

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Ekologická a evoluční biologie



Daniel Machala

Způsoby termoregulace dospělých vážek v závislosti na jejich prostředí
The ways of thermoregulation in adult Odonata in relation to their habitat

Typ závěrečné práce:

Bakalářská práce

Školitel:

RNDr. Martin Černý, Ph.D.

Praha, 2024

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma „Způsoby termoregulace dospělých vážek v závislosti na jejich prostředí“ zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje v seznamu literatury.

V Praze dne 20.4. 2024

.....

Daniel Machala

Poděkování

Chtěl bych poděkovat především svému školiteli RNDr. Martinovi Černému, Ph.D, za jeho trpělivost, věcné připomínky, rady a čas, který mi věnoval a které mi pomohli při tvoření této práce.

Abstrakt

Vážky patří mezi nejlépe prozkoumaný hmyz a o jejich způsobu termoregulace je již spousta studií, a i přes to se stále nalézají nové poznatky, týkající se této problematiky. Nedávné studie poukazují na nové mechanismy termoregulace, společně s problematikou negativního vlivu globálního oteplování na diverzitu této staré a fascinující skupiny hmyzu. Tato práce shrnuje dosavadní poznatky o termoregulaci vážek a zaměřuje se na porovnání termoregulačních strategií „*perchers*“ a „*fliers*“ v závislosti na prostředí.

Klíčová slova: vážky, termoregulace, *percher*, *flier*

Abstract

Dragonflies are among the best-studied groups of insects and, there are already many studies on their method of thermoregulation. Yet new knowledge is still being found regarding this issue. Recent studies point to new mechanisms of thermoregulation, along with the issue of the negative effect of global warming on the diversity of this ancient and fascinating group of insects. This work summarizes the current knowledge about the thermoregulation of dragonflies and focuses on comparing the thermoregulatory strategies of perchers and fliers in relation to their environment.

Key Words: dragonflies, thermoregulation, percher, flier

Obsah

1. Úvod	6
2. Odonata	7
2.1 Anisoptera	7
3. Termoregulace	8
4. Hmyz a termoregulace	9
5. Vážky a termoregulace	10
5.1 Dělení vážek dle jejich způsobu termoregulace	12
5.2 Zbarvení vážek a termoregulace	13
5.2.1 Zbarvení křídel	13
5.2.2 Zbarvení těla	16
5.3 Behaviorální způsoby ektotermní termoregulace	17
5.4 Metabolická termoregulace	20
6. Latitudinální a altitudinální rozšíření vážek a způsoby termoregulace	20
6.1 Vážky obývající chladná podnebí	21
6.2 Vážky obývající teplá podnebí	22
7. Vliv globálního oteplování	24
8. Závěr	25
9. Seznam literatury	26
10. Zdroje	28

1. Úvod

Vážky jsou velmi starý řád hmyzu, jehož první fosilní záznamy se objevují již ve spodním permu a mezi jeho zástupce patří i největší druh hmyzu, který se na Zemi vyskytoval. Jejich vzhled a struktura těla se během cca 250 mil. let změnila pouze málo. Společně s motýly a barevnými druhy brouků vzbuzují, díky své nápaditosti, zájem nejen ve vědecké, ale také v širší společnosti, a tak představují vhodnou skupinu pro zvýšení povědomí veřejnosti například o dopadech narušení přirozeného prostředí. Rád bych v této práci poukázal, že termoregulace není vyhrazena pouze obratlovcům, ale je alespoň stejně důležitá i pro hmyz.

V této práci se zaměřuji na termoregulační schopnosti řádu Odonata, jakým způsobem regulují svou tělesnou teplotu, zda a jak prostředí ovlivňuje způsoby jejich termoregulace a jaká termoregulační strategie je výhodnější v teplotně rozdílných prostředích.

