Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie

Tereza Kalavská

Vizuální orientace vážek v prostoru – využití polarizovaného světla

Visual orientation of dragonflies – using polarized light

Typ závěrečné práce:

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Martin Černý, Ph.D.

Praha, 2024

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala svému školiteli RNDr. Martinu Černému, Ph.D. za připomínky, rady, užitečnou literaturu a čas, který mi při zpracování práce věnoval. Dále bych chtěla poděkovat svému příteli, rodině a přátelům za nekonečnou podporu a trpělivost při psaní této práce, tak během celého studia.

Prohlášení

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

V Praze, dne 30.dubna 2024

Podpis

Abstrakt

Polarizované světlo patří mezi fyzikální jevy, které jsou v přírodě zcela běžné. Již dlouho je známo, že někteří živočichové tento typ světla využívají ve svém životě k různým účelům. Do této skupiny se řadí i vážky, které pomocí horizontálně polarizovaného světla detekují vodní plochy, kde dochází k páření a kladení vajíček. Cílem této bakalářské práce je shrnout dosavadní poznatky vizuální orientace vážek v prostoru s využitím polarizovaného světla. V práci se zaměřuji na výběr habitatu a v jaké oblasti spektra dokážou vážky polarizované světlo vnímat. Dále se soustředím na oblast vnímání polarizovaného světla larvami vážek ve vodním prostředí, která není řádně prozkoumaná a studií je velmi málo.

Klíčová slova: orientace, hmyz, vážky, vizuální, polarizované světlo, výběr habitatu

Abstract

Polarized light is a physical phenomenon that is quite common in the nature. It has been known for a long time that some animals use such kind of light for various purposes in their lives. This group also includes dragonflies, which use horizontally polarized light to detect areas of water where mating and egg-laying takes place. The aim of this bachelor's thesis is to summarize the current knowledge of the visual orientation of dragonflies in space using polarized light. In my thesis, I focus on habitat selection and in which spectrum range dragonflies can perceive polarized light. Furthermore, I focus on the area of perception of polarized light by dragonfly larvae in the aquatic environment, which has not been properly researched yet as there are very few studies.

Key words: orientation, insects, dragonflies, visual, polarized light, habitat selection

Obsah

1 Úvod 1
2 Polarizované světlo 2
3 Vnímání polarizovaného světla živočichy 6
3.1 Obratlovci 6
3.2 Bezobratlí 7
4 Odonata 9
5 Vizuální schopnosti vážek 11
5.1 Oči dospělce 11
5.2 Oči larvy 13
5.3 Percepce polarizovaného světla 13
6 Vážky a polarizované světlo 15
6.1 Vnímání polarizovaného světla 15
6.2 Výběr habitatu 16
6.3 Larvy vážek a polarizované světlo 19
6.4 UV polarizované světlo 20
6.5 Ekologické pasti a znečištění 21
7 Závěr 23
8 Seznam literatury 24

1 Úvod

Polarizované světlo patří mezi důležité fyzikální jevy v přírodě. Lidské oko je k polarizovanému světlu necitlivé, ale u různých druhů živočichů hraje významnou roli v orientaci či navigaci. Vnímání polarizovaného světla u živočichů potvrdil Karl von Frisch, který se věnoval ve svých výzkumech včelám. Zjistil, že mohou vnímat polarizované světlo, pomocí kterého se orientují. Postupem času bylo vnímání polarizovaného světla prokázáno u mnoha bezobratlých a některých obratlovců, například ptáků (Lao et al., 2020), ryb (Noveles Flamarique a Hawryshyn, 1998) a plazů (Horváth a Varjú, 2004).

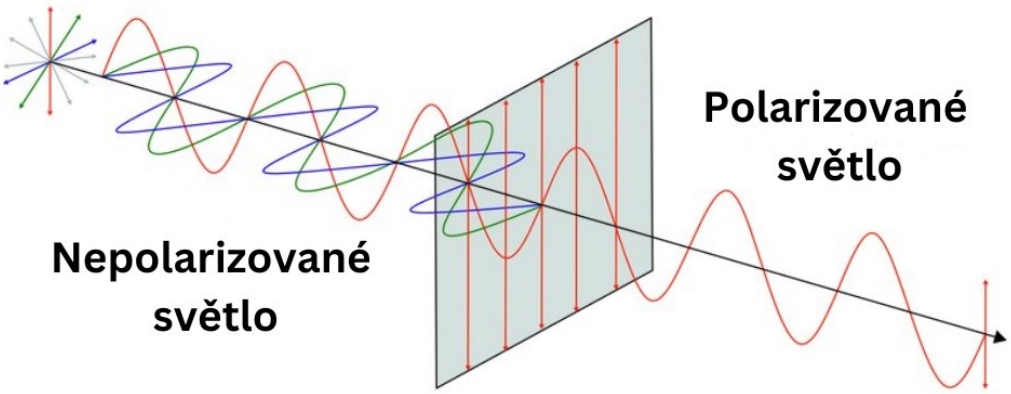
Ke konci 20. století se vědci začali zabývat orientací hmyzu pomocí horizontálně polarizovaného světla, díky kterému vodní hmyz detekuje vodní plochu. Postupem času začaly vznikat na toto téma studie, kde bylo vědci potvrzeno vnímání horizontálně polarizovaného světla i u příslušníků řádu Odonata.

Ve své bakalářské práci uvádím, co je to polarizované světlo, jak vzniká a kteří živočichové jsou schopni ho vnímat. Dále se zaměřuji na vnímání horizontálně polarizovaného světla vážkami, podle kterého si vybírají své vhodné habitaty a v jakých oblastech spektra mohou vážky polarizované světlo vidět. Stranou nezůstane ani vnímání polarizovaného světla larvami vážek, i když se jedná o málo probádané téma. V závěru se také věnuji ekologickým pastem, které ovlivňují život dospělých vážek i celkově vodního hmyzu.

2 Polarizované světlo

Světlo je okem viditelná část elektromagnetického záření, jedná se o rovinnou, světelnou, příčnou vlnu. Tato vlna kmitá ve směru svého šíření, ale nemusí tomu tak být. Může neupřednostňovat směr kterým vibruje nebo se směr vibrací mění několikrát za sekundu. To se nazývá nepolarizované či přirozené světlo (Können, 1985).

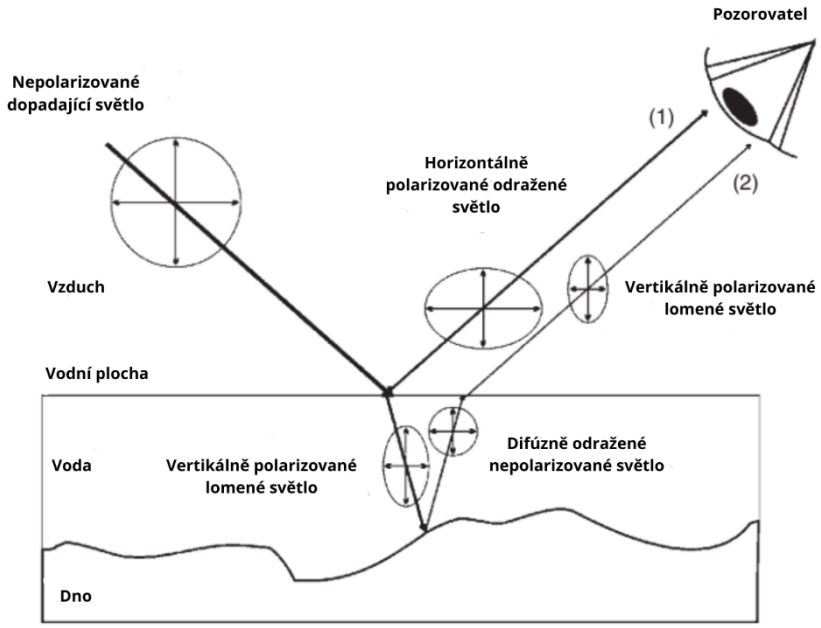
Z nepolarizovaného světla se stane světlo polarizované pomocí metod transmise, rozptylu, odrazu a lomu. Pokud světlo má stejný směr, nazýváme ho světlem polarizovaným, které dělíme na tři typy záření. Jedná se o lineárně, kruhově či elipticky polarizovaná světla (Nag et al., 2023).



Obr. 1 Nepolarizované a polarizované světlo. Převzato a upraveno z www.optography.org

Směr polarizace závisí odkud a kam světlo vede. Světlo pochází z nějakého zdroje a je často odraženo či rozptýleno jinými povrchy, při čemž se více či méně polarizuje. Světlo se může šířit horizontálně, vertikálně, radiálně nebo tangenciálně (Können, 1985).

