

**ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE  
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ**



**VÝSKYT, EKOLOGIE A OCHRANA VÁŽEK  
(ODONATA) V ANTROPOGENNĚ OVLIVNĚNÝCH  
BIOTOPECH**

**TEZE DISERTAČNÍ PRÁCE**

**AUTOR PRÁCE: Mgr. Filip Harabiš**

**VEDOUCÍ PRÁCE: doc. Mgr. Jan Růžička, Ph.D**

**2009**



## Obsah

<b>1</b>	<b>ÚVOD.....</b>	<b>- 2 -</b>
<b>2</b>	<b>VLASTNÍ TEZE .....</b>	<b>- 4 -</b>
2.1	VÁŽKY A FRAGMENTACE KRAJINY, TEORIE METAPOPULACÍ .....	- 4 -
2.2	HABITAT SELECTION A EKOLOGICKÁ PAST .....	- 11 -
2.3	ŠÍŘKA EKOLOGICKÉ NIKY A ANTROPOGENNÍ OHROŽENÍ .....	- 17 -
2.3.1	<i>Rozptylové schopnosti vážek.....</i>	<i>- 19 -</i>
2.3.2	<i>Změna distribuce, posuny areálu.....</i>	<i>- 22 -</i>
2.3.3	<i>Hypsometrické rozšíření .....</i>	<i>- 23 -</i>
2.3.4	<i>Areál výskytu.....</i>	<i>- 23 -</i>
2.3.5	<i>Šířka ekologické niky .....</i>	<i>- 24 -</i>
2.3.6	<i>Habitatová specifita larev a distribuce vhodných biotopů .....</i>	<i>- 24 -</i>
2.3.7	<i>Zimující stádium .....</i>	<i>- 25 -</i>
2.3.8	<i>Fenologie .....</i>	<i>- 26 -</i>
2.3.9	<i>Velikost těla.....</i>	<i>- 27 -</i>
2.4	OCHRANA A MANAGEMENT .....	- 28 -
2.4.1	<i>Vážky jako bioindikátory .....</i>	<i>- 28 -</i>
2.4.2	<i>Vážky jako deštníkový druh?.....</i>	<i>- 29 -</i>
2.4.3	<i>Biomonitoring vážek .....</i>	<i>- 30 -</i>
2.4.4	<i>Rekultivace – nová hrozba? .....</i>	<i>- 32 -</i>
<b>3</b>	<b>LITERATURA.....</b>	<b>- 34 -</b>

# 1 Úvod

V důsledku stále zvyšujícího se antropogenního vlivu, byla v rámci celé západní a střední Evropy nenávratně zničena nebo degradována řada vodních biotopů. S likvidací vhodných biotopů a fragmentací krajiny byla řada vodních bezobratlých vázaných na specifické podmínky prostředí vytlačena z původních biotopů a přežívá jen jako několik izolovaných v prostoru roztroušených populací. Restriktivní opatření se ve většině případů ukázala jako zcela neúčinná, což poukazuje na nutnost aplikace metod aktivního managementu. Hlavní devízou tohoto přístupu je ochrana vhodných biotopů na základě informací získaných dlouhodobým biomonitoringem. Stále zde ale existuje velký handicap nedostatku informací a vhodné metodiky, která by pomohla zvrátit negativní trend úbytku vodních živočichů.

Vliv působení člověka na přírodní biotopy je značný a dnes jen těžko najdeme v celé centrální Evropě biotop bez antropogenního vlivu. Negativní vliv těžby uhlí na krajinu je nesporný. V přímém důsledku těžby však vzniká celé spektrum biotopů, které mohou, pokud jsou ponechány volnému procesu sukcesního vývoje, představovat vhodné útočiště i pro silně ohrožené druhy. Dokladem toho mohou být nálezy bezobratlých na Karvinsku, kde na důlních poklesech byli objeveni raci *Astacus leptodactylus* Eschscholtz, 1823 a *Astacus astacus* (Linnaeus, 1758) či škeble *Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758) (ĎURIŠ & DOLNÝ 2001, ĎURIŠ & HORKÁ 2001) a také bohatá odonatofauna. Bylo zde objeveno 49 druhů vážek (BÁRTA et al. 2006), včetně kriticky ohroženého druhu *Libellula fulva* (Müller 1764), u něhož zde byl prokázán jediný recentní autochtonní výskyt tohoto druhu v České republice (MATĚJKA & DOLNÝ 2004). Právě vážky splňují mnoho kritérií, podle kterých je možno hodnotit stav vodních biotopů z pohledu vodních bezobratlých, nikoliv z pohledu člověka. Mnoho záchranných programů ztroskotalo právě na předpokladu, že na první pohled vhodně rekultivované biotopy nebyly pro druhy, pro které byly určeny, dostatečně atraktivní.

Skutečnost, že se celá řada celoevropsky ohrožených druhů vážek s vyhraněnými habitatovými nároky vyskytuje v oblastech silně zasažených těžební průmyslem, naznačuje, že na první pohled zřetelné indicie nemusí vysvětlovat výskyt/absenci druhu na lokalitě. Právě z tohoto důvodu mohou být poznatky, získané studiem populační

ekologie vážek v “extrémních“ těžbou zasažených biotopech velice cenné. Zároveň však existují i značné rozdíly ve vlastnostech prostředí, mezi přírodními a antropogenně pozmeněnými biotopy. Jednou z nejvýznamnějších je určitě dynamika změn krajiny a s tím spjatá vysoká meziroční proměnlivost faktorů prostředí. Zatímco řada přirozených vodních biotopů zůstává z hlediska větších sukcesních změn několik dekád prakticky beze změny (např. rašeliniště), antropogenně ovlivněné biotopy vykazují vysokou (až meziroční) proměnlivost jednotlivých fází v rámci sukcesního cyklu. Dynamika sukcesního vývoje je tedy zásadní faktor, díky kterému můžeme vysvětlit vysokou diverzitu vážek na těchto biotopech, je paradoxně také největším ohrožením těchto populací, pomineme-li ohrožení v podobě přímých lidských zásahů. Zároveň se nám tak naskytla jedinečná příležitost sledování proměnlivosti populační dynamiky a její vztah ke změnám abiotických i biotických faktorů.

**Cíl výzkumu:** Provést biomonitoring vybraných “naturových“ druhů na vybraných lokalitách a na základě statistického modelování získat maximum informací pro budoucí management ochrany druhů.

*Dílčí cíle:*

1. Na základě sledování populační dynamiky těchto druhů stanovit rizika a zásadní faktory, které ji ovlivňují.
2. Sjednotit metodiku monitoringu aplikovatelnou pro určitý druh, tak aby získaná data byla porovnatelná.
3. Na základě získaných informací díky dostupným prostředkům navrhnout opatření nezbytná pro účinný dlouhodobý management ochrany druhů.

**H<sub>1</sub>:** Vodní biotopy, které vznikly v důsledku důlní těžby, mohou poskytovat vhodné podmínky i pro habitatové specialisty, proto je výskyt “naturových“ druhů na těchto lokalitách pravděpodobný.

**H<sub>2</sub>:** Důlní těžbou vzniklé vodní biotopy představují atraktivní biotopy i pro “naturové“ druhy vážek. Ve skutečnosti se však jedná o ekologické pasti a populace těchto druhů zde nemohou dlouhodobě existovat.

**H<sub>3</sub>:** V důsledku silně negativních antropogenních zásahů do krajiny, je trend úbytku vhodných lokalit habitatových specialistů (mezi něž patří i “naturové“ druhy). Biotopy vzniklé v důsledku důlní těžby, neposkytují zcela ideální podmínky, představují však jedny z posledních refugií těchto druhů.

## 2 Vlastní teze

### 2.1 Vážky a fragmentace krajiny, teorie metapopulací

Jednou z obecných vlastností krajiny je její různorodost (heterogenita). Člověk celou škálou svého působení ji však v krátké době dokázal pozměnit natolik, že z ní vymizela řada prvků, které původní “přirozenou” heterogenitu tvořily. Každý druh, zejména pak habitatový specialista, je vázán na určitý typ prostředí a právě díky různorodosti krajiny je pravděpodobnost, že se někde vyskytuje vhodný biotop, mnohem vyšší, než je tomu v krajině pozměněné.

Druhý princip, který s tím úzce souvisí, představují omezené disperzní schopnosti jednotlivých druhů. Tím, že se krajina fragmentovala na velké plochy, mezi nimiž se vyskytuje několik heterogenních prvků, se výrazně zvýšila vzdálenost mezi vhodnými, či potenciálně vhodnými fragmenty (= biotopy). Přesto si ale řada druhů našla způsob (nebo už tuto adaptaci měla), jakým v takovémto prostředí dlouhodobě přežít. Na začátku šedesátých let minulého století se objevily jednoduché populační modely, které se snažily tento způsob vysvětlit. Když přišla na svět myšlenka **teorie ostrovní biogeografie** (MACARTHUR & WILSON 1963), znamenalo to velký průlom v oblasti populační ekologie.

Podstatou této teorie je představa, že jednotlivé ostrovy mohou být z pevniny osídlovány rozdílně, a to zejména v závislosti na velikosti a vzdálenosti těchto ostrovů od pevniny. Ostrovem nemusíme chápat jen ostrovy v úplném slova smyslu, ale také ostrůvky v rámci pevniny, izolované biotopy. V praxi se ale ukázalo, že skutečnost je mnohem komplikovanější a na základě tohoto modelu není možné vysvětlit četné reálné jevy, jednoduše řečeno model zaostává za realitou. Populační dynamika se vyznačuje, jak už její název naznačuje, neustálými změnami v prostoru a čase, její nedílnou součástí jsou rovněž lokální extinkce a osídlování nových biotopů. Přesně tyto aspekty vzal v úvahu ve své **teorii klasických metapopulací** (LEVINS 1969). Jako metapopulaci popisuje jakousi populaci nestálých lokálních populací, obývajících nespojitě plošky životního prostředí.

**Levinskův model klasických metapopulací**

$$\frac{dP}{dt} = -Pe + P(1 - P)c$$

$$P = 1 - \frac{e}{c}$$

$P$  - procento obsazených “ostrovů”

$e$  - rychlost extinkce

$c$  - rychlost kolonizace

Klasická metapopulace funguje, stejně jako “běžné populace smrtelných jedinců”, tedy jako rovnováha mezi mortalitou (lokálních extinkcí) a přísunem nových jedinců (natalita + rekolonizace = vznik nových populací na neokupovaných ploškách). Ve své podstatě popisuje jakousi “populaci populací”. Je zajímavé, že se tento model velice podobá modelu šíření nakažlivých chorob v epidemiologii (HANSKI 1999), kde prázdné plošky představují nenakažení jedinci. Levinskův model klasických metapopulací však funguje pouze pro ideální metapopulace. Nebere totiž v úvahu kvalitu a heterogenitu, ale také různou propojenost jednotlivých plošek.

Tyto nedostatky se snaží vyřešit řada konceptů a modelů Levinových následovníků. Nejedná se již o čistě teoretické modely, ale o modely orientované na určité taxonomické skupiny organismů, vycházející z empirických dat. Největšího rozvoje metapopulačních modelů bylo dosaženo v lepidopterologii (BAGUETTE 2004, HANSKI 1999, HANSKI & GILPIN 1997, HANSKI & OVASKAINEN 2003), ale i metapopulační ekologii jiných skupin.

V poslední době se stále více objevují studie pracující s modelovými populacemi neexistujících organismů (JANSEN & VITALIS 2007). Základním principem a zároveň nespornou devízou tohoto přístupu je možnost sledovat reakci modelových populací na změnu jednotlivých faktorů prostředí a předcházet tak reálným ohrožením. Ačkoliv se při vývoji metapopulačních modelů udělal velký pokrok, stále nejsou schopny odrážet realitu komplexně ve všech ohledech, jsou totiž schopny simulovat jen vybrané mechanismy ovlivňující populační dynamiku.

Existuje nejméně šest zásadních mechanismů vztahujících se k řízení populační dynamiky. Autoři HOLYOAK & RAY (1999) zdůrazňují, že se jedná zejména o procesy:

- A) Prostorová nezávislost (spatial independence), tedy nízká korelace mezi procesy a podmínkami na jednotlivých ploškách ovlivňující jednotlivé populace.
- B) Dynamický stav mezi extinkcí a rekolonizací (extinction-recolonization dynamics), tedy již dříve zmíněný zásadní předpoklad Levinovi klasické metapopulace.
- C) Efekt záchrany (rescue effect) – proces, který snižuje riziko extinkce tím, že „slabé“ populace jsou doplňovány ze zdrojové populace. Tento proces je ovlivněn zejména velikostí a dostupností zdrojové populace (včetně její dynamiky) a rozptylových schopností druhu.
- D) Efekt velikosti populace (population size effect) – vychází z předpokladu, že větší populace nesou nižší riziko extinkcí (mimo jiné díky demografické stochasticitě) a stávají se tak zdrojovými populacemi pro menší populace.
- E) Vliv specifity habitatu na demografii (habitat-specific demography), která vyplývá z rozdílnosti kvalit jednotlivých plošek ovlivňující demografické procesy (růst populace apod.) probíhajících na nich.
- F) Demografie vyvolaná změnou habitatu (demography induced by habitat turnover) – vznik nových vhodných habitatů vyvolaný změnou prostředí (např. disturbancí).

Navíc se zde uplatňují interspecifické a intraspecifické interakce. U vážek se jedná především o predaci, a to jak na dospělé, tak zejména na larvální stádia (CASE et al. 2005, MCCAULEY 2007). Řada faktorů navíc může působit synergicky (GONZALEZ & HOLT 2002) a efekt některých faktorů dosud není zcela objasněn. Příkladem za všechny může být habitat selection, tedy postup, jakým si imága vybírají habitat pro následnou ovipozici. Tomuto principu bude věnována pozornost dále.

V současnosti se otevírají nové možnosti, zaváděním nových postupů a poznatků z jiných odvětví biologie, a to zejména molekulární biologie a genetiky. Zdokonalování metapopulačních modelů přispívá k jejich aplikaci zejména pro potřeby managementu ochrany (AKÇAKAYA 2000, AKÇAKAYA et al. 2004, HANSKI 1999, SHTICKZELLE & BAGUETTE 2004, SHTICKZELLE et al. 2005). Díky tomu, že



dokáží na základě empirických dat simulovat metapopulační dynamiku několika následujících generací a umožňují odhalit “slabá místa“ v síti lokálních populací, která by mohla vést až k zániku celé metapopulace nebo dokonce i druhu.