Nejdříve krátce pojednám o řádu Odonata a stanovím rozdíly mezi jeho dvěma velkými podřády Anisoptera a Zygoptera, poté pojednám o termoregulaci a termoregulaci hmyzu obecně. Dále popíši způsoby termoregulace vážek společně s tím, jaké dvě hlavní strategie můžeme u nich pozorovat, a uvedu jednotlivé příklady. Následně se budu věnovat tomu, jak se liší termoregulační strategie vážek v odlišných prostředích.

2.Odonata

Společně s řádem Ephemeroptera, se kterým sdílí společného předka, jsou považovány sesterskou skupinou ostatním Pterygota. Do řádu Odonata v současnosti patří přibližně 6 400 druhů, které jsou rozdělené do tří podřádů: Anisoptera s přibližně 3 000 druhy, Zygoptera s cca 3 300 druhy a početně i ekologicky nepříliš významný Anisozygoptera s pouhými třemi druhy (KOHLI et al., 2021). Další druhy stále ještě čekají na popsání a celkový počet druhů je odhadován na přibližně 7 000 (KALKMAN et al., 2008).

Všichni zástupci tohoto řádu jsou predátoři (a to i v larválním stadiu) a živí se především živou kořistí v podobě jiného hmyzu, drobných ryb, či pulců žab (KOHLI et al., 2021). Vážky postrádají stádium kukly a jedná se tedy o Hemimetabola neboli hmyz s proměnou nedokonalou. Jejich larvy (nymfy) bývají zpravidla vodní, od dospělého jedince, imaga, se liší nejen prostředím, ve kterém žijí, ale i strukturou těla. Loví pomocí vizuálního vjemu, či pomocí mechanoreceptorů a svou kořist chytají spodním vysunovacím pyskem, labium, který je přeměněn na vymrštitelnou masku. Dospělci jsou zejména terestričtí, jsou zdatnými letci a svou kořist lapají za letu pomocí končetin, které mohou být díky předozadně zkosené hrudi (thorax) „vytrčeny“ při lovu před hlavu vážky (CORBET, 1999).