V přírodním prostředí patří horizontální polarizace mezi nejběžnější (Wehner, 2001). Horizontální směr vzniká odražením světla od hladkých povrchů, například vodní plochy. Nepolarizované světlo dopadající na určitý předmět (například vodní hladina) je rozděleno do dvou paprsků – vertikální a horizontální. Vertikální směr vzniká polarizací lomeného světla, které proniká materiálem a je částečně polarizovaný (Können, 1985). Takto směrované světlo se může odrazit ode dna, čímž vzniká difúzně odražené nepolarizované světlo. Toto odražené nepolarizované světlo se šíří ven z vody, kde se na hladině vody láme, čímž z něj opět vzniká vertikálně polarizované světlo (Horváth a Kriska, 2008). Čistá polarizace závisí na intenzitě těchto dvou složek. Je-li intenzita první složky větší než druhé složky je světlo částečně horizontálně polarizované. Pokud je intenzita druhé složky větší je světlo částečně vertikálně polarizované. Je-li intenzita obou složek přibližně stejná je vracející se světlo nepolarizované (Bernáth et al., 2004). Polarizované světlo signalizující přítomnost vody je tedy dvojího typu. Horizontálně polarizované světlo prezentuje vodní hladiny, zatímco vertikálně polarizovaná složka dává informaci o charakteru dna.



Obr. 2 Nepolarizované světlo se vrátilo ve dvou složkách: (1) částečně horizontálně polarizované světlo odražené od vodní hladiny a (2) částečně polarizované lomené světlo přicházející z vody. Převzato a upraveno podle Horváth a Kriska, 2008

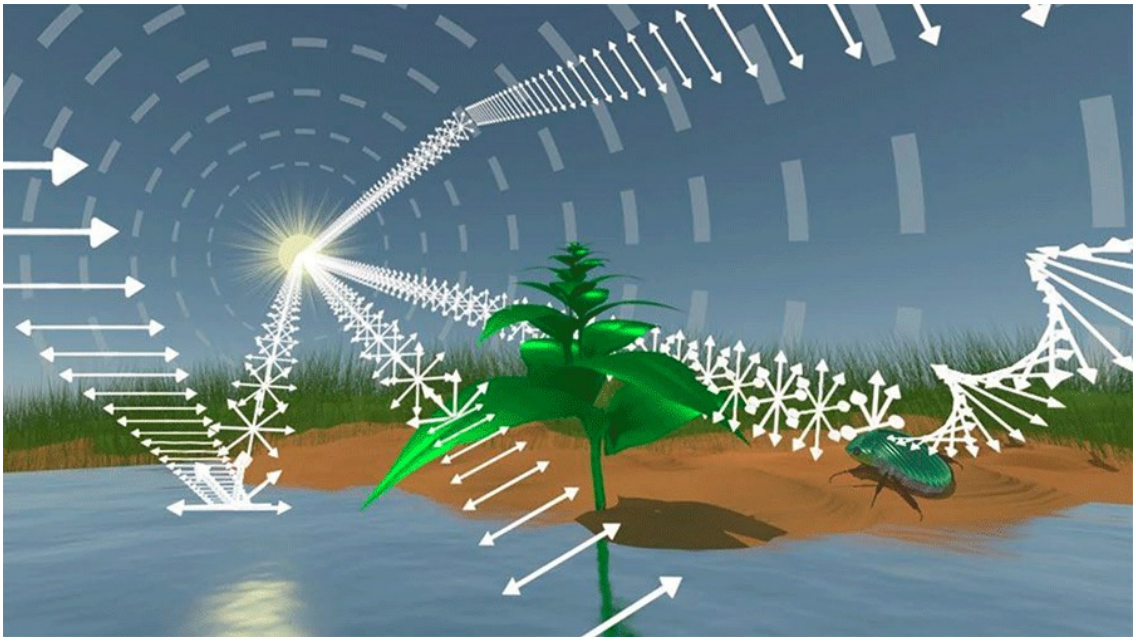
Úplná polarizace pro odražené horizontálně polarizované světlo nastane při určitém úhlu dopadu známém jako Brewsterův úhel. Jedná se o úhel dopadu světla na rozhraní dvou prostředí, kde se z nepolarizovaného světla stane pomocí odrazu a lomu polarizované (Davidson, 2009). Pro rozhraní vody a vzduchu se jedná o úhel velikosti 53 stupňů (Wehner, 2001; Mathejczyk a Wernet, 2017). Světlo odražené od vodní hladiny je horizontálně polarizované, zatímco světlo procházející hladinou je vertikálně polarizované. (Horváth a Kriska, 2008). Směr odraženého světla je zcela polarizován v rovině kolmé na rovinu dopadu (Horváth and Varjú, 2004). Tento úhel objevil v roce 1809 Étienne-Louis Malus, později na jeho výzkum navázal David Brewster (Lekner, 1999).

Pokud se světlo odráží pod jiným úhlem, je polarizováno pouze částečně. To můžeme vyjádřit pomocí stupně polarizace (%), který vyjadřuje, jak je moc světlo polarizované (Können, 1985). Polarizované světlo lze také pomocí videopolarimetrie změřit v jednotlivých barevných složkách spektra v červené, zelené a modré (Horváth a Varjú, 1997).

Lidské oko není schopné polarizované světlo rozlišit, jelikož vnímá pouze jas a barvu (Chipman et al., 2018). Proto můžeme polarizované světlo pozorovat pomocí polarizačních filtrů. Polarizační filtr propouští pouze světlo kmitající jedním směrem. Tento filtr se nazývá polaroid. Příkladem jsou polaroidové sluneční brýle, schopné propouštět například jen vertikálně polarizované světlo (Können, 1985).

Kromě uměle vyrobených filtrů se v přírodě nalézají i „přirozené“ filtry v podobě vodních ploch či vlhkých substrátů. Ty odrážejí mnohem lépe horizontální polarizované světlo (Können, 1985). Takové filtry se vyskytují i v zemské atmosféře, jelikož sluneční záření před vstupem do atmosféry je nepolarizované. Světlo dopadá na složky v atmosféře jako jsou plyny nebo vodní kapky a rozptyluje se do různých směrů. Tím je světlo na obloze částečně lineárně polarizováno (Horváth a Varjú, 2004). I toto patří mezi nejběžnější zdroje polarizovaného světla v přírodním prostředí (Wehner, 2001).

Jak už bylo zmíněno, můžeme narazit na kruhově polarizované světlo, i když je méně časté. To může vznikat odrazem například od listokaze *Chrysophora chrysochlora* (Hegedüs et al., 2006).



Obr. 3 Zdroje polarizovaného světla v prostředí: (1) odrazem od vodní hladiny vzniká horizontálně polarizované lineární světlo (2) odrazem od lesklých listů (3) odrazem od těla některých brouků vzniká kruhová polarizace (4) nebeský vzor lineárně polarizovaného světla vzniká rozptylem slunečního světla v atmosféře, které je nejsilnější pod úhlem 90° od slunce. Převzato a upraveno podle Mathejczyk a Wernet, 2017

3 Vnímání polarizovaného světla živočichy

Mnoho živočichů vnímá polarizované světlo. Mezi ně patří například mravenci, včely a mnoho dalších bezobratlých. Současně mohou polarizované světlo vnímat také někteří obratlovci, například ptáci, plazi nebo ryby (Nilsson a Warrant, 1999). V následující části bych okrajově ráda představila kromě vážek i další živočichy, kteří polarizaci vnímají.

3.1 Obratlovci

Jak už bylo zmíněno, mnoho živočichů vnímá polarizované světlo a nejedná se pouze o bezobratlé. Mezi nimi najdeme i ptáky, kteří vnímají polarizované světlo a mohou ho využívat k navigaci. Například migrující pěvci mohou vnímat polarizované vzory na obloze (Lao et al., 2020). Někteří vodní ptáci byli nalezeni mrtví či zranění u asfaltových cest, které vytvářejí „polarizované světelné znečištění“. Z tohoto důvodu se lze domnívat, že vnímají i odražené polarizované světlo (Horváth et al., 2009). Je také zdokumentováno, že někteří pěvci jsou přitahováni horizontálními povrchy, které polarizují (Lao et al., 2020).

Využití polarizovaného světla bylo zjištěno také u ryb. Některé druhy ryb používají pod hladinou vertikálně polarizované světlo k maskování. Tyto druhy mají vyvinutou reflexní vrstvu na kůži, které polarizované světlo odráží, a ta ji pomáhá splynout v otevřeném oceánu. Jedná se například o kranase *Selene vomer* (Brady et al., 2015). U sardele *Engraulis mordax* byla prokázána citlivost na polarizované světlo, která jí pravděpodobně pomáhá k detekci planktonické kořisti (Noveles Flamarique a Hawryshyn, 1998).