Z hlavní myšlenky klasického Levinsova modelu metapopulací (ale hlavně z teorie ostrovní biogeografie) vychází také využití tzv. **krajiných prvků** (landscape indices), které by měly být jakýmsi funkčním spojením nároků jednotlivých organismů v prostoru krajiny. Ve spojení s nástroji GIS tak dostal celý obor krajinné ekologie úplně jiný rozměr. Velice dobře je tímto způsobem možné modelovat vliv prostorové heterogenity na jednotlivé druhy, zejména pokud známe jejich schopnosti a omezení šíření v prostoru (rozptyl). Často se však zapomíná na řadu omezení těchto krajiných prvků, zejména potom vlivu prostorového měřítka a uvědomění si řady dynamických procesů, díky kterým mohou být tyto prvky nesprávně interpretovány. Patrně nejvíce se organismů dotýká fakt, že řada analýz nebere v potaz často velice odlišnou odpověď organismů na změny prostoru = biotopu (LI & WU 2004).

V České republice se koncepce územních systémů ekologické stability (ÚSES) dokonce dostala do Zákona č. 114/92 Sb. o ochraně přírody a krajiny. Stejně jako modely na bázi krajiných prvků využívá i tato koncepce modelu ostrovní biogeografie a přejímá i jeho slabiny. Řadou autorů (ČÍŽEK & KONVIČKA 2005) odsuzovaná koncepce biocenter (ostrovy) a biokoridorů (migrační cesty) se stává nefunkční ve svém principu již při své realizaci. Velkým problémem celé koncepce ÚSES a v podstatě i celé ochrany přírody v České republice je skutečnost, že za preferované stálé (klimaxové) společenstvo je považován jedině lesní biotop. Pro řadu druhů je ale les právě tím neprůchodným krajinným prvkem, jakým je pro jiné dálnice. Kromě toho se dá konstatovat, že disperzní omezení druhů ve fragmentované krajině jsou sice zásadním problémem, propojením izolovaných fragmentů můžeme výrazně posílit konkurenci z pohledu disperze zdatnějšího druhu.

Navíc se ukazuje, že i když je propojenost mezi jednotlivými ploškami vysoká, může to vést k vysokým fluktuacím v populační dynamice těchto druhů na jednotlivých ploškách a dokonce až k zániku celé metapopulace (EARN et al. 2000, MOLOFSKY & FERDY 2005). V podstatě se ukázalo, že metapopulace s vyváženým propojením jsou schopny přežít déle, než populace s vysokým přísunem jedinců (maximálním propojením). Určitá míra izolovanosti jednotlivých plošek je tedy žádoucí. Nadměrný

přísun jedinců často způsobuje rozkolísanost populační dynamiky (zejména zvýšenou intraspecifickou konkurencí), která je příčinou zmíněné nestability.

Poměrně dlouho se již zabýváme (meta)populacemi a tak trochu jsme se vyhýbali zásadní a z pohledu této práce klíčové otázce: „Vyskytují se ale vůbec vážky v metapopulacích?“

Je to heterogenita přírody, která, ať už prostorová (heterogenita habitatů zahrnující vliv fyzikálních i biotických faktorů) nebo časová, vztahující se zejména k povětrnostním vlivům a počasí, se vyskytuje ve všech biotopech planety Země. A sladkovodní biotopy se vyznačují vysokou heterogenitou a tím i vysokou dynamikou. Neadaptované organismy by zde nemohly dlouhodobě existovat (ANDREWARTHA & BIRCH 1954). Jak si dále ukážeme, existuje řada důkazů toho, že populace mnoha druhů vodního hmyzu, vážky nevyjímaje, skutečně tvoří systémy propojených populací, tedy metapopulací (CAUDILL 2003, MCCAULEY 2007, PURSE et al. 2003). Tento předpoklad však platí pouze pro ty organismy (nebo jednotlivá stádia), u nichž existuje stálá vazba na biotop.

Velice podstatný aspekt úzce spojeným s teorií metapopulací se pokouší vysvětlit **teorie source-sink** (doslova teorie zdroje a propadu).

Zásadní vliv na metapopulační dynamiku mají heterogenita a rozdíly v habitatové kvalitě plošek. Skutečnost, že daná habitatová ploška poskytuje pro daný druh méně vhodné podmínky, se určitě projeví na populační dynamice druhu na dané plošce. Stručně řečeno, sníží se poměr natality ve vztahu k mortalitě. V některých případech však některé populace mohou být i ztrátové (mortalita > natalita). Takovéto ztrátové (sink) populace nemohou dlouhodoběji existovat bez přísunu imigrantů ze zdrojových (source) populací, kde je mortalita jedinců nižší než natalita (DIAS 1996, PULLIAM 1988). Díky svému významu se tato teorie stala nedílnou součástí metapopulační teorie a byla jedním z základních rozdílů od Levinsovi teorie klasických metapopulací.

Jedním z hlavních předpokladů spočívá v tom, že ztrátové populace jsou úzce závislé na přísunu jedinců ze zdrojových plošek a tím i na populační dynamice na zdrojových ploškách. Není však vyloučeno, že se původně ztrátová populace nemůže změnit na zdrojovou (např. nastolením vhodnějších podmínek). Z hlediska významu jsou zdrojové populace podstatně důležitější, než ztrátové populace. Ztrátové populace

se většinou vyskytují na okraji areálu celé metapopulace a mohou sloužit jako “přestupní stanice“ pro osídlení dosud prázdných plošek s vhodnými podmínkami.

Jako klíčová schopnost zdrojových plošek je brána schopnost produkovat potomstvo (natalita). U celé řady organismů, vážky nevyjímaje, se imaturní jedinci, těsně po vylíhnutí šíří do okolí, snižuje se tak interspecifická konkurence. Důležité je si uvědomit, že velice významnou vlastností plošek není jen produkce, ale také schopnost přijímat nové (zejména imaturní) jedince (HASTINGS & BOTSFORD 2006). Opomíjený bývá také fakt, že jedinci vázaní na jednu plošku nejsou dostupní pro ostatní plošky (HEINZ et al. 2006).

Pokud je kapacita plošek celé metapopulace naplněna, neexistují žádné neobsazené vhodné niky. Taková metapopulace stagnuje a je více náchylná riziku extinkce. Velmi nečekané poznatky přináší model (SOLÉ et al. 2004), který se snaží objasnit vliv fragmentace na biodiverzitu. Po překročení určité kritické hranice dochází na základě principu trade-off mezi kolonizací a extinkcí k rapidnímu poklesu biodiverzity i při relativně nízké ztrátě plošek. Tento jev byl reálně zaznamenán při několika studiích diverzity v tropických deštných lesech. Dalším nečekaným výsledkem byla skutečnost, že na základě zmíněného modelu, to byly druhy s nejvyšší disperzní schopností, které by vyhynuly jako první. Tento jev ve své podstatě popírá základní předpoklady využívané v praktické ochraně přírody a může být vysvětlením ohrožení některých druhů.

Experimentálně bylo zjištěno, že neobsazené vhodné plošky mohou být významné jako plošky obsazené. Některé modely dokonce naznačují, že za určitých podmínek může dlouhodobě existovat i metapopulace složená pouze z jednotlivých sink populací, pokud existuje dostatek vhodných neobsazených plošek (JANSEN & YOSHIMURA 1998). Proč se ale některé populace vyskytují i na méně vhodných (propadových) ploškách?

Vysvětlení bývá většinou zcela jednoduché. Jedná se buď o jedince vytlačené konkurenčním, predčním, či jiným interakčním tlakem z plošek s lepšími podmínkami. Nebo se na propadové plošky dostali pasivním rozptylem po narození (viz. rozptyl) či se jednoduše nemohou dostat na vhodné plošky díky nějaké bariéře (nejčastěji vzdálenosti). Druhý případ už na první pohled nemusí být tak zjevný, jeho podstata souvisí zejména s konkurenčním tlakem. Aby jedinci unikli vysokému konkurenčnímu

tlaku, volí cestu hledání nového habitatu, dochází tak k rozptylu a hledání nového biotopu, proces výběru vhodného habitatu nemusí být vždy bezchybný (více princip ekologické pasti).

**Souhrn:** Fragmentace je základní vlastností prostorového uspořádání (heterogenity) krajiny a určitá míra heterogenity je žádoucí. V důsledku přímého i nepřímého působení člověka však dochází k nadměrné fragmentaci krajiny, která je příčinou úbytku řady druhů. Experimentálně byla zjištěna celá řada příkladů jejího negativního působení na organismy (DEBINSKI & HOLT 2000, HENLE et al. 2004). Výskyt druhů v metapopulacích není reakcí na zvyšující se fragmentaci krajiny, ale je efektivní životní strategií druhů vázaných na specifické spektrum biotopů, které jsou rozloženy nerovnoměrně v krajině. Tato strategie umožňuje přežívání populací i ve značně fragmentované krajině a umožňuje oddálit riziko extinkce a překročení kritické hranice Alleeho efektu. Tedy bodu, kdy v důsledku fragmentace dochází k nevratnému propadu do celé populace extinkčního víru. Modelování metapopulační dynamiky se stále více uplatňuje v aplikované ochraně ohrožených druhů.

## 2.2 Habitat selection a ekologická past

Metapopulační modely ale dosud nepočítají s jedním často velice významným jevem (DIFFENDORFER 1998). Vezmeme-li si dvě populace na počátku se zcela totožnými populačně-ekologickými charakteristikami na stejném území, i v tomto případě může jedna populace prosperovat (růst) a druhá být ohrožena extinkcí.

Vysvětlení přináší **habitat selection**, tedy způsob jakým daný druh posuzuje kvalitu budoucího habitatu, jinak řečeno způsob, jakým od sebe rozpoznává sink a source plošky (KOKKO & SUTHERLAND 2001). Chceme-li blíže pochopit význam habitat selection na fitness a přežívání celé populace, musíme si uvědomit, že každý biotop v sobě skrývá řadu faktorů (ať už abiotických, či biotických), které mohou hrát významnou roli pro populační dynamiku druhu (REMEŠ 2000). Vezmeme-li v úvahu omezení smyslů, nezbyvá těmto druhům nic jiného, než hodnotit kvalitu biotopu na základě několika zásadních podnětů (WILDERMUTH 1994). Měli bychom také vzít v úvahu, že druhy pronikají na nové lokality s evolučně selektovaným přizpůsobením (adaptací) na podmínky lokality předešlé, proto se snaží nalézt biotopy co nejvíce podobné těm předchozím. Naplnit tuto podmínku je díky omezené disperzní schopnosti jednotlivých druhů a člověkem vyvolanými změnami krajiny stále více obtížné (REMEŠ 2000).

Vážky jsou semiakvatickou skupinou hmyzu se silnou vazbou larválních stádií na vodní prostředí (CORBET 1999). Stádiem, které se aktivně podílí na disperzi, jsou tedy dospělci. Ačkoliv je známa schopnost larev aktivní disperze na krátké vzdálenosti podél gradientu vlhkosti (PIERSANTI et al. 2007), hlavním kritériem úspěšnosti habitat selection je výběr místa pro ovipozici nikoliv přežívání larev (WILDERMUTH 1994).

Řada skupin, zejména vodního hmyzu využívá jako nástroj habitat selection percepci polarizovaného světla (HORVÁTH et al. 1998, SCHWIND 1995, HORVÁTH & SCHWIND 1993). Toto lidskému oku skryté světlo umožňuje vážkám, stejně jako jiným skupinám hmyzu, získávat informace o kvalitě biotopu i na poměrně velké vzdálenosti. K lineární polarizaci světla dochází odrazem od vodní hladiny, výsledkem je horizontálně polarizované světlo. Každá retikulární buňka omatidií reaguje zvláště na světlo přicházející v různých rovinách, přičemž úplně polarizované světlo přichází ve

dvou na sebe kolmých rovinách (WATEMAN & HORCH 1966). Dominantním smyslovým orgánem vážek je zrak (CORBET 1999), proto je způsob habitat selection považován za nejvíce využívaný. WILDERMUTH (1994) popisuje ve svém filter modelu způsob, jakým k samotnému habitat selection dochází.

Tento proces rozděluje do 3 fází v závislosti na vzdálenosti (výšce letu) jedince od potenciálně vhodného biotopu. Jeho princip by se dal v podstatě srovnat s principem, na kterém jsou navrženy GIS zobrazovací programy, nejprve se jedinec soustředí na širší souvislosti a postupně se zaměřuje na menší a menší detaily. Jedinec se nejprve zaměřuje na výběr vhodného biotopu (vodní plochy), ve druhé fázi se zaměřuje na tu část biotopu, která by byla vhodná pro ovipozici. Ve třetí fázi dochází k výběru samotného místa (mikrohabitatu) např. stonku rostliny. WILDERMUTH (1994) předpokládá, že ve všech třech fázích výběru habitatu se uplatňují vizuální vjemy, pouze při poslední fázi se uplatňují olfaktorické- a termo- senzory uložené na tykadlech (WAAGE 1987). Detekce polarizovaného světla tedy může sloužit k zjišťování přítomnosti vodních ploch i na velké vzdálenosti (BERNÁTH et al. 2002), jak ale vážky posuzují kvalitu potenciálního habitatu?

Jak už bylo dříve zmíněno, každý druh má své specifické nároky na biotop, každý druh obývá **specifickou niku** (niche specialization). Biotop je ale tvořen velkým množstvím abiotických i biotických charakteristik měnících se v čase, proto je proces habitat selection velice komplikovaný. Druhům nezbyvá než svůj výběr zjednodušit a soustředit se na nadřazené atributy biotopu (faktory), které jsou relativně stabilní a na základě jejich přítomnosti/absenci lze posuzovat ostatní vlastnosti biotopu. Takovými atributy jsou například velikost vodní plochy, přítomnost makrofyt podél vodní plochy, či substrát dna.

Bylo zjištěno, že druhy vázané na rašelinné biotopy preferují lokality s tmavým dnem, zatímco jiné druhy preferují lokality se světlým štěrkovým dnem. Některé druhy, zejména pak druhy s velkou ekologickou valencí, se vyskytovali na lokalitách s oběma typy substrátu. Experimentálně bylo zjištěno, že biotopy s různým typem substrátu poskytují odlišný obraz polarizovaného světla (BERNÁTH et al. 2002).

Řada výzkumů se také zabývala vztahem velikosti vodní plochy a přítomnosti makrofyt v okolí vodní plochy na diverzitu vážek. Pouhá velikost vodní plochy není

přímým faktorem ovlivňující populace vážek. S velikostí vodní plochy ale koreluje řada biotických a abiotických faktorů, které ovlivňují populační dynamiku velice významně.

