu, jmenovitě Lence Hupkové a Báře Rohlíkové, díky kterým se stala terénní práce zároveň nezapomenutelným zážitkem. Rovněž velké poděkování patří Adamu Klimešovi za pomoc při statistickém zpracování.

Abstrakt

Komunikace mezi zvířaty často závisí na viditelných signálech a schopnostech je kompatibilně vnímat. Správné vnímání signálu je zvláště důležité pro živočichy se samčím pohlavním výběrem. Ve své diplomové práci se zabývám otázkou, podle čeho pozná samec páskovce kroužkovaného (*Cordulegaster boltonii*) samici stejného druhu a co je hlavním spouštěčem kopulačního chování. Vážky vykazují širokou paletu barev a disponují velmi velkýma očima. Tyto vlastnosti již napovídají, že jsou velmi závislé na barevném vidění (Futahashi, 2015). Jejich zrak je v rámci hmyzí říše dokonale vyvinut a oproti jiným smyslům hraje v životě imág nejdůležitější roli. Schopnost orientovat se pomocí zraku není důležitá pouze při orientaci v prostoru, ale neméně i při rozmnožování. Jelikož páskovci nevykazují viditelný barevný dimorfismus, předchozí i mé výzkumy naznačují, že hlavní roli v rekognoskaci samice hraje hlavně jejich typický pohyb prováděný nad vodní hladinou při ovipozici. Ve svém výzkumu jsem předkládala samcům páskovců různé typy návnad (samic) a pozorovala, co je hlavním spouštěčem reprodukčního chování u samců. Kromě zmiňovaného pohybu samice se mi podařilo prokázat, že samci vnímají i zbarvení, potažmo černé pruhování svého protějšku. Rovněž se mi potvrdila hypotéza, že pokud se samec bude pohybovat jako samice, ostatní samci jej za samici budou považovat. Páskovci nevykazují barevný pohlavní dimorfismus, pohyb je tedy ten hlavní signál, podle kterého samec pozná pohlaví druhého jedince. Dále jsem zjišťovala, jestli budou samci pozitivně reagovat i na umělou atrapu a jak moc se jejich reakce budou lišit od reakcí na běžnou samici. Jelikož se v posledních letech několik výzkumů zabývalo i schopností vnímání ultrafialového záření u pohlavně dimorfních druhů vážek, vyzkoušela jsem, zdali UV zbarvení vykazují a vnímají i páskovci. Vyšlo najevo, že páskovci UV zbarvení druhého jedince reflektují, a ač jsou zde prokazatelně silnější podněty, podle kterých samec pozná samici, absence UV zbarvení významně snižuje jejich reaktivnost.

Klíčová slova: vážky, Odonata, *Cordulegaster boltonii*, páskovec kroužkovaný, reprodukční chování, behaviorální ekologie

Abstract

Communication among animals often relies on visible signals and the ability to compatibly perceive them. Correct signal perception is especially important for animals with male sexual selection. In my master's thesis, I am addressing the issue of how does a male golden-ringed dragonfly (*Cordulegaster boltonii*) recognize a female of the same kind and therefore, what is the main trigger of copulation behavior. Dragonflies display a wide variety of colors and possess very big eyes. These characteristics already suggest that they are very liable on color vision (Futahashi, 2015). Their sight is perfectly developed within the insect class and plays the most important role in the imagines in comparison to other senses. The ability to orient themselves using sight is not just important for orientation in space, nonetheless it is important for reproduction. Since golden-ringed dragonflies do not demonstrate visible color dimorphism, previous as well as my research suggests that the key role for female reconnaissance is primarily their typical movement above water surface during oviposition. In my research, I presented variable types of lure - females to male golden-ringed dragonflies and I observed what is the foremost trigger of reproduction behavior in the males. Besides the above mentioned female movement I achieved to demonstrate that the males perceive also the markings respectively the black striping of their counterpart. Moreover, I confirmed my hypotheses that if a male performs the same movements as a female, the other males do consider him a female. Golden-ringed dragonflies do not display color sexual dimorphism therefore the movement is the key signal which allows the male to recognize the sex of another dragonfly. I further examined if the males would react positively to an artificial substitute and how much would their reactions differ from the reactions to a proper female dragonfly. Since recently several studies addressed also the ability of ultraviolet light perception within sexually dimorphic kinds of dragonflies, I attempted to determine if golden-ringed dragonflies possess and perceive UV markings as well. It turned out that golden-ringed dragonflies reflect UV markings among each other and even with more significantly stronger stimuli by which a male recognizes a female, the absence of UV markings significantly lowers their reactivity.

Key words: dragonfly, Odonata, *Cordulegaster boltonii*, golden-ringed dragonfly, reproductive behaviour, behaviour ecology

OBSAH

ÚVOD	9
1.1 Cíle	11
2 LITERÁRNÍ PŘEHLED	12
2.1 Studie rodu Cordulegaster a Cordulegaster boltonii	12
2.1.1 Páření	14
2.1.2 Ovipozice	14
2.2 Proč právě Cordulegaster boltonii?	15
2.3 Dokonalý zrak a rozpoznání opačného pohlaví	16
2.3.1 Vizuální rozpoznání opačného pohlaví.....	16
2.3.2 Vnímání UV záření	17
2.4 Lokalita – Dračice	18
3 METODIKA	19
3.1 Lokalita a terén	19
3.1.1 Odchyt a značení samců	20
3.2 Návnady k atrakci samců	21
3.2.1 Návnada č. 1 – usmrcený jedinec.....	23
3.2.2 Návnada č. 2 – Plastový model.....	23
3.2.3 Návnada č. 3 – černočervený páskovec	24
3.2.4 Návnada č. 4 – žlutočervený páskovec.....	24
3.2.5 Návnada č. 5 – páskovec přetřžený UV blokem	24
3.3 Zápis reakce	25
3.4 Měření vzdálenosti	25
3.5 Statistické zpracování dat	26
4 ZPRACOVÁNÍ A VÝSLEDKY	28
4.1 Vzdálenost	29

4.2	Vnímání pohybu	30
4.3	Rozpoznání opačného pohlaví.....	31
4.4	Rozpoznání umělé makety od jedince stejného druhu.....	32
4.4.1	Reakce na pohyblivou a statickou maketu páskovce	33
4.5	Změna zbarvení	34
4.6	Vnímání UV záření	35
5	DISKUZE	36
5.1	Jakou hraje roli vzdálenost prolétajícího samce od samice?	36
5.2	Reakce na pohyb.....	37
5.3	Jak samec pozná neoplozenou samici a proč je samic o poznání méně?	37
5.4	Zbarvení.....	39
5.5	Reakce na plastový model	41
5.6	Role UV záření	42
5.7	Co dalšího může mít vliv na rozpoznání samice?	44
6	ZÁVĚR.....	47
7	LITERATURA	48
8	PŘÍLOHY	54

Úvod

Vážky (Odonata) jsou často klíčovými druhy mnoha sladkovodních ekosystémů. Jejich závislost na sladkých vodách jako nezbytnosti k rozmnožování, jejich role predátorů v potravních řetězcích a jejich citlivost na změny životního prostředí z nich dělají důležité indikátory stavu a kvality na vodu vázaných habitatů. I toto jsou bezpochyby pádné důvody, proč jsou právě vážky častým předmětem ekologických, etologických i jiných výzkumů. V posledních desítkách let počet studií zabývajících se vážkami výrazně stoupá a vážky samotné se staly pro své vlastnosti a způsob života modelovými organismy pro mnoho ekologických i evolučních výzkumů (Córdoba-Aguilar, 2008).

Přední nizozemský biolog Jan Swammerdam, známý hlavně svým výzkumem a následným nejvýznamnějším objevem červených krvinek, mimo jiné rovněž studoval hmyz a jeho vývoj. Jako první objasnil jev zvaný metamorfóza a změnil tak celkový pohled na rozmnožování a životní cyklus těchto živočichů tím, že jednotlivá vývojová stadia hmyzu (larva, kukla, ...) přiřadil jedinému jedinci (Wellmann, 2008). Již v polovině sedmnáctého století pravděpodobně vůbec jako první popsal a publikoval postavení dvou vážek v tandemu při kopulaci. Působivě podrobným studiem reprodukčního chování vážek v polovině osmnáctého století navázal John Bartram z Pensylvánie. Další větší pozornosti a novým objevům na poli vědy se Odonata obecně začala těšit od první poloviny dvacátého století. Později se vážky staly mimořádným lákadlem a zdrojem nových informací pro studenty zabývajících se reprodukční biologii, díky čemuž vznikly hodnotné výsledky týkající se především pohlavního chování a teritoriality samců (Corbet, 1999; Corbet, 2004).

Reprodukční chování vážek bylo ponejvíce studováno z hlediska velmi specifického páření, které je unikátní jak z hlediska morfologických přestaveb (vznik sekundárního genitálu u samců), tak vlastní kopulace, ve které dominuje (počínaje anatomii samčího genitálu a konče u postkopulačního chování samce) tlak na zachování paternity. Podrobně je studováno i epigamní chování samců i samic při výběru partnera, a to především u podřádu Zygoptera.

Jedním z nevyhnutelných předpokladů úspěšné reprodukce, předcházející možnému sexuálnímu výběru, je ovšem i samotné nalezení partnera, jeho detekce a odlišení od jiných druhů.

Touto problematikou se však u vážek zabývalo překvapivě málo studií. Většina publikací, týkajících se reprodukce (a vším s ní spojeným) a hlavně schopnosti rozpoznání opačného pohlaví

samcem, na které jsem během svého bádání narazila, se v rámci skupiny Odonata věnuje podřádu Zygoptera. Je to jistě dáno tím, že minimálně u nás v této skupině pozorujeme i laickým okem mnohem nápadnější pohlavní dimorfismus napříč nejrůznějšími rody. Díky tomu v současné době existuje hned několik publikací o schopnostech samce rozeznat samici stejného druhu pomocí zraku. Seznámila jsem se hned s několika pokusy, kdy docházelo k zaměňování samic za jiné samice či k jejich přebarvování a následnému zkoumání samčí preference. V experimentech v rámci čeledi Calopterygidae (motýlicovití) byla samicím nejčastěji různě barevně modifikována křídla (např. u rodu *Hetaerina* (Grether et al., 2015) či u druhu *Mnesarete pudica* (Guillermo-Ferreira et al., 2014)), v čeledi Coenagrionidae (šidélkovití) se zase výzkumy týkají především androchromatického či gynochromatického zbarvení těla samice a v návaznosti na tom samčí preference (např. pro *Ischnura elegans* (Futahashi, 2016)). Pokud bychom se ale chtěli na podobnou problematiku zaměřit v rámci podřádu Anisoptera (šídla/vážky), setkáme se s mnohem menším počtem publikovaných výzkumů.

Páření vážek je celkově velmi nápadný akt a svou podobou a průběhem i velmi specifický právě pro tento řád hmyzu. Toto byl jeden z důvodů, proč se stalo i předmětem mého výzkumu. Z pozorování mého i mého školitele RNDr. Martina Černého, Ph. D. víme, že u druhu *Cordulegaster boltonii* existují viditelné mechanismy, které nastartují u samců zájem o samici. Při vyhledávání podrobnějších informací týkajících se tohoto tématu jsem zjistila, že v současné době neexistovaly žádné relevantní publikace ani hlubší zmínky právě o tomto bezpochyby zajímavém rozpoznávání samice od samce okolo letícím jedincem. Jediné, od čeho jsme se odrazili, bylo video¹ zachycující pokus, při kterém byl samec příbuzného severoamerického druhu *Cordulegaster erronea* váben na různé návnady a atrapy skutečných samic. Nahrávka, která stála u zrodu mé práce, vzešla z rukou Davida P. Moskowitze, Ph. D, PWS pro Americkou entomologickou společnost (Entomological Society of America). Video názorně ukazuje, že samec reaguje na simulovaný pohyb kladoucí samice, případně jejích atrapy. My jsme se nechali tímto příspěvkem inspirovat a navázali jsme na něj sérií terénních pokusů na našem příbuzném druhu, páskovci kroužkovaném (*Cordulegaster boltonii*). V roce 2016 shrnul D. P. Moskowitz své výsledky v disertační práci, což bylo již po mém terénním výzkumu. Bylo však možné naše výsledky vzájemně porovnat.

¹ Video ke zhlédnutí zde www.youtube.com/watch?v=cMPr3zihmQ

1.1 Cíle

Cílem mé práce bylo zjištění, jaké vizuální projevy (nebo jejich kombinace) jsou důležité k iniciování kopulačního chování u samců páskovce kroužkovaného (*Cordulegaster boltonii*), resp. zjištění podle jakých znaků rozpozná samec protějšek vhodný k páření, tedy samici stejného druhu. Celá práce je rozdělena do pěti hlavních okruhů (pokusů), které se na tuto problematiku snaží odpovědět, jsou to:

- **Význam pohybu**

Rozezná samec samici právě podle jejího specifického pohybu? Je nějaký rozdíl v reakcích samce na pohybující se a statickou samici?

- **Rozpoznání opačného pohlaví**

Bude pozorovaný samec reagovat stejně jako na samici i na jedince stejného pohlaví, pokud se bude pohybovat jako ona?

- **Rozpoznání umělé makety od jedince stejného druhu**

Rozezná samec jedince stejného druhu od uměle vytvořené makety a budou se reakce lišit?

- **Význam zbarvení/pruhování**

Bude mít vliv změna zbarvení „samice“ na reaktivnost samců? Poznají samci samici podle černého a žlutého pruhování?

Vnímání UV záření

Rozezná samec samici podle UV zbarvení?

2 Literární přehled

2.1 Studie rodu *Cordulegaster* a *Cordulegaster boltonii*

Čeleď Cordulegastridae – páskovcovití (Anisoptera), zahrnující 3 rody (Biolib, 2017), je v Evropě reprezentován pouze rodem *Cordulegaster* – páskovec (Bo et al., 2011). V tomto rodu je v současnosti známých 33 druhů (Pugetsound, 2017), z toho 8 evropských (viz Tab. 1), které můžeme rozdělit do dvou skupin vzájemně se lišících morfologií a ekologií (Boudot, 2001 cit podle Froufe et al., 2014). Druhy spadající do první skupiny skupiny – *bidentata* obývají především horní úseky potoků a prameny, zatímco zástupce druhé skupiny – *boltonii* bychom hledali spíše v dolních úsecích potoků a řek dál od horských pramenů (Boudot et al., 2009 cit. podle Froufe et al., 2014).

Skupina	Druh	Výskyt
Boltonii	<i>C. princeps</i>	Maroko (Vysoký a Střední Atlas)
	<i>C. trinacriae</i>	JZ Itálie, Sicílie
	<i>C. picta</i>	JV Balkán, S a V ostrovy Egejského moře, Turecko
	<i>C. heros</i>	JZ Balkán, zaznamenán i v ČR (Holuša a spol., 2011)
	<i>C. boltonii</i>	Ostatní části Evropy, SZ Afrika
Bidentata	<i>C. helladica</i>	J Řecko
	<i>C. insignis</i>	JV Balkán, J a V ostrovy Egejského moře, Turecko
	<i>C. bidentata</i>	Ostatní části Evropy

Tab. 1 Přehled druhů rodu *Cordulegaster* vyskytujících se v Evropě (Dijkstra, 2006)

Zástupci rodu *Cordulegaster* mají obecně holarktické rozšíření, obývají typicky malé až středně velké lesnaté či luční habitaty podél potoků s písčitým až bahnitým dnem (Corbet, 1999). *Cordulegaster boltonii* se vyskytuje v pásu od jižního Španělska a Itálie po jižní oblasti Skandiná-

vie. Výskyt byl rovněž zaznamenán v Tunisu, Alžíru a Maroku (Askew, 1988 cit. podle Ferreras-Romero, 1999). Obývá především menší lotické systémy, kde larvy přežívají zahrabané v písčitém sedimentu několik let.

Délka jejich života je flexibilní a liší se dle oblasti jejich výskytu. Například délka života larev v teplejších oblastech, jakými jsou jižní Španělsko a Francie, se pohybuje okolo dvou až tří let.