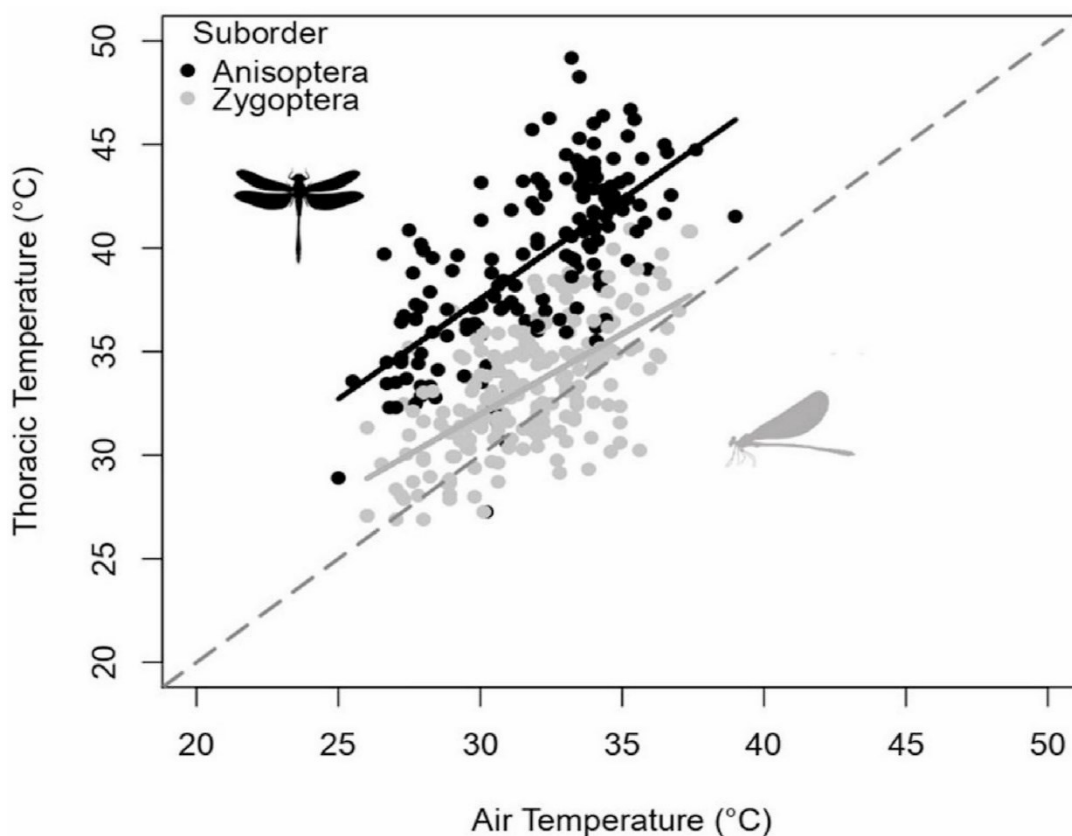
2.1 Anisoptera

Anisoptera (různokřídlice) se vyznačují robustnější stavbou těla, a to jak v larválním stádiu, tak ve stádiu imaga. Jsou zdatnějšími letci, nežli zástupci podřádu Zygoptera a jak jejich český název napovídá, jejich první a druhý pár křídel nemají stejný tvar. Zadní pár křídel má rozšířenou bázi, která usnadňuje plachtění (CORBET, 1999).

Zástupci Anisoptera tráví více svého času aktivním letem oproti své sesterské skupině Zygoptera. Jejich relativně menší poměr povrchu těla k objemu jim dává větší schopnost termoregulace (Graf 1) (CASTILLO-PÉREZ et al., 2022).

2.2 Zygoptera

Zygoptera (stejnokřídlice) jsou charakteristické dlouhým a protáhlým zadečkem (abdomenem) a obecně drobnějším tělem oproti Anisoptera (CORBET, 1999). Většinu svého času tráví spíše vysedáváním na podkladu nežli aktivním letem. Kvůli velkému poměru povrchu těla k celkovému objemu nemají stejné termoregulační schopnosti a jsou oproti zástupcům podřádu Anisoptera více závislé na okolní teplotě viz Graf 1 (CASTILLO-PÉREZ et al., 2022).



Graf 1. Vztah teploty hrudi (osa y) a teploty vzduchu (osa x). Měřeno u 26 druhů vážek, počet měřených jedinců Anisoptera = 162, počet měřených jedinců Zygoptera = 228. Převzato z (CASTILLO-PÉREZ et al., 2022).

3. Termoregulace

Termoregulací rozumíme schopnost udržení tělesné teploty navzdory okolním podmínkám. Tato schopnost, udržet si teplotu těla, je pro živočichy důležitá kvůli ochraně proti přehřátí, zmrznutí i parazitům. Živočichy můžeme dělit na ektotermní a endotermní. Endotermní

živočichové udržují svou tělesnou teplotu biochemickými či fyzikálními procesy. Ektotermní živočichové jsou závislí na příjmu tepla z okolí například ve formě slunečního záření, nebo přenosem tepla prouděním. Nepříznivé podmínky často přecházejí ve stavu strnulosti, či v imaturním stádiu.

4. Hmyz a termoregulace

Na hmyz bylo dlouho nahlíženo z pohledu termoregulace jako na nezajímavou skupinu a jeho zástupci byli označováni za poikilotermy, tedy organismy, které nejsou schopné regulace své tělesné teploty, a ta je tedy pouze závislá na teplotě prostředí (HEINRICH, 1993).