Percepce polarizovaného světla je potvrzena i u plazů. Polarizační citlivost byla prokázaná u třech druhů ještěrů (ještěrky *Uma notata,* scinka *Tiliqua rugosa* a ještěrky *Podarcis sicula*), kteří ji používají k orientaci a navigaci (Horváth a Varjú, 2004). Dále se Mäthger a kol. 2011 zabýval otázkou, zda mořské želvy využívají polarizované světlo při migraci. Po několika pečlivě provedených experimentech neposkytovaly výsledky žádný důkaz o tom, že mořské želvy vnímají nebo se orientují pomocí polarizovaného světla. Vnímání polarizovaného světla u hadů je stále předmětem spekulací (Meyer-Rochow, 2014).

U obojživelníků byla potvrzena polarizační citlivost a orientace pomocí ní u larev a dospělců čolka *Notophthalmus viridescens*, u dospělců mloka *Ambystoma tigrinum* a u larev skokana *Rana catesbeiana* (Horváth a Varjú, 2004).

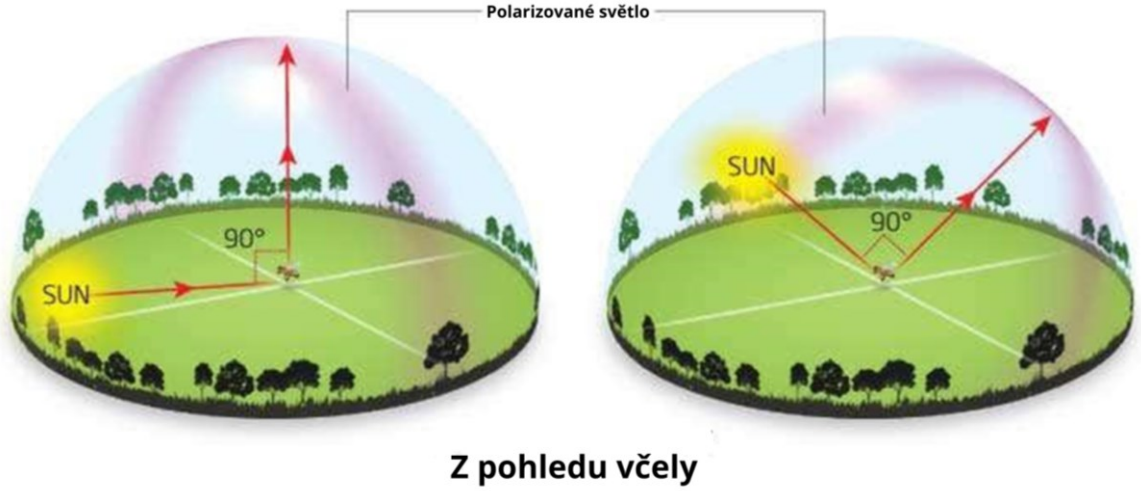
Dále se prokázalo vnímání polarizovaného světla u netopýrů. I když se jedná o savce, vnímají polarizované vzory na obloze, podle kterých se mohou orientovat (Greif et al., 2014).

3.2 Bezobratlí

Polarizované světlo u bezobratlých nevnímá jen hmyz, ale i hlavonožci, kam patří například chobotnice či sépie. Hlavonožci používají polarizaci k detekci objektů (Temple et al., 2012; Cartron et al., 2013), k navigaci (Cartron et al., 2012) nebo komunikaci (Shashar et al., 2011). K dalším mořským živočichům můžeme připsat straška (Crustacea: Odontodactylidae). Většina zvířat vnímá lineárně polarizované světlo, ale straškové mají schopnost rozlišovat kruhově polarizované světlo (Chiou et al., 2008). K tomu jim slouží komplexní složené oči s velmi složitými receptory. Až šest receptorů je využíváno k vnímání ultrafialového světla, osm receptorů pro světlo ve viditelném spektru a čtyři pro polarizované světlo (Cronin et al., 2009).

Spousta druhů hmyzu vnímá a využívá lineárně polarizované světlo. Například včely nebo pouštní mravenci ho využívají k navigaci. Další druhy (především mouchy, cvrčci, pouštní kobylky nebo někteří brouci (například *Scarabaeus lamarcki*)) používají polarizaci ke zlepšení orientace (Mathejczyk a Wernet, 2017).

Dobře prozkoumanou skupinou, která vnímá polarizaci světla, jsou včely. Von Frisch (1960, 1967) se věnoval orientaci včel podle polarizovaného vzoru, pomocí kterého dokážou včely řídit své tance na vodorovných plástvích (Menzel a Snyder, 1974). Dále práci rozvedli Rossel a Wehner (1986), kteří zjistili, že včely vnímají polohu slunce a polarizovaný vzor používají, pokud je slunce skryté za mraky. Pomocí něho si domyslí, kde se slunce nachází. Dále dobře prozkoumanou skupinu jsou pouštní mravenci r. *Cataglyphis.* Rüdiger Wehner zkoumal tyto pouštní mravence poslední desetiletí, přičemž předpokládal, že tento druh vnímá polarizované vzory na obloze, jelikož mravenci ukázali zdatnost orientovat se v poušti bez jakýchkoliv orientačních bodů (Mathejczyk a Wernet, 2017). Mravenci využívali vektorovou navigaci při honbě za potravou, což znamená, že mravenci urazí dlouhou výpravu za kořistí a poté se nejkratší cestou vrátí domů. Mravenec tedy musí vědět, kde se přesně nachází a během své cesty musí neustále aktualizovat svůj naváděcí vektor (Wehner, 2003).



Obr. 4 Vnímání polarizovaného světla včelami: Molekuly vzduchu se rozptylují a vytvářejí kruh silně polarizovaného světla v úhlu 90° ke slunci. Pás se pohybuje se sluncem celý den, i když je slunce schované za mraky. Včely tyto informace využívají k navigaci. Převzato a upraveno podle www.newscientist.com

Ne každý hmyz využívá polarizovaný zrak k navigaci zpět do hnízda, ale také ho může využívat k migraci. Polarizaci oblohy při migraci využívá třeba motýl *Danaus plexippus* při letu do zimovišť ve středním Mexiku (Reppert et al., 2004). Také hmyz vázaný svým životním cyklem na vodní prostředí využívá odražené polarizované světlo od vodní hladiny například k umístění vajíček (Mathejczyk a Wernet, 2017). Tento jev byl objeven Rudolfem Schwindem v 80. letech 20. století u znakoplavky *Notonecta glauca*, která vnímá vodu pomocí horizontálně polarizovaného světla odraženého od vodní hladiny (Schwind, 1984). Dalším dokumentovaným příkladem jsou jepice (Ephemeroptera), které vnímají polarizaci a pomocí ní rozpoznávají vodní hladinu, kam kladou vajíčka (Kriska et al., 2007). Do této skupiny samozřejmě patří i řád Odonata (Horváth a Kriska, 2008).

4 Odonata

Vážky neboli latinsky Odonata je rozšířený řád hmyzu, který vznikl pravděpodobně před třemi sty miliony lety (prvohory) (Askew, 2021). Pomocí zrakového citu, čtyřem křídlům a letovým svalům, se jedná o výborné letce, kteří létají rychle a přesně (Lehmann et al., 2015). Aktuálně se počet druhů odhaduje okolo šesti tisíc a pravděpodobně se bude nadále zvyšovat (Dolný et al., 2016).

Tento řád se dělí do tří podřádů: Anisozygoptera, Zygoptera a Anisoptera. Po celém světě jsou rozšířeni pouze Zygoptera (stejnokřídlice) a Anisoptera (různokřídlice). U podřádu Anisozygoptera se jedná pouze o velmi shodné čtyři reliktní druhy, podobající se čeledi Epiophlebiidae (Dolný et al., 2016).

Dospělci podřádu Zygoptera (stejnokřídlice) jsou menšího vzrůstu než Anisoptera. Mají přední i zadní křídla stejně velká i stejně tvarovaná, která při odpočinku dávají k sobě. Jedná se o horší letce s tenkým a štíhlým tělem. Jejich oči jsou oddělené a uložené po stranách (Dolný a Bárta, 2007). Zástupci podřádu Anisoptera (různokřídlice) jsou větší a lepší letci. Dospělec a larva mají robustnější těla a jejich zadní křídla jsou větší než přední. Při odpočinku dávají křídla od sebe a jejich oči nepřekrývají celou hlavu, ale jsou oddělené po stranách hlavy (Dolný et al., 2016).

