Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie

Kristýna Záhorová

Krypse u vážek

Crypsis at dragonflies

Bakalářská práce

Vedoucí práce: RNDr. Martin Černý, Ph.D.

Praha, 2023

Prohlášení:

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

V Praze, 4.1.2023

Podpis

Poděkování:

Zde bych chtěla moc poděkovat především svému školiteli RNDr. Martinovi Černému, Ph.D., který mi opravdu velice pomohl a bez něhož by tato práce nemohla vzniknout. Poděkování také patří mému manželovi a mamince, kteří mi poskytli spoustu praktických rad ke psaní a byli mi nemalou oporou.

Abstrakt:

Krypse je jedním z obranných mechanismů živočichů pro skrytí se před zraky predátora. Je to zbarvení, které umožní kořisti splynout s okolním prostředím anebo znemožní predátorovi jasně ji vidět díky disruptivnímu zbarvení. Vážky krypsi využívají napříč čeleděmi a někdy i jednotlivými druhy a to v různých typech prostředí, od savan až po tropické deštné lesy. Také se díky ní mohou bránit nejen před predátory, ale i před jedinci vlastního druhy, kdy se samice chtějí vyhnout sexuálnímu obtěžování ze strany samců a mladí samci se chtějí vyhnout bojům se samci dospělými – to souvisí se změnou barvy v průběhu ontogenetického vývoje a taky s někdy výrazným pohlavním dimorfismem, který je u vážek relativně častý. Mimo to jsou u vážek krypticky zbarvené i larvy, u kterých je to velmi běžné. Tato práce se zaměřuje na výskyt a význam krypse u vážek, přičemž se překvapivě ukazuje, že toto téma není nijak systematicky řešeno a studií cílených na tento zajímavý fenomén je jinak u této velmi důkladně studované skupiny hmyzu pohříchu málo.

Klíčová slova:

vážky, krypse, kryptické zbarvení, pohlavní dimorfismus, larvy vážek

Abstract:

Crypsis is one of the defens mechanisms used by animals to hide from predators. It is a form of coloring that allows prey to blend in with their surroundings or makes difficult for predators to see them due to disruptive coloration. Dragonflies utilize crypsis across different families and sometimes even within individual species in various types of environments, ranging from savannas to tropical rainforests. Crypsis also serves as a defense mechanism not only against predators, but also against members of their own species, where females avoid sexual harassment from males and young males avoid fighting with adult males. This is related to changes in coloration during ontogenetic development, as well as the sometimes pronounced sexual dimorphism that is relatively common in dragonflies. Additionally, larvae of dragonflies are often cryptically colored. This study focuses on cryptically colored dragonflies from around the world and in various types of environments. Rather unexpectedly there are not many studies focing on this phenomena at otherwise throroughly studied group of insects.

Key words:

dragonflies, crypsis, cryptic coloration, sexual dimorphism, dragonflies larvae

Obsah

1. Úvod 1

2. Krypse jakožto složka obrany živočichů před predátory 2

3. Obecně o vážkách 3

4. Krypse u vážek 5

4.1. Krypse u vážek otevřené krajiny 5

4.2. Krypse u lesních druhů vážek 10

4.3. Kryptické zbarvení vázané na pohlaví a/nebo na věk 13

4.4. Krypse u larev vážek 17

5. Účinnost krypse u vážek – shrnutí 18

6. Závěr 20

7. Literární zdroje 21

1. Úvod

Kryptické zbarvení je obecně u hmyzu velmi časté a relativně dobře zdokumentované, využívá ho celá řada skupin hmyzu a za celou dobu evoluce se v něm stali v podstatě mistry (Schultz 2018). Kryptické zbarvení dává smysl hlavně u hmyzu, který vede „exponovaný“ styl života s omezenou možností útěku a potřebuje se zneviditelnit před predátory (např. herbivorní hmyz na rostlinách) (Cabral Eterovick et al. 1997, Sandoval a Crespi 2008) méně intuitivní jsou důvody pro krypsi u agilních predátorů, kteří loví (hmyzí) kořist aktivně za letu – například u vážek (Odonata) (Suhling et al. 2015).

Vážky, především samci, mají zbarvení často velmi výrazné (Corbet 1999) a disponují všemi možnými barvami (Suárez-Tovar et al. 2022), ale s kryptickým zbarvením se u nich setkáváme také a dokonce bylo zkoumáno i u fosilií (Shih et al. 2019). Otázkou ale je, jak moc vážky kryptické zbarvení využívají, vzhledem k jejich způsobu života, kdy většina vážek jsou velmi dobří letci se skvělým zrakem (Corbet 1999, Veselovský 2008) a tím pádem potenciálně dobrou schopností jejich predátora rozpoznat a uniknout mu. Proto by mohlo být zajímavé pokusit se najít ty druhy, které spoléhají spíše na optické skrytí se před vizuálně se orientujícími predátory, jako jsou ptáci a larvy lovící ryby (Waldhauser a Černý 2014).

Já se ve své práci chci zaměřit právě na klasickou krypsi u vážek. Pokusím se proto o přehlednou ukázku druhů vážek, které kryptické zbarvení využívají v různých prostředích a budu mít snahu i o vlastní hodnocení některých druhů jakožto potenciálně kryptických. Chci se také zaměřit na odlišné zbarvení samic a samců, uvést příklady druhů, které toho využívají a vysvětlit, proč tomu tak může být. Chtěla bych také alespoň lehce zmínit kryptické zbarvení u larev vážek a v neposlední řadě se chci pokusit o shrnutí studií, které by účinnost kryptického zbarvení u vážek experimentálně zkoumaly a hodnotily.

2. Krypse jakožto složka obrany živočichů před predátory

Ochranné zbarvení živočichů můžeme rozdělit na dvě základní kategorie: zbarvení sémantická – nápadná, která mají za úkol živočicha zviditelnit a zbarvení kryptická – nenápadná, která mají za úkol živočicha skrýt (Komárek 2002).

Kryptické zbarvení je takové zbarvení, které maskuje živočicha před jeho predátorem pomocí splynutí s okolím, popřípadě znesnadňuje predátorovi živočicha vidět jasně (Allaby 2020). V druhém případě se tedy nejedná o splynutí s pozadím, ale o takové zbarvení, které funguje disruptivně (Schaefer a Stobbe 2006). Zbarvení živočicha odpovídající okolí je účinné za předpokladu, že barva a vzor splývají v očích predátora s pozadím, na kterém se živočich vyskytuje. Podle Endlera můžeme tím pádem hodnotit, jak moc je kryptické zbarvení daného jedince účinné ve srovnání s jedinci jinými. Pokud bude mít jedinec vzor či barvu výrazněji odlišnější od povrchu, na kterém se snaží ukrýt (skvrna na křídle bude například jasnější než ta na pozadí), bude jeho zbarvení z hlediska ochrany před predátorem málo účinné (Endler 1984).

Zároveň lze považovat za kryptické zbarvení i pruhy, které buď mohou splývat s prostředím a být tak vlastně klasickým kryptickým zbarvením a živočicha skrýt vzhledem ke stejné barvě pozadí (Godfrey et al. 1987) nebo mohou „rozbít“ obraz kořisti a predátora mást – jsou silným rušivým elementem pro soustředění v případě, kdy je kořist v pohybu (von Helversen et al. 2013) nebo v kombinaci světel a stínů v lesním prostředí, kdy vážka ani nemusí být nutně v pohybu, aby měly pruhy kryptickou funkci (Veselý a Dolný 2008).

3. Obecně o vážkách

Vážky, latinsky *Odonata*, jsou řád hemimetabolního hmyzu, který je původní v tropických oblastech, ale nyní rozšířený téměř po celém světě (Corbet 1962). Vyznačují se schopností letu, která je u nich velmi dobře vyvinutá a jež využívají k lovu, pátrání po jedincích opačného pohlaví ke spáření se, při samotném páření (Hanel a Zelený 2000, Askew 2004), ale některé druhy let využívají také k dispersi dále od jejich přirozeného stanoviště (tj. vodní plochy či toku) a využití úkrytu v terestrické vegetaci pro přezimování ve stadiu dospělce, jako je tomu u vážky *Sympecma fusca*, česky šídlatka hnědá (Dolný et al. 2016), případně k dálkovým sezónním migracím (např. *Pantala flavascens*) (Anderson 2009, Cao et al. 2018).