Obr. 1 Samice (vlevo) a samec (vpravo) *Cordulegaster boltonii* (Dijkstra & Lewington, 2006)

Na úrovni severovýchodního Německa (což v zásadě odpovídá i pro polohu České republiky) setrvávají páskovci ve stádiu larvy čtyři až pět let, ještě déle je tomu u populací žijících na území bývalé Jugoslávie (Corbet, 1999; Corbet, 1962 cit. podle Corbet, 1999).

Imága obou pohlaví jsou na rozdíl od řady jiných druhů různokřídlíc (Anisoptera) barevně víceméně totožná (černá s více či méně výrazným žlutým pruhováním), pohlavní dimorfismus se u nich projevuje (u vážek jinak málo běžným) velikostním dimorfismem, kdy samice jsou (alespoň v případě *C. boltonii*) až o třetinu robustnější (Černý, Rohlíková, ústní sdělení).

Dospělí samci tráví každý den několik hodin hlídkováním (*patrol flight*) nahoru a dolů podél vodního toku nízko nad hladinou. Létají zpravidla přímo a pravidelně, nejčastěji 10 až 30 cm nad vodní hladinou. Během dlouhých hodin hlídkování občas na chvíli usedají. Jejich let je často velmi trhavý, manévrovací schopnosti mají oproti jiným vážkám spíše horší. Samci často

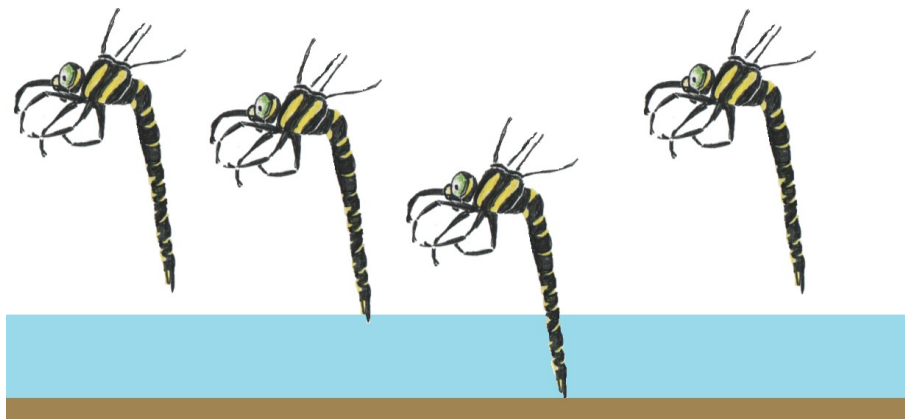
v jednom směru urazí větší než stometrové vzdálenosti. Po otočení se se nejčastěji vracejí zpět po stejné trase a projevují tendence k opětovnému opakování stejného letu. Zde by se nabízelo uvažovat o teritorialitě samců, avšak aktivní obrana úseku, který samec monitoruje, nebyla nijak prokázána a jedná se tak spíše o „home range“ sdílený s ostatním samci (Hančíková, 2014; Černý M., ústní sdělení). Zcela evidentně je toto hlídkování spojeno s hledáním samice (Kaiser, 1982; Waldhauser & Černý, 2015).

2.1.1 Páření

Jakmile hlídkující samec *Cordulegaster boltonii* zaregistruje jiného jedince, přiletí k němu. Pokud se jedná o druhého samce, nejčastěji dojde k souboji. Pokud se jedná o samici, snaží se ji nohama polapit. Následně stočí abdomen pod sebe směrem dopředu a zkouší uchopit samici pomocí klíštěk (cerci) za hlavou a odletět s ní. Samice se však často (dle mého pozorování) snaží samci uniknout. Takový, dalo by se říct až nevybíravý, způsob „ulovení“ samice je typický pro tento rod vážek. K samotnému páření dochází zpravidla v korunách stromů či v jiné okolní vegetaci (Kaiser, 1982; Waldhauser & Černý, 2015).

2.1.2 Ovipozice

Samičky lze nejčastěji spatřit právě při kladení vajíček (Waldhauser & Černý, 2015). Mají prominující ovipozitor, jehož pomocí kladou vajíčka pod vodní hladinu do písčitého substrátu (viz Obr. 2) (Corbet, 1999; Corbet, 1962 cit. podle Corbet, 1999). Samec samičku při ovipozici nehlídá. Samička klade ze vzduchu během letu ve vertikální poloze těla na jednom místě. Zde se opakovaně rytmicky pohybuje nahoru a dolů, přičemž vpichuje ovipozitor do substrátu.



Obr. 2 Nákres pohybu a postavení těla samice *Cordulegaster boltonii* při ovipozici (autorská kresba)

Na jednom místě setrvává od několika sekund po přibližně 10 minut. Poté vyhledá jiné místo (Kaiser, 1982; Waldhauser & Černý, 2015; Moskowicz, 2016). Samci vyhledávají samičky právě během ovipozice².

2.2 Proč právě *Cordulegaster boltonii*?

Jak jsem již psala výše, většina behaviorálních studií vážek (Odonata) se zabývá spíše menšími a méně pohyblivými druhy šidílek a motýlic (motýlice vynikají díky jejich vyhraněným epigamním projevům) než většími vážkami a šídly. Patrně je tomu tak hlavně z metodických důvodů snazší práce v terénu. Různokřídlice (Anisoptera) jsou však neméně zajímavé, přičemž zástupci rodu *Cordulegaster* svým způsobem života některé metodické problémy „řeší“.

V západní části Česka je *Cordulegaster boltonii* našim nejhojnějším páskovcem, přičemž na vhodných lokalitách často dosahuje vysokých abundancí. Z metodického hlediska je významnou výhodou skutečnost, že má víceméně lineární habitat (úzký lesní potok), což v kombinaci s behaviorální ekologií tohoto druhu (víceméně ustálený „home range“, opakované a časté hlídkování podél potoka, ovipozice samic na potoce) usnadňuje jeho pozorování a záznamy na úrovni jedinců, bez nutnosti opakovaných invazních zásahů (odchytů). Velká velikost je rovněž jedním z důležitých aspektů, proč jsem si vybrala právě tento druh. Jedinci jsou viditelní na větší vzdálenost a mají velká křídla, na která se dobře umisťují barevné, na dálku viditelné značky. Kromě snadného následného pozorování se díky predikovatelnému pohybu nad potokem a obecně pomalejšímu monitorovacímu letu (než mají jiná šídla a vážky) dají páskovci relativně snadno chytat.

Dalším z aspektů výběru tohoto páskovce byla druhově chudá lokalita. Jejich převážně lesní habitat je mezi našimi vážkami spíše raritou, není zde pravidelný výskyt jiných druhů různokřídlic a proto ani nedochází k rušivým interakcím s jinými druhy vážek, což je naopak velmi běžné na jiných typech lokalit. Doprovodný výskyt 2 druhů stejnokřídlic (motýlice *Calopteryx virgo* a šidélko *Pyrrhosoma nymphula*) chování páskovců dle našich předchozích pozorování nijak neovlivňuje.

² Video samice při ovipozici (včetně polapení samcem), které jsme natočili během terénních prací v roce 2015 ke zhlédnutí zde <https://youtu.be/23ED9YUmfQ>

2.3 Dokonalý zrak a rozpoznání opačného pohlaví

Schopnost ostře vidět, rozeznat barvy a identifikovat pohyb jsou pro vizuálně se orientující imága vážek základním předpokladem úspěchu, což bezesporu platí i pro mnou studovaného páskovce.

Již v minulém století poukazoval britský entomolog Robin John Tillyard ve své publikaci *The Biology of Dragonflies* (1917) na smysl, který je u vážek dokonale vyvinut – zrak. V porovnání s jinými zástupci třídy hmyzu je zrak vážek zřejmě naprosto unikátní a nejlépe vyvinutý. Dosavadní ekologické studie dokazují, že komunikace vážek silně závisí na vizuálních podnětech (Corbet, 1999). Možná právě proto se v řádu Odonata setkáváme s výrazným zbarvením a často i nápadnými rozdíly ve zbarvení jednotlivých pohlaví v rámci jednoho druhu. Výraznější zbarvení pozorujeme snad už jen v řádu Lepidoptera (Tillyard, 1917 cit. Podle Futahashi, 2016). Vážky, jakožto denní tvorové, mají velmi velké oči složené z tisíců ommatidií. Naproti tomu postrádají tympanální (sluchový) orgán a jejich anteny jsou silně redukovány (Piersanti et al., 2014). Schopnost barevného vidění se evolučně spojuje s množstvím tzv. opsin genů (Osorio & Vorobyev, 2008). Pro srovnání, lidé mají tyto geny 3, většina zvířat pak 2–5. U vážek bylo napočítáno 15–33 opsin genů (Futahashi et al., 2015), což samo o sobě vypovídá o vývojové dokonalosti tohoto smyslu.

2.3.1 Vizuální rozpoznání opačného pohlaví

Pigmentace, odraz ultrafialového spektra či fluorescence jsou v živočišné říši často podstatné nejen pro termoregulaci a adaptaci životnímu prostředí, ale v nemenší míře i pro komunikaci (Piersanti et al., 2014) a rozpoznání partnera a jeho kvalit (Guillermo-Ferreira et al., 2014). V rámci skupiny hmyzu se studia strukturálních barev ve spojení se sexuálním chováním doposud zaměřovala především na řád Lepidoptera. Bylo zjištěno, že pestrost křídel a jejich schopnost odrážet světelná spektra, obzvláště vlnových délek odpovídajících UV, napomáhají identifikaci partnera a u některých druhů ovlivňují dokonce jeho celkový výběr (Schultz & Fincke, 2009; Robertson & Monteiro, 2005).

Další skupinou často zkoumanou z hlediska pohlavního dimorfismu a rozpoznávání pohlaví jsou právě vážky a motýlice, vykazují totiž častý dimorfismus ve zbarvení napříč mnohými taxony Libellulidae, Calopterygidae a Pseudostigmatidae (Schultz & Fincke, 2009).

Vážky rozpoznávají jedince stejného druhu převážně podle velikosti, zbarvení (včetně odrazu UV záření), stylu létání a různých značek na těle. Viditelné znaky a projevy pomáhají dospělci vyhnout se zbytečnému plýtvání energií a rovněž případnému zranění spojených se snahou vytvořit tandem s nesprávným jedincem (Corbet, 1999). Studia ukazují, že u Zygoter hrají hlavní roli v rekognoscaci samice zbarvení a různé barevné vzory na těle či křídlech, zatímco u Anisopter jsou zřejmě mnohem důležitější signály jako například tvar těla, styl letu a pohyb obecně (Corbet, 2004).

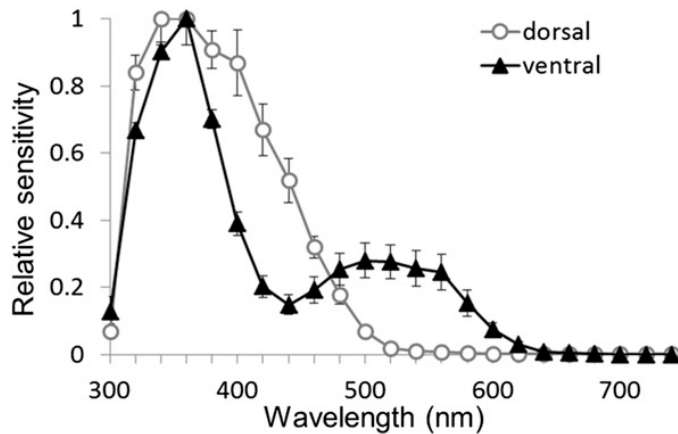
Druhy s výrazným barevným pohlavním dimorfismem prokazatelně rozeznávají opačné pohlaví pomocí zraku. U mnohých šidélek (Zygotera, Coenagrionidae) se v rámci jednoho druhu liší zbarvením těla samice (gynochromaticky zbarvené) od samců (androchromaticky zbarvení). U některých druhů existují i různé barevné formy samic. Například u samců *Ischnura elegans* byla prokázána preference pouze pro gynochromaticky zbarvené samice před androchromatickými samicemi (Futahashi, 2016). Naopak u druhů s málo výrazným či žádným rozdílem ve viditelném zbarvení mezi pohlavími (jak je tomu například u mnou studovaného páskovce *C. boltonii*) může dojít k omylu a vytvoření tandemu mezi dvěma samci (Futahashi, 1999), což se mi ostatně několikrát potvrdilo během pokusů.

U *Cordulegaster boltonii* nepozorujeme na první pohled žádný výrazný barevný pohlavní dimorfismus. Samci jsou totožně zbarveni jako samice. Při porovnávání obou jedinců však vidíme, že kromě přítomnosti kladélka se samice liší svou tělesnou velikostí.

2.3.2 Vnímání UV záření

UV záření hraje prokazatelně důležitou roli ve zbarvení květin i ostatní vegetace a je již dlouho známo, že některé druhy hmyzu toto světelné spektrum vnímají. Například pro včely má velký význam při rozpoznávání rostlin a pomáhá jim učinit neekonomičtější rozhodnutí co se množství a hledání potravy týče (Silberglied, 1979). UV znaky na těle či křídlech jsou důležité při rozpoznání druhu pro blízké příbuzné, podobné motýly (Knüttel & Fiedler, 2000 cit. podle Harris et al. 2011). Pohlavní dimorfismus v různém odrazu UV záření je znám u pavouků, motýlů, ptáků i plazů (Harris et al., 2011) Vážky a motýlice představují další skupinu hmyzu, která vykazuje vnímavost ultrafialového záření napříč mnohými taxony. (Calopterygidae, Pseudostigmatidae i Libellulidae) (Schultz, Fincke, 2007). Dosavadní morfologické, spektrometrické a elektrofyziologické studie objevily ve složených očích vážek tři až pět skupin fotoreceptorů s rozdílnou senzitivitou pro určitá spektra slunečního záření sahající od UV až po IR vlnové délky. Dorsální a ventrální části očí jsou často morfologicky i fyziologicky odlišné a

vnímají rozdílná spektra (viz Obr. 3) (Huang et al., 2014; Futahaisi, 2015). Podrobným výzkumem několika zástupců čeledi Libellulidae byl mimo jiné identifikován i jeden opsin gen pro vnímání UV záření (Futahashi et al., 2015). Zdá se, že UV záření je součástí vnímaného spektra pro mnoho, ne-li všech, vážek. Víme, že mnoho druhů toto spektrum záření vnímá i při rekonstrukci samice.



Obr. 3 Senzitivita dorzální a ventrální částí složeného oka na různé vlnové délky u dospělců *Sympetrum frequens* (Anisoptera, Libellulidae) měřená pomocí elektroretinografie (Futahashi et al., 2015)

2.4 Lokalita – Dračice

Dračice je pravostranným přítokem řeky Lužnice. Pramení v blízkosti vesnice Kaproun severozápadně od Nové Bystřice. Její tok měří 45,8 km a protéká několika velkými rybníky. Množství vody v korytě je velmi proměnlivé nejen během roku, ale i v porovnání s ostatními roky. Oproti jarnímu stavu, kdy je hladina vody podstatně zvýšená, se její množství v létě značně snižuje, nejzřetelněji pak v horním toku (Chábera et al., 1985), kde mimo jiné probíhal můj výzkum.

3 Metodika

3.1 Lokalita a terén

Můj výzkum probíhal během tří let (7.–14. 7. 2014 / 1.–19. 7. 2015 / 28. 6.–14. 7. 2016) nedaleko vesnice Kaproun obce Kunžak v okrese Jindřichův Hradec. K pozorování a sběru dat byl vybrán krátký úsek horního toku řeky Dračice (viz Obr. 6, GPS N 49°3.95838', E 15°12.05527').

Samotné stanoviště se nachází na hranici lesa a mýtiny. Dračice tuto hranici přesně vymezuje. Tok je v naší lokalitě úzký (nejčastěji do 2 m), z velké části zarostlý a překrytý travinami a padlými kmeny. Hloubka nepřesahuje 50 cm, v místě pokusů dosahuje cca 10 cm. Dno je písčité, tedy vhodné pro snesení snůšky.