Každá vážka pochází z vajíčka, která mohou mít jiný tvar. Bývá to podle toho, kde jsou snesena. Z vajíček se líhnou prelarvy, které jsou obaleny blanitým obalem (Lehmann et al., 2015). Dalším svlékáním se vytváří larva schopná pohybu. Jedinci procházejí dalšími 8-15 larválními stádii tzv. instary. Tento proces trvá v rozmezí od několika týdnů do několika let (v ČR maximálně pěti). Při posledním larválním stádiu opouští vodní prostředí a přeměňuje se v dospělce. Na místě svého vylíhnutí zanechává exuvii (svlečku). Čerstvě vyvinutí dospělci ještě nemají zpevněnou vnější chitinovou kostru a křídla. Jsou rozdílní od zcela vyvinutých a vybarvených dospělců (Dolný a Bárta, 2007). Imága žijí pouze jednu sezónu, některé druhy 5 až 6 měsíců, jiné pouze dva až tři týdny. Výjimku tvoří rod *Sympecma*, který přezimuje jako dospělec.

Larvy vážek žijí vždy ve vodě jako jsou rybníky, rašeliniště, močály ale i v různých mírně tekoucích vodách. Jedná se o dravce, kteří na svoji kořist spíše čekají, než aby ji pronásledovali. Jsou schopni strávit hodiny čekáním na rostlině, či zahrabaní na dně v písku nebo bahnu. Když se kořist přiblíží, larva vymrští svoji masku a rychle si svoji potravu přisune k ústům. Živí se

nálevníky, vířníky a drobnými korýši, větší později vodulemi, larvami pakomárů, komárů jepic a chrostíků. V některých případech je znám i kanibalismus, například u šídel (čeleď Aeshnidae) (Hanel a Zelený, 2000).

Dospělci vážek obývají terestrické prostředí, především u vody, ale i mimo ni. Živí se létajícím hmyzem, který chytí pomocí nohou a pomocí sklerotizovaných kusadel (mandibul) ho rozdrtí (Dolný a Bárta, 2007). Potravu požírají za letu nebo usedají na vybrané vyvýšené místo.

Obr. 5 Vážka tmavoskvrnná *Leucorrhinia rubicunda* z čeledi Libellulidae. Zástupce podřádu Anisoptera.
Fotografie: Martin Černý
Upraveno podle: http://www.dragonflies.cz

Obr. 6 Šidélko páskované *Coenagrion puella* z čeledi Coenagrionidae. Zástupce podřádu Zygoptera.
Fotografie: Martin Černý
Upraveno podle: http://www.dragonflies.cz

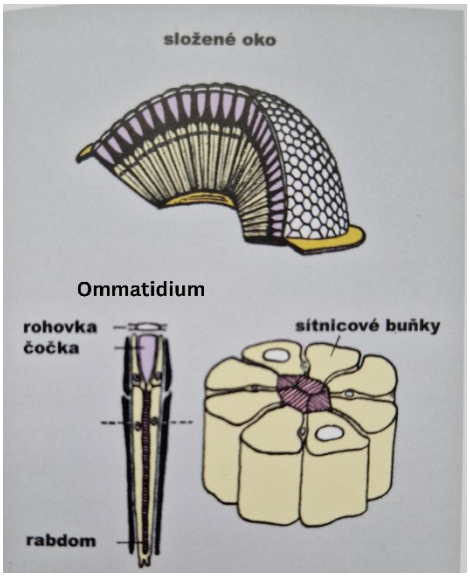
5 Vizuální schopnosti vážek

Vážky obývají suchozemské i vodní prostředí, ve kterých patří mezi predátory. Zrak hraje v jejich životě nepostradatelnou roli. Oči vážek patří mezi největší a nejlepší v rámci hmyzu. Jejich hlava neobsahuje pomalu nic jiného než velké složené oči.

5.1 Oči dospělce

Dospělci nesou pár velkých složených očí, u larev jsou menší. Oči se nacházejí blízko u sebe a pokrývají větší část hlavy (Dolný a Bárta, 2007). Složené oči umožňují barevné a ostré vidění. Jejich zorné pole je téměř 360°, což umožňuje vidění všemi směry kromě toho přímo za hlavou, kde jim brání ve výhledu vlastní tělo a křídla (Corbet, 1999).

Složené oči vážek dosahují v průměru až 8 mm (Land a Nilsson, 2012) a skládají se z mnoha omatidií, což jsou jednotlivá očka nahloučená k sobě. Tím vzniká útvar, který jako celek vnímá obraz (Obenberger, 1952). Každé oko dospělce může obsahovat až 8000 omatidií (Sherk, 1978a). Čeleď Aeshnidae jich má více než kterýkoliv jiný hmyz. Například šídlo *Anax junius* z této čeledi má v každém oku 28 672 omatidií (Land a Nilsson, 2012). Omatidium má vlastní čočku, rohovku a sítnicovou tyčinku (rabdom). Tyčinka je tvořena osmi smyslovými buňkami přecházející v optický nerv (Žďárek, 2021).



Obr. 7 Složené oko, omatidium a sítnicové buňky. Převzato z Žďárek, 2021

Osa jednotlivého omatidia je o nepatrný úhel odkloněna od sousedního, proto se jejich zorná pole nepřekrývají. Jejich obraz okolního světa je tedy možná vnímán jako mozaika. Vážky mají oblasti vyklenutých složených očí přizpůsobené na ostřejší vidění a mohou tedy vidět až do vzdálenosti 40 metrů (Žďárek, 2021).

Obr. 8 Patrná různá zakřivení povrchu složeného oka vážky. Převzato z Žďárek, 2021

Oko je v určitém místě silně zploštělé a pomocí interomatidiálních úhlů má takové místo lepší rozlišovací schopnost (Žďárek, 2021). Oči vážek mají interomatidiální úhly kolem 0,25 ° (Land, 1997).

Oko vážky je rozděleno na ventrální a dorzální část. Jejich oči jsou v dorzální části morfologicky odlišné od části ventrální. U vážky *Sympetrum frequens* mají dorzální omatidia oranžový pigment a větší fasety, kdežto ventrální omatidia mají menší fasety a tmavě fialový pigment. Tyto morfologické rozdíly vedou k funkční odlišnosti, kterou lze ověřit elektroretinografickým záznamem spektrální citlivosti (Futahashi et al., 2015). Složené oči vnímají barevné vidění, pohyb, ale i polarizované světlo. Dokáží rozpoznat od ultrafialové (UV) až po barvy s dlouhými vlnovými délkami viditelného spektra (Corbet, 1999; Lancer et al., 2020).

Na přední části hlavy se místo složených očí nachází ještě tři ocelli, kterými mohou vnímat světlo nebo rozlišit obraz tvořený čočkou (Berry et al., 2007).

5.2 Oči larvy

Larvy Odonat mají složené oči stejně jako dospělé vážky, ale i tak se od sebe liší. (Futahashi et al., 2015) Na rozdíl od dospělců mají jejich oči kolem 170 omatidií. Během metamorfózy se oko množí a rozšiřuje se (Sherk, 1978b) přes dorzální povrch hlavy.

Oči larev mají střídavě světlé a tmavé pruhy. Některé aktivní druhy mívají pruhy pouze na hřbetní polovině oka. Oko se tedy skládá z jednoho tmavého a světlého pruhu, během každého instaru se vytváří jeden nový pás obou typů. Starším pruhům s rostoucím instarem barva postupně klesá (Sherk, 1978b).

5.3 Percepce polarizovaného světla

Laughlin (1976) byl mezi prvními, který zmínil, že by živočich mohl vnímat polarizaci ve své ventrální oblasti oka a používat ji k detekci vodní hladiny. Tuto schopnost předpokládal také Wolf (1980) u ovocných mušek a Schwind (1983) u znakoplavky *Notonecta glauca.* (Horváth a Varjú, 2004)

Oči vážek jsou citlivé na polarizované světlo odražené od vodní hladiny hlavně ve ventrální oblasti (Horváth, 1995). Ventrální oblast oka u vážky *Hemicordulia tau* obsahuje buňky, které mají odlišnou spektrální citlivost – monopigmentové a polypigmentové buňky. Monopigmentové buňky můžeme najít pouze v distální sítnici, kde existují tři barevné typy (UV, modrá a zelená) mající malé funkce spektrální citlivosti s maximem 360, 440 nebo 510 nm. UV a zelené buňky jsou tu běžnější než modré, což ovšem neplatí u vážky *Hemianax papuensis*, u které je modrá buňka častější než UV buňka. To by mohlo znamenat, že UV buňky jsou nahrazovány modrými v určité části omatidia a její poměrný počet je podmíněný v závislosti na druhu vážky. Polypigmentové buňky mají na rozdíl od monopigmentových rozšířené a často dvojité funkce spektrální citlivosti. Ve ventrálních omatidiích mají monopigmentové modré a UV buňky velkou citlivost na polarizované světlo, zatímco zelené monopigmentové a polypigmentové buňky na něj citlivé nejsou (Laughlin, 1976; Horváth a Varjú, 2004).