Jsou to zdatní dravci, kteří se ve stadiu dospělce živí většinově jiným létajícím hmyzem, někdy i v rámci svého řádu jinými druhy vážek (Poulton 1907, Obenberger 1958); ve stadiu larvy požírají široké spektrum vodních organismů, od larev vodního hmyzu (Pritchard 1964, Folsom a Collins 1984) až po larvální stádia obratlovců, jako jsou larvy obojživelníků a plůdky ryb (Clausen 1940) – mají k tomu uzpůsobený ústní aparát, kdy spodní pysk je přeměněn v tzv. masku, jež je vymrštitelná a schopná uchvátit kořist (Askew 2004). Schopnost dospělců dobře lovit je jim umožněna nejen díky schopnosti létat, ale také díky skvělému zraku, který je uzpůsobený rychlému pohybu a velmi dobrou schopností zaostřovat na malé předměty nebo živočichy (Veselovský 2008). Imága vážek mohou být kořistí různých druhů ptáků, plazů, obojživelníků a larvy vážek jsou zase kořistí ryb (Askew 2004, Veselý a Dolný 2008).

Až na velmi vzácné výjimky jsou vážky svou reprodukcí a larválním životem vázány na vodní prostředí, přičemž je najdeme v celém spektru sladkovodních stanovišť (toky všech velikostních kategorií od pramenných stružek po velké řeky, bažiny a močály, rašeliniště, tůně, vodní nádrže, rybníky i jezera) (Needham a Westfall 1955, Dolný et al. 2016). Některé druhy se vyskytují i v zatopených pískovnách a jiných podobných antropogenních stanovištích. Často potřebují vážky ke svému vývoji i vodní vegetaci, na kterou buď mohou klást vajíčka, ze kterých se později líhnou vodní larvy, anebo jim může sloužit jako prostý úkryt (Dolný et al. 2016) – mohou dokonce využít kryptického zbarvení. Imága vážek se ovšem mohou vzdalovat i velmi daleko od vody (Zebsa et al. 2015, Dolný et al. 2016). Konkrétněji se o tom budu zmiňovat v dalších kapitolách u vybraných druhů vážek.

S jejich nároky na stanoviště souvisí i to, že některé druhy lze považovat za tzv. bioindikátory vodního prostředí. Znamená to, že jejich (ne)přítomnost nám může vypovědět o kvalitě vody. Jedná se především o jejich larvální stádium, které je náročnější na kvalitu vody než dospělec (Dolný et al. 2016). Zároveň je ale do jisté míry lze využít i jako tzv. indikátory biodiverzity, přinejmenším v Jižní Africe a to například pro jepice a chrostíky (Kietzka 2019). Za zmínku také stojí s tím související Dragonfly Biotic Index (DBI), což je metoda sledování stavu ekosystémů sladkých vod pomocí přítomnosti vážek (Samways a Simaika 2016).

4. Krypse u vážek

Krypse vážek se může uplatňovat v různých scénářích (vyhnutí se predaci, maskování se před kořistí) a lze očekávat, že na její podobu bude mít velký efekt podoba stanoviště, zejména ve smyslu jeho "přehlednosti", přičemž za kontrastní habitaty můžeme považovat například otevřenou krajinu a lesy. V navazující části se zase věnuji fenoménu kryptického zbarvení v rámci pohlavního dimorfismu, tedy na příkladu druhů, u kterých mají samci a samice rozdílné zbarvení a to buď po celý život, anebo v rámci jejich ontogenetického vývoje.

4.1. Krypse u vážek otevřené krajiny

Jak již bylo řečeno, krypse je především ochranné zbarvení proti predátorům. Jedinec musí splynout s okolím nebo vykazovat takové zbarvení, aby na něj predátor nemohl zaostřit. Otevřenou krajinou mám konkrétně na mysli vodní nádrže či říčky obklopené málo zapojenou vegetací a loukami a zároveň vodní toky v savanách a pouštích, kde je naopak vegetace poskrovnu a vážky tak musí pro uniknutí očím predátora využívat jiných barevných kombinací než na loukách. Nejprve si zmíníme příklady právě vážek savanových a pouštních.

Rod vážek *Bradinopyga* sestává ze 4 druhů a všechny z nich mají velmi nenápadné zbarvení. Příkladem si můžeme uvést druh *Bradinopyga cornuta*, která žije v jihovýchodní Africe. Samice i samci jsou si vzhledem podobní, obě pohlaví mají na hlavě menší „rohy", u samců jsou ale výraznější. Vyskytují se u vodních toků na skaliskách, které nalezneme v jihovýchodní africké savaně (Loftie-Eaton et al. 2020). Chování tohoto druhu je u vážek velmi nezvyklé, jelikož nevykazují silné teritoriální chování, pro vážky jinak tak typické, nepoletují nad hladinou vodního toku a samci neusilují o okamžité spáření se samicí. Naopak obě pohlaví sedí na skaliskách, kde číhají na proletující kořist, jíž jsou menší druhy hmyzu (Veselý a Dolný 2008). Na těchto skaliskách právě skvěle splývají s podkladem (Obr.1), jelikož mají stejnou žulovou barvu jako ona skaliska a zároveň si hlídají postavení křídel vůči tělu tak, aby nevrhaly stín (Veselý a Dolný 2008, Loftie-Eaton et al. 2020). Mluvíme tedy o ukázkovém případu krypse, jelikož se tak brání před predátorem, kterým v tomto případě není druh savanového ptáka, ale potenciálně se jím zdají být druhy aktivních ještěrů, jako například *Trachylepsis* či *Platysaurus*, kteří se vyskytují na stejném stanovišti (Veselý a Dolný 2008). Dle mého názoru je jejich krypse dobře využitelná i samicemi kladoucími vejce, jelikož je kladou

do litotelm (Veselý a Dolný 2008) a nejsou díky zbarvení tak nápadné a tím pádem zranitelné.

Obrázek 1 – *Bradinopyga cornuta* splývající svou barvou na skalisku (poskytnuto Martinem Černým, foto z jeho soukromé sbírky)

Dalším příkladem stejného rodu je *B. geminata*, která obývá Indii, Thajsko, Barmu a Bangladéš (Mitra 2010). Je mramorovaně a velmi světle žluto-černá, křídla jsou průhledná s černou žilnatinou. Usedá na žulové kameny a v kombinaci se zbarvením a polohou křídel se stává velmi špatně postřehnutelnou (Fraser 1936).

Velice podobné je to s dalším druhem vážky, *Ecchlorolestes peringueyi*, která také žije v Jižní Africe. Tato jihoafrická vážka má kovově zelenou hlavu, tělo je matně kovově černo-hnědé, zadeček je černě a žlutě proužkovaný. Samci i samice jsou si zbarvením podobní (Ris 1921). Vyskytuje se u kamenitých potoků v Jižní Africe (Samways 2008), kde splývá na žulových skalách s porosty lišejníků (Veselý a Dolný 2008, Samways 2008).

Jedním z pouštních druhů vážek je i druh *Paragomphus sinaiticus*, který se vyskytuje v některých afrických zemích (jako je Egypt a Nigérie) a na Arabském poloostrově. Obývá zde stálé i efemérní řeky (Suhling et al. 2003). Tento druh vážky je na rozdíl od pestřeji zbarvených příbuzných téhož rodu méně výrazný – je černo-bíle pruhovaný a samice se

podobají samcům, jen s tím rozdílem, že samice mají zbarvení ještě o něco méně výrazné. Samci při odpočinku sedí na kamenech u vody (Cowan a Cowan 2013). U tohoto druhu si myslím, že by opět mohlo figurovat kryptické zbarvení, jelikož podle dohledatelných fotografií (Obr. 2) se zdá, že splývá s okolím, na kterém odpočívá (Roobas 2022).