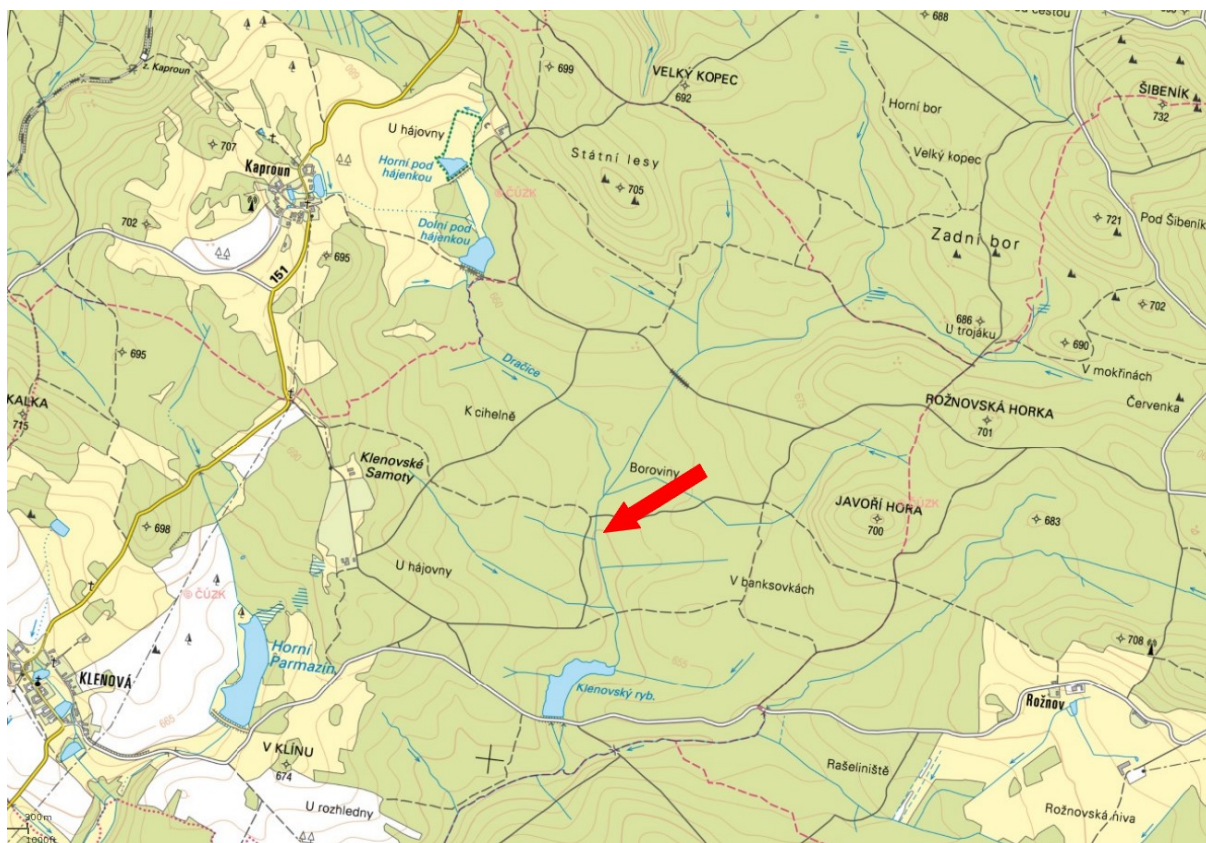
Obr. 4 Dračice, pohled vlevo na mýtinu



Obr. 5 Dračice, pohled vpravo do lesa

Vybrala jsem si relativně široký a dobře přehledný úsek Dračice (viz Obr. 4 a Obr. 5), kde se podle dosavadního pozorování samci vyskytovali nejpravidelněji. Zde jsem si vymezila a vyměřila experimentální areál (viz níže). Na tomto místě jsem vždy přibližně ve stejném bodě nad vodní hladinou umístila návnadu, případně jí pohybovala a zapisovala si barevný (číselný) kód a reakci prolétajícího samce. Pozorování probíhalo během dne přibližně od devíti do pěti hodin.

V letních měsících hladina toku klesá, její kolísání jsme zaznamenala i během let výzkumu. Postupné vysychání potoka bylo výrazně zřetelné v sezóně 2015, kdy se průtok výrazně snižoval, avšak potok zůstal v kontinuálně tekoucí podobě po celou dobu sledování



Obr. 6 Mapa s vyznačeným místem výzkumu (měřítko 1:50 000)

3.1.1 Odchyt a značení samců

Před samotným zkoumáním hlavní náplně mé práce bylo nutné zaznamenat a označit pokud možno všechny samce, kteří se v lokalitě pohybovali, abych získala představu o tom, kolikrát se pokusu zúčastnil jeden a ten samý samec a mohla to zohlednit ve statistickém zpracování.

K odchytu jsem používala sítě určené k chytání hmyzu. Každého chyceného páskovce jsem označila jedno či dvoubarevným unikátním kódem na křídla (viz Obr. 7). Toto sloužilo k rychlé identifikaci konkrétního jedince a získání informace, kolikrát jsem ho v daném pokusu zaznamenala. Mimo této značky jsem navíc každému značenému jedinci přidělila číselný kód, který jsem nejčastěji umístila na pravé zadní křídlo. Označení páskovci byli opětovně vypuštěni.

Intenzivní značení samců probíhalo před vlastními pokusy po dobu přibližně 10 dní. Označení samci nebyli během pokusů znova chytáni, abychom předešli vyrušení a ovlivnění pokusů. K značení nových samců však docházelo po celou dobu výzkumu.



Obr. 7 Označený samec páskovce. Foto z roku 2015.

3.2 Návnady k atrakci samců

K jednotlivým pokusům mého výzkumu byla třeba si připravit návnady k atrakci samce. Mým cílem bylo vytvořit možná co nejjednodušším způsobem takovou substituci samice, která bude co nejvěrněji simulovat pohyb, který samice tohoto druhu dělají při kladení vajec a na který dle mé hypotézy samci reagují. Používala jsem v zásadě dva typy návnad, a to usmrceného jedince páskovce (samici nebo samce) nebo plastový model páskovce vyrobený na 3D tiskárně. Některým usmrceným jedincům jsem změnila jejich přirozené zbarvení či je přetřela UV blokem.

K atrakci samců jsem použila celkem 5 typů návnad:

- | | |
|--------------|---|
| Návnada č. 1 | usmrcený páskovec (samec/samice) |
| Návnada č. 2 | plastový 3D model páskovce |
| Návnada č. 3 | usmrcený, přebarvený – černočervený páskovec, |
| Návnada č. 4 | usmrcený, přebarvený – žlutočervený páskovec |
| Návnada č. 5 | usmrcený páskovec přetřený UV blokem. |

U všech návnad jsem pozorovala reakci na pohyb. U návnady č. 1 (usmrceného jedince) a č. 2 (plastového modelu) jsem sledovala reakci na i návnadu statickou, tedy bez pohybu.

Jednotlivé návnady jsem navázala kolem thoraxu mezi prvním a druhým párem křídel na cca 1.5 m dlouhý vlasec. Návnada si tak při zavěšení udržela „postoj“ téměř kolmý k hladině vody (viz Příloha 5 Obr. 16), obdobný poloze, kterou zaujímají samice při ovipozici (viz Příloha 5 Obr. 15). Druhý konec vlasce jsem přivázala na dostatečně dlouhou tyč, abych mohla být od samotné návnady daleko tak, abych prolétávající samce nevyplašila. Tímto prutem jsem (v „pohyblivých“ variantách pokusu) pohybovala „návnadou“ v krátkých intervalech nahoru a dolů nad vodní hladinou s cílem co možná nejuvěrohodněji simulovat ovipozici skutečné samice.



Obr. 8 Různé návnady k atrakci samců. Vlevo plastový model, vpravo dva usmrcení jedinci s pozměněným (nahore) a přirozeným zbarvením (dole)

Při průletu samce jsem zaznamenala jeho reakci buď na pohybující se či statickou návnadu. V některých případech jsem zaznamenávala i vzdálenostní zónu, ve které samec reagoval (či nereagoval). Kromě těchto údajů jsem si zapsala i čas průletu, barevnou značku a dohledala číselný kód samce.

Pokusy s umělou atrapou, změnou zbarvení a s UV blokem vycházejí z výsledků prvního výzkumu (reakce na pohyb). Reakce samce na pohyblivou návnadu č. 1 z prvního pokusu jsem použila jako kontrolní skupinu.

Mimo jiné bylo potřebné zjistit, z jaké vzdálenosti samci na samice reagují, k čemuž jsem rovněž použila pohybující se návnadu č. 1.

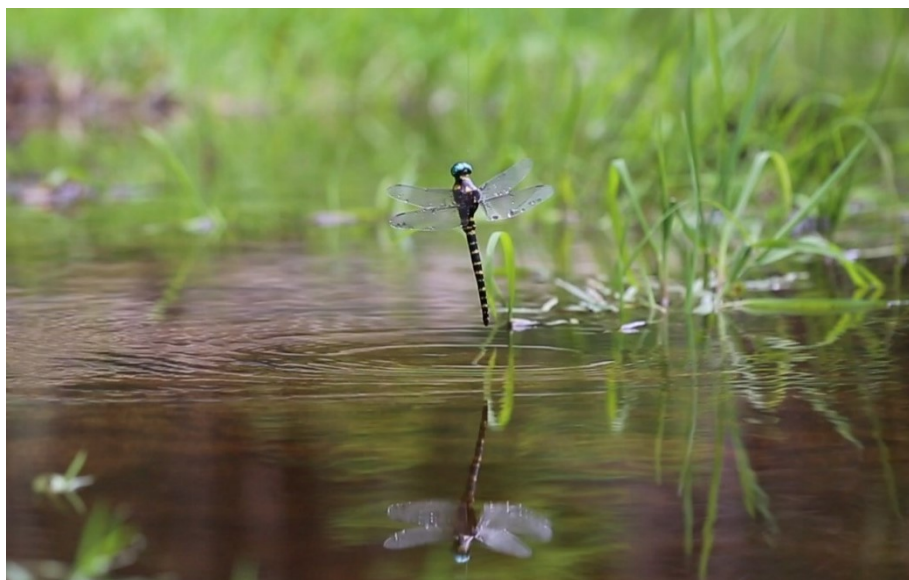
3.2.1 Návnada č. 1 – usmrcený jedinec

Usmrcený jedinec (viz Obr. 8). Pro výzkum jsem použila jak samice, tak samce. Pomocí této návnady jsem zjišťovala reakci na pohyb/statiku, rozpoznání pohlaví samcem i vzdálenost, ze které samci reagují/nereagují. Návnadu jsem používala opakovaně několik dní. Často jsem tuto stejnou návnadu přebarvila a použila v pokusech se změnou barev či UV.

3.2.2 Návnada č. 2 – Plastový model

Plastovou návnadu jsem použila k zjištění, jestli samec reaguje stejně jako na kladoucí samci i na jí podobnou atrapu. V závislosti na výsledcích jsem pak ještě porovnála, zda se reakce samce výrazně sníží, pokud se model nebude pohybovat.

Model byl vyroben podle různých obrázků volně dostupných na internetu a zpracován v programu Blender. Po vytvoření výsledného virtuálního modelu odpovídajících rozměrů a vzhledu byl model v programu Slic3r podélně „rozřezán“ na stejně vysoké vrstvy, po kterých se bude vážka následně tisknout. Model se tisknul vertikálně rozpůlený na tiskárně Prusa i3, která je postavena na principu FDM (Fused deposition modeling – tisk po vrstvách). Použit byl materiál ABS, což je tentýž materiál, z nějž jsou vyrobeny např. kostky LEGO. Dvě vytisknuté poloviny se následně slepily a vytvořily tělo. Křídla se vzhledem k jejich tenkosti a průsvitnosti na 3D tiskárně netiskla. Byla natištěna laserovou tiskárnou na průsvitné desky a vystřižena. Nohy model neměl. Příslušnými barvami byl nabarven ručně lakovými fixy. Tento model byl použit pouze pro jeden pokus.



Obr. 9 Plastová atrapa nad vodní hladinou

3.2.3 Návnada č. 3 – černočervený páskovec

Zde jsem nejčastěji použila usmrčeného jedince (návnadu č. 1) používaného v předchozích pokusech. Černé pruhování bylo zachováno, žlutá místa byla přebarvena lakovou fixou na červeno. Křídla zůstala nepozměněna včetně žlutých kostálních žilek na prvním páru křídel.



Obr. 10 Černočervený páskovec

3.2.4 Návnada č. 4 – žlutočervený páskovec

Stejně jako u předchozí návnady jsem používala již usmrčené páskovce používané v jiných pokusech. Tentokrát bylo zachováno žluté pruhování a vzory, černá místa byla přebarvena lakovou fixou na červeno. Křídla včetně plamky (pterostigma) přebarvena nebyla.



Obr. 11 Žlutočervený páskovec

3.2.5 Návnada č. 5 – páskovec přetřený UV blokem

Použita byla první návnada. Abychom zamezili případnému odrazu UV, přetřela jsem usmrčeného jedince UV blokem.

UV blok se skládá ze směsi Ethylhexyl metoxycinamát (neboli Octyl metoxycinamát, zkr. EHMC) a benzophenonu-3 v poměru 1:4.8. Signifikantně snižuje odraz světelného spektra ve vlnových délkách odpovídajícím UV (300–400 nm) (Šulc et al., 2016).

3.3 Zápis reakce

Reakci samce na návnadu³ jsem vyhodnocovala na mnou zvolené stupnici od 0 do 3 takto:

- 0 – samec neprojevili žádný zájem o nabízenou návnadu a proletěl
- 1 – samec zaregistroval návnadu, avšak o ni neprojevili znatelný zájem
- 2 – samec projevil o návnadu zájem, reagoval pozitivně, zkoumal ji, obletuje, ...
- 3 – samec projevil o návnadu zájem, reagoval pozitivně, snažil se vytvořit tandem

3.4 Měření vzdálenosti

Tuto část studie neuvádím na úroveň ostatních pokusů, jelikož jsem ji prováděla hlavně z praktického hlediska, abych nepovažovala moment, kdy byl samec od návnady natolik daleko, že ji nezaregistroval, za nulovou reakci.

Jak již bylo řečeno výše, Dračice v místech mého pokusu není nikterak široká. Přímo na mém stanovišti se lehce rozšiřuje, nejvíce však do šířky 2.5 metrů. Abych zjistila, jestli existuje nějaká vzdálenostní hranice od samice, kdy si jí prolétající samec jednoduše nevšimne, vymezila jsem si určité zóny přibližně v půlkruhovém půdorysu od místa, kam umístuji návnadu. Tyto hranice jsem vyznačila lankem pod hladinou potoka, abych jím případně nerušila samce a neovlivnila tak jejich reakce. (Když bylo lanko vedeno nad hladinou, samci na něj často sedali.)

Lanko bylo napnuto ve vzdálenostech 0.5, 1, 1.5 a 2 metrů (viz Obr. 12). Nad vymezený areál jsem umístila kameru GoPro, abych mohla několik jednotlivých průletů samců nahrát a zpětně si ověřit, zdali jsou mnou zapisované údaje o vzdálenostech správné. Kamera mi tedy sloužila jako zpětná kontrola. Po zjištění, že jsou mé odhady správné, jsem ji již dále nepoužívala.

³ Videozáznamy reakcí v Příloze č. 6 na str. 65

Při zpozorování přilétajícího samce jsem umístila návnadu nad předem vytyčené místo a postupovala jako u klasických pokusů. Takto jsem zjistila, jestli se při zvětšující se vzdálenosti samce od návnady snižuje jeho reaktivnost.