Jak již bylo zmíněno, vážka *Hemicordulia tau* má ve ventrální oblasti UV a modré buňky, které vykazují citlivost na polarizované světlo (Laughlin, 1976). Ovšem vážka *Sympetrum rubicundulum* má ve ventrální části pouze oranžové (620 nm) buňky citlivé na polarizované světlo (Meinertzhagen et al., 1983). To znamená, že každý druh vážky může polarizované světlo vnímat v různých oblastech spektra, což může ovlivňovat lišící se požadavky na habitat (Wildermuth, 1998).

6 Vážky a polarizované světlo

6.1 Vnímání polarizovaného světla

Mnoho vodního hmyzu rozpozná své prostředí na základě šíření horizontálně polarizovaného světla odraženého od vodní hladiny (Horváth a Kriska, 2008). Vážky, které do této skupiny patří, jsou citlivé na polarizované světlo hlavně ve ventrální oblasti očí (Horváth, 1995). Dospělé vážky rozeznávající horizontálně odražené polarizované světlo jsou k němu přitahovány pomocí polarotaxe. Polarotaxe se nevyskytuje pouze u vážek, ale i u různých skupin hmyzu. Jedná se přibližně o 250 druhů, mezi nimiž jsou ploštice, chrostíci, jepice nebo brouci (Horváth a Kriska, 2008). Pozitivní polarotaxe je u vážek důležitým vodítkem pro vyhledávání sladkovodních stanovišť. Jedná se o místa, kde se setkávají obě pohlaví a dochází tam k páření nebo ke kladení vajíček (Sharkey et al., 2015).

Vodní habitaty jsou pro vážky velmi důležité. Některé druhy jsou generalisté, ale část z nich má speciální ekologické požadavky. Orientace vážek je vizuální a před tím, než Schwind (1991, 1995) uveřejnil svoji práci, neuvažovalo se o možnosti, že by vodní hmyz rozeznával vodní stanoviště pomocí odraženého polarizovaného světla (Bernáth et al., 2002).

Viditelnost polarizovaného světla je ovlivněna průhledností, hloubkou, barvou vody či složením substrátu vodního dna (Horváth a Kriska, 2008). Vliv může mít i denní světlo, které se odráží od vodní hladiny a podle úhlu slunce určuje stupeň polarizace (odchylku od Brewsterova úhlu (Mathejczyk a Wernet, 2017)). Světlo odražené z Brewsterovy zóny (úhel odrazu ~ 55°) z tmavých vod je vždy silně horizontálně polarizované a tím je velice atraktivní pro hmyz s vnímáním horizontálně polarizovaného světla (Horváth a Kriska, 2008).

Podle Csabai et. al, 2006, který pracoval na experimentu s vodními brouky (Coleoptera) a plošticemi (Heteroptera), je ideální denní období vnímání polarizovaného světla vodním hmyzem během brzkého rána a soumraku z důvodu jeho vysoké detekovatelnosti u tmavých a světlých vod a dostatečné teplotě vzduchu. Další optimální denní období je kolem poledne až brzkého odpoledne, kdy je vnímání hmyzem nejvyšší u tmavých vod. Experiment probíhal za jasné až polojasné oblohy. Csabai došel k závěru, že optimální doba pro pohyb hmyzu vnímající polarizované světlo je během nízké a vysoké sluneční elevace. Polarizační charakteristika vodních ploch je závislá na sluneční elevaci a s kombinací vhodné teploty vzduchu jasně vysvětluje, proč se hmyz vnímající polarizované světlo pohybuje do nových stanovišť během

brzkého rána, poledne a soumraku. Úhel slunečního svitu ani úhel odrazu neměly na výsledek experimentu žádný vliv. U vážek by mohla být situace podobná, ale bohužel na toto nevznikly žádné studie, které by toto chování u nich potvrdily.

Mezi ovlivňující faktory horizontálně polarizovaného světla na vodních plochách patří stíny. (French a McCauley, 2018; Horváth a Kriska, 2008) a vlny (Horváth 1995).

6.2 Výběr habitatu

Dospělci si vybírají habitat, ve kterém dochází k páření a k ovipozici, pomocí odraženého polarizovaného světla. Tomuto tématu se věnoval u vážek experiment, kde se do ovipozičních stanovišť umístily dvě tmavě hnědé plexisklové desky o velikostí 1x1 metr a jedna z nich byla pokrytá hliníkovou fólií. Tyto desky včetně bezbarvého plexiskla se porovnávaly s přirozenými ovipozičními stanovišti. Během experimentu bylo testováno sedm druhů vážek s jinými ekologickými požadavky. Všech sedm druhů bylo přitahováno k tmavě hnědému plexisklu, kde docházelo ke kladení vajíček nebo k hlídkovacím letům. Došlo se k závěru, že narozdíl od hliníkové fólie, u které byla polarizace variabilní, tmavě hnědé plexisklo odráželo horizontálně polarizované světlo ve vysoké míře podobně jako vodní plocha. Na výsledku experimentu neměla vliv termotaxe (oba materiály se přirozeně zahřívají) ani chemotaxe (nedochází k žádným únikům těkavé látky) (Wildermuth, 1998).

Vážky a celkově vodní hmyz detekují polarizované světlo v různých oblastech spektra, které preferují pro svůj habitat (Schwind, 1995). Jak již bylo uvedeno, vertikálně polarizované světlo procházející zpět z vody skrz hladinu může být ovlivněno mnoha faktory. Jedná se především o jeho barvu, která je určena zákalem, rozpuštěnými látkami, průhledností vody, charakterem a hloubkou vodního dna. Horizontálně polarizovanou složku světla pak určují světelné podmínky na obloze nebo charakterizuje celkové polarizační světlo, které by mohlo napomáhat vážkám s orientací a detekcí typu vodního habitatu už ze značné vzdálenosti (Horváth a Kriska, 2008). To ověřoval i Bernáth et al., 2002 během svých terénních studií, které byly provedeny ve dvou lokalitách, ve kterých sledovali vážky při vybírání habitatu. Zatímco některé preferovaly „tmavé“ a jiné zase „světlé“ tůně, část z nich vyhledávala oboje. „Tmavé“ tůně označili jako mělké s čirou vodou a tmavým dnem, „světlé“ jako mělké s čirou vodou a světlým dnem. „Světlé“ tůně měly maximální hloubku 0,3- 0,4 metrů, kde se dno skládalo ze štěrku a hlíny. Jejich hladina byla řídce prorostlá vodní vegetací a obklopena lesem. „Tmavé“ tůně se nacházely v rašeliništi s maximální hloubkou 0,4-0,8 metrů. Dno se skládalo z rašelinového

bahna a tůně byly řídce obklopené lesem. „Tmavé“ a „světlé“ tůně se měřily na základě odrazově-polarizační charakteristiky v úhlu pohledu 20 stupňů od horizontály. Výsledky (Tabulka 1) pojednávají o 19 druzích vážek. Devět druhů se vyskytovalo běžně nebo pravidelně v tmavých tůních, ve světlých však chyběly. Dalších pět druhů se běžné vyskytovalo v obou typech tůní a nevykazovalo žádné priority ve světlých nebo tmavých vodách. Pět druhů vážek se ve světlých tůních objevovalo běžně, ovšem tři z nich se objevovaly pravidelně nebo řídce i v tmavých tůních. Při vyhodnocování experimentu se věnovala pozornost i exuviím, které byly považovány za důkaz, že se vážka vyvinula v daném stanovišti.

Vážky	Šest světlých tůní (štěrkovny)		Šest tmavých tůní (rašeliniště)	
	Dospělci	Exuvie	Dospělci	Exuvie
Sympetrum sanguineum				
Leucorrhinia pectoralis				
Somatochlora flavomaculata				
Cordulia aenea				
Aeshna juncea				
Coenagrion pulchellum				
Lestes viridis				
Lestes sponsa				
Lestes virens				
Sympetrum striolatum				
Libellula quadrimaculata				
Aeshna cyanea				
Coenagrion puella				
Pyrrhosoma nymphula				
Orthetrum brunneum				
Orthetrum cancellatum				
Libellula depressa				
Anax imperator				
Enallagma cyathigerum				

Tabulka 1 Vážky obývající světlé a tmavé tůně jako dospělci nebo larvy. Převzato a upraveno podle Bernáth et al.,2002

běžné pravidelné řídké žádné

Během Bernáthova experimentu si některé druhy vážek vybraly spíše světlé vody nad tmavými. Kromě odraženého polarizačního světla nebo osvětlení záleží i na tom, jakou má vážka polarizační citlivost. Polarizační citlivost je minimální stupeň polarizace odraženého světla, který vyvolává pozitivní polarotaxi. Pokud má vážka polarizační citlivost menší, vybírá si světlejší vody, jelikož odrážejí slabě polarizované světlo. Světlo přicházející ze světlých vod je vertikálně polarizované v důsledku lomu na vodní hladině a tím snižuje jedinečný signál horizontálně odraženého polarizovaného světla. Pokud voda odráží silně polarizační světlo a vážky mají vyšší polarizační citlivost, vybírají si vody tmavé. Během jednoho výzkumu si některé vážky vybraly spíše světlé vody. Jednalo se o šidélka *Enallagma cyathigerum* a *Ischnura elegans* s prahem citlivosti v červené, zelené a modré části spektra. *E. cyathigerum* mělo práh citlivosti 0-17 %, zatímco *I. elegans* mělo 6,8- 23,5 %. *E. cyathigerum* si vybírá většinou světlá jezírka. Jezírka se vyznačují vysokým jasem a slabými stupni polarizace, proto jsou pro ni naprosto vhodná. *I. elegans* takové typy jezírek může ignorovat, protože má o trochu práh citlivosti vyšší. Vodní hmyz, který je vázaný na světlejší vody, může kromě nízké polarizační citlivosti létat převážně při západu, nebo východu slunce, aby využil snížení depolarizující složky rozptýleného světla pocházejícího z vody (Kriska et al., 2009).