Obrázek 2 - *Paragomphus sinaiticus* splývající s kameny v okolí řeky (Roobas 2022, upraveno)

V Jižní Africe žijí i druhy vážek, které rády odpočívají na vegetaci. Příkladem takové vážky je druh *Aeshna subpupillata*. Ten se řadí do rodu *Aeshna*, česky šídlo, kde většina vážek vykazuje modré až zelené mozaikovitě skvrnité či pruhované zbarvení. Tento konkrétní druh je velký, zeleno-hnědě pruhovaný. Samice i samci jsou si vzhledem podobní, samice na sobě mají pouze více hnědé barvy (Samways 2008). Podle fotografií tohoto druhu usuzuji, že by mohl využívat své zbarvení jakožto kryptické, jelikož při posedávání na vegetaci a při kladení vajíček do vody v blízkosti vodní vegetace je velmi špatně zřetelný (Samways 2008, Wilkinson a Dickinson 2016-2019). Vycházím z jeho příbuzných, kteří krypsi pravděpodobně využívají – *Aeshna viridis* podle několika německých autorů posedává na takových stoncích rostlin, na kterých svou barvou splyne (Timm 1902, Münchberg 1930, podle Borkenstein et al. 2016). Corbet se ve své knize zmiňuje o krypsi celé čeledi *Aeshnidae*, kde cituje německou studii, ve které autoři usuzují, že kombinace mozaikovitého/pruhovaného zbarvení a odpočívání v

otevřených prostorách má u těchto vážek ochrannou funkci – podle nich tak vykazují krypsi (Tümpel 1901, Münchberg 1956 podle Corbet 1962).

Dalším druhem, který odpočívá na vegetaci a zároveň zde také číhá na kořist, je *Lestinogomphus angustus*. Tento druh vážky se vyskytuje v několika zemích jižní Afriky, jako je Tanzanie, Zambie a další. Sedává na rostliny v savanových křovinách v okolí tekoucích vod (Clausnitzer et al. 2016). Tato středně velká vážka má světle zelenou barvu s matně černými pruhy a samice se podobají samcům (Samways 2008) a tráví většinu času sezením podélně na stoncích rostlin, kde splývá s prostředím (Samways 2004). Ač Samways uvádí, že *L. angustus* tak činí při číhání na kořist, já se domnívám, že její vysoce kamuflované zbarvení není jen předpokladem úspěšného lovu, ale i příkladem kryptického zbarvení jako ochranou před predací.

Další část pojednává o vážkách v prostředí nám bližším – o vodních plochách na loukách a jiných podobných stanovištích.

Velice mě zaujaly vážky rodu *Coenagrion*, které mají zeleno-modro-černé pruhované zbarvení. Například druh *Coenagrion lunulatum*, česky šidélko jarní, je právě velmi pestře zbarvený, kdy dominantními barvami jsou modrá, zelená a černá, samci i samice jsou si zbarvením podobní, ale při pohledu zboku se samice zdá být o něco světlejší a s více nápadnou světle zelenou barvou. Žije od Evropy až po Asii, přičemž se jí daří lépe spíše na severu, kde je běžná v zemích jako je Rusko a státy Skandinávie. Jejím stanovištěm jsou menší rybníky s bohatými ostřicovými břehy (Dolný et al. 2016). Právě její stanoviště bohaté na porost ostřicemi (*Carex)* jí dodává možnost kamufláže – svým zbarvením na ostřicích, na kterých sedává, krypticky splývá (Askew 2004). Při diskutování o této vážce se se mnou pan doktor Černý dokonce podělil o svůj vlastní poznatek, kdy tyto vážky jsou velmi špatně vidět kolem ostřic i při samotném letu (Černý, osobní sdělení 2023). Za zmínku také stojí její příbuzný, *Coenagrion johanssoni*, který je běžný na západní Sibiři u stojatých vod s nízkou vegetací. Autoři mnou citované studie uvádějí, že při pozorování tohoto šidélka při páření v typickém tandemu došlo k ulovení samce jiným samcem druhu *Leucorrhinia dubia*, kdežto samice unikla – autoři studie to vysvětlují jejím nenápadnějším a více kryptickým zbarvením, které bylo útočícím samcem přehlédnuto a zaměřil se spíše na jasněji zbarveného samce (Bernard a Kosterin 2010).

Čeleď *Lestidae* také obsahuje několik druhů vážek, které využívají nenápadného zbarvení. Druhy vážek *Sympecma fusca* a *S. paedisca*, žijící po téměř celé Evropě a druh *S. paedisca* i v Asii, jsou vázané na velkou škálu stojatých vod s nutností porostu vegetace, jelikož jí potřebují ke kladení vajíček, jako úkryt a pro larvy, které se živí živými i rozkládajícími se částmi rostlin pod vodou. Samice i samci mají téměř stejný vzhled, jsou světle hnědí s tmavšími skvrnami na hlavě, hrudi i zadečku. Mají neobvyklou životní strategii, kdy dospělci přezimují v úkrytech na terestrických stanovištích a na jaře se vracejí k vodním biotopům, kde se rozmnožují a následně kladou vajíčka do vodních rostlin. Tím se dostáváme ke krypsi u tohoto druhu, jelikož svým hnědým zbarvením splývá s plovoucími částmi rostlin či se stonky, které vyčnívají z vody (Waldhauser a Černý 2014, Dolný et al. 2016).

U druhu *Lestes barbarus*, který je rozšířený téměř po celé Evropě a zasahuje i do severní Afriky a do Asie, mě zaujalo zbarvení, které se mi zdá být potenciálně kryptické (Bednařík 2018) a jelikož také patří do čeledi *Lestidae*, u které máme kryptické zbarvení některých druhů dokumentováno (Utzeri et al. 1988, Waldhauser a Černý 2014, Dolný et al. 2016), opravdu by tomu tak mohlo být i v případě tohoto druhu. Samci i samice nesou zelenou a hnědou barvu a v kombinaci s prostředím zarostlých biotopů mělkých a stojatých vod, u kterých se vyskytují (Dolný et al. 2016), se zdá, že by se tak skutečně mohli ukrývat před predátory.

Z čeledi *Gomphidae*, česky klínatkovití, jsem již výše zmiňovala příklady jednoho pouštního a jednoho savanového druhu. Tato čeleď vážek se vyskytuje po celém světě, u vod v otevřené krajině i v lesích (Tennessen 2019). V článku Cannigse se lze dočíst, že díky kryptickému zbarvení a častému odpočívání na kamenech či příbřežní vegetaci jsou k nalezení mnohem méně, než tamtéž se vyskytující druhy dalších čeledí. Klínatky mají většinou zeleno/žluto – černě/hnědě pruhovaná těla (Cannings 2014). Druh *Onychogomphus costae* je endemitem ve Španělsku. Vyskytuje se v semiaridních oblastech u špatně přístupných řek s rozpadajícími se a zarostlými břehy. Na rozdíl od ostatních evropských druhů, které jsou spíše nazelenalé, je *O. costae* spíše nažloutlý, což ho činí nenápadným při sezení na suché vegetaci (Obr. 3) a na zemi dál od vody – vykazuje kryptické zbarvení (Prunier 2018). Dalším příkladem krypticky zbarveného druhu této čeledi je *Mesogomphus lineatus*, který se vyskytuje v západní části Indie u řek. Často ho najdeme odpočívat na písčitých březích, kde díky svému žlutavému zbarvení splývá s podkladem (Fraser 1924).

Obrázek 3 – *Onychogomphus costae* splývající svou barvou na suché vegetaci (foto Martin Waldhauser, poskytnuto Martinem Černým z jeho soukromé sbírky)

4.2. Krypse u lesních druhů vážek

V lesích (pralesích, obecně porostech se zapojenou vegetací) se mohou vážky schovat před predátory díky kombinaci zbarvení a stínů, které vrhá lesní porost. Pokud dosáhnou vhodné barvy a zároveň vzoru zbarvení, mohou vykazovat krypsi.

Příkladem kryptického lesního druhu je *Hetaerina titia*. Celé tělo je tmavé, pouze u báze křídel je červené zbarvení, zbytek křídla je hnědavý. Žije napříč celou Severní Amerikou u vod v lesích (Garrison 2011). Podle pozorování tato vážka sedává u země a díky kombinaci jejího zbarvení a stínů lesního podrostu je krytá před zraky predátorů – vykazuje krypsi (Corbet 1962).