Příkladem může být predanční tlak ryb a větších druhů vodních bezobratlých na larvy. Behaviorální experimenty (MCCAULEY 2005, MCPEEK 1989) poukazují na skutečnost, že dospělci vážek nejsou schopni detekovat přítomnost ryb. Pro většinu druhů je ale predanční tlak větších ryb na larvy limitujícím faktorem (BENDELL & MCNICOL 1995, JOHANSSON et al. 2006). Ačkoliv existuje řada evolučních přizpůsobení morfologické a behaviorální obrany (MIKOLAJEWSKI & JOHANSSON 2004, MIKOLAJEWSKI & ROLFF 2004), většina druhů není schopna při vysokých populačních hustotách velkých ryb dlouhodobě koexistovat. Výjimkou jsou druhy vázané na typické ranně sukcesní biotopy (r - strategové), jako *Orthetrum cancellatum* (Linnaeus, 1758) (WILDERMUTH 2001). Tyto druhy jsou schopny čelit silnému predančním tlaku ryb. Na druhé straně habitatový specialisté jako *Leucorrhinia dubia* (Vander Linden, 1825), vázaná na malé tůně s rašeliníkem, kde je přítomnost větších ryb vyloučena, evolučně ztratila schopnost útoků predátorům čelit (zkrácení nebo až ztráta laterálních a dorzálních trnů – mechanická obrana) nebo těmto útokům předcházet (behaviorální ztráta preference a vyhledávání úkrytů) (MIKOLAJEWSKI & JOHANSSON 2004).

Většina velkých rybích predátorů je vázaná na větší vodní plochy, které poskytují dostatek potravy a živin, zejména rozpuštěného kyslíku, proto je většina vážek vázaná na menší vodní plochy nebo na specifické mikrohabitaty (KADOYA et al. 2004, OERTLI et al. 2004). Výsledky několika aplikovaných studií (KADOYA et al. 2004, WILDERMUTH 2001) poukazuje na skutečnost, že kromě velikosti vodní plochy má na diverzitu vážek velký význam stáří biotopu. WILDERMUTH (2001) ve svém rotačním modelu sukcese zdůrazňuje proměnlivost biotopu v rámci procesu sukcese. Na biotopové změny reaguje také diverzita vážek. Jak ale dokážou vážky odlišit jednotlivé stupně sukcese?

V podstatě obdobně jak tomu činí člověk. Několikrát už bylo dříve zmíněno, že dominantním smyslem a zároveň nástrojem pro habitat selection je stejně jako u člověka zrak. Přítomnost určitého druhového spektra makrofytní vegetace je velice dobrým kritériem indikace určitého stupně sukcesního vývoje, zároveň ale svědčí o stabilitě daného biotopu. Vzhledem k délce vývojového cyklu a preferencí malých

vodních ploch bez ryb se zvyšuje pravděpodobnost, že se bude jednat o biotopy efemérní a tudíž pro vývoj larev nevhodné. Právě druhové spektrum makrofytní vegetace vypovídá, zda se jedná o efemérní biotop či nikoliv. Vazba vážek na makrofytní vegetaci je ale mnohem širší. Nezanedbatelnou funkcí makrofytní vegetace je také to, že představuje úkryt dospělců i larev před predátory i nepřízní počasí, je místem odpočinku a ovipozice, může být i hranicí teritoria (BUCHWALD 1992).

Na rozdíl od člověka, ale vážky nehodnotí vegetaci na základě druhového složení, ale jako celku, což experimentálně prokázal WILDERMUTH (1992), který na místo původní litorální vegetace umístil atrapy o stejných rozměrech. Tato změna nevedla k žádné změně druhového spektra na rozdíl od případu, kdy byly atrapy odejmuty. Podobně negativní vliv v podobě ztráty nebo redukce litorální vegetace na diverzitu vážek může být způsobeno v důsledku nadměrného přepásání (FOOTE & HORNUNG 2005). Hlavním signálem tedy nejspíš není samotná přítomnost vegetace, ale zastínění, které vegetace vytváří. Přítomnost vegetačního stínu ale nemusí mít jen pozitivní efekt. Nadměrné zastínění spojené například se sníženým prohříváním vodního sloupce může vést k průkaznému snížení diverzity vážek nebo preferenci nezastíněných částí lokality (REMSBURG et al. 2008).

Habitat selection je tedy evolučně selektovaný způsob výběru vhodného habitatu, v němž velice významnou roli hrají zrakové podněty a to konkrétně blíže nespecifikovaná interakce mezi osvětlením a zastíněním vodní plochy. Jedním z hlavních nástrojů habitat selection je percepce horizontálně polarizovaného světla, tzv. e-vektoru, kterým jsou vážky schopny zjišťovat přítomnost vodní plochy a kvalitu biotopu i na poměrně velké vzdálenosti. Habitatové preference jednotlivých druhů se jistě budou lišit a budou se tak lišit i kritéria habitat selection jednotlivých druhů. Stejně jako u jiných skupin hmyzu, také u vážek se vyskytují habitatový specialisté a generalisté (CORBET 1999). Jak dobře jsou ale tyto druhy schopny posoudit kvalitu habitatu?

Jak už bylo zmíněno, vážky, stejně jako jiní živočichové využívají pro určení kvality biotopu jen určité indikační podněty. Percepce horizontálně polarizovaného světla přináší určitě řadu výhod, zejména snížení rizika spojeného s bezcílným rozptylem jedinců (blíže rozptyl). Proto se podobným způsobem řídí i řada jiných skupin vodního hmyzu (HORVÁTH & VARJÚ 1997) a jedná se o evolučně velice



osvědčenou adaptaci hmyzu (OGDEN & WHITING 2003). Toto přizpůsobení, ale s sebou nese určité riziko: „Co když se tento způsob výběru habitatu otestovaný mnoha desítkami miliónů let bude mýlit?“

Pomineme-li devastaci přirozených biotopů a fragmentaci krajiny, člověk svým působením celou krajinu značně pozměnil a přidal do ní nové prvky. Pokud bychom se přenesli o několik set let zpátky, což je z evolučního hlediska nepatrný zlomek času, nenašli bychom jiný krajinný prvek (souvislou plochu), který odráží horizontálně polarizované světlo obdobně jako vodní hladina. Což bylo hlavním předpokladem této adaptace. V antropogenně ovlivněné krajině ale nalezneme řadu prvků, které mohou být nebezpečným lákadlem pro vodní hmyz, vážky nevyjímaje. V tomto případě hovoříme o principu **ekologické pastí** (ecological trap). Ekologické pasti v podobě tmavých ploch představují jak přímé doslova “nárazové” nebezpečí, tak i případ, kdy se ohrožení projeví až za větší časový interval.

Tmavě zbarvené lesklé plochy poskytují nebezpečný vjem vhodného habitatu a v antropogenně pozměněné krajině jich najdeme celou řadu. V době líhnutí imag jepic se můžete setkat s doslova masovými nálety a pokusem o ovipozici na asfaltových silnicích (KRISKA et al. 1998), obdobně nebezpečné mohou být i skleněné budovy poblíž vodních ploch pro dospělé chrostíků (KRISKA et al. 2008). Stejným způsobem jako jepice, mohou být i vážky atraktivovány naftovým jezírky (HORVÁTH 1998, HORVÁTH & ZEIL 1996). Stejně působí i tmavé kapoty automobilů (KRISKA et al. 2006, WILDERMUTH & HORVÁTH 2005) nebo dokonce tmavé nahrobní kameny (HORVÁTH et al. 2007) a jiné předměty (BERNÁTH et al. 2001). Wildermuth (1998) ve svém pokusu demonstroval, že vážky opravdu zaměňují tyto předměty za vhodné plochy pro ovipozici. Experimentálně to provedl tak, že na lokalitě na místo vodní plošky vložil tmavou plastovou desku. Nad vodní plochou po určité době pozoroval běžné behaviorální projevy samečka druhu *Libellula depressa* Linneaus 1758, včetně teritoriálního chování. Pravděpodobně se tak spouští jakýsi vzorec instinktivního chování, který vede k nezvratnému neúspěchu. Tento jev vyskytující se u celé řady skupin organismů můžeme nazvat nejen ekologickou, ale rovněž evoluční pastí (SCHLAEPFER et al. 2002). Ne vždy ale musí být princip ekologické pasti tak zjevný.

Může nastat případ, kdy jedinec na základě habitat selection skutečně nalezne vhodnou vodní plochu pro ovipozici. Může dojít i k dokončení vývoje larev a líhnutí

nové generace. Nové prostředí však není takovým, o jakém referovaly podněty prostředí (neposkytuje dostatek zdrojů) a populace není schopna dlouhodobě existovat bez přísunu jedinců. Tento princip vede k již zmíněné source-sink dynamice (DELIBES et al. 2001, REMEŠ 2000). Jedná se o evolučně podmíněnou a velice účinnou extinkční past, která může vést až k extinkci celého druhu. Vzhledem ke skutečnosti, že určité podněty spouštějí dané vzorce chování, může dojít k behaviorální smyčce, která dlouhodobě udržuje Alleeho efekt. Tento efekt lze popsat jako vztah mezi hustotou populace a jejím růstem. Populace nikdy není schopna překročit pomyslný bod, kdy je vztah mortality a natality vyrovnaný. Pokud je tento efekt dostatečně silný, populace je odsouzena k zániku (KOKKO & SUTHERLAND 2001).

**Souhrn:** Habitat selection je velice významným principem ovlivňující přežívání dalších generací, je tedy velice významným prvkem ovlivňujícím fitness celého druhu. Vzhledem k omezeným disperzním schopnostem larev je hlavním kritériem habitat selection u vážek výběr biotopu pro ovipozici, nikoliv přežívání larev. Omezené smyslové možnosti vodního hmyzu (včetně vážek) vedou k zjednodušení kritérií pro výběr potenciálního habitatu na několik podnětů, které zastupují celou řadu biotických a abiotických faktorů charakterizující biotop. U vážek se jedná prokazatelně o velikost vodní plochy a přítomnost makrofyt okolo vodní hladiny. Dominantním smyslem vážek je zrak, velice efektivním nástrojem habitat selection vodního hmyzu je schopnost percepce horizontálně polarizovaného světla od vodní hladiny. Tato schopnost umožňuje posuzovat kvalitu biotopu i na větší vzdálenosti. I tento způsob má svá úskalí a může se stát paradoxně velice účinnou evolučně ekologickou pastí.

Některé antropogenně pozměněné biotopy (např. důlní poklesy, odkaliště, výsypky, pískovny) mohou na první pohled poskytovat vhodné podmínky pro řadu druhů. Ve skutečnosti tomu tak často není a výsledkem je většinou snížená fitness spojená se zvýšenou mortalitou, behaviorálně se tak udržuje tzv. Alleeho efekt který, pokud je silný, může vést až k extinkci celého druhu.

## 2.3 Šířka ekologické niky a antropogenní ohrožení

Stejně jako u většiny skupin organismů, také mezi vážkami můžeme nalézt specialisty (K – strategy) a generalisty (vesměs r – strategy). Specialisté jsou ty druhy, které jsou vázány na specifické prostředí.

Antropogenní zásahy v krajině, zejména pak fragmentace krajiny a likvidace vhodných biotopů ve svém důsledku vede k zvýhodňování a selekci druhů s vysokou schopností disperze a druhy obývající široké spektrum biotopů, tedy habitatové generalisty. V podstatě se jedná o to, že habitatový specialisté jsou druhy vázané na určité prostředí a jsou tedy logicky ohroženy zánikem svých původních biotopů. Životní strategie je ale výsledkem evolučních interakcí mezi organismy a prostředím, tedy proces dlouhodobý. Antropogenně podmíněné změny v krajině jsou ale na tolik rozsáhlé a náhlé, že na ně habitatový specialisté v žádném případě nemohli reagovat, na tož se těmto změnám přizpůsobit.

Hovoříme tedy o evolučním trade off mezi schopností maximálně využívat zdroje určitého typu prostředí a schopností osídlit široké spektrum biotopů. Přizpůsobení se extrémním podmínkám, které představují efemérní biotopy, jako jarní tůň, vede k vysoké adaptivní fenotypové plasticitě směřované až k samým fyziologickým hranicím druhu (např. zkrácení vývojového cyklu). Zvyšování adaptivní plasticity, ale musí být zákonitě kompenzováno, u vážek se jedná o snížení velikosti těla a zhoršení imunitní funkce (DE BLOCK et al. 2007). Adaptace k přežití v co možná nejširším spektru biotopů se tedy stává výhodnou v prostředí, které vykazuje vysokou proměnlivost. Přesně takové atributy splňuje antropogenně pozměněná krajina. Habitatový specialisté se díky zániku vhodných habitatů a úzké škále přizpůsobení dostávají stále blíže riziku extinkce.

Také velké procento druhů vážek se řadí na červené seznamy, které jsou jakýmsi vyjádřením rizika extinkce jednotlivých druhů. Dříve než si přiblížíme úlohu červených seznamů v druhové ochraně, měli bychom specifikovat faktory, s jejichž interpretací bychom mohly stanovit riziko extinkce jednotlivých druhů. Lépe řečeno najít způsob jak riziku extinkce předcházet.

Jak si dále ukážeme, existuje řada projektů, které si daly za cíl zvrátit negativní trend extinkce ohrožených druhů revitalizací jejich původních biotopů. Bohužel řada těchto snah ztroskotala na neznalosti habitatových požadavků vyhraněných druhů. Aby byly revitalizační projekty úspěšné, musí vycházet ze znalostí o biotě, získaných v rámci předchozího výzkumu (HÜTTL & GERWIN 2005). Jak ale stanovit habitatové požadavky jednotlivých druhů?

V předchozí kapitole jsme si nastínili problematiku habitat selection, které slouží k výběru habitatu. Realizovaná nika jednotlivých druhů je zcela jistě ovlivněna řadou faktorů a vyjádřit vliv některých faktorů není možné zcela kvantifikovat. Musíme tedy přistoupit k určitému zjednodušení. Podobným způsobem jak vážky posuzují kvalitu habitatu v rámci habitat selection, můžeme na základě mnohorozměrné regresní analýzy společných ekologických charakteristik jednotlivých druhů, charakterizovat nejen habitatové nároky sledovaných druhů, ale rovněž **riziko extinkce** (extinction risk) (KOTIAHO et al. 2002).