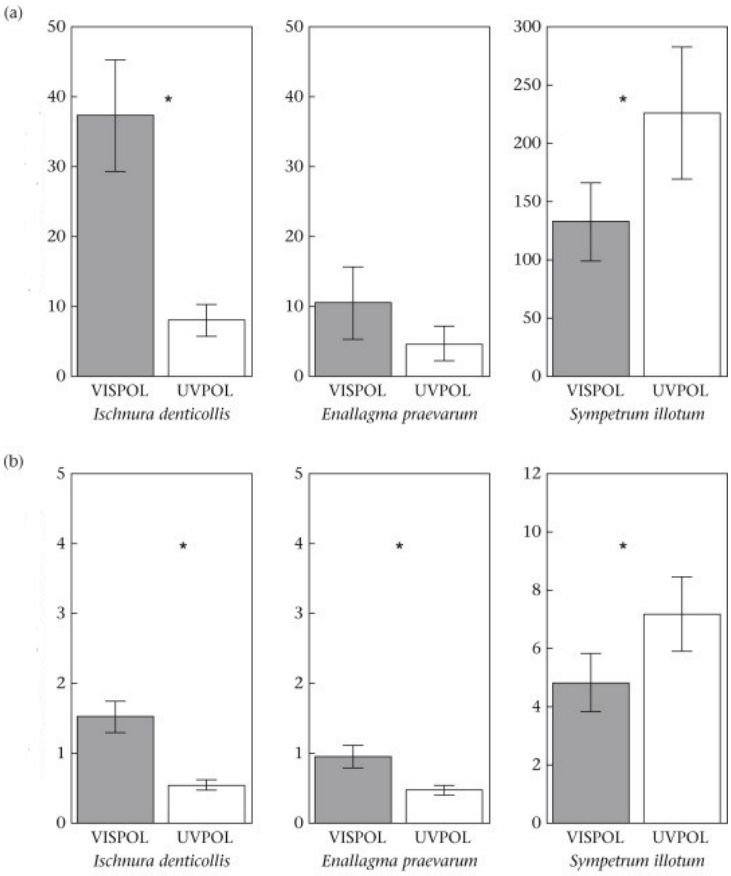
6.3 Larvy vážek a polarizované světlo

Dospělé vážky jsou schopné vidět polarizované světlo, ale u larev nebylo dlouho zjištěno, jestli vůbec polarizované světlo vnímají. Larvy se nachází ve stojatých, nebo pomalu tekoucích vodách, kde dochází k rozptylu světla, které snižuje vizuální kontrast mezi daným předmětem a prostředím.

Sharkey (2015) zkoumala, jestli dokážou larvy šídla *Anax imperator* vnímat vertikálně polarizované světlo. V experimentu se testovaly odezvy larev na pohybující se mřížky čtvercových vln s čtyřmi prostorovými frekvencemi pozorované přes rozptýlené světlo. Toto světlo bylo buď přirozeně horizontálně polarizované, nebo slabě nepřirozeně vertikálně polarizované. Během experimentu larvy prokazovaly reakce na čtvercové mřížky pohybem hlavy a výjimečně i těla. Výsledky ukázaly, že larvy šídla *Anax imperator* opravdu polarizované světlo vnímají a slouží jim ke zlepšení vizuálního kontrastu v částečně polarizovaném vodním prostředí. To naznačuje, že existuje určitý vývoj mezi složeným okem larev a dospělců, jelikož každý používá polarizované světlo pro jiné zrakové úkony (Sharkey et al., 2015). I když se ví, že dospělci vážek vnímají polarizované světlo, prací o vnímání polarizovaného světla u larev vážek je velmi málo.

6.4 UV polarizované světlo

Oblasti polarizovaného viditelného spektra jsou červená, zelená a modrá, ale polarizované světlo může být i ultrafialové. Oči vodního hmyzu ho vnímají, a stejně tak i vážky. Během jedné z prací byly zkoumány tři druhy šidélka *Enallagma praevarum, Ischnura denticollis* a *Sympetrum illotum*. Tyto tři druhy šidélek byly vybrány, protože bývají přitahovány umělými povrchy, na kterých se páří. Byly navrženy dva testovací povrchy (jeden s ultrafialovým zářením a druhý s viditelným rozsahem), oba povrchy polarizovaly. Na dno jedné vaničky (dále UVPOL) se dala nerezová lesklá deska bez vody. Druhá vanička (dále VISPOL) nerezovou desku neměla. Dno bylo natřené zelenou barvou a byla naplněna vodou z blízkého jezírka. VISPOL byl polarizován v celém viditelném rozsahu, zatímco v ultrafialovém byl depolarizující. UVPOL měl opačné vlastnosti.



Obr. 9 Průměr a) doba strávena v habitatu b) počet páření
Upraveno a převzato podle Ensaldo- Cardénas et al.,2021

Ischnura denticolis dávala přednost místům s polarizací viditelného rozsahu (obr. 9, levé panely). *Enallagma praevarum* neměla prioritní zájem ani o jeden povrch, ale upřednostňovala VISPOL (obr. 9, prostřední panely). *Sympetrum illotum* vykazoval větší přitažlivost k ultrafialovému světlu, což naznačuje, že má schopnost vnímat ultrafialové polarizované světlo při výběru stanovišť (obr. 9, pravé panely). Tento výzkum nevylučuje možnost vidění ultrafialového polarizovaného světla u *I. Denticolis* ani to, že *S. illotium* není schopné vidět polarizované světlo ve viditelném rozsahu. Jedná se o zjištění, že vážky umí vnímat barvy polarizovaného záření (včetně ultrafialové) a že jej používají při výběru stanoviště. (Ensaldo-Cárdenas et al., 2021).

6.5 Ekologické pasti a znečištění

Organismy v ekosystémech zažívají poškozování přirozeného světla a tmy (Horváth et al., 2009). Longcore a Rich, 2004 to pojmenovali jako „ekologické světelné znečištění“. Jako nový druh znečištění uvedl Horváth et al., 2009 pojem „polarizované světelné znečištění“ (**P**olarized **L**ight **P**ollution – PLP), který se týká horizontálního polarizovaného světla odraženého od umělých materiálů. Dalším znečištěním, s kterým se živočichové mohou setkat je UVPLP (ultrafialové polarizované znečištění), které je běžnou součástí prostředí vytvořeného člověkem (Fraleigh et al., 2021).

Polarizované světelné znečištění, které způsobují umělé povrchy, má škodlivé účinky na zvířata, kdy může docházet ke špatnému posouzení bezpečného a vhodného stanoviště například ke kladení vajíček. Pokud je povrch tmavý a hladký, je pravděpodobnost polarizace větší. Samozřejmě záleží i na polarizovaném světle a úhlu odrazu (Horváth et al., 2009). PLP je celosvětové, jedná se o vedlejší lidský produkt projevující se v okolí průmyslových, stavebních, architektonických či zemědělských objektů (například ropné nádrže, asfaltové silnice nebo karoserie automobilů (Horváth et al., 2014)). V noční formě může pocházet ze světla lampy s UV složkou, která osvětluje umělé materiály (Fraleigh et al., 2021). Pomocí těchto objektů může docházet k úmrtnosti ohroženého vodního hmyzu (Horváth et al., 2014). Organismy si tyto objekty, které jsou vytvořeny lidskou činností vybírají, protože vykazují stejné podněty jako přirozené biotopy. Z toho důvodu je nazýváme ekologickou pastí (Schlaepfer et al., 2002).

Bohužel ani u vážek nejsou polarizované ekologické pasti výjimkou – umělé povrchy, odrážející horizontálně polarizované světlo jsou vážkami mylně považovány za vodní plochu,

kde se páří a kladou vajíčka (Horváth et al., 2009). Polarizace odraženého světla u umělých objektů je často vyšší než u vodních ploch, proto mohou být pro vážky tyto objekty atraktivnější (Horváth et al., 1998).