Podobně také rod *Gynacantha* využívá zbarvení, stínů a soumraku ke skrývání se. Tyto vážky mají hnědavě-zelené zbarvení, žijí na Floridě a přes den odpočívají ve svislé poloze ve stínech – díky tomu splývají s pozadím svého okolí a jsou velmi špatně nalezitelné (Needham 1945).

Zajímavým druhem vážky je *Tyriobapta torrida*, který obývá lesy v Indonesii, Thajsku, Malajsii, Bruneji a Singapuru (Dow 2011). Tato vážka vykazuje kryptické zbarvení, ale pouze těsně po finálním svlečení do stádia dospělce. V tu chvíli splývá s barvou stromu, na kterém

sedí. Po čase se ale její zbarvení změní na tmavší až černavé (Lieftinck 1925 podle Fraser 1936). Podobně využívá své kryptické zbarvení při sezení na kmenech stromů i vážka *Tachopteryx thoreyi*, jen s tím rozdílem, že tak může činit celý dospělý život. Tyto vážky jsou zbarvením velmi nenápadné, vykazují šedou až hnědou barvu a vyskytují se u malých tekoucích vod v údolích bohatých na stromoviny na východě USA (Borror a White 1970). Její příbuzná, *Tanypteryx hageni*, se vyskytuje v horách západní části USA. Zbarvením se velice podobá *T. thoreyi*, jen je tmavší až do černava. Také využívá své kryptické zbarvení vůči kmenům stromů, na kterých sedává (Borror a White 1970). Američtí autoři mnou citované studie byli při pozorování *T. hageni* svědky zajímavých situací – při letu byli vážky loveny drozdem (*Turdus migratorius*), kdežto při odpočinku na mrtvých listech rostlin si jich drozd nevšímal – vážky totiž splynuly s pozadím a drozd je neviděl (Clement a Meyer 1980). Můžeme tak mluvit o kryptickém zbarvení.

Stinné úkryty v zapojené příbřežní vegetaci obligátně vyhledávají i jihoafrické motýlice rodu *Phaon.* I když mají duhově lesklá křídla, je u nich tento (pro motýlice jinak typický) metalický lesk velmi nenápadný, křídla jsou ve složeném stavu nahnědlá a průhledná (Obr. 4). Převážná barva jejich těla je též hnědavá, což je při posedávání na zemi či přízemní vegetaci v temném příbřeží činí přes jejich značnou velikost téměř neviditelnými (Černý, osobní pozorování).

Obrázek 4 – *Phaon iridipennis* se složenými křídly na zemi (poskytnuto Martinem Černým, foto z jeho soukromé sbírky)

Zajímavým rodem vážek jsou také páskovci, *Cordulegaster*. Druh *C. bidentata* je jediná česká typicky krenofilní vážka, vyskytuje se u pramenišť a potoků v lesích Evropy. Podobný mu je *C. boltonii* a *C. heros* (největší páskovec a jedna z největších vážek Evropy), kteří také osidlují lesní potoky. Všichni tito páskovci jsou černo-žlutě proužkovaní (Dolný et al. 2016), jemné rozdíly ve zbarvení mezi nimi jsou pro potřeby této práce zanedbatelné. I když se tomu na první pohled z obrázků nemusí tak zdát (Obr. 5), jsou páskovci díky kombinaci světel a stínů, které vrhá lesní porost, jen velmi špatně postřehnutelní a jejich obrysy se před zrakem predátora rozplývají – využívají tak kryptické zbarvení (Veselý a Dolný 2008).

Obrázek 5 – *Cordulegaster heros*, kdy z fotografie není kryptické zbarvení na první pohled zřejmé, ovšem v lesním prostředí je velice účinné (poskytnuto Martinem Černým, foto z jeho soukromé sbírky)

Podobně je tomu s krypsí i u rodu *Nannophlebia*. Tento rod vážek se vyskytuje v Austrálii, na Papui-Nové Guineji a také v Indonésii (Allen et al. 1985). Lieftinck tyto vážky pozoroval v Indonésii, konkrétně na souostroví Mollucas a na Papui-Nové Guineji. Popsal, že se vyskytují blízko potoků v lesích a že díky jejich zeleno-černému pruhovanému zbarvení jsou

kryptické a špatně nalezitelné – samci jsou špatně vidět při skrývání se v podrostu a dokonce i za letu (Lieftinck 1955).

Další rod, který využívá pruhovaného zbarvení ke skrývání se, je *Planaeschna*. Tento rod vážek se vyskytuje především v Indo-Číně a jihovýchodní Asii, kde obývá horské lesy s tekoucími vodami. Podle pozorování čínských vědců se tyto vážky přes den schovávají v porostu kolem tekoucích vod. Účinně se schovávají díky jejich zbarvení – jsou černo-žluté, popřípadě s odstíny tmavě hnědé či nazelenalé barvy. To jim dává možnost schovávat se ve stínech vegetace. Tyto vážky se také vyznačují krepuskulární aktivitou, což je v kombinaci s jejich zbarvením účinný prostředek ke kamufláži (Zhang et al. 2010).

V pralesích Amazonie žije vážka *Perissolestes paprzyckii*. Tyto vážky mají černou hlavu s načervenalým leskem, hruď tmavou (černou nebo hnědou) se světle modrými pruhy, zadeček je hnědý s bledým proužkováním. Nalezeny byly v údolí řeky Rio v provincii Satipo (Kennedy 1941). Úspěšně krypticky splývá s prostředím vzdušných kořenů lián v pralese, kde se vyskytuje (Veselý a Dolný 2008).

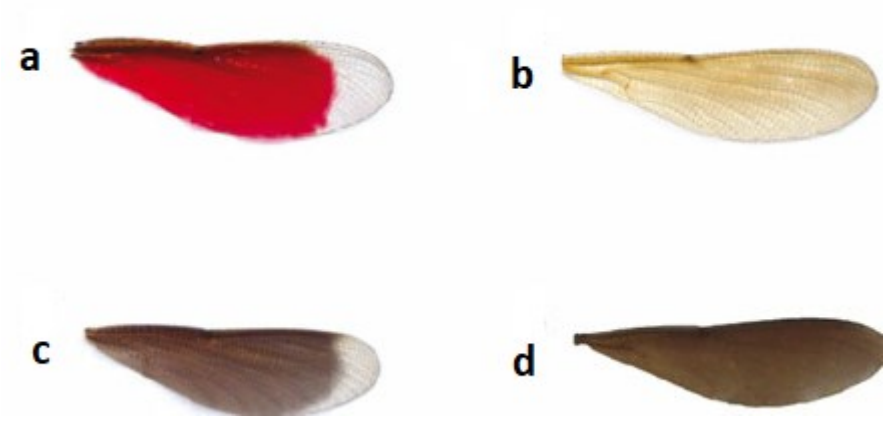
Čeleď vážek *Epiophlebiidae* pozorovaná u lesních potoků v Japonsku a Číně se vyznačuje nenápadnou barvou, kde převládá černá a doplňují ji malé žluté pruhy (Carle 2012). Při pozorování těchto vážek v Japonsku autoři uvedli, že samice přilétají k potoku pouze když se chtějí pářit, či kvůli kladení vajíček do příbřežních rostlin. Pokud jsou přítomny jen kvůli kladení vajíček, nelétají volně nad potokem, ale ihned se schovají do vegetace, kde mohou nerušené samci klást vajíčka. Samci je v tu chvíli nevidí, protože vážky krypticky splývají s prostředím – kombinace nenápadného zbarvení a pruhů jim dává splynout na vegetaci díky stínům v lese. Pokud se chtějí pářit, létají volně nad potokem, kde je již samci vidí a ihned o spáření s nimi usilují (Siva-Jothy 1997).