Teplota prostředí je pro hmyz jeden z nejdůležitějších faktorů, ne-li ten nejdůležitější. Ovlivňuje například účinnost různých enzymů, rychlost vývoje jedince, biografické rozšíření druhů, čas, kdy může být daný druh aktivní, nebo i může změnit fyziologii nervové a svalové tkáně (SANBORN, 2004). Tyto efekty mohou dále ovlivnit rychlost shánění a zpracování potravy, stejně jako schopnost uniknout predátorovi (HEINRICH, 1974). Z důvodu jejich velikosti mohou zažít ohromné změny teplot pouhým přemístěním se ze stínu na místo, kam dopadá sluneční záření, nebo od zemského povrchu o jeden metr výše. Vzhledem k těmto velkým rozdílům teplot, se kterými se hmyz potýká, není divu, že se u některých druhů vyvinuly různé mechanismy, jak se s nimi vyrovnat (HEINRICH, 1993).

Častým jevem metabolické termoregulace je rychlé třepání křídel (*wing-whirring*), které zvyšuje teplotu hrudi a často předchází samotnému letu. S touto strategií se mimo jiné můžeme setkat u zástupců Hymenoptera, Odonata a Coleoptera (HEINRICH, 1993).

V chladných podmínkách bylo experimentálně dokázáno, že některé druhy včel a čmeláků dokáží nasměrovat tok teplé hemolymfy z hrudi do zadečku či do hlavy, kde se disipací tepla ochladí (SEPÚLVEDA-RODRÍGUEZ et al., 2024). U sociálního hmyzu se vyvinuly různé způsoby, jak zajistit ideální teplotu pro rozvoj potomstva. Například zástupci vos rodu *Polistes* (čeled' Vespidae) ochlazují svá hnízda ovíváním, či pokropením hnízda vodou (HEINRICH, 1993).

Mravenci vytváří mraveniště, která mají velmi sofistikovanou strukturu, která jim napomáhá udržet optimální teplotu. Zdroj tepla se může u různých druhů lišit. U menších kolonií může jako zdroj tepla převažovat sluneční záření, u středně velkých může značnou roli hrát mikrobiální rozklad organické hmoty. A u obrovských kolonií může hrát důležitou roli

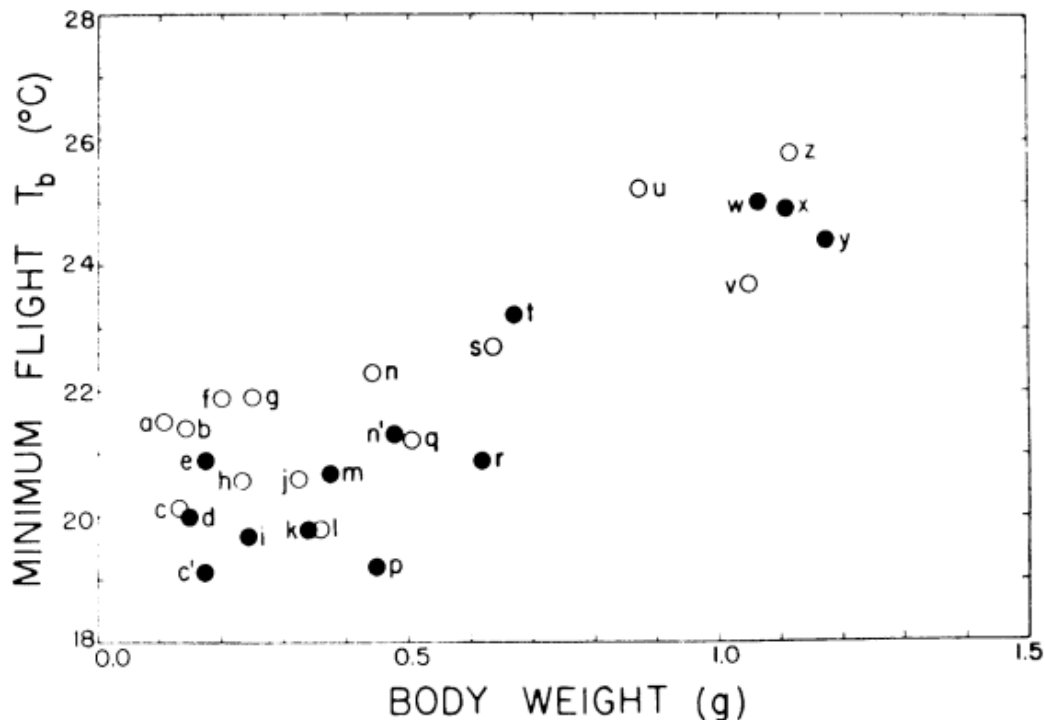
metabolické teplo jednotlivých členů kolonie pro zachování optimální teploty mraveniště (HEINRICH, 1993).