Bernáth et al., 2001 zkoumal chování vážek nad ropným olejem. Samci vážek často chránili svá území pomocí hlídkovacích letů před vetřelci. Byla spatřena i kopulace mezi páry vážek, létající nad hladinou nebo snažící se naklást vajíčka do ropy. Během toho docházelo k uvíznutí a následnému úmrtí. Mezi uhynulými bylo nalezeno šídlo pestré *Aeshna mixta*, šídlo královské *Anax imperator* a vážka obecná *Sympetrum vulgatum*. Dotýkání se hladiny ropy je typická reakce vážek nad vodní hladinou.

Jiným příkladem může být sameček vážky ploské *Libellula depressa,* který nad zaparkovaným autem vykazoval teritoriální chování jako je hlídkování nebo pronásledování soupeřů. K posedu využíval černý plastový knoflík na konci antény. Několikrát prováděl hlídkové lety jako u přírodních stanovišť (Wildermuth a Horváth, 2005).

Dalším příkladem jsou náhrobní kameny. Pět druhů rodu *Sympetrum* objevujících se na hřbitovech obsazovalo černé náhrobky. Někdy se objevovaly u matně či leskle šedobílých náhrobků, nebo se usazovaly na železném zábradlí v okolí (Horváth et al., 2007). Nepublikované důkazy ukazují, že umělé objekty mohou vážky a obecně vodní hmyz přitahovat i na několik kilometrů daleko od vodních stanovišť (Horváth et al., 2014).

Eliminace PLP by byla vhodná nejen pro vážky, ale i pro ostatní hmyz. Jednalo by se o použití alternativních materiálů, které snižují polarizaci. Například místo hladkých povrchů by se měly využít drsnější povrchy, které odráží světlo s nižšími hodnotami polarizace. Dále by bylo vhodné vyhnout se lesklým tmavým materiálům a použít světlejší, nebo noční venkovní osvětlení nasměrovat mimo budovu, auta či asfalt (Horváth et al., 2009).

7 Závěr

Vážky patří mezi predátory se silně vyvinutým zrakem. Jejich oči patří mezi největší a nejlepší v rámci hmyzu (Dolný a Bárta, 2007). Jejich zorné pole má téměř 360 stupňů (Corbet, 1999) a jejich oči mohou dohlédnout až do vzdálenosti 40 metrů (Žďárek, 2021). Není pochyb, že je zrak pro příslušníky z řádu Odonata jedna z nejdůležitějších schopností, díky které se orientují.

Důležitou roli hraje i skladba složeného oka. Předpokládá se, že buňky ve ventrální sítnici, které vykazují polarizační citlivost má každá vážka jiné. Příkladem může být vážka *Hemicordulia tau,* která má ve ventrální oblasti UV a modré buňky citlivé na polarizované světlo (Laughlin, 1976) a vážka *Sympetrum rubicundulum* s oranžovými buňkami vykazující citlivost na polarizované světlo (Meinertzhagen et al., 1983). To znamená, že každý příslušník z řádu Odonata může polarizované světlo vnímat v různých oblastech spektra, což může ovlivňovat lišící se požadavky na stanoviště (Wildermuth, 1998).

Pomocí zraku dokážou vážky vnímat horizontálně polarizované světlo odražené od vodní hladiny. Tím detekují přítomnost vodní plochy a vybírají si vhodné vodní habitaty (Wildermuth, 1998). Světelné podmínky, barva vody či její průhlednost charakterizuje a ovlivňuje horizontálně odražené polarizované světlo (Bernáth et al., 2002), které napomáhá druhům z řádu Odonata s orientací na dálku v případech, kdy jsou ostatní vodítka (například vodní rostliny, rozměr a tvar vodní plochy) z takové dálky neúčinná (Bernáth et al., 2002; Horváth a Kriska, 2008).

Žijeme v době, kdy je příroda stále více poznamenaná člověkem. To se nevyhýbá ani hmyzu s citlivostí na polarizované světlo. Spousta architektonických, stavebních či zemědělských objektů odráží horizontálně polarizované světlo, díky čemuž jsou vážkami a celkově hmyzem mylně považovány za vodní plochu. Tím dochází k možnému uhynutí nakladených vajíček nebo k úmrtí samotného jedince (Horváth et al., 2014; Horváth, 2009).

Málo prozkoumanou částí je vnímání polarizovaného světla larvami vážek. Během jednoho experimentu bylo zjištěno, že larvy vertikálně polarizované světlo vnímají a pomáhá jim ke zlepšení vizuálního kontrastu ve vodním prostředí (Sharkey et al., 2015). Z tohoto důvodu by si toto téma zasloužilo lepší prozkoumání.

8 Seznam literatury

Askew, R. R. 2004. The Dragonflies of Europe. Harley Books, Colchester, ps.308

Bernáth B., Szedenics G., Molnár G., Kriska G., Horváth G. 2001. Visual ecological impact of shiny black anthropogenic products on aquatic insect: oil reservoirs and plastic sheets as polarized traps for insects associated with water. Archives of Nature Conservation and Landscape Research, 40, 89-109

Bernáth, B., Szedenics, G., Wildermuth, H., Horváth, G., 2002. How can dragonflies discern bright and dark waters from a distance? The degree of polarisation of reflected light as a possible cue for dragonfly habitat selection. Freshwater Biology, 47, 1707–1719.

Berry, R. P., Stange, G., & Warrant, E. J. 2007. Form vision in the insect dorsal ocelli: an anatomical and optical analysis of the dragonfly median ocellus. Vision research, 47, 1394-1409.

Brady, P., Gilerson, A., Kattawar, G., Sullivan, J., Twardowski, M., Dierssen, H., Gao, M., Travis, K., Etheredge, R., Tonizzo, A., Ibrahim, A., Carrizo, C., Gu, Y., Russell, B., Mislinski, K., Zhao, S., Cummings, M., 2015. Open-ocean fish reveal an omnidirectional solution to camouflage in polarized environments. Science, 350, 965–969.

Bybee, S. M., Johnson, K.K., Gering, E. J., Whiting, M. F., Crandall, K. A., 2012. All the better to see you with: a review of odonate color vision with transcriptomic insight into the odonate eye. Organisms Diversity & Evolution, 12, 241–250.

Cartron, L., Darmaillacq, A.-S., Jozet-Alves, C., Shashar, N., Dickel, L., 2012. Cuttlefish rely on both polarized light and landmarks for orientation. Animal Cognition, 15, 591–596.

Cartron, L., Josef, N., Lerner, A., McCusker, S. D., Darmaillacq, A. S., Dickel, L., & Shashar, N. 2013. Polarization vision can improve object detection in turbid waters by cuttlefish. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 447, 80-85.

Corbet, P. S. 1999. Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata. Cornell University Press, Ithaca, ps. 829

Cronin, T. W., Chiou, T. H., Caldwell, R. L., Roberts, N., & Marshall, J. 2009. Polarization signals in mantis shrimps. In Polarization Science and Remote Sensing IV Vol. 7461, 104-113

Csabai, Z., Boda, P., Bernath, B., Kriska, G., & Horváth, G. 2006. A ‘polarisation sun-dial’dictates the optimal time of day for dispersal by flying aquatic insects. Freshwater Biology, 51, 1341-1350.

Davidson, M.W., 2009. Sir David Brewster: Microscopy: Kaleidoscope, Stereoscope, Polarized Light. Laboratory Medicine, 40, 563–564.

Dolný, A., Bárta, D. (eds.), 2007. Vážky České republiky: ekologie, ochrana a rozšíření = The Dragonflies of the Czech Republic. Český svaz ochránců přírody, Vlašim, ps. 670

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

Emery, W., & Camps, A. 2017. Basic electromagnetic concepts and applications to optical sensors. Introduction to Satellite Remote Sensing, 43-83.

Ensaldo-Cárdenas, A.S., Rocha-Ortega, M., Schneider, D., Robertson, B.A., Córdoba-Aguilar, A., 2021. Ultraviolet polarized light and individual condition drive habitat selection in tropical damselflies and dragonflies. Animal Behaviour, 180, 229–238.

Fraleigh, D.C., Heitmann, J.B., Robertson, B.A., 2021. Ultraviolet polarized light pollution and evolutionary traps for aquatic insects. Animal Behaviour, 180, 239–247.

French, S.K., McCauley, S.J., 2018. Canopy cover affects habitat selection by adult dragonflies. Hydrobiologia, 818, 129–143.

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, E1247–E1256.

Greif, S., Borissov, I., Yovel, Y., Holland, R.A., 2014. A functional role of the sky's polarization pattern for orientation in the greater mouse-eared bat. Nature communications, 5, 4488.