4.3. Kryptické zbarvení vázané na pohlaví a/nebo na věk

Vážky mohou také krypsi využívat pro skrytí se před jedinci vlastního druhu. Někteří samci, respektive samci některých druhů vážek si totiž tvoří a hlídají svá teritoria jak před jedinci svého druhu, tak před druhy jinými (Hůrka a Čepická 1980). To vystavuje mladé samce nebezpečí, jelikož mohou být terčem útoku jednoho ze starších samců v jeho teritoriu, ve kterém se oni sami vyvíjeli. Zároveň u některých druhů vážek můžeme pozorovat odlišné

zbarvení dospělých samců a samic, kdy u samic často nalezneme zbarvení méně nápadné, které má funkci jakožto kryptické (Veselý a Dolný 2008) – samice se skrývají před predátory a zároveň před nechtěnou pozorností samců (Outomuro et al. 2017).

Příkladem takového druhu vážky je *Mnesarete pudica*. Tento druh motýlice vykazuje změnu zbarvení křídel v průběhu dospívání u samic i samců. Mladí samci i samice vykazují podobné zbarvení, které funguje jak na ochranné úrovni před staršími samci, tak na ochranné úrovni před predátory (Guillermo-Ferreira et al. 2014, Cezário et al. 2022). Mladí jedinci mají křídla kouřově černá, kdežto dospělé samice mají křídla světle hnědá a dospělí samci mají křídla červená (Obr. 6). Z pokusů Cezária a jeho kolegů vyplynulo, že křídla mladých jedinců splývají s pozadím brazilské savany, na které tento druh žije – pokusní ptáci mladé jedince neviděli a my se tak bavíme o klasickém příkladu krypse. Zároveň ale mladí samci a samice nevyvolávají nechtěnou pozornost dospělých samců (Cezário et al. 2022). Guillermo-Ferreira a jeho tým zase přišli s tím, že mladé samice změnou zbarvení svých křídel dávají najevo svou pohlavní nedospělost (kouřově černé zbarvení křídel), resp. pohlavní dospělost při změně zbarvení křídel na hnědou. V mládí se tak brání sexuálnímu obtěžování dospělých samců (Guillermo-Ferreira et al. 2014).



Obrázek 6 – Změna zbarvení křídel v průběhu života a v závislosti na pohlaví u druhu *Mnesarete pudica* (Guillermo-Ferreira et al. 2014, upraveno)

(**a**) – křídlo dospělého samce, (**b**) – křídlo dospělé samice, (**c**) – křídlo mladého samce, (**d**) - křídlo mladé samice

Dalším podobným příkladem jsou vážky rodu *Ischnura*, tedy šidélka. Konkrétně australské šidélko druhu *Ischnura heterosticta* opět vykazuje změnu zbarvení v průběhu života, a to

konkrétně u samic, kdy pohlavně nedospělé samice vykazují modré zbarvení a pohlavně dospělé samice mají zbarvení šedo-zelené. Opět se tak snaží vyhnout nechtěné pozornosti dospělých samců, když ony sami ještě nejsou připravené na páření (Huang a Reinhard 2012).

Za zmínku stojí i (nejen) naše *Ischnury* (jako je například *Ischnura elegans)*, u jejichž samic je známo více barevných forem. Známe adnromorfní (barevně podobné samcům) a gynomorfní samice a barevný projev je dán genetickou výbavou. Z proběhlých studií je patrné, že andromorfní samice paradoxně přitahují „naivní samce“ (tedy samce bez zkušeností) více, než formy gynomorfní (Sánchez-Guillén et al. 2013). Zároveň se ukazuje, že samci se během života naučí rozeznávat i gynomorfní samice (Sánchez-Guillén et al. 2013, Di Pietro 2018), což vede ke ztrátě preference k andromorfním samicím a výsledkem je celková absence preference k jakékoliv z forem (Sánchez-Guillén et al. 2013).

U rodů čeledi *Libellulidae* jsou samice také často mnohem méně nápadné než samci. Příkladem budiž třeba rod *Trithemis*, kdy například samec druhu *Trithemis arteriosa* je nápadně červený a dokonce má i červenou žilnatinu v křídlech, samice a mladí samci jsou mnohem nenápadnější – matně žlutě či oranžově zbarvení (Picker et al. 2004). Osborn se ve své studii z roku 1995 zmiňuje o nedostatku zkoumaných samic u rodu *Trithemis* právě z důvodu jejich špatné nalezitelnosti díky jejich kryptickému zbarvení (Osborn 1995). Žijí v Africe, Asii a zasahují i do Evropy (Picker et al. 2004, Brock 2017).

Podobně tomu tak může být i v rámci rodu *Sympetrum*, například u druhu *Sympetrum sanguineum*. Samci jsou červení, ale samice jsou hnědavé až žlutohnědé. Vyskytují se po celé Evropě a zasahují až do severní Afriky. Obývají většinu typů stojatých vod (Dolný et al. 2016). Pan Corbet se opět domnívá, že by mohli být krytí při sezení na zemi či kamenech (Corbet 1962).

I v dalších, „nečervených“ rodech čeledi *Libellulidae* najdeme barevný pohlavní dimorfismus. Samice rodu *Orthetrum* jsou také mnohem méně nápadné než samci. Například samice druhu *Orthetrum brunneum*, který se vyskytuje v Asii, severní Africe a po celé jižní Evropě, také vykazují rozdílné zbarvení než samci. Zatímco samci jsou světle modří, samice jsou hnědé (Brock 2017). Samice tak mohou splývat s bahnitým podkladem či s kameny, na kterých mohou odpočívat (Corbet 1962).

Druh *Libellula fulva*, česky vážka plavá, má opět rozdílné zbarvení samic a samců. Samci jsou modří, kdežto samice jsou světle hnědé až do oranžova. Vyskytuje se v celé západní Evropě a žije i u nás. Tento druh je vázán na vody s rozsáhlými pásy rákosin či jiných vyšších vodních porostů, žije u tekoucích i stojatých vod (Dolný et al.2016). Vzhledem k rozdílnému zbarvení samic se domnívám, že by mohly vykazovat kryptické zbarvení – menší nenápadnost a větší možnost skrytí se v porostu. Zajímavé je, že samci u její příbuzné, vážky jménem *Libellula depressa* (česky vážka ploská), prý vykazují určitý druh krypse proti vodní hladině, která se uplatní při jejich pro ně typickém posedávání na stéblech nad vodní hladinou. Mají výrazně modré až modrošedé zbarvení abdomenu (Obr. 7), zprostředkované voskovitým výměškem na povrchu kutikuly, stejného druhu jako zbarvení samců *L. fulva.* Voskovitá vrstva specificky odráží světlo, což může být ochranou před ptačími predátory (Harris et al. 2011). Zároveň se domnívám, že vzhledem k jejich velmi podobnému zbarvení, by to mohlo fungovat i u samců *L. fulva*.

Obrázek 7 – modrý abdomen sloužící ke krypsi proti vodní hladině u samců *Libellula depressa* (poskytnuto Martinem Černým, foto z jeho soukromé sbírky)

Zajímavý druh krypse se vyskytuje u dospělých samců *Chalcopteryx scintillans*. Tyto vážky žijí v Brazílii a vykazují jiné zbarvení ventrální a dorzální strany křídel. Zatímco dorzální strana křídel je jasně zbarvená a pravděpodobně slouží ke komunikaci mezi jedinci, ventrální strana křídel je zbarvená velmi nenápadnou hnědou barvou – při složení křídel tak funguje jako barva kryptická (Guillermo-Ferreira et al. 2019). Toho využívá i celá řada motýlů, kdy někteří volí strategii složených křídel s nenápadnou ventrální stranou a splývají tak s okolím (Vallin et al. 2006).

4.4. Krypse u larev vážek

Larvy vážek jsou vodní organismy lovené především rybami a o jejich krypsi se chci zmínit především z toho důvodu, že při vyhledávání dospělých vážek s kryptickým zbarvením jsem často narážela na zmínky právě o krypsi larev. Z mnou nalezeného článku o výzkumu zbarvení larev vážek je patrné, že pokud má larva vážky stejnou barvu jako prostředí, na kterém se vyskytuje, je menším cílem predace než larvy jiné (Johansson a Nilsson-Örtman 2013). Může to být i spojeno s chováním, jako je nečinnost a zahrabávání se do substrátu dna, jako je tomu například u larev rodu vážek C*ordulegaster*, tedy u larev páskovců. *Cordulegaster erronea* má larvu, která je hnědá a splývá s písčitým substrátem dna (Moskowitz a May 2019). Podobně je tomu i u rodu *Aeshna*, kdy larvy opět vykazují hnědavé zbarvení a využívají ho při lezení po stoncích rostlin, na kterých jsou jen velmi špatně viditelné (Cannings 1996). Při pozorování larvy *Heliogomphus scorpio* autor viděl, že se larva ani nezahrabává do substrátu a jen splývá svou barvou s podkladem v hongkongských lesních potocích (Dudgeon 1989).