Ve studii na Novém Zélandu, když byla okolní teplota relativně nízká, si cikády vybíraly pro své zpěvy osluněná místa, často na vyhřátých kamenech, ke kterým se přitiskly, aby maximalizovaly přísun tepla z okolí. Zároveň si vybíraly místa chráněná před větrem, aby minimalizovaly ztrátu tepla konvekcí (HEATH et al., 2022). Podobné chování můžeme pozorovat i u zástupců Orthoptera. Například nymfy saranče *Schistocerca gregaria* vytvářejí při nízkých teplotách agregace, nejspíše za účelem snížení ztráty tepla konvekcí, a při vysokých teplotách orientují své tělo tak, aby na ně dopadalo co nejméně slunečního záření (HEINRICH, 1993). Orientování těla podle pozice Slunce můžeme pozorovat i u některých druhů motýlů (KEMP, KROCKENBERGER, 2002).

Termoregulace hmyzu je tedy velmi rozsáhlé téma, kterého jsem se nyní pouze lehce dotkl a mechanismů termoregulace společně se zástupci je více, než je uvedeno v této ilustrační kapitole.

5. Vážky a termoregulace

Pro vážky je tato schopnost důležitá, jelikož jim umožňuje být během dne aktivní po delší dobu a mají tedy více času na shánění potravy, zaopatření teritoria a námluvy. Schopnost termoregulace tedy i zvyšuje fitness jedince. Pro vážku je zejména důležité dostat svou tělesnou teplotu nad minimální teplotu potřebnou pro udržení letu (minimum flight temperature, MFT). Pokud je teplota hrudi pod hranicí této teploty, tak vážka rychle ztrácí výšku, pokusí-li se vůbec vzlétnout (MAY, 1976). Hodnoty MFT se u různých druhů liší v závislosti na váze těla viz Graf 2 (MAY, 1976), a zároveň některé druhy, které žijí dále od rovníku, mají nižší MFT, než některé druhy žijící blíže rovníku (HEINRICH, 1993).



Graf 2. Průměrné hodnoty MFT v závislosti na váze těla. Plné kruhy označují jedince zkoumané na Floridě a prázdné kruhy jedince zkoumané v Panamě. Jednotlivá písmenka označují druh, čísla v závorkách představují počet zkoumaných jedinců a směrodatnou odchylku:

a = *Micrathya ocellata* (14; 0,81), b = *Erythemis credula* (10; 1,58), c = *Micrathya marcella* (11; 1,41), c' = *M. marcella* (20; 1,21), d = *Ladona deplanata* (15; 1,40), e = *Pachydiplax longipennis* (41; 1,91), f = *Erythemis plebeja* (10; 1,19), g = *Tauriphila argo* (11; 1,72), h = *Micrathya atra* (1; 1,67), i = *Erythemis simplicicollis* (30; 1,99), j = *Tamea walkeri* (11; 3,15), k = *Triacanthagyna trifida* (8; 1,54), l = *Tamea cophysa* (11; 1,21), m = *Tamea carolina* (20; 1,99), n = *Orthemis ferruginea* (10; 1,82), n' = *O. ferruginea* (9; 1,47), p = *Libellula* spp. (29; 1,40), q = *Gynacantha tibiata* (11; 1,15), r = *Gynacantha nervosa* (3; 0,62), s = *Coryphaeschna perrensi* (10; 1,90), t = *Nasiaeschna pentacantha* (2), u = *Gynacantha gracilis* (10; 2,59), v = *Anax concolor* (1), w = *Anax junius* (19; 2,57), x = *Coryphaeschna ingens* (1), y = *Macromia taeniolata* (10; 2,35), z = *Anax amazili* (4; 2,72). Převzato z (MAY, 1976).