Obr. 12 Vzdálenosti od návnady 0.5 m (a), 1 m (b), 1.5 m (c) a 2 m (d)

3.5 Statistické zpracování dat

Z nasbíraných dat jsem vytvořila tabulku (skript) a tu dále zpracovávala v programu R. Jelikož byly jednotlivé výzkumy stejné povahy, používala jsem pro jejich vyhodnocení stejný postup.

```

1 #BOOTSTRAP FUNCTION
2 #returns probability that the parameter of var1 and var2 does not differ
3 #param1: the parameter
4 #R: number of bootstrap samples
5
6 bootstr <- function(var1,var2, param1=mean, R=10000){
7   var1 <- var1[!is.na(var1)]
8   var2 <- var2[!is.na(var2)]
9   sam_1 <- matrix(var1,nrow=R, ncol=length(var1), byrow=T)
10  sam_2 <- matrix(var2,nrow=R, ncol=length(var2), byrow=T)
11  sam_1 <- t(apply(sam_1,1,sample,length(var1),replace=T))
12  sam_2 <- t(apply(sam_2,1,sample,length(var2),replace=T))
13  param1_1 <- apply(sam_1,1,param1)
14  param1_2 <- apply(sam_2,1,param1)
15  diff <- param1_1-param1_2
16  result <- list()
17  result$conf <- quantile(diff,c(0.025,0.975))
18  p_value <- 2*min(sum(diff<=0)/R,sum((-diff)<=0)/R) #two-sided p-value
19  result$p_value <- p_value
20
21  return(result)
22 }
23
  
```

Obr. 13 Funkce pro zpracování dat v R

Reakci vážek na návnady jsem vyhodnotila neparametrickým bootstrapem s percentilovými konfidenčními intervaly (viz Obr. 13) (Davison & Hinkley, 1997). Bootstrap je metoda náhodného výběru s možností opakovaného výběru již vybraného prvku. Pomocí bootstrapu jsem odhadla medián reakcí vážek na jednotlivé návnady zkoumaného výběru (různé modely vážek) a takto odhadnuté mediány porovnála pro vybrané dvojice návnad. Bootstrapový odhad mediánu byl učiněn na základě 10^6 náhodných výběrů. Neparametrický test jsme zvolili kvůli rozdělení reakcí vážek, které nelze aproximovat normálním rozdělením (Gaussovým). Jelikož někteří samci byli pozorováni u jedné návnady několikrát, do bootstrapu vstupovaly mediány reakcí jednoho samce na danou návnadu. Výsledky a porovnání s kontrolní skupinou jsem vynesla do box plotu zobrazující medián, 50 % reakcí, celkové rozpětí hodnot a případně hodnoty odlehlé

4 Zpracování a výsledky

Terénní práce probíhaly v letech 2014, 2015 a 2016, přičemž v roce 2014 byly pracemi pilotními a využila jsem je k získání představy o budoucím průběhu výzkumu. Z tohoto roku tedy nepochází žádná data použitá v testování.

Za roky 2015 a 2016 se mi podařilo označit celkem 244 jedinců *Cordulegaster boltonii*, z toho 229 samců a 15 samic. Z tohoto počtu samců se jich celkem 63 vrátilo na mou lokalitu a bylo otestováno. Někteří samci se vraceli, zúčastnili se několika pokusů, některých opakovaně, většina se však vrátila pouze jednou, dvakrát. Za oba roky jsem pořídila celkem 452 záznamů reakcí. Samice pro můj pokus nebyly nikterak důležité, avšak kvůli představě o jejich počtu na lokalitě jsem je rovněž značila.

	2015	2016	Celkem
Období	1. 7.–19. 7.	28. 6.–14. 7.	–
Celkový počet označených vážek	156	88	244
... z toho počet samců	148	81	229
Celkový počet záznamů (reakcí)	319	133	395 (452 ⁴)
Počet samců zaznamenaných v pokusech	45	18	63

Tab. 2 Shrnutí let 2015 a 2016

Průběh všech pokusů se skládal ze stejných kroků:

- 1) Umístění návnady nad hladinu
- 2) Simulace pohybu (mimo případu, kdy jsem pozorovala reakce na statickou návnadu)
- 3) Zápis času, reakce a čísla prolétajícího samce
- 4) Odstranění návnady

Pokud docházelo k častým, opakovaným návratům téhož jedince během krátké doby, nebyl dále vystavován podnětu po dobu cca 15 minut.

⁴ Celkový počet reakcí včetně těch, které nebyly do mého výzkumu zahrnuty či patřily neoznačeným samcům.

Návnady byly během pokusů pravidelně střídány, aby byli samci vystaveni rozdílným podnětům a také proto, abych měla kontrolu, že samci stále podobně reagují na jednotlivé návnady tak, jako v předchozích dnech.

4.1 Vzdálenost

Použila jsem návnadu č. 1 a vyhodnotila celkem 36 průletů co se vzdálenosti od návnady a reakce týče. Vše jsem si vynesla pouze do tabulky (viz Tab. 3). Na jejím základě jsem v následujících pokusech zapisovala reakce pouze od samců, kteří prolétali pouze v zónách A a B. Těchto samců byla celkově většina.

Vzdálenost	Počet průletů	Medián reakcí	Průměrná reakce
A	27	3	2.85
B	6	0.5	1
C	2	0	0
D	1	0	0

Tab. 3 Záznam vzdáleností průletu od návnady. 0–0.5 m (A), 0.5–1 m (B), 1–1.5 m (C), 1.5–2 m (D)

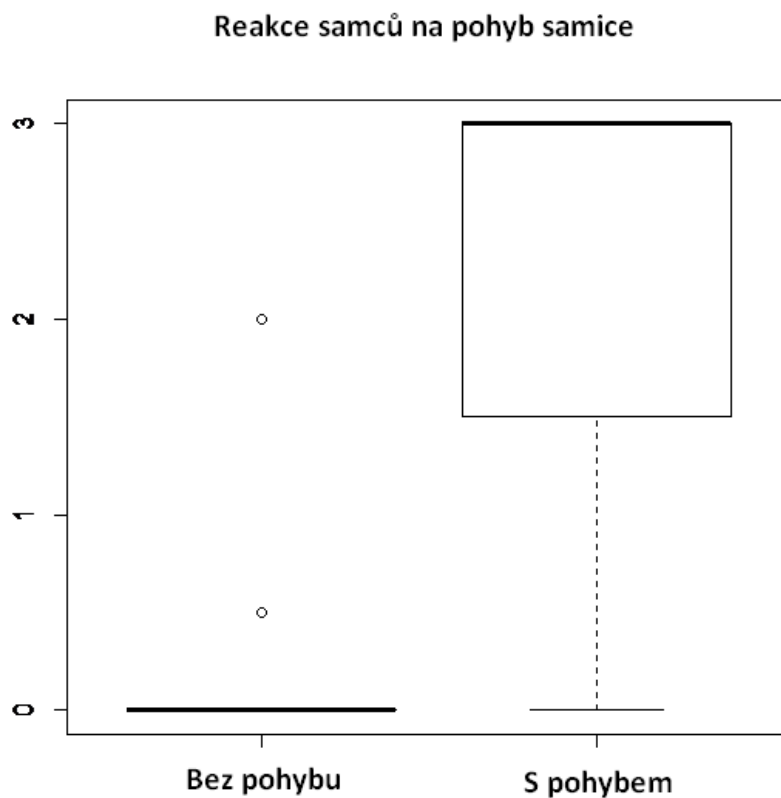
V tabulce vidíme, že většina samců proletuje ve vzdálenosti do 0.5 m od návnady. V této zóně zároveň nejvíce reagují. Se zvětšující se vzdáleností od samice klesá nejenom počet průletů, ale významně se snižuje i reaktivnost. Jakmile samec proletuje ve větší vzdálenosti od návnady než je 1 m, reakce ustávají. Ve svých pokusech tedy předpokládám, že od této vzdálenosti samci samici nevidí.

4.2 Vnímání pohybu

Předpokládáme, že pohyb samice při kladení vajec spouští v samcích kopulační chování. Použita byla návnada č. 1 (samice a samci dohromady). Prolétající samci byli vystaveni jak pohybující se, tak statické návnadě.

	Počet zaznamenaných reakcí	Počet samců v pokusu
Návnada bez pohybu	20	9
Pohybující se návnada	95	26

Tab. 4 Počet reakcí a samců v pokusu se statickým a pohybujícím se páskovcem



Graf 1 Reakce samců na nepohybující (med. = 0) se a pohybující se (med. = 3) samici

Pokud se samice nepohybuje, samci o ní nejeví žádný zájem, zatímco na pohybující reagují poměrně intenzivně (Graf 1, p-hodnota = 0).

Pohyb samice (návnady) je tedy pro samce jasným a rozhodujícím signálem k detekci samice.

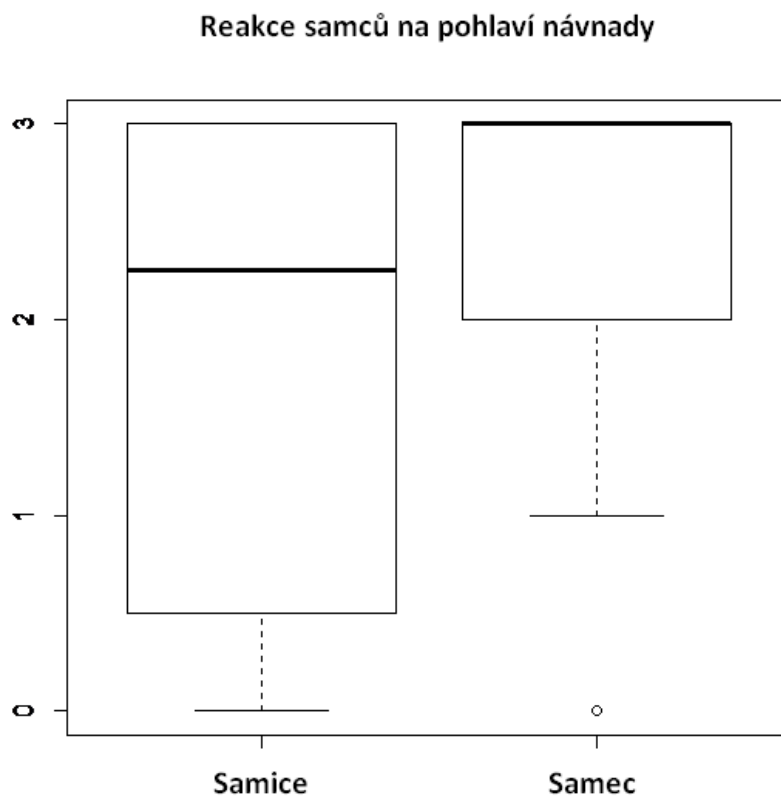
4.3 Rozpoznání opačného pohlaví

Předpokládáme, že samec nepozná rozdíl mezi samicí a samcem, pokud se samec bude pohybovat jako samice. Reakce na obě návnady by se tedy neměly lišit.

Použila jsem opět návnadu č. 1, přičemž jsem nyní rozlišovala, jakého byla návnada pohlaví. Pohyb byl již simulován ve všech případech.

	Počet zaznamenaných reakcí	Počet samců v pokusu
Návnada č. 1 – samice	60	14
Návnada č. 1 – samec	55	18

Tab. 5 Počet reakcí a samců v pokusu s pohybující se samicí a samcem



Graf 2 Reakce samců na pohybující se samicí (med. = 2.25) a samce (med. = 3)

Z grafu můžeme usuzovat, že reakce na různá pohlaví se významně neliší (Graf 2). Při testování dospějeme ke stejnému závěru (p -hodnota=0,1514).

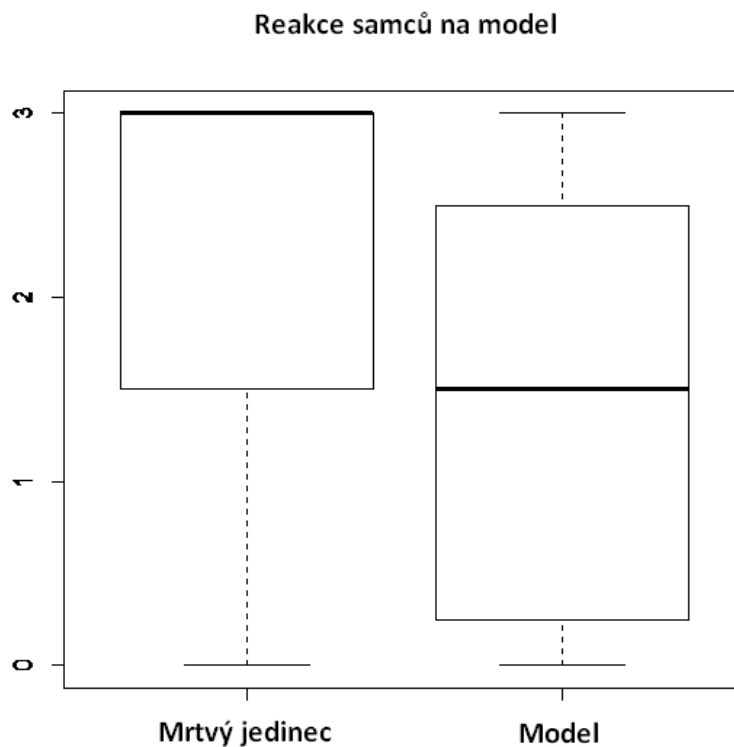
4.4 Rozpoznání umělé makety od jedince stejného druhu

Zde je předpoklad, že samec bude stejně jako na samici reagovat i na velmi podobnou maketu, která se jako samice pohybuje. Do předpokladu by se tedy velmi vhodně dalo zahrnout i to, že samci nerozpoznají jedince stejného druhu ani podle olfaktorických znaků.

Použila jsem návnadu č. 2 a jako kontrolní skupinu zvolila reakce samců na návnadu č. 1.

	Počet zaznamenaných reakcí	Počet samců v pokusu
Maketa	143	39
Mrtvý samec/samice	95	26

Tab. 6 Počet reakcí a samců v pokusu s pohybujícím se jedincem a pohybující se maketou



Graf 3 Reakce samců na pohybující se model (med. = 1.5) oproti mrtvému jedinci (med. = 3)

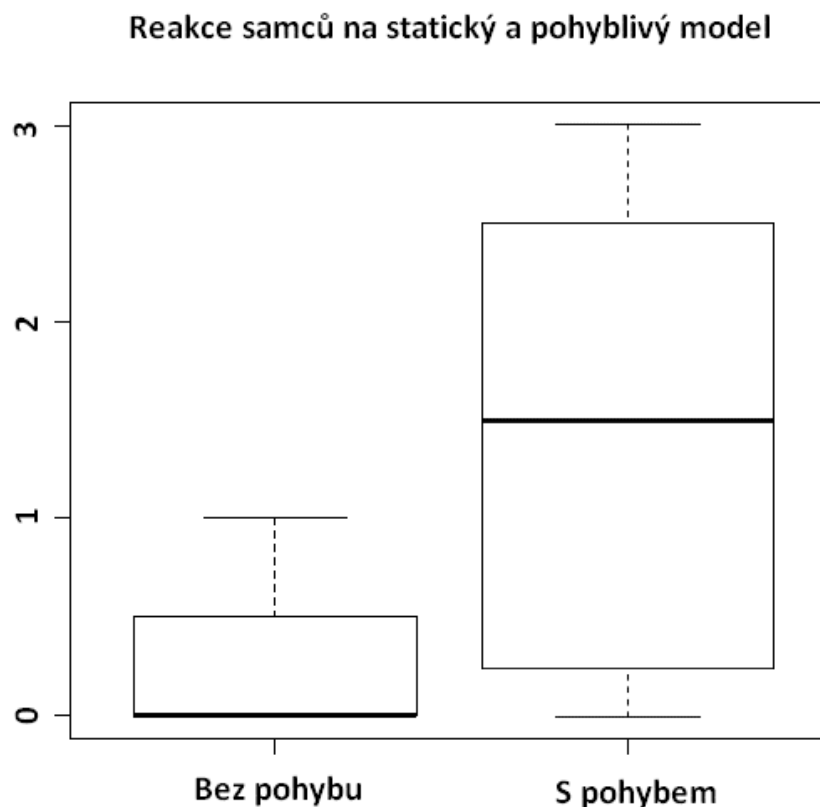
Rozdíl reakcí na mrtvého jedince a umělou atrapu je statisticky signifikantní (Graf 3, p-hodnota = 0,0115), avšak jak je grafu patrné, na model nějakým způsobem samci rovněž reagují.

4.4.1 Reakce na pohyblivou a statickou maketu páskovce

I když samci reagovali na maketu signifikantně méně než na klasickou samici, jejich reakce byly velmi variabilní. Porovnála jsem, jak samci reagují na pohyblivou maketu oproti statické. Tento pokus uvádím jako doplňující k pokusu předešlému.

	Počet zaznamenaných reakcí	Počet samců v pokusu
Maketa bez pohybu	12	10
Pohybující se maketa	143	39

Tab. 7 Počet reakcí a samců v pokusu se statickou a pohybující se maketou



Graf 4 Reakce samců na nepohybující se (med. = 0) a pohybující se maketu (med. = 1)

Rozdíl reakcí na statický a pohyblivý model je statisticky signifikantní (Graf 4, p-hodnota = 0,02678). Ač samci reagují na model méně než na skutečnou samici, pohyb zde stále hraje důležitou roli.