Je nutno ale zmínit, že kryptické zbarvení vodních larev hmyzu je docela běžný jev a nevyužívají ho jen larvy vážek (Sugiura 2020).

5. Účinnost krypse u vážek – shrnutí

Při čtení o krypsi u různých druhů vážek jsem na celkové shrnutí její účinnosti narazila jen párkrát a vždy jsem to rovnou zmínila v textu. Z těchto pár studií ale vychází, že kryptické zbarvení u vážek skutečně význam má. Bohužel ale je souhrnných systematických studií o účinnosti krypse u vážek opravdu velmi málo. Většinou se autoři o krypsi jen zmíní a to jen v souvislosti s jejich osobní zkušeností a jejich (ne)schopností ten který druh vážky v terénu najít. Otázkou tak zůstává, zda takováto krypse funguje pouze na lidi, anebo i na predátory, protože například ptáci, kteří jsou lovci vážek, mají jiné vidění než lidé, mimo jiné i v UV spektru (Bennett a Cuthill 1994) a dokonce se jejich vidění od našeho liší více, než by se mohlo zdát a to také z důvodů více typů fotoreceptorů a jejich výkonnosti (Tanaka 2015). Podobně je tomu také u plazů, kdy většina z nich je také schopna vidět i v UV spektru (Bowmaker 1998).

Dále se zdá, že krypse je v řadě případů doprovázena i specifickým chováním, typicky třeba krepuskulární aktivitou, vyhledáváním stinných míst a podobně. Pokud se vážka přes den skrývá v porostu a vylétá až za soumraku, má podle mě větší šanci na přežití vůči opticky se orientujícím predátorům. Příkladem takových vážek je výše zmíněný rod *Gynacantha* (Needham 1945).

Co se týče pruhovaných vážek, žádnou konkrétní studii zabývající se účinností pruhů jakožto disruptivní krypse jsem nenašla, snad tedy kromě popisu páskovců v lesích, kdy by měli díky pruhům a roztříštěnému světlu být nenápadní a obrysy jejich těl rozostřené (Veselý a Dolný 2008). Zbytek jsou jen zmínky autorů o tom, že oni sami je nebyli schopní řádně vidět. Ze studie Barnetta a jeho kolegů ale vyplývá, že lidé skutečně žluto-černé pruhy vnímají jinak než ptáci (Barnett et al. 2017), i když v této konkrétní studii využívali můry a ne vážky.

Velmi zajímavé ale je, že i některé pro nás zářivě barevné vážky mohou být vlastně krypticky zbarvené. Týká se to např. vážky *Zenithoptera lanei*, kdy její modrá, duhově blýskavá křídla (Obr. 8) fungují jako kamufláž při létání a sezení nad vodou (Cezário et al. 2022). Dokonce se tato kamufláž netýká jen vážek, ale i jiných druhů hmyzu (Kjernsmo et al. 2020).

Obrázek 8 - *Zenithoptera lanei* , jako příklad vážek, jejichž modré, kovově lesklé a světlo polarizující zbarvení křídel může sloužit jako krypse na pozadí vodní hladiny (Cezário et al. 2022, upraveno)

Dle mého názoru a zároveň vezmu-li v úvahu studie, ze kterých jsem čerpala, bývají samice vážek více krypticky zbarvené než samci. Může to být z důvodu jejich větší ochrany při kladení vajíček. Zároveň se domnívám, že samci bývají pestřejší z důvodů pohlavního výběru (třeba u motýlic), ale to už by bylo na jiné téma.

Co se účinnosti kryptického zbarvení u larev vážek týče, našla jsem jen jednu studii, kde byla účinnost zkoumána přímo. Jedná se o studii z roku 2013, kde autoři zkoumali několik druhů vážek, konkrétně jejich larvy a došli k závěru, že krypticky zbarvené larvy jsou obětí predace méně často než larvy bez kryptického zbarvení (Johansson a Nilsson-Örtman 2013).

6. Závěr

Krypse u vážek je relativně častý jev, který využívají vážky mnoha různých druhů a ve všech typech prostředí. Nejčastěji vážky využívají klasickou krypsi, kdy zbarvení jejich těla odpovídá zbarvení prostředí, v němž se vyskytují. Savanové a pouštní druhy vážek využívající krypsi jsou spíše světlé a často mramorované. Lesní druhy vážek zase mohou být pruhované a využívat tak disruptivního kryptického zbarvení, které je ale diskutabilní a jeho účinnost zatím zkoumali u vážek lidé jen ze svého pohledu – proti např. ptačím predátorům studie chybí. Vážky žijící ve vegetaci splývají buď se zelenými částmi rostlin anebo s hnědými stonky vodního porostu – podle toho jsou buď zelené až modravé anebo hnědé. Zajímavé je, že jako kryptické zbarvení mohou u vážek fungovat i kombinace modré barvy a duhových odlesků křídel, kdy pak vážka splyne s vodou, nad kterou létá. Je také vidět, že u mnoha druhů vážek dochází ke změně zbarvení v průběhu života a že samci a samice se nezřídka svým zbarvením liší i v dospělosti – z mnou pročtených studiích vyplývá, že tato změna zbarvení souvisí s krypsí (i když nejenom s ní). Larvy vážek zase běžně splývají s podkladem vodního toku či stojaté vody.

Zároveň je z atlasů vážek patrné, že na první pohled působí dost druhů jako krypticky zbarvených aniž by to u nich někdo někdy zkoumal – myslím si, že by bylo užitečné udělat studii u těchto druhů, teoreticky posoudit, zda by v jejich prostředí a proti jejich dravci mohla krypse fungovat a poté v terénu domněnku ověřit praktickými pokusy a pozorováním, jako tomu učinili autoři u některých mnou nalezených studií několika různých druhů.

Co se účinnosti kryptického zbarvení týče, prací je o tomto tématu překvapivě málo a i když se nějaké najít dají, myslím si, že by bylo užitečné zkoumat další druhy a vypracovat další studie o tomto tématu. V řadě publikovaných studií je často krypse zmíněna jen marginálně, na základě pozorování a osobních zkušeností autorů s konkrétními studovanými druhy, často subjektivními, bez „tvrdých dat“. Zároveň je pravděpodobné, že se tato anekdotická sdělení budou vztahovat na celé rody či čeledě. Snažila jsem se to dohledávat, ale je možné, že ne vždy se mi to podařilo, protože není v mých silách obsáhnout celou světovou odonatofaunu. Veřejně dostupná databáze vážek s jejich ekologickými traits, zbarvením a dalšími charakteristikami pro nějaké komplexní zhodnocení není k dispozici (a navíc by to už bylo spíše pro řešení v rámci diplomové práce).

7. Literární zdroje

Hvězdička (*) označuje sekundární citaci

Allaby, M. (2020). Dictionary of Zoology. *Oxford University Press*, Oxford, 736 s.

Allen, D., Davies, L., & Tobin, P. (1985). The Dragonflies of the World: A systematic list of the extant species of Odonata. Vol. 2 Anisoptera. *Societas Internationalis Odonatologica*, 5(1), 8–151.

Anderson, R. C. (2009). Do dragonflies migrate across the western Indian Ocean? *Journal of Tropical Ecology*, 25(4), 347-358.

Askew, R. R. (2004). The Dragonflies of Europe. *Harley Books*, Colchester, 308 s.