Velký vliv na hodnocení těchto faktorů má jistě prostorové měřítko (COWLEY et al. 2001). Z pohledu makroekologie, tedy největšího měřítka, má na distribuci vážek primárně vliv rovnováha bilance srážkového úhrnu a energie, spojená s evaporační bilancí, která je úzce spojená s růstem vegetačního krytu. Tato skutečnost není příliš překvapující vzhledem k faktu, že tento vztah platí i pro většinu ostatních skupin hmyzu (KEIL et al. 2008). Distribuce vážek je tedy primárně ovlivněna stejnými principy, jako jiné skupiny hmyzu. Pro určení habitatových požadavků jednotlivých potřebujeme, ale znát řadu ekologických charakteristik.

Ačkoliv jsou vážky velice atraktivní skupinou vodních bezobratlých, existuje jen velice málo informací o jejich ekologii. Výjimku tvoří jen ty druhy, kterým dostalo pozornosti v důsledku jejich ohrožení, jako *Coenagrion mercuriale* (Charpentier, 1840) (ROUQUETTE & THOMPSON 2005). Chybějící znalosti habitatových požadavků jednotlivých druhů vedou k nutnosti identifikovat jednotné faktory ovlivňující distribuci jednotlivých druhů v rámci celé skupiny, nikoliv vyšší taxony. Nejvíce v tomto směru bylo dosaženo v lepidopterologii, kde byly identifikovány a kvantifikovány jednotlivé faktory. Vzhledem k jisté analogii ekologických požadavků motýlů a vážek, je nasnadě posoudit vliv některých z těchto ekologických charakteristik na distribuci vážek a využít získané informace v aplikované ochraně.

### 2.3.1 Rozptylové schopnosti vážek

Hlavními faktory ovlivňujícími distribuci vodních bezobratlých jsou přírodní vlivy (zejména počasí), antropogenně vyvolané změny a zejména **rozptyl** (dispersal) jedinců (BOHONAK et al. 2003). Právě rozptyl, je jednou z největších omezení distribuce druhů. Velmi zajímavé je srovnání disperzních schopností a distribuce lentických a lotických druhů vážek (HOF et al. 2006). Lentické druhy vykazují prokazatelně vyšší distribuční schopnosti, mají větší areály výskytu a jejich areály zasahují i dále na sever ve směru poklesu teplotního gradientu. Tento jev se dá vysvětlit významem disperzních schopností pro přežití. Zatímco rozptyl dospělců lotických druhů je z velké části vázán na vodní toky, které tvoří přirozené bezbariérové disperzní cesty pro celou řadu vodních bezobratlých (MACNEALE et al. 2005, PETERSEN et al. 2004). Lentické druhy takovou možnost nemají. Navíc z dlouhodobého hlediska představují lentické biotopy mnohem méně stabilní prostředí, proto je význam disperzních schopností lentických druhů významnější, než pro druhy lotické. (HOF et al. 2006). Výjimku však tvoří habitatový specialisté, u nichž se společně s úzkou vazbou na stálé prostředí (jako rašelinné biotopy), vytratila schopnost rozptylu na větší vzdálenosti. Míra disperzních schopností je tedy evolučně ukotvená adaptace na proměnlivé prostředí. Jak ale možné kvantifikovat míru disperze jednotlivých druhů?

Doposud jsme si vysvětlili, že jednou z ekologických charakteristik umožňujících “trvale“ existovat v biotopech s vysokou dynamikou změn je schopnost rozptylu. Tato vlastnost je rovněž základním předpokladem propojenosti plošek teorie metapopulací. Schopnost rozptylu u vážek zkoumali za pomoci metody zpětných odchytů autoři CONRAD et al. (1999), kteří zaznamenali vysoké hodnoty disperze mezi jednotlivými tůňmi (= plošky) na 10 až 47 % v závislosti na druhu. Zároveň ale dodávají, že schopnost disperze téměř logaritmicky klesá v závislosti na vzdálenosti plošek (v jejich případě tůní).

Vzdálenost od zdrojové populace tedy funguje jako nejvýznamnější bariéra rozptylu jedinců a je tedy pochopitelné, že v závislosti na vzdálenosti od zdrojových populací klesá druhové bohatství sink lokalit (MCCAULEY 2006).

Bylo zjištěno, že schopnosti rozptylu jsou mnohem nižší u habitatových specialistů, než u generalistů, tedy druhů s vysokou ekologickou valencí. Většina

specialistů se dnes vlivem destrukce přirozených biotopů stalo vzácnými, až kriticky ohroženými. Hlavní příčinou toho je právě nízká schopnost rozptylu a tím i možnost nalezení nových vhodných biotopů. Proč tedy došlo k tomu, že specialisté natolik omezili svou schopnost rozptylu? Vysvětlení vychází z vysokých nákladů a rizik spojených s rozptylem (KORKEAMÄKI & SUHONEN 2002).

Jen nízký počet jedinců dokáže nalézt lokalitu s vhodnými podmínkami a založit novou populaci. I přes vysoké ztráty při rozptyle jsou v současnosti habitatoví generalisté (druhy s vysokou schopností rozptylu a nízkou vyhraněností požadavků na habitat) ve výhodě. Je to právě díky již zmíněné fragmentaci krajiny a devastaci původních biotopů. Představili jsme si tedy vzdálenost jako bariéru možností rozptylu. Dosud jsme hovořili o rozptyle, jako o schopnosti překonávat vzdálenosti (rozptyl v relativní míře).

S přispěním nových technologií se objevili pionýrské studie hodnotící absolutní disperzní schopnosti vodních organismů pomocí telemetrie (WIKELSKI et al. 2006). Využití této metody má své limity a není ji možné aplikovat pro všechny druhy (zejména podřádu Zygoptera) z důvodu omezení fitness označených jedinců. Většina studií se tedy spoléhá na metody nepřímého určení disperzních schopností vážek.

Určení disperzních schopností jednotlivých druhů pomocí značení jedinců (této metodice se budeme věnovat dále) představuje řadu komplikací. U většiny druhů byla zaznamenána nejvyšší míra rozptylu u imaturních jedinců jen několik hodin po vylíhnutí (CORBET 1999). Mobilita a vzdálenost, kterou jsou nedospělí jedinci schopni urazit je velmi ovlivněna celkovou délkou života a pohlavím jedinců, velký vliv má také aktuální stav počasí. Poměr pohlaví jedinců účastnících se rozptylu je překvapivě výrazně vychýlen ve prospěch samic (BEIRINCKX et al. 2006, CONRAD et al. 2002). Tento poměr patrně souvisí i s délkou života. Délka vývoje pohlavních orgánů samic trvá u vážek téměř 2x déle než u samců. Prodloužena je tak délka vývoje (prodloužení výskytu imaturních jedinců), ale i celková délka života při zachování stejné úmrtnosti jako u samců (BEIRINCKX et al. 2006). Na základě těchto předpokladů můžeme vysvětlit vyšší rozptylové schopnosti samic. Rozdíly mohou být ještě zvýšeny teritorialitou samic (CONRAD et al. 2002).

Aktuální mobilita vážek může být stejně jako úspěšnost ovipozice, ovlivněna náhodou = počasím. Pokud se samice vylihne za teplého slunečného počasí, může být rozptyl, produkce vajíček i míra přežití několikanásobně vyšší (THOMPSON 1990).

Velice perspektivní metodou sledování vztahu rozptylu a distribuce je sledování **toků genů** (gene flow). Moderní molekulárně biologické metody jsou schopny detekovat i drobné rozdíly v genetické informaci (na allozymových lokusech). Pokud jsou jednotlivé populace mezi sebou izolované nebo je u nich výměna jedinců silně omezena (omezený tok genů), je vysoce pravděpodobné, že dojde k nějaké dědičně podmíněné unikátní adaptaci. Právě to předpokládali DE BLOCK et al. (2005) u druhu *Chalcolestes viridis* (Vander Linden, 1825) v severní Belgii. Snažili se prokázat nějakou lokální adaptaci, která by se objevila u jedinců vyskytujících se na přechodně vysychajících tůních. K jejich překvapení se žádná geneticky podmíněná adaptace neobjevila. Došli tedy k názoru, že přechodně vysychající tůně fungují jako sink populace, jelikož jsou dobře dotovány jedinci ze stálých tůní (představující source populace). Genový tok tudíž nebyl přerušen a nedošlo proto k žádným odchylkám v genetické informaci.

Vysoká schopnost disperze, ale ještě nemusí znamenat úspěšnou adaptaci, sledováním toků genů nezjišťujeme přímo schopnost rozptylu jedinců, ale rovněž jejich úspěšnost při kolonizaci nových habitatů (plošek), která je v podstatě reálným příspěvkem fitness druhu. Sloučením metod přímého a nepřímého určení mobility a rozptylu pak získáme velmi dobrý nástroj využitelný pro efektivní ochranu ohrožených druhů (WATTS et al. 2007).

### 2.3.2 Změna distribuce, posuny areálu

U většiny bezobratlých, s výjimkou invazních druhů, zaznamenáváme negativní trendy v rozšíření (PÄIVINEN et al. 2005). Vážky jsou známy svou vlastností velice rychle reagovat i na náhlé změny habitatu, proto se řada autorů přiklání k myšlence, využít je jako indikátorů změn vodního prostředí (viz vážky jako indikátory). Musíme být ale obezřetní, pokud se snažíme interpretovat změnu distribuce jednotlivých druhů jen jako důsledku negativního působení antropogenně vyvolaných změn krajiny. Navíc se v poslední době do popředí dostává stále více studií týkajících se efektu globálního oteplování na změny v distribuci řady druhů organismů. Oba zmíněné efekty pak mohou způsobit změny v distribuci druhů. Vliv těchto efektů se však nemusí projevit negativně. Řada studií ukazuje na možnost zvýhodnění habitatově nevyhraněných druhů (generalistů) na úkor druhů s úzkou specializací na určitý typ biotopů (DEVICTOR et al. 2008).

Právě vážky společně s ptáky jsou považovány za indikační skupiny vhodné k hodnocení vlivu globálního oteplování na distribuci. Recentní studie (DE KNIJF et al. 2003, GONSETH & MONNERAT 2003) naznačují zmíněný trend, dobře viditelný i při srovnání období posledního desetiletí. V Evropě je tento trend zvláště patrný u teplomilných generalistů, jako *Crocothemis erythraea* (Brullé, 1832), kteří vykazují výraznou změnu v rozšíření areálů. Tyto druhy obsazují volné niky uvolněné po habitatových specialistech, výrazné je ale i jejich rozšíření za původní hranici výskytu směrem na sever (HICKLING et al. 2005).

Habitatový specialisté patří mezi druhy plnící červené seznamy ohrožených druhů. Typickým příkladem druhu, který vykazuje silně negativní trend v rozšíření je *Nehalennia speciosa* (Charpentier, 1840). Tento druh je úzce vázán jen na určitý specifický biotop, jeho rozptylové schopnosti jsou velice omezené. Následkem zániku vhodných biotopů je tento druh v řadě zemí klasifikován jako nezvěstný (BERNARD & WILDERMUTH 2005, DE KNIJF et al. 2003, GONSETH & MONNERAT 2003). Efekt antropogenních zásahů v krajině tedy může být umocněn synergickým působením globálního oteplování, proto musíme být obezřetní s posuzováním vlivu těchto faktorů i vzhledem k dobré indikační hodnotě jednotlivých druhů (HASSALL et al. 2009).



### 2.3.3 Hypsometrické rozšíření

Hypsometrickému rozšíření není jako významné charakteristice ovlivňující distribuci vážek věnována větší pozornost. V souvislosti se změnami distribuce některých druhů bylo zmíněno, že u řady druhů byl v souvislosti s globálním oteplováním zaznamenán výrazný posun jejich areálu směrem na sever. Severní hranice areálu úzce souvisí s teplotou, která stejně jako u ostatních skupin hmyzu, také u vážek ovlivňuje nejen distribuci, ale i vývoj (PICKUP & THOMPSON 1990). Fyziologicky se odhaduje výše limitující hodnoty teploty pro aktivní pohyb dospělců vážek okolo hranice 14°C, druhově se však podstatně liší (SFORMO & DOAK 2006).

Stejně limitujícím faktorem, jaký představuje teplota směrem horizontálním, působí tento faktor i vertikálním směrem (HICKLING et al. 2005). Vzhledem k dříve už zmíněnému vlivu globálního oteplování lze předpokládat, že druhy s nízkou teplotní amplitudou v hypsometrickém rozšíření se budou šířit i do vyšších nadmořských výšek. Tato skutečnost může vysvětlit pronikání mediteránní druhů a úbytek habitatových specialistů vázaných na horská rašeliniště.

### 2.3.4 Areál výskytu

Mezi důležité ekologické charakteristiky, které mohou být významné v přežívání druhu, patří velikost areálu výskytu. Byla zjištěna negativní korelace mezi velikostí areálu a rizikem extinkce. Druhy s menšími areály tedy mají vyšší riziko extinkce (PURVIS et al. 2001). Musíme si ale uvědomit, že distribuce v rámci celého areálu není rovnoměrná a frekvence lokálních extinkcí je poměrně velká. Problém nastává, když lokální extinkce nejsou vyváženy přísunem jedinců, pomocí tzv. záchranného efektu (KORKEAMÄKI & SUHONEN 2002).

Velký vliv na populační dynamiku může mít pozice populace v rámci celého areálu výskytu (THOMAS et al. 2008). Tento fakt vychází z předpokladu gradientu prostředí, podél kterého jsou jednotlivé populace rozloženy. Tento gradient prostředí v sobě skrývá řadu faktorů, které mohou být pro daný druh limitující. Záleží na měřítku, podle kterého dané závislosti hodnotíme. V globálu ale můžeme říci, že populace uvnitř

areálu výskytu vykazují díky lepším a stálějším podmínkám menší míru extinkce. To platí i pro druhy s metapopulační dynamikou (BULMAN et al. 2007). Vzhledem k již zmíněnému efektu posunu areálů a nepředvídatelné populační dynamice hmyzu je velice obtížné stanovit minimální velikost jádrových oblastí v rámci celého areálu výskytu druhu, která je nezbytná pro dlouhodobou existenci druhu (THOMAS et al. 2008).

### **2.3.5 Šířka ekologické niky**

Charakterizovat šířku ekologické niky jednotlivých druhů v sobě zahrnuje potřebu charakterizovat komplex interakcí organismů a jejich prostředí. Zjednodušeně tedy hovoříme o míře specializace jednotlivých druhů a vlivu prostředí, které obývají. V souvislosti s rozptylem jsme si zmínili rozdílné strategie přizpůsobení vzhledem k charakteru a stálosti vodního prostředí. Vyšší riziko lokální extinkce hrozí lentickým druhům než druhům lotickým. Tato skutečnost se dá vysvětlit na základě vyššího rizika zániku stojatých vod. (HOF et al. 2006, KORKEAMÄKI & SUHONEN 2002). Pod vlivem antropogenních změn jsou nejvíce ohroženou skupinou vážek druhy s úzkou vazbou na stálé prostředí, habitatový specialisté.