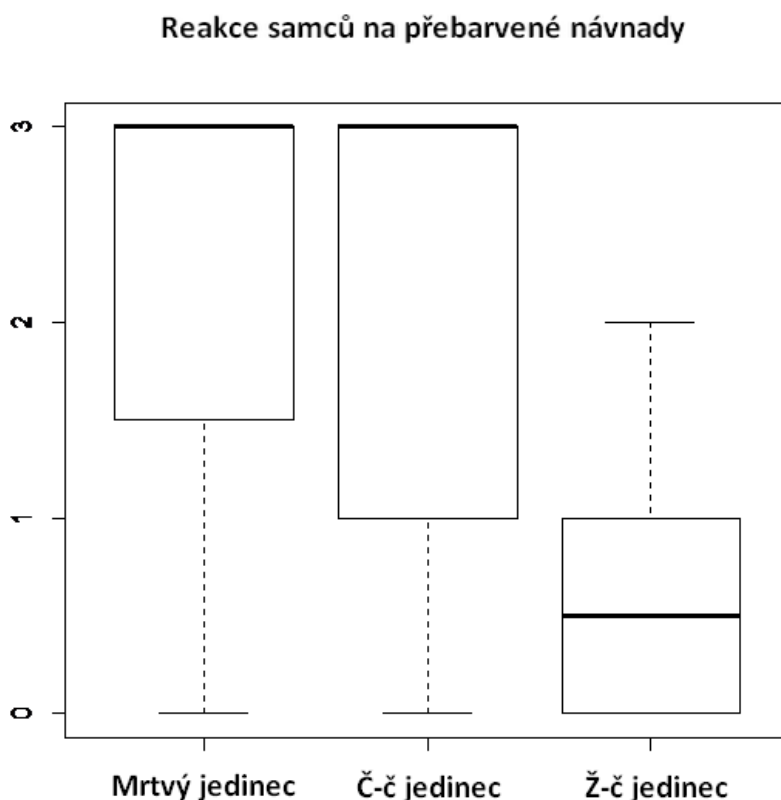
4.5 Změna zbarvení

Zachovala jsem pruhování a zaměnila vždy pouze jednu z barev (černou nebo žlutou) za červenou. Zajímá mne, jestli bude mít tato změna barvy vliv na reaktivnost samce.

Použila jsem návnady č. 3 a 4 se simulovaným pohybem. Naměřené výsledky jsem opět porovnávala s výsledky pokusu s pohybující se návnadou č. 1.

	Počet zaznamenaných reakcí	Počet samců v pokusu
Černočervená	43	17
Žlutočervená	16	9
Mrtvý samec/samice	95	26

Tab. 8 Počet reakcí a samců v pokusu s jedinci s pozměněným zbarvením i



Graf 5 Reakce samců na černočerveně (č-č; med. = 3) a žlutočerveně (ž-č; med. = 0.5) zbarvenou samici oproti standardně zbarvenému mrtvému jedinci (med. = 3)

Černočervený jedinec (č-č) Rozdíl v reakcích samce na mrtvou a černočervenou návnadu není statisticky signifikantní (Graf 5, p-hodnota = 0,6774).

Žlutočervený jedinec (ž-č) V tomto případě je rozdíl v reakcích samce na nabízenou návnadu signifikantní (Graf 5, p-hodnota = 2E-06).

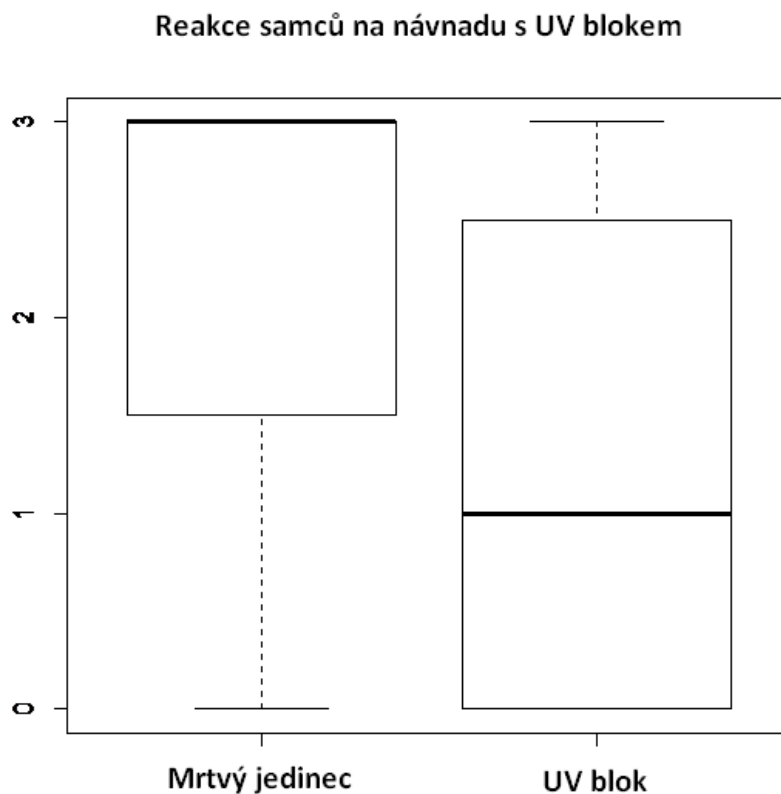
4.6 Vnímání UV záření

Předpokládáme, že přetření usmrceného jedince UV blokem a zamezení tak odrazu spektra těchto vlnových délek, bude mít vliv na reaktivnost samce a reakce se budou lišit v porovnání s reakcemi na usmrceného jedince.

Použila jsem návnadu č. 5 a výsledky porovнала opět s reakcemi na návnadu č. 1.

	Počet zaznamenaných reakcí	Počet samců v pokusu
UV blok	78	26
Mrtvý samec/samice	95	26

Tab. 9 Počet reakcí a samců v pokusu s použitím UV bloku



Graf 6 Reakce samců na jedince přetřeného UV blokem (med. = 1) oproti standardnímu jedinci (med. = 3)

Z grafu je patrný rozdíl v reakcích, ač je jejich rozptyl v případě UV bloku široký. Při provedení testu zjišťujeme signifikantní rozdíl v reakcích (Graf 6, p-hodnota = 0,0027).

5 Diskuze

Vážky rozpoznávají jedince stejného druhu převážně pomocí zraku, a to hlavně podle velikosti, zbarvení včetně odrazu UV záření, stylu létání a různých vzorů na těle. Tyto viditelné znaky a projevy pomáhají dospělcům vyhnout se zbytečnému plýtvání energií a rovněž případnému zranění spojeným se snahou vytvořit tandem s nesprávným jedincem. Vnímavost vážek vůči druhému jedinci i opačnému pohlaví také často závisí i na kontrastu barev a odstínů těla a křídel. Studia vizuálních podnětů, které vysílají samice vůči samcům, převážně ukazují, že u Zygopter hrají hlavní roli v rekognoskaci samice zbarvení a různé barevné vzory na těle či křídlech, zatímco u Anisopter jsou zřejmě mnohem důležitější signály jako například tvar těla, styl letu a pohyb obecně (Corbet, 2004).

Ač je let/pohyb pro Anisoptera nepochybně důležitým vodítkem k rozpoznání stejného druhu, je velmi obtížné tyto atributy realisticky simulovat a analyzovat v laboratorních podmínkách tak, abychom dospěli k uspokojivým, a hlavně přesným výsledkům jako v přirozeném prostředí (Corbet, 2004). Z mých výsledků je patrné, že samci nereagují na nekladoucí ani na žlutočervenou samici a o poznání méně na tu, kterou jsem přetřela UV blokem. Abych předešla možnosti, že samci nereagovali pouze proto, že byli moc daleko, vytvořila jsem si na místě pokusu zóny (vzdálenosti) a nejdřív pozorovala, jestli samci prolétající skrz tyto zóny stále reagují stejně. K tomu jsem použila návnadu č. 1 – kladoucí samici. Potvrdilo se mi, že se zvětšující se vzdáleností se reakce samců mění a ustávají. Brala jsem tedy v potaz pouze ty reakce, kdy se samec pohyboval v bezprostřední blízkosti samice (tedy do 0,5 m, maximálně do 1 m). Můžu tedy vyloučit, že by mé výsledky byly klamavé z důvodu, že samec návnadu neviděl.

5.1 Jakou hraje roli vzdálenost prolétajícího samce od samice?

Vzdálenost, ze které samec reaguje na jedince stejného druhu, je ovlivněna mnoha proměnnými včetně počasí a předešlými aktivitami samce. Každopádně vzdálenost, ze které samec skutečně reaguje, mnohdy závisí na tom, zda samice, kterou právě potkal, sedí nebo poletuje. A pokud sedí, zdali je nehybná nebo například třepotá křídly. Kupříkladu samec vážky jasnoskvrnné (*Leucorrhinia pectoralis*) zaregistruje kladoucí samici na vzdálenost 2–5 metrů (zatímco sedící maximálně z metrové vzdálenosti). Samci šídla modrého (*Aeshna cyanea*) poznají sedící samici pouze ze vzdálenosti pár (3–5) centimetrů. Pokud však třepotá křídly, zaregistrují ji i na větší vzdálenost až 10 cm (Kaiser, 1974 cit. podle Kaiser, 1982). Samice vytváří tyto stimuly, aby

na sebe upozornily samce letícího kolem (Corbet, 1962 cit. podle Corbet, 2004; Kiauta, 1964 cit. podle Kaiser, 1982). Samec *Cordulegaster boltonii* na samici, která se nepohybuje, nereaguje ani z těsné blízkosti. Pokud se pohybuje (ovipozice), pak jí dle mého pozorování zpozoruje do vzdálenosti 0,5–1 m. Dostupné publikace se bohužel tomuto tématu vztahujícím se k páskovcům nevěnovali.

5.2 Reakce na pohyb

Výsledky mého pokusu se, dle očekávání, přesně shodují s pokusy D. P. Moskowitze s příbuzným druhem *Cordulegaster erronea*. Dokazují, že pohyb samice při ovipozici je pro samce hlavním vodítkem k jejímu rozpoznání a zároveň stimulem ke kopulaci. Samotný pohyb je dokonce mnohem důležitější než skutečné pohlaví, protože jakmile se takto pohybuje samec, ostatní samci jej okamžitě začnou považovat za samici. Samec se však takto ve volné přírodě nepohybuje, šlo pouze o mou simulaci. (Byla jsem však několikrát svědkem situace, kdy při boji dvou samců o samičku došlo mezi těmito dvěma samci k vytvoření tandemu. Šlo však zcela jistě o omyl v nepřehledné situaci, běžně samci tandem mezi sebou nevytváří.) Jakmile pohyb samice ustane, samci o ní přestanou jevit zájem. To je zároveň známka toho, že vzhled (zbarvení) je v rekognoskaci až na druhém místě. Vždy musí docházet k pohybu.

Zástupci rodu *Cordulegaster* nejsou jedinými, u kterých bylo toto prekopulační chování popsáno. I mnoho jiných samců vážek rozezná samici stejného druhu podle jejího specifického pohybu, mj. *Erythemis simplicicollis*, *Lestes australis*, *Tanypteryx pryeri* (Corbet, 2004). U nás je toto chování známo kromě páskovců i u vážky červené (*Crocothemis erythraea*), kdy samec pozná stejně zbarvenou samici rovněž podle jejích typických pohybů při kladení vajec (Kotarac, 1996). Otázka, jak pozná samec ještě neoplozenou samici, stále není u druhů, kde samci reagují na pohyb samice při ovipozici, zodpovězena. Věnuji se jí níže.

5.3 Jak samec pozná neoplozenou samici a proč je samic o poznání méně?

Během odchyty páskovců i při jejich pozorování bylo patrné, že výskyt samic na potoku je oproti samcům velmi ojedinělý. Z celkem 244 odchycených a označených jedinců bylo pouze 15 samic. Tuto skutečnost již zmínil H. Kaiser (1982) ve své práci o teritorialitě páskovců.

Došel k závěru, že samice navštěvují potok mnohem méně často než samci, dokonce i v několikadenních rozestupech, zatímco teritoriální⁵ samci od rána létají podél potoka a často se i během dne vracejí (Kaiser, 1976 cit. podle Kaiser, 1982).

Dalším důvodem, proč se zjevně na lokalitě vyskytuje méně samic, by mohl být ten, že samice nejsou teritoriální a nehlídkují na velkém úseku potoka. Samice, které jsem během mého pozorování zaznamenala, se nejčastěji schovávaly u břehu potoka, kde nenápadně kladly vajíčka, zatímco samci hlídkovali na mnohem větším úseku. Je tedy možné, že se jich zde vyskytuje mnohem víc, avšak jsem je nezaznamenala.

Z mého pozorování a dostupné literatury vyplývá, že samice se uchylují k potoku pouze v případě, pokud chtějí klást vajíčka. Dalo by se očekávat, že si k tomu zvolí jinou denní dobu, než ve kterou v okolí hlídkují samci, kteří by je mohli vyrušit (Kaiser, 1982). To by mohlo být dalším důvodem, proč jsem jich odchytila tak málo. Tuto hypotézu nemohu potvrdit ani vyvrátit, mohla by být však předmětem dalšího pozorování. Pokud se však samci specializují na kladoucí samice, podle čeho poznají ještě neoplozenou samici?

Na řadu přichází úvaha, zdali je kladoucí samice skutečně oplozená a nečiní tak pouze na základě pudů, aby přilákala samečka. Trochu více se tomuto fenoménu věnuje ve své práci D. F. J. Hilton (1983). Během jeho výzkumu se u druhu *Cordulia shurtleffi* nikdy nesetkal se samicí, která zrovna nekladla vajíčka. I samci tohoto druhu vyhledávají právě tyto samice. V rámci této práce bylo odchyceno několik kladoucích samic a zkoumalo se, zdali je samice skutečně oplozená. Ve všech případech měla samice sperma v *burse copularix* či jej přechovávala ve spermathéce. Došel tedy k závěru, že všechny kladoucí samice tohoto druhu skutečně pokládají snůšku a pravděpodobně se tedy nejedná pouze o „reflex“ vyvinutý k atrakci samců. Otázka, jak a kde dojde k prvnímu páření samice, tedy zůstala nezodpovězena.

V rámci rodu *Cordulegaster* a pravděpodobně ani jiných vážek s podobným kopulačním chováním žádný výzkum na přítomnost oplozených vajíček či spermatu zatím neproběhl. Můžeme tedy pouze usuzovat, že u *Cordulegaster boltonii* bude situace obdobná jako u *Cordulia shurtleffi*.

Tímto se vracíme opět k otázce, proč je na lokalitě mnohem méně samic. Pro mou teorii jsem nenašla v žádné literatuře podklad, proto jí uvádím na konci, jelikož zatím neproběhl žádný relevantní výzkum, který by ji mohl potvrdit. Dle mého názoru mají samci *C. boltonii* skutečně

⁵ Teritorialitu zde nelze chápat jako hájení jednoho stanoviště. Samci proletují podél dlouhých úseků řeky a agresivně odhánějí každého samce, na kterého během letu kdekoli narazí (Kaiser, 1982).

problém identifikovat samici, pokud není oplozená. První setkání neoplozené samice se samcem budou probíhat čistě náhodně v korunách stromů. Jelikož tento druh není pohlavně dimorfní, jen v málo případech samec samici skutečně pozná a dojde k oplodnění. Tyto samice se pak stahují k potoku, aby položily snůšku. Většina samic se však nerozmnoží, protože je samec jednoduše nepozná. Ty pak nemají důvod k potoku létat a zůstávají v korunách stromů. Pro samce je mnohem úspornější, co se vynaložené energie týče, hlídkovat kolem potoka a čekat na oplodněné samice, které s jistotou poznají díky pohybu. Je zde však velká pravděpodobnost, že kladoucí samici objeví dříve jiný samec se stejnou strategií, protože jak již bylo řečeno, kolem potoka se vyskytuje mnohem více samců než samic. Hledat ještě neoplozenou samici může být vzhledem k vynaložené energii méně výhodné. Bude zde však nejspíš menší konkurence ze strany samců než u vody. Zároveň si neoplozenou samicí zajistí jistou paternitu. Možná, že samci v korunách hledají a zkoušejí to tak dlouho, dokud se konečně „netrefí“. Dle mého názoru se tedy většina samic nerozmnoží a zůstává skryta v lesním porostu.