Barnett, J. B., Redfern, A. S., Bhattacharyya-Dickson, R., Clifton, O., Courty, T., Ho, T., Hopes, A., McPhee, T., Merrison, K., Owen, R., Scott-Samuel, N. E., & Cuthill, I. C. (2017). Stripes for warning and stripes for hiding: spatial frequency and detection distance. *Behavioral Ecology,* 28(2), 373-381.

Bednařík, A. (2018). Lestes barbarus – šídlatka brvnatá. http://www.naturabohemica.cz/lestes-barbarus/ (cit. 19.4.2023).

Bennett, A. T. D., & Cuthill, I. C. (1994). Ultraviolet vision in birds: What is its function? *Vision Research,* 34(11), 1471-1478.

Bernard, R., & Kosterin, O. E. (2010). Biogeographical and ecological description of the Odonata of eastern Vasyugan Plain, West Siberia, Russia. *Odonatologica*, 39(1), 1-28.

Borkenstein, A., Schröter, A., & Jödicke, R. (2016). Aeshna viridis is an early bird – matutinal matings in a crepuscular species (Odonata: Aeshnidae). *Odonatologica*, 45(1/2), 37-56.

Borror, D. J., & White, R. E. (1970). A Field Guide to Insects: America North of Mexico. *Houghton Mifflin Harcourt*, Boston, 404 s.

Bowmaker, J. K. (1998). Evolution of colour vision in vertebrates. *Eye*, 12, 541-547.

Brock, P. D. (2017). A Photographic Guide to Insects of Southern Europe and the Mediterranean. *Pisces Publications*, Newbury, 412 s.

Cabral Eterovick, P., Eugênio Côrtes Figueira, J., & Vasconcellos-Neto, J. (1997). Cryptic coloration and choice of escape microhabitats by grasshoppers (Orthoptera: Acrididae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 61(4), 485-499.

Cannings, R. A. (1996). The blue darners: dragonflies of the genus *Aeshna* in British Columbia. *Cordillera*, 3, 28-38.

Cannings, R. A. (2014). The Dragonflies and Damselflies (Odonata) of Canadian Grasslands. In: Cárcamo, H. A., & Giberson, D. J. (eds.). Arthropods of Canadian Grasslands (Volume 3): Biodiversity and Systematics Part 1. *Biological Survey of Canada*, Ottawa, 231-269.

Cao, L., Fu, X., Hu, C., & Wu, K. (2018). Seasonal Migration of *Pantala flavescens* Across the Bohai Strait in Northern China. *Environmental Entomology*, 47(2), 264-270.

Carle, F. L. (2012). A new *Epiophlebia* (Odonata: Epiophlebioidea) from China with a review of epiophlebian taxonomy, life history, and biogeography. *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 70(2), 75-83.

Cezário, R. R., Gorb, S. N., & Guillermo-Ferreira, R. (2022). Camouflage by counter-brightness: the blue wings of Morpho dragonflies *Zenithoptera lanei* (Anisoptera: Libellulidae) match the water background. *Journal of Zoology*, 317(2), 92-100.

Cezário, R. R., Therézio, E. M., Marletta, A., Gorb, S. N., & Guillermo-Ferreira, R. (2022). Ontogenetic colour change of a sexual ornament in males of a damselfly: female mimicry, crypsis or both? *The Science of Nature*, 109, 2.

Clausen, C. P. (1940). Entomophagous Insects. *McGraw Hill*, New York City, 704 s.

Clausnitzer, V., Suhling, F., & Dijkstra, K.-D. B. (2016). Spined Fairytail. https://www.iucnredlist.org/species/59908/85622295 (cit. 19.4.2023).

Clement, S. L., & Meyer, R. P. (1980). Adult Biology and Behavior of the Dragonfly *Tanypteryx hageni* (Odonata: Petaluridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 53(4), 711-719.

Corbet, P. S. (1962). A Biology of Dragonflies. *H.F. & G. Witherby Ltd.*, Londýn, 247 s.

Corbet, P. S. (1999). Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata. *Cornell University Press*, Ithaca, 864 s.

Cowan, E. M., & Cowan, P. J. (2013). The dragonflies and damselflies of a wadi pool near Nizwa, northern Oman, 2012–2013. *Tribulus*, 21, 14-23.

Černý, M. – ústní sdělení (vedoucí práce, Viničná 7, Praha 2) dne 12.4.2023

Di Pietro, V. (2018). Search image formation and female recognition in Ischnura elegans males: behavioural observations in a natural population in Central Italy (Trasimeno Lake, Umbria). Diplomová práce, Università degli Studi di Torino, Turín.

Dolný, A., Bárta, D., & Harabiš, F. (2016). Vážky (Insecta: Odonata) České republiky. *Academia*, Praha, 344 s.

Dow, R. A. (2011). Tyriobapta torrida. https://www.iucnredlist.org/species/190833/8834765 (cit. 19.4.2023).

Dudgeon, D. (1989). Resource partitioning among Odonata (Insecta: Anisoptera and Zygoptera) larvae in a Hong Kong forest stream. *Journal of Zoology*, 217(3), 381-402.

Endler, J. A. (1984). Progressive background in moths, and a quantitative measure of crypsis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 22(3), 187-231.

Folsom, T. C., & Collins, N. C. (1984). The Diet and Foraging Behavior of the Larval Dragonfly Anax Junius (Aeshnidae), with an Assessment of the Role of Refuges and Prey Activity. *Oikos*, 42(1), 105-113.

Fraser, F. C. (1924). Report on a Collection of Dragonflies (Odonata) from the Andaman Islands. *A Journal of Indian Zoology*, 26(5), 409-522.

Fraser, F. C. (1936). The Fauna of British India, including Ceylon and Burma, Odonata Vol. III. *Taylor & Francis*, Londýn, 461 s.

Garrison, M. (2011). Damselflies of Chicagoland A Photo Field Guide, version 2. *The Field Museum*, Chicago, 135 s.

Godfrey, D., Lythgoe, J. N., & Rumball, D. A. (1987). Zebra stripes and tiger stripes: the spatial frequency distribution of the pattern compared to that of the background is significant in display and crypsis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 32(4), 427-433.

Guillermo-Ferreira, R., Bispo, P. C., Appel, E., Kovalev, A., & Gorb, S. N. (2019). Structural coloration predicts the outcome of male contests in the Amazonian damselfly *Chalcopteryx scintillans* (Odonata: Polythoridae). *Arthropod Structure & Development*, 53, 100884.

Guillermo-Ferreira, R., Therézio, E. M., Gehlen, M. H., Bispo, P. C., & Marletta, A. (2014). The Role of Wing Pigmentation, UV and Fluorescence as Signals in a Neotropical Damselfly. *Journal of Insect Behavior*, 27, 67-80.

Hanel, L., & Zelený, J. (2000). Vážky – výzkum a ochrana. *Český svaz ochránců přírody*, Vlašim, 240 s.

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), 281-289.

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), 1269-1275.

Hůrka, K., & Čepická, A. (1980). Rozmnožování a vývoj hmyzu. *SPN*, Praha, 224 s.

Johansson, F., & Nilsson-Örtman, V. (2013). Predation and the relative importance of larval colour polymorphisms and colour polyphenism in a damselfly. *Evolutionary Ecology*, 27, 579-591.

Kennedy, C. H. (1941). Perissolestes Paprzyckii, a New Perilestine Dragonfly from Peru (Lestidae: Odonata). *Annals of the Entomological Society of America*, 34(4), 852-854.

Kietzka, G. J. (2019). Dragonflies as bioindicators and biodiversity surrogates for freshwater ecosystems. Dizertační práce, Stellenbosch University, Stellenbosch.

Kjernsmo, K., Whitney, H. M., Scott-Samuel, N. E., Hall, J. R., Knowles, H., Talas, L., & Cuthill, I. C. (2020). Iridescence as Camouflage. *Current Biology*, 30(3), 551-555.

Komárek, S. (2002). Nevtíravý půvab přetvářky a odstrašení. *Vesmír*, 81(497).

*Lieftinck, M. A. (1925). Odonata Neerlandica. De libellen of waternimfen van Nederland en het aangrenzend gebied. Eerste gedeelte: Zygoptera. *Tijdschrift voor Entomologie*, 68, 61-174.