Významnou roli tedy představuje spektrum biotopů, které daný druh osídluje a jeho adaptace na toto prostředí. Ještě nedávno byla vazba na biotop považována za jediný faktor ovlivňující distribuci, lépe řečeno přítomnost/absenci daného druhu na sledované vodní ploše (DE MARCO et al. 1999, SCHINDLER et al. 2003). Vazba jednotlivých druhů na určitou škálu biotopů, představující vhodné podmínky je nesporná, ale v řadě případů sama o sobě nemusí být příčinou omezené distribuce jednotlivých druhů.

### **2.3.6 Habitatová specifita larev a distribuce vhodných biotopů**

Ekologické nároky jednotlivých vývojových stádií se mohou velmi výrazně lišit. Jak už jsme si uvedli, rozptylové schopnosti larválních stádií vážek jsou omezené jen na blízké okolí vodní plochy a rozptylu se účastní stádía imág (CORBET 2004). Dospělé samice také rozhodují o potenciálně vhodném habitatu pro své potomstvo = larvy (WILDERMUTH 1994). Mezi zásadní kritéria habitat selection vážek patří velikost a typ vodní plochy a přítomnost makrofyt (SCHINDLER et al. 2003). Velice častou

chybou při vyhodnocování závislosti jednotlivých druhů na jejich habitatu je opomíjení přítomnosti mikrohabitatů, které pro daný druh mohou hrát velice významnou roli. Často také dochází k zjednodušení kategorizace pro vyšší taxony (nejčastěji rody) nebo jen indikační druhy, což v řadě případů může být zavádějící (GIBBONS *et al.* 2002).

Na rozdíl od dospělců jsou larvy vážek schopny detekovat velké druhy ryb a předcházet jejich útokům. Využívají k tomu specifických kairomonů ryb, zejména látek obsažených v jejich potravě (CHIVERS *et al.* 1996). Rybí predátoři mají stejně jako gradient prostředí velice významný vliv na distribuci i ekologii vážek. V souvislosti s těmito faktory hovoříme o adaptivním trade off životních strategií (MCCAULEY *et al.* 2008). Velice významnou roli v procesu adaptivního trade off hraje typ habitatu, zejména přítomnost vodních makrofyt a velikost vodní plochy (MCCAULEY 2008, THOMPSON 1987). Typ prostředí jako faktor je více významný u druhů s delšími životními cykly a druhů koexistujících s predátory v podobě velkých ryb. Predační tlak zvyšuje význam využití mikrohabitatů (často tvořené vegetací), je ale kompenzován delšími životními cykly a menším přírůstkem (JOHANSSON & ROWE 2000, JOHANSSON *et al.* 2006, MCCAULEY 2008, MCPEEK 2004). Habitatový specialista jsou tedy druhy s vyšším přírůstkem a lepším využitím zdrojů. Mají ale omezené disperzní schopnosti, neosídlují efemérní biotopy a nejsou schopni koexistovat s jinými bezobratlými top predátory (JOHANSSON & SUHLING 2004, MCCAULEY 2007). Vazba na specifické podmínky prostředí je u nich tedy významnější.

### **2.3.7 Zimující stádium**

Velmi málo je známo o adaptivní trade off v přezimování vážek. U většiny bezobratlých představuje přezimování kritickou fází životního cyklu (LEATHER *et al.* 1995, MATTILA *et al.* 2005). Většina druhů vážek mírného pásma má víceleté životní cykly, proto je fáze přezimování velmi významná (CORBET 1999). Způsob zimování ovlivňuje další fenologii druhu a je velmi významně ovlivněna teplotou. Nejčastějším stádiem přezimování jsou larvy, u níž existuje reálné riziko oxidativního stresu během zimování.

Patrně nejméně rizikové je zimování ve stádiu vajíček, které se uskutečňuje na začátku vývojového cyklu (CORBET 1999). Nejrizikovější životní strategií je

přezimování dospělců. Tato strategie je silně závislá na environmentálních podmínkách a mortalita jedinců může sezónně výrazně kolísat (MANGER & DINGELMANSE 2008). Výhodou této adaptace může být relativně nízká konkurence (volná nika) pro přeživší dospělce brzy na jaře (RUITER & MANGER 2007).

### **2.3.8 Fenologie**

Délka vývojového cyklu a voltismus jsou velice významným prvkem životních strategií. Semivoltinní (víceleté) druhy mají vyšší úspěšnost při získávání potravy, ale i vyšší riziko mortality (STOCKS & JOHANSSON 2000). Efektivní způsob získávání potravy vede ke zvýšení fitness a vyšší úspěšnost při rozmnožování (CORBET 1999).

Velmi významnou může být i sezonalita. Dříve jsme si zmínily významný vliv teploty na ekologii a vývoj vážek (PICKUP & THOMPSON 1990). Často může být úspěšnost přežívání i ovipozice ovlivněna náhodou = počasím (THOMPSON 1990). Počasí představuje nepředvídatelný, ale velice významný faktor. Pokud se jedinec vylihne a žije za teplého slunečného počasí, jeho reprodukční schopnost může být i mnohonásobně vyšší. V zeměpisných šířkách mírného pásu můžeme druhy podle období líhnutí a výskytu rozdělit na druhy “jarní” a “letní” (CORBET 1999). Pravděpodobnost srážek je v jarním období vyšší než v létě. Z tohoto důvodu může populační dynamika “jarních” druhů velmi kolísat. Rozdílná může být také úspěšnost u jednotlivých populací bivoltinních druhů.

Velký a zároveň nepředvídatelný vliv na změny fenologie vážek představují změny vyvolané efektem globálního oteplování (DINGELMANSE & KALKMAN 2008).

### 2.3.9 Velikost těla

SOKOLOVSKA et al. (1999) na základě srovnání dat 33 publikovaných studií prokázala pozitivní korelaci vlivu velikosti těla (body size) na fitness a reprodukční úspěšnost. Větší druhy by tedy měli být úspěšnější. Použitá analýza a zejména interpretace získaných informací byla přinejmenším diskutabilní. Opomíjí řadu faktorů, zejména vliv stabilizujícího efektu a fylogenetické příbuznosti (THOMPSON & FINCKE 2002). Významný může být vliv sexual selection, který vede zejména u teritoriálních druhů k selekci větších samců. Výsledkem je pohlavní dimorfismus ve velikosti. Častý pohlavní dimorfismus ve velikosti larev nemusí ovlivňovat pohlavní dimorfismus ve velikosti dospělců (SERRANO-MENESES et al. 2007). Vzhledem k odlišným životním strategiím anisopterních a zygopterních druhů vážek není možné srovnávat vliv velikosti těla na míru přežívání, proto je nesmírně důležité zahrnout do výsledné analýzy i fylogenetickou příslušnost (THOMPSON & FINCKE 2002).

**Souhrn:** Vážky jsou skupinou bezobratlých velice citlivou na změny habitatu. Antropogenně vyvolané změny (včetně globálního oteplování) vedou k selekci habitatových generalistů. Abychom byli schopni efektivně chránit ohrožené druhy, musíme nejprve pochopit význam jednotlivých ekologických charakteristik, které ovlivňují riziko extinkce jednotlivých druhů.

## 2.4 Ochrana a management

Vážky stejně jako řada jiných skupin vodních bezobratlých zůstaly v koncepci ochrany přírody České republiky dosti opomíjeny. Tato skutečnost je důsledkem nevídaně laxního přístupu zúčastněných orgánů k aktualizaci a reformám týkající se nejen ochrany zmíněných skupin, ale i zákona 114/1992 Sb. a příslušné vyhlášky.

Velkou naději přinesl vstup České republiky do Evropské unie a s tím spjatý závazek plnění směrnice soustavy Natura 2000. Soustava Natura 2000 byla vytvořena dle směrnic Rady: 79/409/EHS z 2. dubna 1979 o ochraně volně žijících ptáků (zkr. směrnice o ptácích) a 92/43/EHS z 21. května 1992 o ochraně přírodních stanovišť, volně žijících živočichů a planě rostoucích rostlin (zkr. směrnice o stanovištích). Česká republika se zavázala plnit ustanovení soustavy chráněných území Natura 2000 na základě vstupu do EU. Požadavky obou směrnic byly začleněny do zákona č. 114/1992 Sb. o ochraně přírody a krajiny ve znění zákona č. 218/2004 Sb. Efektivita druhové ochrany je ale velmi ovlivněna obtížemi nedostatku informací. Nové přístupy ochrany přírody jsou založené na informacích získaných na základě předešlého monitoringu a statistického modelování (MADDOCK & SAMWAYS 2007, SAMWAYS 2007a).

S vzrůstajícím vlivem lidských aktivit, které vedou k degradaci a homogenizaci krajiny narůstá riziko extinkcí (GASTON 2005). Za této situace se ukazuje, že restriktivní opatření v druhové ochraně nemají patřičný efekt. Proto je nezbytné změnit zavedené přístupy v ochraně přírody, které jsou postaveny na relevantních informacích a pracují i s výhledem do budoucna (HAYWARD 2009).

### 2.4.1 Vážky jako bioindikátory

Dosud jsme si uvedli několik environmentálních faktorů, které ovlivňují distribuci vážek. Zdůraznili jsme význam procesu habitat selection i jeho omezení. Představili jsme si vážky jako indikátory změn vyvolaných v rámci efektu globálního oteplování (HASSALL et al. 2008). Mohou být ale vážky využívány jako bioindikátory?

Ačkoliv jsou larvy vážek v řadě vodních ekosystémů postaveny vysoko v potravním řetězci, existuje u nich tolerance k vysokým koncentracím těžkých kovů (CORBI et al. 2008, TOLLETT et al. 2008) i organickému znečištění. Vážky proto nepatří k využívaným indikátorům znečištění. Vazba některých druhů vážek na určité prostředí (vazba na skladbu makrofytní vegetace) dělá z vážek dobré **bioindikátory stability** a změn (disturbancí) vodních ekosystémů (BUTLER & DEMAYNADIER 2008), proto je můžeme velice dobře využít jako ekologické a environmentální bioindikátory (CORBET 1993, BRIERS & BIGGS 2003, MCGEOCH 1998). V podstatě se jedná o to, že jsou větší změny biotopu v podobě náhlých disturbancí velice rychle reflektovány změnou druhového spektra vážek (FOOTE & HORNING 2005, SAHLÉN & EKESTUBBE 2001). Na první pohled nepatrné disturbance mohou v rozpětí několika dalších let způsobit rapidní úbytek vodních bezobratlých. Navíc často tento stresový faktor může působit synergicky s jinými stresory (THERRIAULT & KOLASA 2000). Významný úbytek habitatových specialistů tedy může být důležitým bioindikátorem změn a možnost včasného odstranění negativně působícího faktoru je předpokladem efektivní ochrany biotopů. Změny v rozšíření jednotlivých druhů, vyvolané efektem globálního oteplování mohou být chybně interpretovány např. jako výsledek zlepšení kvality prostředí (HASSALL et al. 2009), proto bychom měli být při interpretaci získaných informací obezřetní.

#### 2.4.2 Vážky jako deštníkový druh?

Využití vážek jako bioindikátorů zatím není příliš rozšířeno, spíše představuje velmi dobrý nástroj ochrany do budoucna. Druhová ochrana vychází z klasifikace červených seznamů. Musíme si uvědomit, že národní hranice ani lokální extinkce nemají dlouhodobý efekt na distribuci druhů (SAMWAYS 2003). Koncepce ochrany přírody jsou založené na kvantifikaci červených seznamů, které k tomu nebyly primárně určeny (SCHMELLER et al. 2008). Nadhodnocování významu červených seznamů v druhové ochraně vede k nesprávné kategorizaci statutu ohrožení jednotlivých druhů (SAMWAYS & GRAND 2007), zkrátka proces tvorby národních seznamů není vyvážený a klasifikace ohrožení řady druhů často neodpovídá jejich skutečnému ohrožení (SCHMELLER et al. 2008). Evropská Unie si dala za cíl sjednotit koncepci managementu. Do popředí se tak dostávají nové strategie, které neopomíjejí podstatu

národních červených seznamů, ale rozdělují kompetence jednotlivých států v ochraně ohrožených druhů.

Již několikrát jsme si zmínili skutečnost, že antropogenně vyvolané změny krajiny mají mnohem větší efekt na habitatové specialisty než generalisty (GRAND & SAMWAYS 2007). Příkladem mohou být evropské druhy motýlů. Zatímco pokles v diverzitě habitatových specialistů byl 1 %, úbytek habitatových specialistů byl podstatně vyšší (přes 15 %) (SWAAY et al. 2005). Hlavní příčinou úbytku habitatových specialistů je homogenizace krajiny a s tím spojená degradace přirozených biotopů (WESTERN 2001). V důsledku antropogenně vyvolaných změn jsou ovlivněny terestrické i vodní biotopy (RELYEA & HOVERMAN 2008, SØNDERGAARD & ERIK JEPPESEN 2007). S výhledem k efektivitě managementu není možné chránit jednotlivé druhy, proto je důležitá koncepce ochrany celých biotopů (MAES & VAN DYCK 2005).

Vážky jsou skupinou, která je atraktivní i u laické veřejnosti (např. fotografů) a i díky dobré indikační hodnotě vážek hovoříme o vážkách jako **deštníkových druzích** (umbrella species). Deštníkové druhy představují skupiny organismů, jejichž ochranou přispíváme i k ochraně řady jiných druhů. Výběr deštníkových druhů by měl být postaven na kvantitativně ekologických nástrojích, v tom případě představuje efektivní nástroj v ochraně přírody (BRIED et al. 2007, NICHOLSON & POSSINGHAM 2005). Propagace ochrany klíčových skupin pak může odvrátit extinkce mnoha druhů a zánik vzácných ekosystémů (SAMWAYS 2007b).

### 2.4.3 Biomonitoring vážek

Moderní metody ochrany přírody vycházejí z kvantitativních ekologických dat a jejich vyhodnocování s pomocí sofistikovaných statistických metod. V současnosti můžeme konstatovat, že máme dostatek informací o ekologii terestrických obratlovců a měli bychom věnovat více pozornosti bezobratlým (LEATHER et al. 2008). Abychom mohli získané informace rovnocenně vyhodnotit a srovnávat, musíme sjednotit metodiku jejich sběru (SCHMELLER 2008). **Dlouhodobý biomonitoring** je progresivní postup, na jehož základě je možno získat informace pro následné statistické vyhodnocení. Kvalita získaných informací je přímo úměrná času a použité metodice biomonitoringu. Z tohoto důvodu se postupy intenzivního monitoringu uplatňují



zejména při sledování prioritních (nejvíce ohrožených) druhů. Musíme si ale uvědomit, že životní historie jednotlivých druhů vážek se mohou výrazně lišit v závislosti na prostředí, které obývají. S tím je nutné počítat při volbě metodiky monitoringu (DOLNÝ & HARABIŠ 2008).