5.4 Zbarvení

Zbarvení je důležité jak z hlediska komunikace, tak z hlediska přizpůsobení se prostředí a termoregulace (Futahashi, 2016). Dosavadní ekologické studie ukazují, že vážky se na prvním místě orientují pomocí zraku a poznají tak svého partnera. U Zygopter všeobecně pozorujeme mnohem výraznější pohlavní dimorfismus ve zbarvení těla a u motýlic i křídel. Proto se zde sama otázka, jak velkou roli hrají různé formy a odchylky ve zbarvení samice na atrakci samce, přímo nabízí. Na toto téma bylo provedeno mnohem víc studií u Zygopter než na stejnou problematiku u Anisopter. (Jak již bylo psáno výše, důvodem bude nepochybně i fakt, že se Zygoptera vyskytují na lokalitách ve větších denzitách, jsou snáz polapitelná a pohybují se pomaleji.) Mnoho živočichů komunikuje a dává najevo svůj sexuální post pomocí zbarvení těla. Je známo, že zbarvení je v rámci sexuality silným selektivním činitelem. U Zygopter mají samice často dvě barevné formy – gynomorfní (samiččí) a andromorfní (neboli samčí), které odráží jejich reprodukční strategii (Huang & Reinhard, 2012). Tento fakt je nejlépe známý u čeledi šidélkovitých (Coenagrionidae), konkrétně pak u rodu *Ischnura* (Van Gossum et al. 2008). Samci *Ischnura heterosticta* preferují gynomorfně zbarvené samice (Huang & Reinhard, 2012). Stejné preference mají například i šidélka *Enallagma hageni*. Samice se liší nejen zbarvením (gynomorfní) ale i černým vzorem na abdomenu. Andromorfní samici (tedy modrou jako samec) pozná samec právě podle tohoto vzoru, což bylo dokázáno v pokusech M. Xu a kol.

(2014). Ve stejném výzkumu rovněž zkoušeli změnit zelené (gynomorfni) či modré (andromorfni) zbarvení samice za růžové, přičemž zachovali černé vzorování. Zjistili, že samci na přebarvené samice stále reagují pozitivně, pokud si samice zachová černý vzor.

Rekce samců na vzhled samice u Anisopter byly pozorovány mnohem méně. Pozornost bývá věnována hlavně pohlavně dimorfním druhům. Několikrát byly popsány tandemy samců se samicí jiného, avšak na první pohled velmi podobného druhu. Zajímavý příklad byl zpozorován u pohlavně dimorfního druhu *Nannophya pygmaea*, kdy samec vytvořil tandem se samcem – černým mutantem, který tak připomínal samicí (Futahashi R. & Futahashi H., 2007). Mezi druhové tandemy vytvořené na základě velmi podobných samic byly pozorovány například u samců *Lyriothemis pachygastra* se samicí *Crocothemis servilia* a naopak (Futahashi et al., 2012; Futahashi, 2016). U jedinců bez pohlavního dimorfismu byly dokonce zaznamenány tandemy i mezi dvěma samci (Futahashi, 1999).

Roli zbarvení a mezidruhové rekognoskace zkombinoval ve své práci Moskowitz (2016), kdy samcům *Cordulegaster erronea* nabízel samce *Libellula incesta*. Simuloval jím pohyb samice při ovipozici, který byl zjištěn jako hlavní spouštějící stimul k páření. Samci *L. incesta* jsou velmi tmavě, skoro černě zbarveni, vzhledově se tedy samicím nepodobají. Samci na tohoto jedince však reagovali velice pozitivně, dokonce došlo k vytvoření tandemu. Jakmile byla návnada přebarvena nabílo, reakce ustaly. Došel tedy k závěru, že hlavním spouštěčem kopulačního chování u *Cordulegaster erronea* je mimo pohyb při ovipozici i černé zbarvení.

Ke svému pokusu jsem jiný druh vážky nepoužila, ale otestovala jsem, jak moc je při výběru samice důležité pruhování, potažmo černé zbarvení. Použila jsem dvě samice a červenou barvu. U jedné jsem přebarvila žluté pruhy, u druhé naopak černé pruhy. Oběma jsem pak simulovala pohyb při ovipozici a zapisovala reakce samců. Z grafu (viz Graf 5) lze jednoznačně poznat, že reakce na černočervenou samicí byly mnohem vyšší než na žlutočervenou samicí. Po otestování dokonce nebyl nalezen rozdíl v reakcích na normální a černočervenou samicí. Změna černého zbarvení za červené samcům velmi vadila. Nedošlo k vytvoření žádného tandemu a pouze ve třech případech došlo k pozitivní reakci č. 2 (viz Příloha 1 str. 54). Mé výsledky tedy korespondují s výsledky D. P. Moskowitz s tím rozdílem, že v mém případě jsem zachovala pruhování. Dá se tedy předpokládat, že vedle pohybu hraje černé pruhování v rozpoznání samice důležitou roli.

5.5 Reakce na plastový model

Počet studií, kde se předkládají samcům různé atrapy samic, je opět velice málo, a jak jsem již psala výše, pokud nějaké jsou, věnují se zpravidla skupině Zygoptera. Druhotně se tomuto tématu věnuje ve své práci S. N. Gorb (1998) týkající se vizuálního rozpoznání samice u šidélka páskovaného (*Coenagrion puella*). Zjistil, že *C. puella* pozná samce od samice vizuálně podle morfologických struktur a barevných znaků. Experimentálně dokazuje, že důležitou roli v rozpoznání samice hraje přítomnost abdomenu a křídel. Bez těchto částí rapidně klesá atrakce. Vytvořil si tedy model, kde byl abdomen nahrazen přibližně stejně rozměrnou černou tyčkou. Atraktivita samice neklesla. Z tohoto předpokládá, že samci samici poznají podle černé „tyčky“, křídel a nějaké přední části. Dalším podobným pokusům se však bohužel nevěnoval.

Detailněji toto téma rozebírá opět ve své disertační práci D. P. Moskowitz (2016), na jehož terénní pokusy jsem navázala. Samcům *Cordulegaster erronea* předkládal různé návnady, kterými simuloval pohyb při ovipozici, mimo i jiné zjednodušený model v barvách páskovce (viz Příloha 4 Obr. 14). Na pruhovanou návnadu zareagovalo (jakkoli) celkem 24 z 31 samců, z toho 12 (tedy 39 % případů) se pokusilo tuto „samici“ chytit. Mého pokusu se zúčastnilo celkem 39 samců, z nichž 25 (tedy 64 %) se pokusilo o odvěčení samice. To by se mohlo jevit jako velmi přesvědčivý výsledek, avšak titíž samci se během pokusu často opakovali a reagovali i jinak. Vybrané jedince a jejich reakce uvádím v Příloha 4 na str. 59. Pokud bychom sečetli všechny zaznamenané reakce, zjistíme, že k reakci č. 3 došlo pouze v 31 % případů. Je to velmi podobný výsledek výsledku D. P. Moskowitze.

Moskowitz (2016) dále zkoušel reakce i na zcela černý model (viz Příloha 4 Obr. 14). Na něj se dočkal velmi podobných reakcí dokonce od trochu většího procentuálního zastoupení samců. Po použití zcela bílé návnady reakce samců ustaly. Reakcemi na přebarvený model jsem se však ve svém výzkumu nezabývala.

V menším rozsahu byl pokus s pruhovaným modelem proveden u příbuzných druhů *Cordulegaster maculata*, *Cordulegaster obliqua* a *Cordulegaster diastatops*. První dva druhy na model nikterak nereagovaly. *C. diastatops* reagoval na model v 63 % případů pozitivně.

Pokud porovnáme graf reakcí na model s grafem reakcí na nekladoucí či žlutočervenou samici (viz Zpracování a výsledky) vidíme, že rozptyl reakcí na model je mnohem variabilnější. Samec tedy zcela nepochybně reaguje na model určitěji a spíš ho pokládá za samici než nepohyblivou a žlutočervenou návnadu. V Příloha 4 na str. 59 u vybraných jedinců vidíme, že často nereagovali (reakce 0 a 1) a přibližně stejně často reagovali pozitivně (reakce 2 a 3). Mohlo by se zdát,

že po čase došlo u samců k habituaci poté, co zjistili, že se nejedná o skutečnou samici, o návnadu přestali jevit zájem. Avšak například v případě samce označeného A023 byly tři nulové reakce zaznamenány 12.7., jedna nulová reakce 16.7. a zbylé dvě pozitivní reakce 17.7. 2015. Podobná situace je i u dalších zmíněných samců (např. C025 – 8.7. (1×0, 2×1; 2×3), 11.7. (2×0, 1×2) a 12.7. 2016 reakce 0). Samci byli vystavováni stimulu pokud možno několik dní s pauzami. Proč samci reagují na model takto variabilně by se dále dalo vysvětlit v závislosti na jiných smyslech, než je zrak. Tomu se věnuji v části *Co dalšího může mít vliv na rozpoznání samice?*. Dále by se pak dalo brát v potaz jiné počasí anebo předchozí aktivity samce.

Při porovnání reakcí na model s reakcemi na pohybující se samici či černočervenou návnadu (viz Zpracování a výsledky) však vidíme, že model je mnohem menší stimul, což by se dalo přisoudit jeho velikosti či odrazu UV záření, které dle mých výsledků hraje v rozpoznání samice také nějakou roli (viz str. 35).

Reakce na plastový model jsou k zhlédnutí pod odkazy uvedenými v Příloze 6.

5.6 Role UV záření

V mém výzkumu po přetření samice UV blokem došlo ke zjevnému utlumení reakcí ze strany samců. Pokud však porovnáme reakce samců na samici přetřenou UV blokem s reakcemi na nepohybující se samici či žlutočerveného jedince, vidíme, že jsou reakce na „UV blok samici“ mnohem variabilnější. Dokonce 10 samců (celkem 20 reakcí) vytvořilo s touto samicí tandem, což se v případě nepohybující se ani žlutočervené samice nestalo (viz Příloha 1 str. 54). Pokud si od celkového počtu samců v pokusu s UV blokem odečteme ty, kteří reagovali reakcí č. 3 a porovnáme procentuální zastoupení samců s reakcí velikosti 2 (tedy stále pozitivní reakcí) opět s nepohybující se a žlutočervenou samicí, dostaneme rovněž nejvyšší procento těchto reakcí (80 %). Reakce na samici neodrážející UV záření jsou tedy prokazatelně vyšší než na samici bez pohybu a bez černých pruhů. Zároveň jsou signifikantně nižší při porovnání s „normální“ samicí a s tou, které byly černé pruhy zachovány (černočervenou návnadou). Samci *C. boltonii* tedy evidentně UV záření odrážené na těle jedince stejného druhu vnímají, avšak stále větší roli v rozpoznání samice hraje její pohyb při ovipozici a (žluto)černé pruhování. Jelikož samci nepoznají rozdíl mezi samicí a samcem, pokud se samec pohybuje jako samice (viz Graf 2 str. 31), je pravděpodobné, že rozdíl v odrazu UV záření mezi pohlavími není, a pokud je, samci jej významněji nereflktují.

Futahashi a kol. (2015) objevili celkem 20 opsin genů u tří zástupců čeledi Libellulidae (*Orthe-trum albistylum* (vážka bělořítá), *Ladona fulva* (vážka plavá) a *Sympetrum frequens*) z čehož jeden UV opsin gen umístěný na dorsální i ventrální straně oka, díky kterému jsou vážky schopny vnímat odražené UV paprsky.

Odraz UV záření byl nejprve spojován a zkoumán v závislosti na tzv. ojínění (z angl. Pruinescence), jež je způsobeno subkutikulárním pigmentem jevícím se lidskému oku nejčastěji jako modrý, ale někdy i šedý, červený růžový či bílý. Ojínění je častěji popisováno u samců a bylo nalezeno na těle či křídlech povětšinou Zygopter, především pak u šidlatek (Lestidae) a šidélek (Coenagrionidae). V rámci Anisopter je ojínění rozšířeno hlavně v rámci čeledi Libellulidae, přičemž mnohem více u samců než samic. Ojínění je důležité hlavně při mezidruhové reko-gnoskaci. Ojínění však není jediným způsobem, jak odrážet UV záření. Někteří zástupci motý-lic (Calopterygidae; např. *Calopteryx cornelia*) odrážejí UV křídly, jiné vážky zase výrazně zbarvenými a metalickými částmi těla (Corbet, 1999). Samci i samičky šídla lučního (*Brachyt-ron pratense*) odrážejí UV záření více na dorsální než na ventrální straně těla. Mohou za to jemné chloupky, které pokrývají povrch těla (Harris et al., 2011).

Odrazu UV spektra slunečního záření se ve své práci zabývá kolektiv W. A. Harrise (2011). Pro svůj pokus nachytl jedince mnoha druhů Anisopter i Zygopter a po pořízení fotografií znázorňujících části těla odrážející UV záření porovnal mezi sebou nejen jednotlivé druhy, ale i samce a samice. U mnoha druhů místa odrážející UV záření korespondovala zároveň s barev-ným vzorem na těle. Takto tomu je například u šídla pestrého (*Aeshna mixta*), šídla modrého (*Aeshna cyanea*), šídla velkého (*Aeshna grandis*), motýlice lesklé (*Calopteryx splendens*) i ši-délka páskovaného (*Coenagrion puella*). Jelikož jde již na první pohled o pohlavně dimorfní druhy, byl mezi pohlavími rozdíl i v odrazu UV záření. Samci *A. mixta* mají na ventrální straně třetího abdominálního článku modrý proužek, který zároveň nejzřetelněji odráží UV. Samice tento proužek nemají. Rovněž samec *A. grandis* má oproti samici modrou skvrnu (na druhém abdominálním článku), která velmi výrazně odráží UV. Asi největší rozdíl mezi pohlavími v odrazu UV byl zaznamenán u vážky ploské (*Libellula depressa*). Modrý abdomen samce odráží UV velmi jasně, zatímco hnědá barva (u samce na břicho, u samice po celém těle) UV pohlcuje. U obou pohlaví jsou po stranách abdomenu žluté skvrnky – ty odrážejí UV pouze u samce, nikoli u samice. Samci *C. puella* odrážejí UV stejně na zádech i zespod těla. Samice mnohem výrazněji odráží UV na své ventrální straně – dorsální, tmavě zbarvená strana, UV absorbuje. Žádný odraz UV záření nebyl pozorován u samice *C. splendens*, zatímco u samce docházelo k odrazu po celém těle. V těchto několika případech byl potvrzen rozdíl v odrazu UV záření

mezi samcem a samicí, ale jak již bylo řečeno, tyto druhy vykazují celkově nápadný dimorfismus ve zbarvení, takže rozdílný odraz UV záření bude spíše sekundární jev. To bylo mimo jiné ukázáno ve stejném výzkumu u vážky čtyřskvrnné (*Libellula quadrimaculata*) s minimálním pohlavním dimorfismem. Jak se již dá očekávat, tak mezi samcem a samicí žádný rozdíl v odrazu UV záření nebyl.

Páskovci nejsou ani ojínění ani nemají kovově lesklé zbarvení, takže lze jen spekulovat, co je nositelem UV signálu. Mohly by to být žluté proužky, obdobně jako žluté skvrny u samců *Libellula depressa* (viz výše). Avšak po jejich přetření červenou barvou se reaktivnost na tyto samice nezměnila. Rovněž u páskovců nepozorujeme pohlavní dimorfismus ve zbarvení, proto se zde dá očekávat stejná situace jako u *Libellula quadrimaculata*. K rozdílnému odrazu UV záření u obou pohlaví by tedy docházet nemělo. Samci pravděpodobně vnímají odraz UV záření jako doplňkový znak při rozpoznání jedince stejného druhu, nikoli však pohlaví.