Dostane-li se teplota nad hranici tepelné strnulosti (heat torpor, HT), může dojít ke strnulosti těla a také nevratnému poškození tkání. Vážky se dosažení takové teploty vyhýbají tím, že se přesunou do chladnějšího prostředí, nebo mají mechanismy, které tomu brání (MAY, 1976). Při měření v laboratoři byli jedinci postupně zahříváni pomocí lampy. Teploty, při kterých se jedinci začali vyhýbat dalšímu zahřívání (přesunutí do stínu, zaujmutí pozice pro minimalizování přísunu tepla nebo odlet) byly zaznamenány (Tabulka 1) a popsány jako maximální teploty, které jedinec dobrovolně toleruje (maximum voluntary tolerated, MVT) (MAY, 1976). Tyto hodnoty MVT jsou však často při aktivním letu překročeny, a tak nelze říci, zda hrají při aktivním letu důležitou roli (HEINRICH, 1993).

Species	Location and type ^a	Sex	MVT ± SD ^b (°C)	N	HT ± SD ^b (°C)	N
<i>Anax junius</i> ^c	F; f	...	37.8 ± 1.54	10	45.6 ± 0.98	10
<i>Epigomphus quadracies</i>	C; p	...	33.2 ± 1.94	4	41.1	2
<i>Erythemis credula</i>	C; p	♂	40.0 ± 1.60	14	45.6 ± 1.36	14
" <i>plebeja</i>	C; p	♂	39.4 ± 1.71	15	46.8 ± 2.32	15
" <i>simplicicollis</i>	F; p	...	40.2 ± 2.16	24	46.5 ± 2.09	22
		♂	39.6 ± 2.43	12	47.3 ± 1.59	12
		♀	40.7 ± 1.61	11	45.4 ± 2.27	9
		...	38.4 ± 2.25 ^d	8	45.1 ± 2.39	8
		...	41.1 ± 1.19 ^e	16	47.2 ± 1.30	14
<i>Libellula</i> spp.	F; p	...	39.2 ± 1.19	20	46.0 ± 1.06	20
<i>Macromia taeniolata</i> ^c	F; f	♂	36.2 ± 1.62	8	44.8 ± 1.01	8
<i>Miathyria marcella</i>	F, C; f	...	42.6 ± 1.21	17	47.0 ± 1.07	16
<i>Micrathyria aequalis</i>	C; p	...	37.7 ± 1.98	13	45.4 ± 1.59	13
" <i>eximia</i>	C; p	...	38.4 ± 2.08	14	44.7 ± 1.62	14
" <i>ocellata</i>	C; p	...	37.0 ± 2.73	17	44.3 ± 1.03	16
<i>Pachydiplax longipennis</i>	F; p	...	37.5 ± 2.12	54	45.5 ± 1.67	49
		♂	37.7 ± 2.12	39	45.5 ± 1.51	36
		♀	37.0 ± 2.12	15	45.4 ± 2.12	13
		...	36.9 ± 2.00 ^f	28	44.9 ± 1.64	25
		...	38.2 ± 2.10 ^g	26	46.1 ± 1.80	24
		♂	38.7 ± 1.57 ^h	18	46.2 ± 1.52	16
		♀	37.0 ± 2.48 ⁱ	9	45.8 ± 2.51	8
<i>Tauriphila argo</i>	C; f	...	42.5 ± 1.82	11	48.5 ± 1.76	11
<i>Tramea carolina</i>	F; f	...	38.5 ± 1.85	11	46.8 ± 1.48	16
" <i>cophysa</i>	C; f	...	38.9 ± 1.93	10	47.6 ± 1.58	10
" <i>walkeri</i>	C; f	...	38.6 ± 1.43	10	46.3 ± 1.29	10