Biomonitoring se uplatňuje zejména u ohrožených druhů, proto by zvolená metodika monitoringu měla být absolutně šetrná, samozřejmě při zachování předpokladu zisku maximálního objemu kvantitativně ekologických dat (WILDERMUTH 2008). Přesně tyto předpoklady splňuje metodika založená na sběru exuvií (FOSTER & SOLUK 2004). Nespornou devízou této metody je také skutečnost, že termín sběru dat není závislý na počasí. Navíc umožňuje sledovat druhy, u jejichž dospělců neexistuje vazba na stálý biotop (lotické druhy). Jedinou nevýhodou zmíněné metody je předpoklad sběru maximální proporce z celkového počtu exuvií vylíhlých jedinců daného druhu (WILDERMUTH 1992). Splnit tento předpoklad je v řadě případů velmi obtížné díky tomu, že jsou exuvie často dobře skryty v porostu makrofytní vegetace.

Zbylé dvě metody představují metodiku monitoringu založených na nepřímém odhadu abundance a dalších populačně ekologických charakteristik.

Běžně používaná **metoda** odchyty imag v rámci určitých **transektů** je až příliš závislá na náhodě. Přesto ji lze využít při vysokých populačních hustotách sledovaných druhů (SAMWAYS 1989). Během určitého časového intervalu se snažíme na předem zvolené ploše odchyty všechny jedince sledovaného druhu. Tímto způsobem získáme relativní abundanci sledovaného druhu daného transektu. Tato metoda bohužel nezachovává individualitu jedince ani nerespektuje ekologické (habitatové) nároky druhu. Proto se v oblasti biomonitoringu stále více uplatňuje **metoda zpětných odchytů** (mark recapture method), kterou získáme podstatně hodnotnější data.

Princip této metody spočívá v individuálním značení dospělců (Příloha). Označení jedinci jsou v průběhu sezóny dále sledováni (odchyťováni). Získáme tak maximum kvantitativně ekologických dat. Spojením této metody s vhodným statistickým vyhodnocením (WHITE & BURNHAM 1999) umožňuje nejen sledovat, ale také předvídat (modelovat) chování jednotlivých populací několik generací dopředu (FINCH et al. 2006). Dokonce umožňují sledování metapopulační dynamiky (MCINTIRE et al. 2007). V praxi mohou být takto získané informace použity při

managementu (FOSTER & SOLUK 2004, PURSE et al. 2003) i reintrodukcích (HANNON & HAFERNIK 2006) kriticky ohrožených druhů vážek.

#### 2.4.4 Rekultivace – nová hrozba?

Na konci minulého století se do popředí zájmu dostal nový obor krajinné ekologie, který se zabývá obnovou krajiny – **ekologie obnovy** (restoration ecology). Objevila se celá řada projektů, které si daly za cíl obnovu nadměrně homogenní a zničené krajiny. Jedním z hlavních záměrů bylo vytvořit pestrou mozaiku biotopů a zvýšit tak biodiverzitu, bohužel jen s malým úspěchem (LINDENMAYER et al. 2008).

Dlouhou dobu totiž nebyly brány v potaz habitatové nároky jednotlivých druhů. Navíc bylo zjištěno, že proces přirozené obnovy nelze zcela nahradit ani uspěchat (MAZEROLLE et al. 2006, KLEEF et al. 2003). Význam přirozené sukcese a jeho využití v procesu přirozené obnovy je nesporný (BRADSHAW 2000, PRACH & PYŠEK 2001, STADLER et al. 2007). Otázkou je, co považujeme za přirozený (původní) stav? A čeho vlastně chceme během rekultivací docílit?

Rekultivace a obnova degradovaných biotopů se snaží směřovat do určitého stavu, stěží ale můžeme rozhodnout, zda je tento stav původní (SAMWAYS 2000). Původní postup realizace procesu rekultivací začíná od bodu nula (point zero), tedy pomyslného začátku sukcesního vývoje (HÜTTL & GERWIN 2005). Na biotopech vzniklých v důsledku důlní činnosti ale již spontánní sukcese neřízeně probíhá. Můžeme zde nalézt velmi zajímavé biotopy, které jsou atraktivní i pro habitatové specialisty (DOLNÝ 2002, DOLNÝ 2006). Tato skutečnost je velmi cenná, jelikož nově rekultivované plochy nejsou pro habitatové specialisty vůbec atraktivní (KLEEF et al. 2003). Plošné rekultivace ale představují disturbance, která způsobuje přímé riziko extinkce těchto populací. Jak ale objektivně posoudíme, že byla rekultivace úspěšná?

Rekultivace a tvorba alternativních vodních ploch vyžaduje pochopení zákonitostí celých ekosystémů (NIENHUIS et al. 2003). Nedostatek okolních populací habitatových specialistů je jen jedním z problémů při rekolonizaci nově vzniklých biotopů (KLEEF et al. 2003). Velký problém představují další vlivy, například acidifikace (NIXDORF et al. 2005) či negativní působení invazních druhů (FINCKE et al. 2009, RAHEL & OLDEN 2008). Chceme-li, aby se rekultivované plochy staly atraktivní i pro habitatové specialisty, musíme pochopit nároky jednotlivých druhů.

K objektivnímu zjištění úspěšnosti rekultivace vodních biotopů mohou velice dobře sloužit indikační skupiny jako vážky (JENKINS & BOULTON 2007, D'AMICO et al. 2004). V Japonsku je druhová skladba vážek velmi efektivním měřítkem úspěšnosti přirozené obnovy narušených ekosystémů (KADOYA et al. 2004, KADOYA et al. 2008).

**Souhrn:** Navzdory všem předpokladům některé antropogenně vzniklé biotopy poskytují vhodné podmínky i pro silně ohrožené druhy vážek. Ochrana těchto biotopů by měla být stejně jako celá ochrana přírody postavena na znalostech všech zákonitostí a vztahů mezi organismy (vážkami) a jejich prostředím. K tomu ale potřebujeme informace. Kvalita a povaha získaných dat se odvíjí od zvolené metodiky. Jednotlivé druhy vážek se ale velmi liší ve své biologii, proto není možné aplikovat jedinou univerzální metodu biomonitoringu. Optimální metodou monitoringu je metoda sběru exuvií, kterou ale nelze aplikovat ve všech případech. Další metoda monitoringu – metoda zpětných odchytů ve spojení s odpovídajícími statistickými aplikacemi představuje sofistikovanou metodou umožňující získat velkého počtu dat, potřebných pro efektivní management.

Úzká vazba některých druhů vážek na specifické podmínky, dělá z vážek velice dobré indikátory kvality a stability biotopů. Někteří autoři je dokonce doporučují využít v aplikované ochraně přírody jako dešťníkové druhy.

Rekultivace představují snahu vrátit degradovaným biotopům “původní” podobu. Dlouho se však tato snaha setkávala s nezdarem. Nově vytvořené biotopy nebyly atraktivní pro druhy, kterým byly určeny. Nové přístupy ekologie obnovy krajiny vycházejí z informací a pochopení zákonitostí celých ekosystémů. Stále více se dává prostor přirozenému sukcesnímu vývoji. Mnoho studií využívá studia druhového spektra odonatocenóz jako indikátorů úspěšné obnovy vodních biotopů.

### 3 Citovaná literatura

- AKÇAKAYA, H. R., FERSON, S., BURGMAN, M. A., KEITH, D. A., MACE, G. M. & TODD CH. R. 2000: Making Consistent IUCN Classifications under Uncertainty. *Conservation Biology* 14 (4): 1001-1013.
- AKÇAKAYA, H. R., RADELOFF V. C., MLADENOFF D. J. & HE H. S. 2004: Integrating Landscape and Metapopulation Modeling Approaches: Viability of the Sharp-Tailed Grouse in a Dynamic Landscape. *Conservation Biology* 18 (2): 526- 537.
- ANDREWARTHA, H. G. & BIRCH, L. C. 1954: The Distribution and Abundance of Animals. *University of Chicago Press*, Chicago, IL.
- BAGUETTE, M. 2004: The classical metapopulation theory and the real, natural world: a critical appraisal. *Basic and Applied Ecology* 5: 213-224.
- BÁRTA, D., DOLNÝ, A., HARABIŠ, F. & PLÁŠEK, V. 2006: Dragonflies (Odonata) of coal sludge sedimentation ponds and mine subsidence pools: the paradoxes of life in waters of mining areas. In: *Abstracts of Papers. The 17th International Symposium of Odonatology. Hong Kong, China: International Odonatological Foundation*, Hong Kong: 13-13.
- BEIRINCKX, K., VAN GOSSUM, H. J., LAJEUNESSE, M. R. & FORBES, M. 2006: Sex biases in dispersal and philopatry: insights from a meta-analysis based on capture—mark—recapture studies of damselflies. *Oikos* 113 (3): 539-547.
- BENDELL B. E. & MCNICOL D. K. 1995: *Lake acidity, fish predation, and the distribution and abundance of some littoral insects. Hydrobiologia* 302: 133-145.
- BERNARD, R. & WILDERMUTH, H. 2005: *Nehalennia speciosa* (Charpentier, 1840) in Europe: a case of a vanishing relict (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 34: 335-378.
- 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.
- BOHONAK, A. J., & JENKINS, D. G. 2003: Ecological and evolutionary significance of dispersal by freshwater invertebrates. *Ecology Letters* 6 (8): 783-796.
- BRADSHAW, A. 2000: The use of natural processes in Reclamation — advantages and difficulties. *Landscape and Urban Planning* 51: 89-100.
- BRIED, J. T., HERMAN, B. D. & ERVIN G. N. 2007: Umbrella potential of plants and dragonflies for wetland conservation: a quantitative case study using the umbrella index. *Journal of applied ecology* 44: 833-842.
- BRIERS, R. A. & BIGGS, J. 2003: Indicator taxa for the conservation of pond invertebrate diversity. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 13: 323-330.
- BUCHWALD, R. 1992: Vegetation and dragonfly fauna — characteristics and examples of biocenological field studies. *Vegetatio* 101: 99-107.
- BULMAN, C. R., WILSON, R. J., HOLT, A. R., GÁLVEZ BRAVO, L., EARLY, R. I., WARREN, M. S. & THOMAS, C. D. 2007: Minimum viable metapopulation size, extinction debt and the conservation of a declining species. *Ecological Applications* 17: 1460-1473.
- BUTLER, R. G. & DEMAYNADIER, P. G. 2008: The significance of aquatic and shoreline habitat integrity to the conservation of lacustrine damselflies (Odonata). *Journal of Insect Conservation* 12: 23-36.

- CASE, T. J., HOLT, R. D., MCPEEK, M. A. & KEITT, T. H. 2005: The community context of species' borders: ecological and evolutionary perspectives. *Oikos* 108: 28-46.
- CAUDILL, C. C. 2003: Empirical evidence for nonselective recruitment and a source-sink dynamic in a mayfly metapopulation. *Ecology* 84 (8): 2119-2132.
- CHIVERS, D. P., WISENEN, B. D. & SMITH, R. J. F. 1996: Damselfly larvae learn to recognize predators from chemical cues in the predator's diet. *Animal behaviour* 52: 315-320.
- CONRAD, K. F., WILLSON, K. H., HARVEY, I. F., THOMAS C. J. & SHERRATT T. N. 1999: Dispersal characteristics of seven odonate species in an agricultural landscape. *Ecography* 22: 524-531.
- CONRAD, K. F., WILLSON, K. H., WHITFIELD, K., HARVEY, I. F., THOMAS, C. J. & SHERRATT, T. N. 2002: Characteristics of dispersing *Ischnura elegans* and *Coenagrion puella* (Odonata): age, sex, size, morph and *ectoparasitism*. *Ecography* 25 (4): 439-445.
- CORBET, P. S. 1993: Are Odonata useful as bio-indicators? *Libellula* 12: 91-102.
- CORBET, S. P., 1999: Dragonflies. Behaviour and Ecology of Odonata. *Harley Books (B. H. & A. Harley Ltd)*, Essex.
- CORBI, J. J., TRIVINHO-STRIXINO, S. & DOS SANTOS, A. 2008: Environmental evaluation of metals in sediments and dragonflies due to sugar cane cultivation in neotropical streams. *Water, Air, & Soil Pollution* 195 (4): 325-333.
- COWLEY, M. J. R., THOMAS, C. D., ROY, D. B. et al. 2001: Density-distribution relationships in British butterflies. I. The effect of mobility and spatial scale. *Journal of Animal Ecology* 70: 410-425.
- ČÍŽEK, O. & KONVIČKA, M. 2005: What is a patch in a dynamic metapopulation? Mobility of an endangered woodland butterfly, *Euphydryas maturna*. *Ecography* 28 (6): 791-800.
- D'AMICO, F., DARBLADE, S., AVIGNON, S., BLANC-MANEL, S. & ORMEROD, S. J. 2004: Odonates as indicators of shallow lake restoration by liming: comparing adult and larval responses. *Restoration Ecology* 12: 439-446.
- DEBINSKI, D. M. & HOLT, R. D. 2000: A Survey and Overview of Habitat Fragmentation Experiments. *Conservation Biology* 14 (2): 342-355.
- DE BLOCK, M., GEENEN, S., JORDAENS, K., BACKELJAU, T. & STOKS, R. 2005: Spatiotemporal allozyme variation in the damselfly, *Lestes viridis* (Odonata: Zygoptera): gene flow among permanent and temporary ponds. *Genetica* 124: 137-144.
- DE BLOCK, M., MCPEEK, M. A. & STOKS, R. 2008: Life-history evolution when *Lestes* damselflies invaded vernal ponds. *Evolution* 62: 485-493.
- DE KNIJF, G., ANSELIN, A. & GOFFART, P. 2001: Trends in dragonfly occurrence in Belgium (Odonata). In: *Proceedings of the 13th International Colloquium of the European Invertebrate Survey* (eds. Reemer M, van Helsdingen PJ, Kleukers RMJC), *European Invertebrate Survey*, The Netherlands.
- DELIBES, M., FERRERAS, P. & PILAR, G. 2001: Attractive sinks, or how individual behavioural decisions determine source-sink dynamics. *Ecology Letters* 4: 401-403.