Hanel, Lubomír., Zelený, Jiří., 2000. Vážky (Odonata): výzkum a ochrana, Český svaz ochránců přírody, základní organizace Vlašim, Vlašim, ps. 240

Hegedüs, R., Szél, G., & Horváth, G. 2006. Imaging polarimetry of the circularly polarizing cuticle of scarab beetles (Coleoptera: Rutelidae, Cetoniidae). Vision Research, 46, 2786-2797.

Horváth, G., & Varjú, D. 1997. Polarization pattern of freshwater habitats recorded by video polarimetry in red, green and blue spectral ranges and its relevance for water detection by aquatic insects. Journal of Experimental Biology, 200, 1155-1163.

Horváth, G., 1995. Reflection-polarization patterns at flat water surfaces and their relevance for insect polarization vision. Journal of Theoretical Biology, 175, 27–37.

Horváth, G., Bernáth, B., & Molnár, G. 1998. Dragonflies find crude oil visually more attractive than water: multiple-choice experiments on dragonfly polarotaxis. Naturwissenschaften, 85, 292-297.

Horváth, G., Kriska, G., 2008. Polarization vision in aquatic insects and ecological traps for polarotactic insects., in: Lancaster, J., Briers, R.A. (eds.), Aquatic Insects: Challenges to Populations. CAB International, Oxfordshire, pp. 204–229.

Horváth, G., Kriska, G., Malik, P., Robertson, B., 2009. Polarized light pollution: a new kind of ecological photopollution. Frontiers in Ecology and the Environment, 7, 317–325.

Horváth, G., Kriska, G., Robertson, B., 2014. Anthropogenic Polarization and Polarized Light Pollution Inducing Polarized Ecological Traps, in: Polarized Light and Polarization Vision in Animal Sciences, Second Edition. pp. 443–513.

Horváth, G., Malik, P., Kriska, G., Wildermuth, H., 2007. Ecological traps for dragonflies in a cemetery: The attraction of Sympetrum species (Odonata: Libellulidae) by horizontally polarizing black gravestones. Freshwater Biology 52, 1700–1709.

Horváth, G., Varjú, D., 2004. Polarized light in animal vision: polarization patterns in nature. Springer, Berlin ; New York, ps. 447

Chiou, T.-H., Kleinlogel, S., Cronin, T., Caldwell, R., Loeffler, B., Siddiqi, A., Goldizen, A., Marshall, J., 2008. Circular Polarization Vision in a Stomatopod Crustacean. Current Biology, 18, 429–434.

Chipman, R.A., Lam, W.S.T., Young, G., 2018. Polarized Light and Optical Systems. CRC Press, ps. 1036

Können, G.P., 1985. Polarized light in nature. Cambridge Univ. Press, Cambridge, ps. 172.

Kriska, G., Bernáth, B., Farkas, R., Horváth, G., 2009. Degrees of polarization of reflected light eliciting polarotaxis in dragonflies (Odonata), mayflies (Ephemeroptera) and tabanid flies (Tabanidae). Journal of Insect Physiology, 55, 1167–1173.

Kriska, G., Bernáth, B., Horváth, G., 2007. Positive polarotaxis in a mayfly that never leaves the water surface: Polarotactic water detection in *Palingenia longicauda* (Ephemeroptera). Die Naturwissenschaften, 94, 148–54.

Lancer, B. H., Evans, B. J. E., & Wiederman, S. D. 2020. The visual neuroecology of anisoptera. Current Opinion in Insect Science, 42, 14-22.

Land, M. F., & Nilsson, D. E. 2012. Animal eyes. OUP Oxford, ps. 271

Land, M., 1997. Visual Acuity in Insects. Annual review of entomology, 42, 147–77.

Lao, S., Robertson, B.A., Anderson, A.W., Blair, R.B., Eckles, J.W., Turner, R.J., Loss, S.R., 2020. The influence of artificial light at night and polarized light on bird-building collisions. Biological Conservation, 241, 108358.

Laughlin, S., 1976. The sensitivities of dragonfly photoreceptors and the voltage gain of transduction. Journal of Comparative Physiology, 111, 221–247.

Lehmann, A.W., Nüß, J.-H., Nüß, R.I., 2015. Libellen: Bestimmungsschlüssel für Nord- und Mitteleuropa, 6. Auflage. ed. Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung, Göttingen, ps. 130

Lekner, J. 1999. Reflection by uniaxial crystals: polarizing angle and Brewster angle. JOSA A, 16, 2763-2766.

Longcore, T., & Rich, C. 2004. Ecological light pollution. Frontiers in Ecology and the Environment, 2, 191-198.

Mathejczyk, T.F., Wernet, M.F., 2017. Sensing Polarized Light in Insects, in: Oxford Research Encyclopedi of Neuroscience.

Mäthger, L. M., Lohmann, K. J., Limpus, C. J., & Fritsches, K. A. 2011. An unsuccessful attempt to elicit orientation responses to linearly polarized light in hatchling loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*). Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 366, 757-762.

Meinertzhagen, I., Menzel, R., Kahle, G., 1983. The identification of spectral receptor types in the retina and lamina of the dragonfly *Sympetrum rubicundulum*. Journal of Comparative Physiology, 151, 295–310.

Menzel, R., Snyder, A., 1974. Polarised light detection in the bee, *Apis mellifera*. Journal of Comparative Physiology, 88, 247–270.

Meyer-Rochow, V., 2014. Polarization Sensitivity in Reptiles, in: Polarized Light and Polarization Vision in Animal Sciences, Second Edition. pp. 265–273.

Nag, N., Sasidharan, S., Saudagar, P., Tripathi, T., 2023. Chapter 1 - Fundamentals of spectroscopy for biomolecular structure and dynamics, in: Saudagar, P., Tripathi, T. (eds.), Advanced Spectroscopic Methods to Study Biomolecular Structure and Dynamics. Academic Press, pp. 1–35.

Nilsson, D.-E., Warrant, E.J., 1999. Visual discrimination: Seeing the third quality of light. Current Biology, 9, R535–R537.

Noveles Flamarique, I., Hawryshyn, C.W., 1998. Photoreceptor types and their relation to the spectral and polarization sensitivities of clupeid fishes. Journal of Comparative Physiology A, 182, 793–803.

Obenberger, J., n.d. Entomologie. [Díl] 1, Anatomie, morfologie a embryologie hmyzu, 1952. Přírodovědecké vydavatelství, Praha, ps. 869

Reppert, S.M., Zhu, H., White, R.H., 2004. Polarized Light Helps Monarch Butterflies Navigate. Current Biology, 14, 155–158.

Sharkey, C. R., Partridge, J. C., & Roberts, N. W. 2015. Polarization sensitivity as a visual contrast enhancer in the Emperor dragonfly larva, *Anax imperator*. Journal of Experimental Biology, 218, 3399-3405.

Shashar, N., Johnsen, S., Lerner, A., Sabbah, S., Chiao, C.-C., Mäthger, L.M., Hanlon, R.T., 2011. Underwater linear polarization: physical limitations to biological functions. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 366, 649–654.

Sherk, T. E., 1978a. Development of the compound eyes of dragonflies (Odonata). III. Adult compound eyes. Journal of Experimental Zoology, 203, 61–80.

Sherk, Truman E., 1978b. Development of the compound eyes of dragonflies (Odonata). II. Development of the larval compound eyes. Journal of Experimental Zoology, 203, 47–59.

Schlaepfer, M.A., Runge, M.C., Sherman, P.W., 2002. Ecological and evolutionary traps. Trends in Ecology & Evolution, 17, 474–480.

Schwind, R. 1984. Evidence for true polarization vision based on a two-channel analyser system in the eye of the water bug, *Notonecta glauca*. Journal of Comparative Physiology A 154, 53–57

Schwind, R. 1995. Spectral regions in which aquatic insects see reflected polarized light. Journal of Comparative Physiology A, 177, 439–448.

Temple, S.E., Pignatelli, V., Cook, T., How, M.J., Chiou, T.-H., Roberts, N.W., Marshall, N.J., 2012. High-resolution polarisation vision in a cuttlefish. Current Biology, 22, R121–R122.

Wehner, R. 2001. Polarization vision–a uniform sensory capacity? Journal of Experimental Biology, 204, 2589-2596.

Wehner, R., 2003. Desert ant navigation: how miniature brains solve complex tasks. Journal of Comparative Physiology A, 189, 579–588.

Wildermuth H. & Horváth G. 2005. Visual deception of a male *Libellula depressa* by the shiny surface of a parked car (Odonata: Libellulidae). International Journal of Odonatology, 8, 97-105.

Wildermuth, H., 1998. Dragonflies Recognize the Water of Rendezvous and Oviposition Sites by Horizontally Polarized Light: A Behavioural Field Test. Naturwissenschaften, 85, 297–302.

Žďárek, J., 2021. Ohroženi hmyzem? neobvyklá setkání po 40 letech, Vydání první. ed. Academia, Praha, ps. 527