5.7 Co dalšího může mít vliv na rozpoznání samice?

Vzhledem k pozoruhodně vyvinutému zraku vážek věnuje většina studií pozornost právě vizuálním stimulům. Teprve v nedávné době se začalo brát v úvahu, že by vážky mohly používat při hledání partnera i jiné smysly než zrak. Odonata jsou obecně považována za anosmické (čichuprosté) organismy. Důležitá role zraku však nevylučuje možnost, že by zde mohly existovat ještě chemické látky, které by vážky vnímaly společně s vizuálními podněty (Winfrey & Fincke, 2017). Kutikula hmyzu obsahuje hydrokarbonové sloučeniny, které jsou často druhově specifické a hrají důležitou roli v rozpoznávání stejného jedince (Howard & Blomquist, 2005). Druhově i pohlavně specifické hydrokarbony jsou známy např. u slunéček (Pattanayak et al., 2014 cit. podle Winfrey & Fincke, 2017) či některých mravenců (Chernenko et al., 2012 cit. podle Winfrey & Fincke, 2017). K. Costanzo a A. Montiero (2007) zase zjistili, že motýlí *Bicyclus anynana* si vybírají partnera nejen podle vizuálních znaků, ale zároveň vnímají i čichové podněty, které jsou v kombinaci se zbarvením hlavním stimulem pro samice. Strukturální výzkumy objevily u různých druhů Anisoptera a Zygoptera „coeloconickou“ sensilu v jamkách na antenách připomínající čichové sensily (Piersanti et al., 2010). V porovnání s jinými druhy hmyzu mají vážky velmi krátké anteny, nicméně laboratorní studie zjistily, že tyto chemoreceptory na antenách jsou mnohem více citlivé, než se původně myslelo (Winfrey & Fincke, 2017). Funkční čichové sensory odhalili elektrofyziologické studie v pokusech s *Libellula depressa* (vážka ploská) a *Ischnura elegans* (šidélko větší) (Rebora et al., 2013; Rebora et al., 2009; Rebora et al., 2008). V dalších letech stejná skupina vědců (Piersanti et al., 2014) zjistila,

že *Ischnura elegans* reaguje na chemické podněty vysílané svou kořistí. Novější experimenty s šidélky rodu *Enallagma* předpokládají, že v přírodních podmínkách na blízké vzdálenosti (kolem 10 cm) by mohl čich hrát roli při rozpoznání samce (Fincke 2015; Frati et al., 2015). V pozdějších výzkumech Rebori M. a Piesanti S. (2015) zjistili pomocí olfactometru a elektroantennografie, že samec *I. elegans* bez vizuálního stimulu rozezná pomocí čichu samce od samice. Totéž bylo prokázáno i u *Enallagma civile* (Winfrey & Fincke, 2017). Bez vizuálních podnětů však nebyla prokázána preference mezi androchromaticky a gynochromaticky zbarvenými samicemi. V tomto případě se možnost vidět jeví nezbytnou.

U rodu *Cordulegaster* jsem se s žádným výzkumem, který se zabývá čichem, nesetkala. Můžeme tedy jen usuzovat, jakou tento smysl může hrát roli při výběru samice. Pokud se zaměříme na experiment zjišťující, jestli samec rozezná druhého samce od samice, pokud se bude jako samice pohybovat (viz Zpracování a výsledky str. 31), vidíme, že se reakce neliší. Samec tedy považuje pohyb při ovipozici za hlavní signál k rozeznání pohlaví. Dalo by se tedy předpokládat, že případné olfaktorické znaky spojené s pohlavím jedince zde nehrají žádnou roli.

Pokud se však podíváme na reakce samců na umělý model (viz Příloha 1 str. 54) vidíme, že samci často reagovali na návnadu pozitivně. Reakce velikosti 2 byla dokonce nejčastější ze všech nabízených modelů. Znamená to tedy, že samci o model jeví viditelný zájem, ale nakonec se neuchýlili k vytvoření tandemu poté, co se vyskytli v bezprostřední blízkosti návnady. Zde by se dalo usuzovat, že ač je primárně nalákal vzhled a pohyb návnady, po přiletu k ní je cosi informovalo, že se nejedná o samici, respektive stejného jedince. Mohlo by se tedy jednat o absenci čichového stimulu. Z tohoto jevu je ovšem složité udělat závěr, že šlo právě o čich, který nakonec samci napověděl, že se nejedná o jedince stejného druhu, protože ještě větší množství samců se pokusilo vytvořit tandem i s touto návnadou a podobný počet samců návnadu ignoroval zcela.

Mohou „hrát roli“ v rekognoskaci křídla?

Z výsledků mé práce jsem vyvodila závěr, že pohyb, potažmo kladení vajíček, je pro samce hlavním znakem, podle kterého poznají samici. Na druhém místě pak samec reaguje na zbarvení/pruhování. Důležitou roli by však kromě zbarvení mohla hrát i křídla – jejich přítomnost/nepřítomnost, zbarvení velikost...

Pokusy s odstraněním křídel provádí ve své disertační práci D. P. Moskowitz (2016). Jako návnadu použil usmrceného jedince, kterému odstranil křídla, a simuloval pohyby při ovipozici. Na tuto návnadu reagovalo 18 z 25 samců, z toho pouze jeden samici přímo chytil. V porovnání

s jeho výsledky s návnadou s křídly (28/32) byl zájem samců o jedince bez křídel nižší. Nebyl však tak malý a o tolik nižší jako například u jedinců přebarvených na bílo. Z jeho výsledků vyplývá, že přítomnost křídel je nějakým způsobem důležitá, avšak není tak důležitá jako pohyb a černé zbarvení.

Zbarvení křídel se vyvíjí postupně během dospívání jedince a poukazuje na jeho celkovou zdatnost (Álvarez et al., 2013). Mnoho zástupců podřádu Zygoptera (Odonata) se v rámci druhu zbarvením křídel samce a samice liší. Například samci druhu *Mnesarete pudica* mají červeně zbarvená křídla se světlou špičkou, zatímco samice je má celá světle hnědá. Samci vyhledávají samici právě podle tohoto znaku, díky kterému ji odliší nejen od samce, ale i od juvenilů, kteří mají v obou případech křídla kouřově zbarvená (samci opět s bílou špičkou). Pokud došlo k přebarvení křídel samice načerveno, samci na ně začali reagovat agresivně, a považovali je tedy za další samce (Guillermo-Ferreira et al., 2014).

U motýlic rodu *Hetaerina* (Zygoptera) jsou pravděpodobně klíčem k rozpoznání pohlaví rudé skvrny na křídlech samců a tmavé skvrny na křídlech samic. Jejich přítomnost spouští jak sexuální, tak agresivní chování. Pokud byly samcům jejich skvrny přebarveny tmavou barvou, ostatní samci je přestali vyhánět z teritoria a v některých případech na ně začali reagovat jako na samice. Naopak když byla samicím přibarvena červená skvrna, ostatní samci na ně začali reagovat agresivně a vyhánět je z teritoria (Grether et al., 2015).

Velké neotropické motýlice *Megaloprepus caerulatus* mají na svých křídlech bílé skvrny, které se mezi pohlavími liší svým umístěním – samice je mají na špičkách křídel. Pokud došlo k jejich přebarvení načerno, sexuální reakce samců ustaly (Schultz & Fincke, 2009).

Cordulegaster boltonii má jako většina Anisopter křídla nezabarvená a nenese na nich žádné výrazné znaky. Na přední hraně prvního páru křídel jsou u obou pohlaví pouze tenké žluté kostální žilky (Waldhauser & Černý, 2015). Pokud porovnáme křídla samce a samice, nevidíme na první pohled žádný rozdíl, podle kterého by samec samici mohl rozpoznat. Pokud se detailněji zaměříme na druhý pár křídel, zjistíme, že se mezi pohlavími liší tvarem. Spodní hrana křídla samce je u těla ostře vykrojená, zatímco u samice je oblá. Rovněž v rozpětí se obě pohlaví liší. Půměrná délka pravého zadního křídla dle mého měření činila u samců 43,2 mm a u samice 48 mm. Tento dimorfismus jsem však shledala natolik nepodstatným, že by neměl hrát v rozpoznávání samice žádnou roli.

Přítomnost ani tvar křídel tedy neuvažuji jako výrazný stimul pro samce a nezkoušela jsem toto ani otestovat v terénu.

6 Závěr

- Podařilo se mi během dvou sezón v letech 2015 a 2016 úspěšně odchytit a označit 229 samců *Cordulegaster boltonii* a zaznamenat 395 reakcí na nabízené podněty. Co se týče počtu nasbíraných dat, jde zatím o nejrozsáhlejší výzkum chování v rámci rodu *Cordulegaster*.
- Zjistila jsem, že hlavním znakem, podle kterého samec pozná samici stejného druhu, je její pohyb při ovipozici.
- Pokud se samec bude chovat (pohybovat) stejně jako samice při ovipozici, jiný samec jej bude považovat za samici. S takovýmto samcem se druhý samec bude snažit spářit bez ohledu na stejné pohlaví.
- Samec pozná rozdíl mezi plastovou atrapou samice a skutečnou samicí. Na atrapu reaguje signifikantně méně, avšak s vysokou variabilitou reakcí.
- Samec rozpozná samici mj. podle černého zbarvení. Pokud bylo žluté zbarvení zaměněno za červené, samec tuto změnu nerefletoval, pokud došlo ke změně černého zbarvení za červené, samec tuto návnadu dále nepovažoval za samici stejného druhu.
- Samci vnímají UV zbarvení jedince stejného druhu. Při zamezení odrazu UV záření na těle samice se zájem samců o tuto samici snižuje.
- Pro rekognoskaci samice hraje na prvním místě roli její pohyb a dále černé pruhování.
- Samci reagují na kladoucí samice obvykle ze vzdálenosti do 0.5 m, výjimečně do 1 m. Z vyšší vzdálenosti jsem reakci nepozorovala.

7 Literatura

Álvarez, H. A., Serrano-Meneses, M. A., Reyes-Marquez, I., Jimenez-Cortes, J. G., Córdoba-Aguilar, A. (2013). Allometry of a sexual trait in relation to diet experience, alternative mating tactics in two rubyspot damselflies (Calopterygidae: Hetaerina). *Biological Journal of the Linnean Society*, 108(3), pp. 521–533

*Askew, R.R. (1988). The dragonflies of Europe [2nd. ed.]. Colchester: Harley Books

Bo, T., Fenoglio, S., Lopez-Rodriguez, M. J., de Figueroa, J. M. T. (2011). Trophic behaviour of the dragonfly *Cordulegaster boltoni* (Insecta: Odonata) in small creeks in NW Italy. *Entomologica Fennica*, 22(4), pp. 255–261

*Boudot J-P. (2001). Les *Cordulegaster* du Paléarctique occidental: Identification et répartition (Odonata, Anisoptera, Cordulegastridae). *Martinia*, 17, pp 1–34

*Boudot, J-P., Kalkman, V. J., Azpilicueta, M, Amorín, T., Bogdanović, A., Cordero Rivera, A., Degabriele, G., Dommanget, J-L., Ferreira, S., Garrigós, B., Jović, M., Kotarac, M., Lopau, W., Marinov, M., Mihoković, N., Riservato, E., Samraoui, B. & Schneider, W. (2009). Atlas of the Odonata of the Mediterranean and North Africa. *Libellula Supplement*, 9, pp. 1–256

Chábera, S. (1985). Jihočeská vlastivěda, Neživá příroda. České Budějovice: Jihočeské nakl.

*Chernenko, A., Holman, L., Helantera, H., Sundstrom, L. (2012). Cuticular Chemistry of Males, Females in the Ant *Formica fusca*. *Journal of Chemical Ecology*, 38(12), pp. 1 474–1 482

*Corbet, P. S. (1962). A biology of dragonflies. London: H.F. & G. Witherby

Corbet, P. S. (1999). Dragonflies. Behaviour and Ecology of Odonata. Colchester, England: Harley Books

Corbet, P. S. (2004). Dragonflies. Behaviour and Ecology of Odonata. Colchester, England: Harley Books

Córdoba-Aguilar, A. (2008). Dragonflies and damselflies: Model organisms for Ecological and Evolutionary research. New York: Oxford University Press.

- Costanzo, K., Monteiro, A. (2007).** The use of chemical, visual cues in female choice in the butterfly *Bicyclus anynana*. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences*, 274(1 611), pp. 845–851
- Davison, A. C., Hinkley, D. V. (1997).** Bootstrap methods and their application. Cambridge Series in Statistical and Probabilistic Mathematics. *Cambridge: University Press*.
- Dijkstra, K.-D. B. (2006).** Field guide to the dragonflies of Britain and Europe: including western Turkey and north-western Africa. Illustrace R. Lewington. *Dorset: British Wildlife Publishing*
- Ferreras-Romero, M., Corbet P. S (1999).** The life cycle of *Cordulegaster boltonii* (Donovan, 1807) (Odonata: Cordulegastridae) in the Sierra Morena Mountains (southern Spain). *Hydrobiologia*, 405, pp. 39–48
- Fincke O. M. (2015).** Trade-offs in female signal apparency to males offer alternative anti-haressment strategies for colour polymorphic females. *Journal of Evolutionary Biology*, 28, pp. 931–943
- Fрати, F., Piersanti, S., Conti, E., Rebor, M., Salerno, G. (2015).** Scent of a Dragonfly: Sex Recognition in a Polymorphic Coenagrionid. *PLoS ONE* 10(8)
- Froufe, E., Ferreira, S., Boudot, J. P., Alves, P. C., Harris, D. J. (2014).** Molecular phylogeny of the Western Palaearctic *Cordulegaster* taxa (Odonata: Anisoptera: Cordulegastridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 111, pp. 49–57
- Futahashi, R. (1999).** Notes on unusual connection and copulation in some species of dragonflies. *Aeschna*, 36, pp. 47–55
- Futahashi, R (2016).** Color vision and color formation in dragonflies. *Current Opinion in Insect Science*, 17, pp. 32–39
- Futahashi R., Futahashi H. (2007).** A record of a black mutant of *Nannophya pygmaea*. *Tombo* 2007, 50, pp. 73–74
- Futahashi R, Kawahara-Miki R, Kinoshita M, Yoshitake K, Yajima S, Arikawa K, Fukatsu T. (2015).** Extraordinary diversity of visual opsin genes in dragonflies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(11), pp. 1 247–1 256

- Futahashi, R., Kurita, R., Mano, H., Fukatsu, T. (2012).** Redox alters yellow dragonflies into red. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(31), pp. 12 626–12 631
- Gorb, S. N. (1998).** Visual cues in mate recognition by males of the damselfly, *Coenagrion puella* (L) (Odonata: Coenagrionidae). *Journal of Insect Behavior*, 11(1), pp. 73–92
- Grether, G. F., Drury, J. P., Berlin, E., Anderson, C. N. (2015).** The Role of Wing Coloration in Sex Recognition, Competitor Recognition in Rubyspot Damselflies (*Hetaerina* spp.). *Ethology*, 121(7), pp. 674–685
- Guillermo-Ferreira, R., Therezio, E. M., Gehlen, M. H., Bispo, P. C., Marletta, A. (2014).** The Role of Wing Pigmentation, UV, Fluorescence as Signals in a Neotropical Damselfly. *Journal of Insect Behavior*, 27(1), pp. 67–80
- Hančíková, B. (2014).** Local dispersal of golden-ringed dragonfly (*Cordulegaster boltonii*) [Diploma Thesis]. *Univerzita Karlova, Praha*
- Harris, W. E., Forman, D. W., Battell, R. D., Battell, M. T. R., Nelson, A. K., Brain, P. F. (2011).** Odonata colour: More than meets the eye? *International Journal of Odonatology*, 14(3), pp. 281–289
- Hilton, D. F. J. (1983).** Reproductive behavior of *Cordulia shurtleffi* (Scudder) (Anisoptera: Corduliidae). *Odonatologica*, 2, pp. 15–24
- Holuša, O., Dalecký, V., Holušová, K. (2011).** First record of larvae of *Cordulegaster heros* (Theischinger, 1979) (Odonata: Cordulegastridae) in the Czech Republic. *Acta Musei Beskiden-sis*, 3, pp. 65–69
- Howard, R. W., Blomquist, G. J. (2005).** Ecological, behavioral, and biochemical aspects of insect hydrocarbons. *Annual Review of Entomology*, 50, pp. 371–393
- Huang, S. C., Chiou T. H., Marshall, J., Reinhard, J. (2014).** Spectral sensitivities and color signals in a polymorphic damselfly. *PLoS ONE* 9(1)
- Huang, S. C., Reinhard, J. (2012).** Color Change from male-mimic to Gynomorphic: a New Aspect of Signaling Sexual Status in Damselflies (Odonata, Zygoptera). *Behavioral Ecology*, 23(6), pp. 1269–1275