- DE MARCO JR, P., LATINI, A. O. & REIS, A. P. 1999: Environmental determination of dragonfly assemblage in aquaculture ponds. *Aquaculture Research* 30 (5): 357-364.
- DEVICTOR, V., JULLIARD, R. & JIGUET F. 2008: Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. Research paper. *Oikos* 117(4): 507-514.
- DIAS, P. C. 1996: Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology & Evolution* 11: 326-330.
- DIFFENDORFER J. E. 1998: Testing models of source — sink dynamics and balanced dispersal. *Oikos* 81: 417-433.
- DINGEMANSE, N. J. & KALKMAN, V. J. 2008: Changing temperature regimes have advanced the phenology of Odonata in the Netherlands. *Ecological Entomology* 33: 1-9.
- DOLNÝ, A. 2002: Přehled vážek zjištěných na důlních odkalištích Karvinska. In: *Vážky 2002: sborník referátů z celostátního semináře odonatologů*, ZO ČSOP Vlašim: 83-90.
- DOLNÝ, A., 2006: Rozšíření, biologie a ekologie evropsky významných ("naturových") druhů vážek - Česká republika. In: *Vážky 2005: sborník referátů z celostátního semináře odonatologů*, ZO ČSOP Vlašim: 97-122.
- DOLNÝ, A. & HARABIŠ, F. 2008: Monitoring evropsky významných druhů vážek v ČR. In: *Tuf I. H., Kostkan V. (eds.): Výzkum v ochraně přírody, Sborník abstraktů z konference uspořádané 9. — 12. září 2008 v Olomouci*: 60.
- ĎURIŠ, Z. & DOLNÝ, A. 2001: K výskytu dvou ohrožených bezobratlých na důlních odkalištích Karvinska. In: *Sborník z Mezinárodní konference hornická a pohornická krajina Horního Slezska*. VŠB — Technická univerzita Ostrava: 11-14.
- ĎURIŠ, Z. & HORKÁ I. 2001: K výskytu raka bahenního *Pontastacus* (= *Astacus*) *leptodactylus* Escholtz na Karvinsku. *Časopis Slezského Muzea Opava* (A) 50: 78-84.
- EARN, D. J. D., LEVIN, S. A. & ROHANI, P. 2000: Coherence and conservation. *Science* 290 (5495): 1360-1364.
- FINCH, J., SAMWAYS, M. J., HILL, T., PIPER, S. & TAYLOR, S. 2006: Application of Predictive Distribution Modelling to Invertebrates: Odonata in South Africa. *Biodiversity and Conservation* 15 (13): 4239-4251.
- FINCKE, O., SANTIAGO, D., HICKNER, S. & BIENEK, R. 2008: Susceptibility of larval dragonflies to zebra mussel colonization and its effect on larval movement and survivorship. *Hydrobiologia* (in press).
- FOOTE, A. L. & HORNUNG, C. L. R. 2005: Odonates as biological indicators of grazing effects on Canadian prairie wetlands. *Ecological Entomology* 30: 273-283.
- FOSTER, S. E. & D. S. SOLUK 2004: Evaluating exuvia collection as a management tool for the federally endangered Hine's emerald dragonfly, *Somatochlora hineana* Williamson (Odonata: Cordulidae). *Biological Conservation* 118 (1): 15-20.
- GASTON K. J. 2005: Biodiversity and extinction: species and people. *Progress in Physical Geography* 29 (2): 239-247.
- GIBBONS, L. E., REED, J. M., CHEW, F. S. 2002: Habitat requirements and local persistence of three damselfly species (Odonata: Coenagrionidae). *Journal of Insect Conservation* 6: 47-55.
- GONSETH, Y & MONNERAT, C. 2001: Recent changes in distribution of dragonflies in Switzerland (Odonata). In: *Proceedings of the 13th International Colloquium of the European Invertebrate Survey* (eds. Reemer M, van Helsdingen PJ, Kleukers RMJC), European Invertebrate Survey, The Netherlands.
- GONZALEZ, A. & HOLT, R. D. 2002: The inflationary effects of environmental fluctuations in source-sink systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 14872—14877.

GRANT, P. B. C. & SAMWAYS, M. J. 2007: Montane refugia for endemic and Red Listed dragonflies in the Cape Floristic Region biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation* 16 (3): 787-805.

HANNON, E. R. & HAFERNIK, J. E. 2007: Reintroduction of the rare damselfly *Ischnura gemina* (Odonata: Coenagrionidae) into an urban California park. *Journal of Insect Conservation* 11: 141-149.

HANSKI, I. 1999: Metapopulation ecology. *Oxford University Press*, New York.

HANSKI, I. & GILPIN, M. 1997: Metapopulation dynamics: ecology, genetics and evolution. *Academic Press*, New York.

HANSKI, I. & OVASKAINEN, O. 2003: Metapopulation theory for fragmented land scapes. *Theoretical Population Biology* 64: 119-127.

HASSALL, C., THOMPSON, D. J., FRENCH, G. C., & HARVEY, I. F. 2008: Historical changes in the phenology of British Odonata are related to climate. *Global change Biology* 13(5): 933-941.

HASSALL, C., THOMPSON, D. J. & HARVEY, I. F. 2009: The impact of climate-induced distributional changes on the validity of biological water quality metrics. *Environmental Monitoring and Assessment* (in press).

HASTINGS, A. & BOTSFORD, L. W. 2006: Persistence of spatial populations depends on returning home. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103 (15): 6067-6072.

HAYWARD M. W. 2009: Conservation management for the past, present and future. *Biodiversity and Conservation* (in press).

HEINZ, S. K., WISSEL, C. & FRANK, K. 2006: The viability of metapopulations: individual dispersal behaviour matters. *Landscape Ecology* 21 (1): 77-89.

HENLE, K., DAVIES, K. F., KLEYER, M., MARGULES, C. & SETTELE, J. 2004: Predictors of species sensitivity to fragmentation. *Biodiversity and Conservation* 13 (1): 207-251.

HICKLING, R., ROY, D. B., HILL, J. K. & THOMAS, C. D. 2005: A northward shift of range margins in British Odonata. *Global Change Biology* 11 (3): 502-506.

HOF, C., BRÄNDLE, M. & BRANDL, R. 2006: Lentic odonates have larger and more northern ranges than lotic species. *Journal of Biogeography* 33 (1): 63-70.

HOLYOAK, M. & RAY, C. 1999: A roadmap for metapopulation research. *Ecology Letters* 2 (5): 273-275.

HORVÁTH, G., BERNÁTH, B. & MOLNÁR, G. 1998: Dragonflies find crude oil visually more attractive than water: multiple choice experiments on dragonfly polarotaxis. *Naturwissenschaften* 85: 292-97.

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. 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. & ZEIL, J. 1996: Kuwait oil lakes as insect traps. *Nature* 379: 303-304.

HÜTTL, R. F. & GERWIN, W. 2005: Guest Editorial: Landscape and ecosystem development. after disturbance by mining. *Ecological Engineering* 24: 1-2.

- JANSEN, V. A. A. & VITALIS, M. R. 2007: The evolution of dispersal in a levin's type metapopulation model. *Evolution* 61 (10): 2386-2397.
- JANSEN, V. A. A. & YOSHIMURA, J. 1998: Populations can persist in an environment consisting of sink habitats only. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 95 (7): 3696-3698.
- JENKINS, K. M. & BOULTON, A. J. 2007: Detecting impacts and setting restoration targets in arid-zone rivers: aquatic micro-invertebrate responses to reduced floodplain inundation. *Journal of Applied Ecology* 44 (4): 823-832.
- JOHANSSON, F., ENGLUND, G., BRODIN, T. & GARDFJELL, H. 2006: Species abundance models and patterns in dragonfly communities: effects of fish predators. *Oikos* 114 (1): 27-36.
- JOHANSSON, F. & ROWE, L. 1999: Life history and behavioral responses to time constraints in a damselfly. *Ecology* 80 (4): 1242-1252.
- JOHANSSON, F. & SUHLING, F. 2004: Behaviour and growth of dragonfly larvae along a permanent to temporary water habitat gradient. *Ecological Entomology* 29: 196-202.
- KADOYA, T., SUDA, S. & WASHITANI, I. 2004: Dragonfly species richness on man-made ponds: effects of pond size and pond age on newly established assemblages. *Ecological Research* 19 (5): 461-467.
- KADOYA, T., SUDA, S., TSUBAKI, Y. & WASHITANI, I. 2008: The sensitivity of dragonflies to landscape structure differs between life-history groups. *Landscape Ecology* 23 (2): 149-158.
- KEIL, P., ŠÍMOVÁ, I. & HAWKINS, B. A. 2008: Water-energy and the geographical species richness pattern of European and North African dragonflies (Odonata). *Insect Conservation and Diversity* 1: 142-150.
- KLEEF, H., VERBERK, W., LEUVEN, R., ESSELINK, H., VELDE, G. & DUINEN, G. A. 2006: Biological traits successfully predict the effects of restoration management on macroinvertebrates in shallow softwater lakes. *Hydrobiologia* 565 (1): 210-216.
- KOKKO, H. & SUTHERLAND, W. J. 2001: Ecological traps in changing environments: Ecological and evolutionary consequences of a behaviourally mediated Allee effect. *Evolutionary Ecology Research* 3: 537-551.
- KORKEAMÄKI, E. & SUHONEN, J. 2002: Distribution and habitat specialization of species affect local extinction in dragonfly Odonata populations. *Ecography* 25: 459-465.
- KOTIAHO, J. S., KAITALA, V., KOMONEN, A. & PÄIVINEN, J. 2005: Predicting the risk of extinction from shared ecological characteristics. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102: 1963-1967.
- KRISKA, G., CSABAI, Z., BODA, P., MALIK, P. & HORVÁTH, G. 2006: Why do red and dark-coloured cars lure aquatic insects? The attraction of water insects to car paintwork explained by reflection-polarization signals. *Proceedings of the Royal Society of London B* 273: 1667-1671.
- KRISKA, G., HORVÁTH, G. & ANDRIKOVICS, S. 1998: Why do mayflies lay their eggs en masse on dry asphalt roads? Water-imitating polarized light reflected from asphalt attracts Ephemeroptera. *Journal of Experimental Biology* 201 (15): 2273-2286.
- KRISKA, G., MALIK, P., SZIVÁK, I. & HORVÁTH, G. 2008: Glass buildings on river banks as "polarized light traps" for mass-swarming polarotactic caddis flies. *Naturwissenschaften* 95: 461-467.
- LEATHER, S. R., BASSET, Y. & HAWKINS, B. A. 2008: Insect conservation: finding the way forward. *Insect Conservation & Diversity* 1: 67-69.



- LEVINS, R. 1969: Evolution in Changing Environments. *Princeton University Press*, Princeton, NJ.
- LI, H. & WU, J. 2004: Use and misuse of landscape indices. *Landscape Ecology* 19: 389-399.
- LINDENMAYER, D. B., HOBBS, R., MONTAGUE-DRAKE, R. et al. 2007: A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecology Letters* 11 (1): 1-14.
- MACARTHUR, R. H. & WILSON, E. O. 1967: The Theory of Island Biogeography. *Princeton University Press*, Princeton, NJ.
- MACNEALE, K. H., PECKARSKY, B. L. & LIKENS, G. E. 2005: Stable isotopes identify dispersal patterns of stonefly populations living along stream corridors. *Freshwater Biology* 50 (7): 1117-1130.
- MADDOCK, A. & SAMWAYS, M. 2000: Planning for biodiversity conservation based on the knowledge of biologists. *Biodiversity Conservation* 9 (8): 1153-1169.
- MAES, D. & VAN DYCK, H. 2004: Habitat quality and biodiversity indicator performances of a threatened butterfly versus a multispecies group for wet heathlands in Belgium. *Biological conservation* 123 (2): 177-187.
- MANGER, R. & DINGEMANSE, N. J. 2008: Adult survival of *Sympecma paedisca* during hibernation. *Odonatologica*. (in press).
- MATĚJKA P. & DOLNÝ A. 2004: Analýza populace vážky plavé *Libellula fulva* Müller. In: BRYJA J. & ZUKAL J. (Eds.): *Zoologické dny Brno 2004. Sborník abstraktů z konference 13. -14. února*: 93.
- MATTILA, N., KAITALA, V., KOMONEN, A., KOTIAHO, J. S. & PÄIVINEN, J. 2006: Ecological determinants of distribution decline and risk of extinction in moths. *Conservation Biology* 20: 1161-1168.
- MAZEROLLE, M., POULIN, M., LAVOIE, C., ROCHEFORT, L., DESROCHERS, A. & DROLET, B. 2006: Animal and vegetation patterns in natural and man-made bog pools: implications for restoration. *Freshwater Biology* 51 (2): 333-350.
- MCCAULEY, S. J. 2005: Species Distributions in Anisopteran Odonates: Effects of local and regional processes. Dissertation. *University of Michigan*, Ann Arbor, MI.
- MCCAULEY, S. J. 2006: The effects of dispersal and recruitment limitation on community structure of odonates in artificial ponds. *Ecography* 29: 585-595.
- MCCAULEY, S. J. 2007: The role of local and regional processes in structuring larval dragonfly distributions across habitat gradients. *Oikos* 116: 121-133.
- MCCAULEY, S. J. 2008: Slow, fast, and in between: habitat distribution and behavior of larvae in nine species of libellulid dragonfly. *Freshwater Biology* 53 (2): 253-263.
- MCCAULEY, S. J., DAVIS, C. J., RELYEA, R. A., YUREWICZ, K. L., SKELLY, D. K. & WERNER, E. E. 2008: Metacommunity patterns in larval odonates. *Oecologia* 158 (2): 329-342.
- MCGEOCH, M. A. 1998: The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews* 73: 181-201.