Lieftinck, M. A. (1955). Notes on Species of *Nannophlebia* Selys from the Moluccas and New Guinea (Odonata). *Zoologische Mededelingen*, 33(29), 301-318.

Loftie-Eaton, M., Tippett, R., Navarro, R., & Underhill, L. (2020). Horned Rockdweller (Bradinopyga cornuta). http://thebdi.org/2020/06/15/horned-rockdweller-bradinopyga-cornuta/ (cit. 19.4.2023).

Mitra, A. (2010). Bradinopyga geminata. https://www.iucnredlist.org/species/167279/6321903 (cit. 19.4.2023).

Moskowitz, D., & May, M. L. (2019). Nymph Ecology, Habitat, and Emergence-Site Selection of *Cordulegaster erronea* Hagen (Tiger Spiketail Dragonfly) in New Jersey with Implications for Conservation. *Northeastern Naturalist*, 26(1), 141-154.

*Münchberg, P. (1930). Zur Biologie der Odonatengenera *Brachytron* Evans und *Aeshna* Fabr. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 20, 172-232.

*Münchberg, P. (1956). Zur Bindung der Libelle *Aeschna viridis* Eversm. an die Pflanze *Stratiotes aloides* L. (Odon.). *Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen*, 5, 113-118.

Needham, J. G. (1945). Notes on Some Dragonflies of South-West Peninsular Florida. *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society*, 40, 104-110.

Needham, J. G., & Westfall, M. J. (1955). A Manual of the Dragonflies of North America. *University of California Press*, Berkeley a Los Angeles, 615 s.

Obenberger, J. (1958). Entomologie IV. *Československá akademie věd*, Praha, 614 s.

Osborn, R. (1995). Niche and life-history differences in five highly sympatric species of *Trithemis* dragonflies (Odonata: Libellulidae). Diplomová práce, University of Natal, Pietermaritzburg.

Outomuro, D., Söderquist, L., Johansson, F., Ödeen, A., & Nordström, K. (2017). The price of looking sexy: visual ecology of a three-level predator–prey system. *Functional Ecology*, 31(3), 707-718.

Picker, M., Griffiths, C., & Weaving, A. (2004). Field Guide to Insects of South Africa. *Struik Publishers*, Kapské město, 444 s.

Poulton, E. B. (1907). XVI. Predaceous Insects and their Prey. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 54(3-4), 323-410.

Pritchard, G. (1964). The Prey of Dragonfly Larvae (Oonata; Anisoptera) in Ponds in Northern Alberta. *Canadian Journal of Zoology*, 42(5), 785-800.

Prunier, F. (2018). *Onychogomphus costae* in Andalusia, southern Spain – Mapping an overlooked species (Odonata: Gomphidae). *Odonatologica*, 47(1/2), 1-22.

Ris, F. (1921). The Odonata or Dragonflies of South Africa. *Annals of the South Africa Museum*, 18(3), 245-445.

Roobas, B. (2022). *Paragomphus sinaiticus*. https://en.wikipedia.org/wiki/Paragomphus_sinaiticus (cit. 20.4.2023).

Samways, M. J. (2004). Monopodding in *Lestinogomphus angustus* Martin (Anisoptera: Gomphidae). *Odonatologica*, 33(4), 443-444.

Samways, M. J. (2008). Dragonflies and Damselflies of South Africa. *Pensoft*, Sofia, 297 s.

Samways, M. J., & Simaika, J. P. (2016). Manual of Freshwater Assessment for South Africa: Dragonfly Biotic Index. *South African National Biodiversity Institute*, Pretoria, 224 s.

Sandoval, C. P., & Crespi, B. J. (2008). Adaptive evolution of cryptic coloration: the shape of host plants and dorsal stripes in *Timema* walking-sticks. *Biological Journal of the Linnean Society*, 94(1), 1-5.

Sánchez-Guillén, R. A., Hammers, M., Hansson, B., Van Gossum, H., Cordero-Rivera, A., Mendoza, D. I. G., & Wellenreuther, M. (2013). Ontogenetic shifts in male mating preference and morph-specific polyandry in a female colour polymorphic insect. *BMC Evolutionary Biology*, 13(116).

Schaefer, H. M., & Stobbe, N. (2006). Disruptive coloration provides camouflage independent of background matching. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1600), 2427-2432.

Schultz, M. (2018). Mimicry in Insects: An Illustrated Study in Mimicry and Cryptic Coloration in Insects. Diplomová práce, University of Nebraska, Lincoln.

Shih, C., Wang, Y., & Ren, D. (2019). Camouflage, Mimicry or Eyespot Warning. In: Ren, D., Kun Shih, C., Gao, T., Yao, Y., & Wang, Y. (eds.). Rhythms of Insect Evolution: Evidence from the Jurassic and Cretaceous in Northern China. *John Wiley & Sons Ltd*, Hoboken, 651-665.

Siva-Jothy, M. T. (1997). Odonate ejaculate structure and mating systems. *Odonatologica*, 26(4), 415-437.

Suárez-Tovar, C. M., Guillermo-Ferreira, R., Cooper, I. A., Cezário, R. R., & Córdoba-Aguilar, A. (2022). Dragon colors: the nature and function of Odonata (dragonfly and damselfly) coloration. *Journal of Zoology*, 317(1), 1-9.

Sugiura, S. (2020). Predators as drivers of insect defenses. *Entomological Science*, 23(3), 316-337.

Suhling, F., Jödicke, R., & Schneider, W. (2003). Odonata of African arid regions – are there desert species? *Cimbebasia*, 18, 207-224.

Suhling, F., Sahlén, G., Gorb, S., Kalkman, V. J., Dijkstra, K.-D. B., & van Tol, J. (2015). Order Odonata. In: Thorp, J. H., & Rogers, D. C. (eds.). Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates. *Academic press*, Cambridge, 893-932.

Tanaka, K. D. (2015). A colour to birds and to humans: why is it so different? *Journal of Ornithology*, 156, 433-440.

Tennessen, K. J. (2019). Dragonfly Nymphs of North America: An Identification Guide. *Springer*, Cham, 620 s.

*Timm, W. (1902). Dämmerungsflieger unter den einheimischen Libellen. Biologische Beobachtungen. *Insekten-Börse*, 19, 180, 188-189.

*Tümpel, R. (1901). Die Geradflügler Mitteleuropas. *Friedrich Andreas Perthes*, Gotha, 324 s.

Utzeri, C., Carchini, G., & Falchetti, E. (1988). Aspects of demography in *Lestes barbarus* (Fabr.) and *L. virens vestalis* Ramb. (Zygoptera: Lestidae). *Odonatologica*, 17(2), 107-114.

Vallin, A., Jakobsson, S., Lind, J., & Wiklund, C. (2006). Crypsis versus intimidation—anti-predation defence in three closely related butterflies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59, 455-459.

Veselý, M., & Dolný, A. (2008). Mimikry u vážek. *Vesmír*, 87(314).

Veselovský, Z. (2008). Etologie: biologie chování zvířat. *Academia*, Praha, 407 s.

von Helversen, B., Schooler, L. J., & Czienskowski, U. (2013). Are Stripes Beneficial? Dazzle Camouflage Influences Perceived Speed and Hit Rates. *PLoS ONE*, 8(4), e61173.

Waldhauser, M., & Černý, M. (2014). Vážky České republiky: příručka pro určování našich druhů a jejich larev. *Český svaz ochránců přírody*, Vlašim, 180 s.

Wilkinson, J., & Dickinson, R. (2016-2019). A Visual Guide to the Damselflies and Dragonflies of South Africa. https://www.dragonflies-id.co.za/Dragonflies/Stream_Hawker/Stream_Hawker.html (cit. 19.4.2023).

Zebsa, R., Khelifa, R., & Kahalerras, A. (2015). Adult Movement Pattern and Habitat Preferences of the Maghribian Endemic *Gomphus lucasii* (Odonata: Gomphidae). *Journal of Insect Science*, 15(1), 151.

Zhang, H. M., Yeh, W.-C., & Tong, X. (2010). Descriptions of two new species of the genus Planaeschna from China (Odonata: Anisoptera: Aeshnidae). *Zootaxa*, 2674, 51-60.