- *Kaiser, H. (1974).** Verhaltensföuge und Temporialverhalten der Libelle *Aeschna cyanea* (Odonata). *Zeitschrift für Tierpsychologie.*, 34, pp. 398–429
- *Kaiser, H., (1976).** Räumliche und zeitliche Aufteilung des Paarungsplatzes bei Großlibellen (Odonata: Anisoptera). *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie Wien, 1975*, pp. 115–120
- Kaiser, H. (1982).** Do Cordulegaster males defend territories? A preliminary investigation of mating strategies in *Cordulegaster boltoni* (Donovan) (Anisoptera: Cordulegastridae). *Odonatologica*, 11(2), pp. 139–152
- *Kiauta, B. (1964).** Notes on some fieldobsevation on the behaviour of *Leucorrhinia pectoralis* (Odonata, Libellulidae). *Entomol Ber (Amsterdam)*, 24, 82–86
- Knüttel, H., Fiedler, K. (2000).** On the use of ultraviolet photography and ultraviolet wing patterns in butterfly morphology and taxonomy. *Journal of the Lepidopterist's Society*, 54, pp. 137–144
- Kotarac, M (1996).** A note on the existence of androchrome females in *Crocothemis erythraea* (Anisoptera: Libellulidae). *Notul odonatol*, 4, pp. 123–124
- Moskowitz, D. P. (2016).** The life history, behavior and conservation of the tiger spiketail dragonfly (*Cordulegaster erronea*) in New Jersey [PhD Thesis]. *The State University of New Jersey*
- Osorio, D., Vorobyev, M. (2008).** A review of the evolution of animal colour vision, visual communication signals. *Vision Research*, 48(20), pp. 2 042–2 051
- *Pattanayak, R., Mishra, G., Omkar, Chanotiya, C. S., Rout, P. K., Mohanty, C. S. (2014).** Does the volatile hydrocarbon profile differ between the sexes: A case study on five aphidophagous ladybirds. *Archives of Insect Biochemistry, Physiology*, 87(3), pp. 105–125
- Piersanti, S., Frati, F., Conti, E., Gaino, E., Rebor, M., Salerno, G. (2014).** First evidence of the use of olfaction in Odonata behaviour. *Journal of Insect Physiology*, 62, pp. 26–31
- Piersanti, S., Rebor, M., Gaino, E. (2010).** A scanning electron microscope study of the antennal sensilla in adult Zygoptera. *Odonatologica*, 29(3), pp. 235–241
- Rebor, M., Dell'Otto, A., Rybak, J., Piersanti, S., Gaino, E., Hansson, B. S. (2013).** The antennal lobe of *Libellula depressa* (Odonata, Libellulidae). *Zoology*, 116(4), pp. 205–214

- Rebora, M., Piersanti, S., Gaino, E. (2008).** The antennal sensilla of the adult of *Libellula depressa* (Odonata: Libellulidae). *Arthropod Structure & Development*, 37(6), pp. 504–510
- Rebora, M., Piersanti, S., Gaino, E. (2009).** A comparative investigation of the antennal sensilla in adult Anisoptera. *Odonatologica*, 38(4), pp. 329–340
- Robertson, K. A., Monteiro, A. (2005).** Female *Bicyclus anynana* butterflies choose males on the basis of their dorsal UV-reflective eyespot pupils. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 272(1 572), pp. 1 541–1 546
- Schultz, T. D., Fincke, O. M. (2009).** Structural colours create a flashing cue for sexual recognition, male quality in a Neotropical giant damselfly. *Functional Ecology*, 23(4), pp. 724–732
- Silberglied, R. E. (1979).** Communication in the ultraviolet. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10, pp. 373–398
- Šulc, M., Procházka, P., Čapek, M., Honza, M. (2016).** Birds use eggshell UV reflectance when recognizing non-mimetic parasitic eggs. *Behavioral Ecology*, 27, pp. 677–684
- Van Gossum, H., Robb, T., Forbes, M. R., Rasmussen, L. (2008).** Female-limited polymorphism in a widespread damselfly: Morph frequencies, male density, phenotypic similarity of andromorphs to males. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 86(10), pp. 1 131–1 138
- *Tillyard, R. J. (1917).** The biology of dragonflies (Odonata or Paraneuroptera). *Cambridge: University Press.*
- Waldhauser, M., Černý, M. (2015).** Vážky České republiky: Příručka pro určování našich druhů a jejich larev [2. doplněné vydání]. *Vlašim: Český svaz ochránců přírody*
- Wellmann, J. (2008).** Picture Metamorphosis. The Transformation of Insects from the End of the Seventeenth to the Beginning of the Nineteenth century. *NTM Journal of the History of Science, Technology and Medicine*, 16(2), pp. 183–211
- Winfrey, C., Fincke, O. M. (2017).** Role of visual, non-visual cues in damselfly mate recognition. *International Journal of Odonatology*, 20(1), pp. 43–52
- Xu, M. Z., Cerreta, A. L., Schultz, T. D., Fincke, O. M. (2014).** Selective use of multiple cues by males reflects a decision rule for sex discrimination in a sexually mimetic damselfly. *Animal Behaviour*, 92, pp. 9–18

Použitý software

R Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Další zdroje

Pugetsound [webová stránka]. Datum citace 10.7.2017

<https://www.pugetsound.edu/academics/academic-resources/slater-museum/biodiversity-resources/dragonflies/world-odonata-list2/>

BioLib [webová stránka]. Datum citace 10.8.2017

<http://www.biolib.cz/>

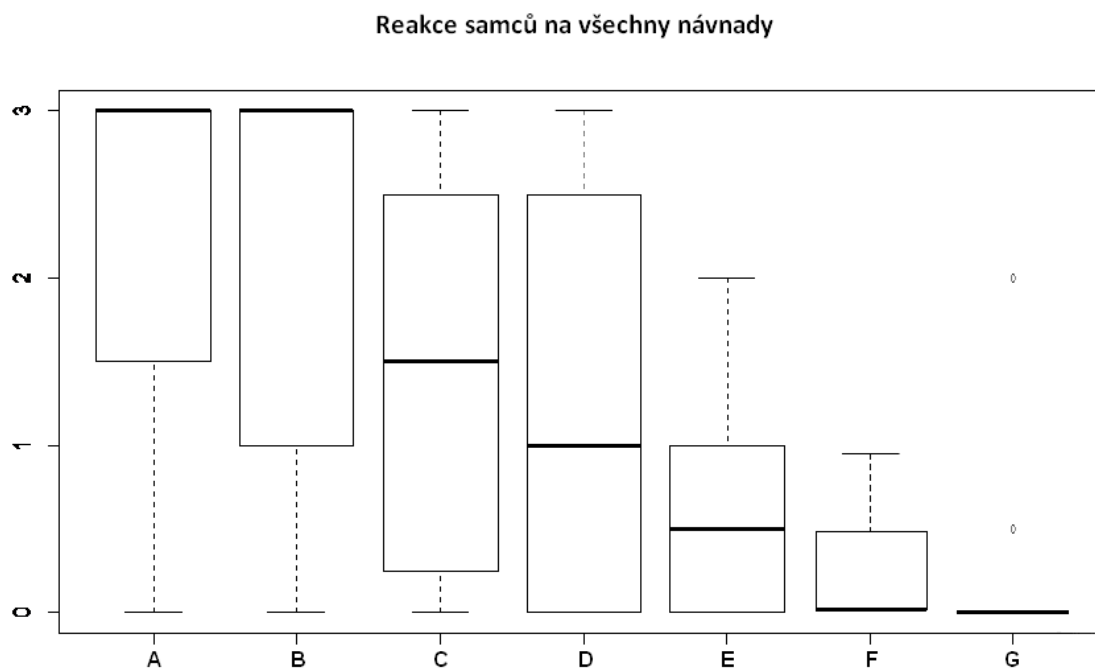
* Označení sekundárně citovaných zdrojů

8 Přílohy

Příloha 1 Souhrnná tabulka počtu jednotlivých reakcí (0–3) na nabízené návnady. V závorkách jsou uvedeny počty reagujících samců. Dále je uveden celkový počet reakcí na nabízenou návnadu, celkový počet reagujících samců a medián, který byl spočítán z mediánů reakcí za jednotlivé samce.

	0	1	2	3	Počet reakcí	Počet Samců	Medián reakcí
Návnada č. 1 – bez pohybu	17(8)	2(2)	1(1)	0	20	9	0
Návnada č. 1 – pohybující se	26(11)	8(8)	14(8)	47(23)	95	26	3
– Pouze samice	11(6)	5(3)	7(4)	17(11)	40	14	2.25
– Pouze samci	15(7)	3(3)	7(5)	30(15)	55	18	3
Návnada č. 2 – plastový model	48(22)	21(13)	29(16)	45(25)	143	39	1.5
Návnada č. 3 – černočervená	7(4)	3(3)	5(5)	28(12)	43	17	3
Návnada č. 4 – žlutočervená	10(6)	3(3)	3(3)	0	16	9	0.5
Návnada č. 5 – UV blok	34(16)	13(9)	11(8)	20(10)	78	26	1

Příloha 2 Souhrnný graf s porovnáním reakcí samců na všechny nabízené návnady.



Graf 7 Reakce samců na všechny návnady seřazené od nejsilnějších po nejslabší.

A – Návnada č. 1 – pohybující se samice/samec ($n = 26$, med. = 3)

B – Návnada č. 3 – černočervený jedinec ($n = 17$, med. = 3)

C – Návnada č. 2 – pohybující se plastový model ($n = 39$, med. = 1.5)

D – Návnada č. 5 – UV blok ($n = 26$, med. = 1)

E – Návnada č. 4 – žlutočervený jedinec ($n = 9$, med. = 0.5)

F – Návnada č. 2 – statický plastový model ($n = 10$, med. = 0)

G – Návnada č. 1 – statická samice/samec ($n = 9$, med. = 0)

Příloha 3 Souhrnný zápis všech samců zaznamenaných v pokusech včetně počtu jednotlivých reakcí na nabízené návnady

Reakce	Návnada č. 1 Statická			Návnada č. 1 Ovipozice			Návnada č. 2 Ovipozice			Návnada č. 2 Statická			Návnada č. 3 Černočervená			Návnada č. 4 Žlutočervená			Návnada č. 5 UV blok				
	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2
A023	1	1	-	-	3	-	-	2	4	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
A026	-	-	-	-	2	-	-	1	-	-	2	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A031	5	-	-	-	-	3	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A037	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	2
A039	1	-	-	-	-	-	1	1	2	1	2	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A040	-	-	-	-	1	1	-	1	4	1	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	1	-	-
A042	1	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	1	1
A043	3	-	-	-	1	3	1	4	0	3	2	1	1	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-
A044	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A046	-	-	1	-	2	-	-	4	4	-	3	1	-	-	-	-	-	-	-	-	3	1	-
A048	-	-	-	-	-	-	-	1	-	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A051	1	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-
A052	4	1	-	-	6	3	3	6	3	-	-	2	1	-	-	-	-	-	-	6	3	2	2
A053	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A054	-	-	-	-	6	1	2	5	4	-	-	4	2	-	-	2	-	-	-	8	-	-	2
A055	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A056	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A057	-	-	-	-	1	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A058	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A061	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A062	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
A066	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	1	1	-	-	-	1	3	-	-	-	-	-	-
A067	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A069	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A070	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2
A072	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Reakce	Návnada č. 1 Statická			Návnada č. 1 Ovipozice			Návnada č. 2 Ovipozice			Návnada č. 2 Statická			Návnada č. 3 Černočervená			Návnada č. 4 Žlutočervená			Návnada č. 5 UV blok				
	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2
A073	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A075	-	-	-	-	2	-	-	4	-	-	-	3	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A077	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-
A078	-	-	-	-	-	-	-	4	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2
A076	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A080	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
A081	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
A082	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
A083	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
A084	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
A085	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
A091	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-
A092	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-
A093	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
A095	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-
A096	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
B009	-	-	-	-	-	-	4	3	1	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	2	1
B042	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
C001	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C006	-	-	-	-	-	-	-	1	2	7	-	-	-	-	-	-	2	3	-	-	-	2	-
C013	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1	-	-	5	-	-	-	-	1	-
C015	-	-	-	-	-	-	-	2	-	1	6	1	-	-	-	5	-	-	-	-	-	-	3
C016	-	-	-	-	-	-	-	2	2	3	4	2	-	-	-	4	-	-	-	-	-	2	2
C025	-	-	-	-	-	-	-	4	2	1	2	1	-	-	3	-	1	1	-	-	-	2	-
C031	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C041	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	1	-

Reakce	Návnada č. 1 Statická				Návnada č. 1 Ovipozice				Návnada č. 2 Ovipozice				Návnada č. 2 Statická				Návnada č. 3 Černočervená				Návnada č. 4 Žlutočervená				Návnada č. 5 UV blok			
	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3	0	1	2	3
C042	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C043	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	1	2	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C049	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C051	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-	2	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
C055	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
C062	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C063	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C067	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
C075	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-

Příloha 4 Tabulka počtů reakcí vybraných jedinců na návnadu č. 2 (plastový model). Je zde vidět, že samci na tuto atrapy reagovali velmi variabilně.

Samec/Reakce	0	1	2	3
A023	4×	0×	0×	2×
A039	1×	2×	1×	2×
A043	0×	3×	2×	1×
A046	4×	0×	3×	1×
A052	3×	0×	0×	2×
A054	4×	0×	0×	4×
A056	3×	0×	0×	2×
B009	3×	1×	2×	1×
C015	2×	0×	1×	5×
C016	2×	2×	3×	4×
C025	4×	2×	1×	2×
C043	1×	1×	1×	2×
C049	1×	0×	0×	1×



Obr. 14 Atrapy páskovců, které ke svým pokusům použil D. P. Moskowitz

Příloha 5 Fotografie pořízené během výzkumu na mé lokalitě



Obr. 15 Samice Cordulegaster boltonii během ovipozice



Obr. 16 Návnada č. 1 – usmrcený samec zavěšený na vlasci při simulaci ovipozice



Obr. 17 Označený samec s návnadou č. 1



Obr. 18 Dva samci mají zájem o jednu návnadu



Obr. 19 Samec páskovce s plastovým modelem



Obr. 20 Žlutočervený páskovec. Použit byl označený jedinec, kterého jsem našla mrtvého nedaleko stanoviště.



Obr. 21 Návnada č. 3 – černočervený jedinec



Obr. 22 Samec a černočervená návnada



Obr. 23 Různě značení samci páskovců



Obr. 24 Letecký snímek lokality s viditelnou hranicí mezi lesem a pasekou, kterou vymezuje Dračice. Šipka znázorňuje místo výzkumu. (Měřítko 1:50 000)

Příloha 6 Video pořízená v letech 2015 a 2016 na mé lokalitě v průběhu výzkumu

Video č. 1 <https://www.youtube.com/watch?v=23ED9YUmtfQ>

Samice *Cordulegaster boltonii* při ovipozici. Na konci chycena samcem.

Video č. 2 <https://www.youtube.com/watch?v=K2ZVzPLhmD0>

Reakce samce na pohybující se atrapu páskovce. Ve videu je zřetelný moment, kdy se atrapa přestane hýbat a samec o ni ztrácí zájem.

Video č. 3 <https://www.youtube.com/watch?v=7vBzneGRXvg>

Reakce samce na pohybující se model samice a následný souboj mezi dvěma samci.

Video č. 4 <https://www.youtube.com/watch?v=-GofBIvtezE>

Reakce 0 na atrapu samice.

Video č. 5 <https://www.youtube.com/watch?v=nYDkgv5ww84>

Reakce 1 na atrapu samice.

Video č. 6 <https://www.youtube.com/watch?v=tVVahyb7i8E>

Pozitivní reakce 2 samce na atrapu samice. Samec se zájmem krouží kolem, ale neuchy-
luje se k vytvoření tandemu.

Video č. 7 <https://www.youtube.com/watch?v=Dgs0EDRp6VE>

Pozitivní reakce – 3. Samec se opakovaně snaží vytvořit s modelem tandem.

Video č. 8 <https://www.youtube.com/watch?v=WUwMC2b1dpI>

Pozitivní reakce – 3 na černočervenou návnadu č. 3.