- MCINTIRE, E. J. B., SCHULTZ, C. B. & CRONE, E. E. 2007: Designing a network for butterfly habitat restoration: where individuals, populations and landscapes interact. *Journal of Applied Ecology* 44 (4): 725-736.
- MCPEEK, M. A. 1989: Differential dispersal tendencies among Enallagma damselflies (Odonata: Coenagrionidae) inhabiting different habitats. *Oikos* 56: 187-195.
- MCPEEK, M. A. 2004: The growth/predation risk trade-off: So what is the mechanism? *American Naturalist* 163: 88-111.
- MIKOLAJEWSKI, D. J. & JOHANSSON, F. 2004: Morphological and behavioral defenses in dragonfly larvae: trait compensation and cospecialization. *Behavioral Ecology* 15 (4): 614-620.
- MIKOLAJEWSKI, D. J. & ROLFF, J. 2004: Benefits of morphological defence demonstrated by direct manipulation in larval dragonflies. *Evolutionary Ecology Research* 6: 319-326.
- MOLOFSKY, J. & FERDY, J. B. 2005: Extinction dynamics in experimental metapopulations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102 (10): 3726-3731.
- NIENHUIS, P. H., BAKKER, J. P., GROOTJANS, A. P., GULATI, R. D. & DE JONGE, V. N. 2002: The state of the art of aquatic and semi-aquatic ecological restoration projects in the Netherlands. *Hydrobiologia* 478: 219-233.
- NICHOLSON, E. & POSSINGHAM, H. P. 2006: Objectives for multiple species conservation planning. *Conservation Biology* 20: 871-881.
- NIXDORF, B., LESSMANN, D. AND DENEKE, R. 2005: Mining lakes in a disturbed landscape: Application of the EC Water Framework Directive and future management strategies. *Ecological Engineering* 24: 67-73.
- OERTLI, B., JOYE, D. A., CASTELLA, E., JUGE, R., CAMBIN, D. & LACHAVANNE J. B. 2002: Does size matter? The relationship between pond area and biodiversity. *Biological Conservation* 104: 59-70.
- OGDEN, T. H. & WHITING, M. F. 2003: The problem with the Paleoptera problem: sense and sensitivity. *Cladistics* 19(5): 432-442.
- PÄIVINEN, J., GRAPPUTO, A., KAITALA, V., KOMONEN, A., KOTIAHO, J. S., SAARINEN, K. & WAHLBERG, N. 2005: Negative density-distribution relationship in butterflies. *BMC Biology* 3: 5.
- PETERSEN, I., MASTERS, Z., HILDREW, A. G. & ORMEROD, S. J. 2004: Dispersal of adult aquatic insects in catchments of differing land use. *Journal of Applied Ecology* 41: 934-950.
- PICKUP, J. THOMPSON, & D. J. 1990: The effects of temperature and prey density on the developmental rates and growth of damselfly larvae (Odonata: Zygoptera). *Ecological Entomology* 15: 187-200.
- PIERSANTI, S., REBORA, M., SALERNO, G. & GAINO, E. 2007: Behaviour of the larval dragonfly *Libellula depressa* (Odonata Libellulidae) in drying pools. *Ethology Ecology & Evolution* 19 (2): 127-136.
- PRACH, K. & PYŠEK, P. 2001: Using spontaneous succession for restoration of human-disturbed habitats: Experience from Central Europe. *Ecological Engineering* 17: 55-62.
- PULLIAM, H. R. 1988: Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist* 135: 652-661.
- PURSE, B. V., HOPKINS, G. W., DAY, K. J. & THOMPSON, D. J. 2003: Dispersal characteristics and management of a rare damselfly. *Journal of Applied Ecology* 40 (13): 716-728.

- PURVIS, A., GITTLEMAN, J. L., COWLISHAW, G. & MACE, G. M. 2000: Predicting extinction risk in declining species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 267 (1456): 1947-1952.
- RAHEL, F. J. & OLDEN, J. D. 2008: Assessing the Effects of Climate Change on Aquatic Invasive Species. *Conservation Biology* 22 (3): 521-533.
- RELYEA, R. A. & HOVERMAN, J. T. 2008: Interactive effects of predators and a pesticide on aquatic communities. *Oikos* 117: 1647-1658.
- REMEŠ, V. 2000: How can maladaptive habitat choice generate source-sink population dynamics? *Oikos* 91: 579-582.
- REMSBURG, A. J., OLSON, A. C. & SAMWAYS, M. J. 2008: Shade Alone Reduces Adult Dragonfly (Odonata: Libellulidae) Abundance. *Journal of Insect Behavior* 21 (6): 460-468.
- ROUQUETTE, J. R. & THOMPSON, D. J. 2005: Habitat associations of the endangered damselfly, *Coenagrion mercuriale*, in a water meadow ditch system in southern England. *Biological Conservation* 123 (2): 225-235.
- RUITER, E. J. & MANGER, R. 2007: Overwinteren in Nederland, geen koud kunstje voor de Noordse winterjuffer (Sympecma paedisca). *Brachytron* 11 (1): 42-51.
- SAHLEN, G. & EKESTUBBE, K. 2001: Identification of dragonflies (Odonata) as indicators of general species richness in boreal forest lakes. *Biodiversity and Conservation* 10: 673-690.
- SAMWAYS, M. J. 1989: Taxon turnover in Odonata across a 3000m altitudinal gradient in southern Africa. *Odonatologica* 18: 263-274.
- SAMWAYS, M. J. 2000: A conceptual model of ecosystem restoration triage based on experiences from three remote oceanic islands. *Biodiversity and Conservation* 9: 1073-1083.
- SAMWAYS, M. J. 2003: Marginality and national red listing of species. *Biodiversity and Conservation* 12: 2523-2525.
- SAMWAYS, M. J. 2007a: Insect conservation: A synthetic management approach. *Annual Review of Entomology* 52: 465-487.
- SAMWAYS, M. J. 2007b: Rescuing the extinction of experience. *Biodiversity and Conservation* 16 (7): 1995-1997.
- SAMWAYS, M. J. & GRANT, P. B. C. 2007: Honing Red List Assessments of Lesser-Known Taxa in Biodiversity Hotspots. *Biodiversity and Conservation* 16 (9): 2575-2586.
- SCHLAEPFER, M. A., RUNGE, M. C. & SHERMAN, P. W. 2002: Ecological and evolutionary traps. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 474-480.
- SCHINDLER, M., FESL, C. & CHOVANEC, A. 2003: Dragonfly associations (Insecta: Odonata) in relation to habitat variables: a multivariate approach. *Hydrobiologia* 497: 169-180.
- SCHMELLER, D. S., GRUBER, B., BAUCH, B., LANNO, K., BUDRYS, E., BABIJ, V., JUKAITIS, R., SAMMUL, M., VARGA, Z. & HENLE, K. 2008: Determination of national conservation responsibilities for species conservation in regions with multiple political jurisdictions. *Biodiversity and Conservation* 17: 3607-3622.
- SCHTICKZELLE, N. & BAGUETTE, M. 2004: Metapopulation viability analysis of the bog fritillary butterfly using RAMAS/GIS. *Oikos* 104(2): 277-290.

SCHTICKZELLE, N., CHOUTT, J., GOFFART, P. H., FICHEFET, V. & BAGUETTE, M. 2005: Metapopulation dynamics and conservation of the marsh fritillary butterfly: Population viability analysis and management options for a critically endangered species in Western Europe. *Biological Conservation* 126: 569-581.

SCHWIND, R. 1991: Polarization vision in water insects and insects living on a moist substrate. *Journal of Comparative Physiology* 169: 531-540.

SCHWIND, R. & HORVÁTH, G. 1993: Reflection-polarization pattern at water surfaces and correction of a common representation of the polarization pattern of the sky. *Naturwissenschaften* 80 (2): 82-83.

SERRANO-MENESES, M. A., AZPILICUETA-AMORÍN, M., SZÉKELY, T. & CÓRDOBA-AGUILAR, A. 2007: The development of sexual differences in body size in Odonata in relation to mating systems. *European Journal of Entomology* 104: 453-458.

SFORMO, T. AND DOAK, P. 2006: Thermal ecology of Interior. Alaska dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Functional Ecology* 20: 114-123.

SOKOLOVSKA, N., ROWE, L. & JOHANSSON, F. 2000: Fitness and body size in mature odonates. *Ecological Entomology* 25: 239-248.

SOLÉ, R. V., ALONSO, D. & SADANA, J. 2004: Habitat fragmentation and biodiversity collapse in neutral communities. *Ecological Complexity* 1: 65-75.

SØNDERGAARD, M. & JEPPESEN, E. 2007: Anthropogenic impacts on lake and stream ecosystems, and approaches to restoration. *Journal of Applied. Ecology* 44: 1089-1094.

STADLER, J., TREFFLICH, A., BRANDL, R. & KLOTZ, S. 2007: Spontaneous regeneration of dry grasslands on set-aside fields. *Biodiversity and Conservation* 16 (3): 621-630.

STOKS, R. & JOHANSSON, F. 2000: Trading off mortality risk against foraging effort in damselflies that differ in life cycle length. *Oikos* 91: 559-567.

SWAAY, C., WARREN, M. & LOÏS, G. 2006: Biotope Use and Trends of European Butterflies. *Journal of Insect Conservation* 10 (2): 189-209.

THERRIAULT, T. W. & KOLASA, J. 2000: Explicit links among physical stress, habitat heterogeneity and biodiversity. *Oikos* 89: 387-391.

THOMAS, C. D., BULMAN, C. R. & WILSON, R. J. 2008: Where within a geographical range do species survive best? A matter of scale. *Insect Conservation and Diversity* 1 (1): 2-8.

THOMPSON, D. J. 1987: Regulation of damselfly populations: the effects of weed density on larval mortality due to predation. *Freshwater Biology* 17: 367-371.

THOMPSON, D. J. 1990: The effects of survival and weather on lifetime egg production in a model damselfly. *Ecological Entomology* 15 (4): 455-462.

THOMPSON, D. J. & FINCKE, O. M. 2002: Body size and fitness in Odonata, stabilising selection and a meta-analysis too far?. *Ecological Entomology* 27 (3): 378-384.

TOLLETT, V. D., BENVENUTTI, E. L., DEER, L. A. & RICE, T. M. 2009: Differential toxicity to Cd, Pb, and Cu in dragonfly Larvae (Insecta: Odonata). *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 56 (1): 77-84.

WAAGE, J. K. 1983: Sexual selection, ESS theory and insect behavior: some examples from damselflies. (Odonata). *Florida Entomologist* 66: 19-31.

WATERMAN, T. H. & HORCH, K. W. 1966: Mechanism of Polarized Light Perception. *Science* 154 (3748): 467-475.

WATTS, P. C., ROUSSET, F., SACCHERI, I. J., LEBLOIS, R., KEMP, S. J. & THOMPSON, D. J. 2007: Compatible genetic and ecological estimates of dispersal rates in insect. *Molecular Ecology* 16 (4): 737-751.

WESTERN, D. 2001: Human-modified ecosystems and future evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 5458-5465

WHITE, G. C., & K. P. BURNHAM 1999: Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46 Supplement: 120-138.

WIKELSKI, M., MOSKOWITZ, D., ADELMAN, J. S., COCHRAN, J., WILCOVE, D. S. & MAY, M. L. 2006: Simple rules guide dragonfly migration. *Biology Letters* 2 (3): 325-329.

WILDERMUTH, H. 1992: Habitate und Habitatwahl der Großen Moosjungfer, (*Leucorrhinia pectoralis*) Charp. 1825 (Odonata, Libellulidae). *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz* 1: 3-22.

WILDERMUTH, H. 1993: Habitat selection and oviposition site recognition by the dragonfly *Aeshna juncea* (L.): an experimental approach in natural habitats (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica* 22: 27-44.

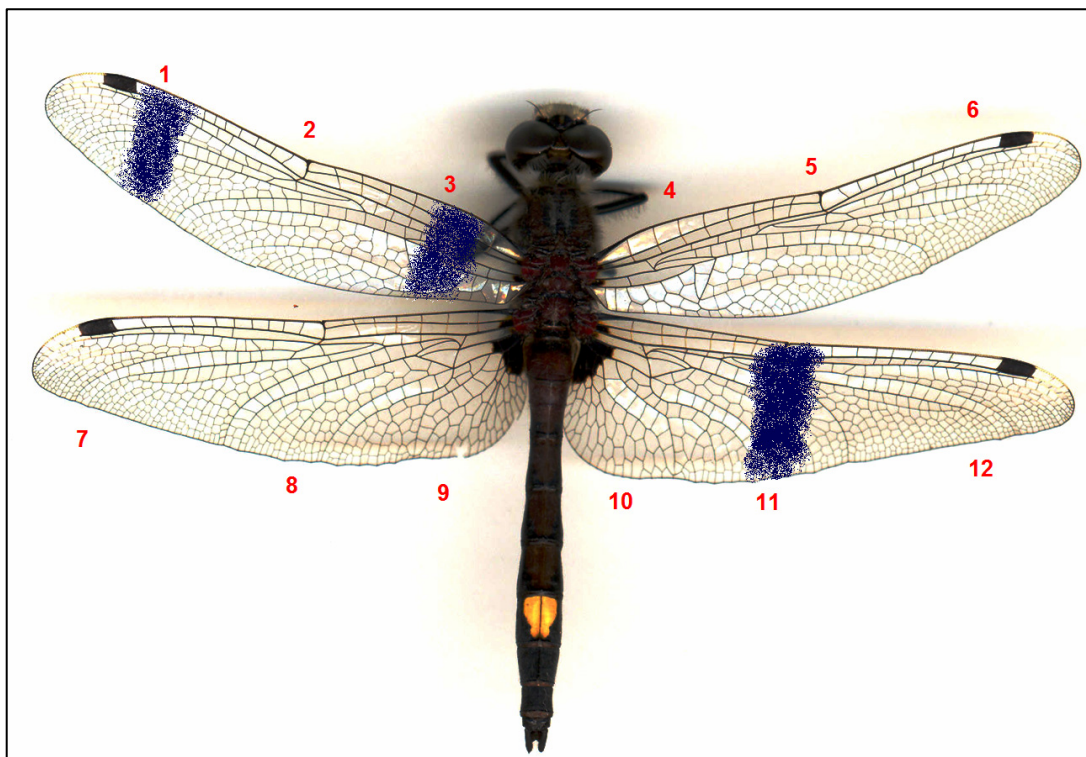
WILDERMUTH H. 1994: Habitatselektion bei Libellen. *Advances in Odonatology* 6: 223-257.

WILDERMUTH, H. 2001: Das Rotationsmodell zur Pflege kleiner Moorgewässer. Simulation naturgemäßer Dynamik. *Naturschutz und Landschaftsplanung* 33 (9): 269-273.

WILDERMUTH, H. 2008: Konstanz und Dynamik der Libellenfauna in der Drumlinlandschaft Zürcher Oberland, Rückblick auf 35 Jahre Monitoring. *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich* 153 (3-4): 57-66.

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.

## Příloha: Metoda zpětných odchytů



**Označený jedinec má tedy kód: 1, 3, 11.**

### Metodika:

- Individuální značení pomocí kódu
- Značení fixem (olejová báze)

### Výhody:

- Individualita
- Umožňuje sledovat migraci
- Relativně šetrná metoda