Tabulka 1. Maximální dobrovolně tolerovaná teplota (MVT) a hranice tepelné strnulosti (HT)
F = studováno na Floridě, C = studováno v Panamě, f = strategie *flier*, p = strategie *percher*
Převzato z MAY, 1976

5.1 Dělení vážek dle jejich způsobu termoregulace

Na základě termoregulace lze skupinu Odonata rozdělit na dvě skupiny podle jejich strategie. První skupina, letci, tráví většinu svého času, aktivním letem (*fliers*). Jejich aktivita není z velké části závislá na dostatku slunečního záření a rozmezí teploty okolního vzduchu, ve kterém mohou být aktivní, je velké (HEINRICH, 1993). Například šídlo *Anax Junius* bylo pozorováno v aktivním letu při okolní teplotě pouhých 12 °C (MAY, 1976). Druhá skupina tráví většinu svého času vysedáváním na vyvýšeném místě a uskutečňuje pouze krátké přelety

(*perchers*¹) (CORBET, MAY, 2008). V porovnání k váze celého těla je váha hrudi *perchers* větší než u *fliers*. U *perchers* tvoří přibližně 65 % váhy těla, zatímco u *fliers* okolo 44 %. Zadeček, který u *fliers* bývá cylindrický tvoří 31–35 % tělesné váhy, kdežto u *perchers*, které jej mývají dorso-ventrálně zploštělý, tvoří pouhých 16 % tělesné váhy (HEINRICH, 1993).

Tyto dvě strategie úzce korelují s endotermií a ektotermií, kdy *fliers* jsou především endotermové a *perchers* ektotermové, avšak všechny vážky využívají do jisté míry ektotermního zahřívání, zejména pokud jsou náklady potřebné energie na efektivní zahřátí těla a na teplotu potřebnou pro vzlet, příliš vysoké. Stejně tak můžeme u některých zástupců *perchers* pozorovat využití endotermního zahřívání pomocí třepání křídel, čímž prodlužují dobu, kdy mohou být aktivní za podmínek, které jim neumožňují zužitkovat teplo ze slunečního záření (CORBET, MAY, 2008).

5.2 Zbarvení vážek a termoregulace

Vážky oplývají spoustou barev, podobně jako ptáci, a jejich zbarvení může plnit velkou škálu funkcí. Jejich velké složené oči skládající se z přibližně 30 000 jednotlivých omatid jim nejen umožňují být nelítostnými predátory, ale také vnímat barvy viditelného i UV záření. U vážek bylo identifikováno 15–33 genů kódujících opsiny pro různé vlnové délky, jejichž exprese se liší v larválním a dospělém stadiu (SUÁREZ-TOVAR et al., 2022). Zároveň se u některých druhů můžeme setkat se sexuálním dimorfismem, kdy zbarvení samců a samic stejného druhu je odlišné (SUÁREZ-TOVAR et al., 2022), a s polychromatismem, kdy jedno, či obě pohlaví určitého druhu mají více barevných variant (CORBET, 1999).

5.2.1 Zbarvení křídel

Většina vážek má hyalinní či průsvitná křídla, u některých druhů můžeme na křídlech najít pigmentové skvrny. Pigmentace křídel může být celistvá, nebo mohou být pigmentované pouze některé části křídel, např. báze křídel, prostředek, či konec křídla (SUÁREZ-TOVAR et al., 2022). Pigmentace křídel má jistě roli v druhových či reprodukčních interakcích, ale může

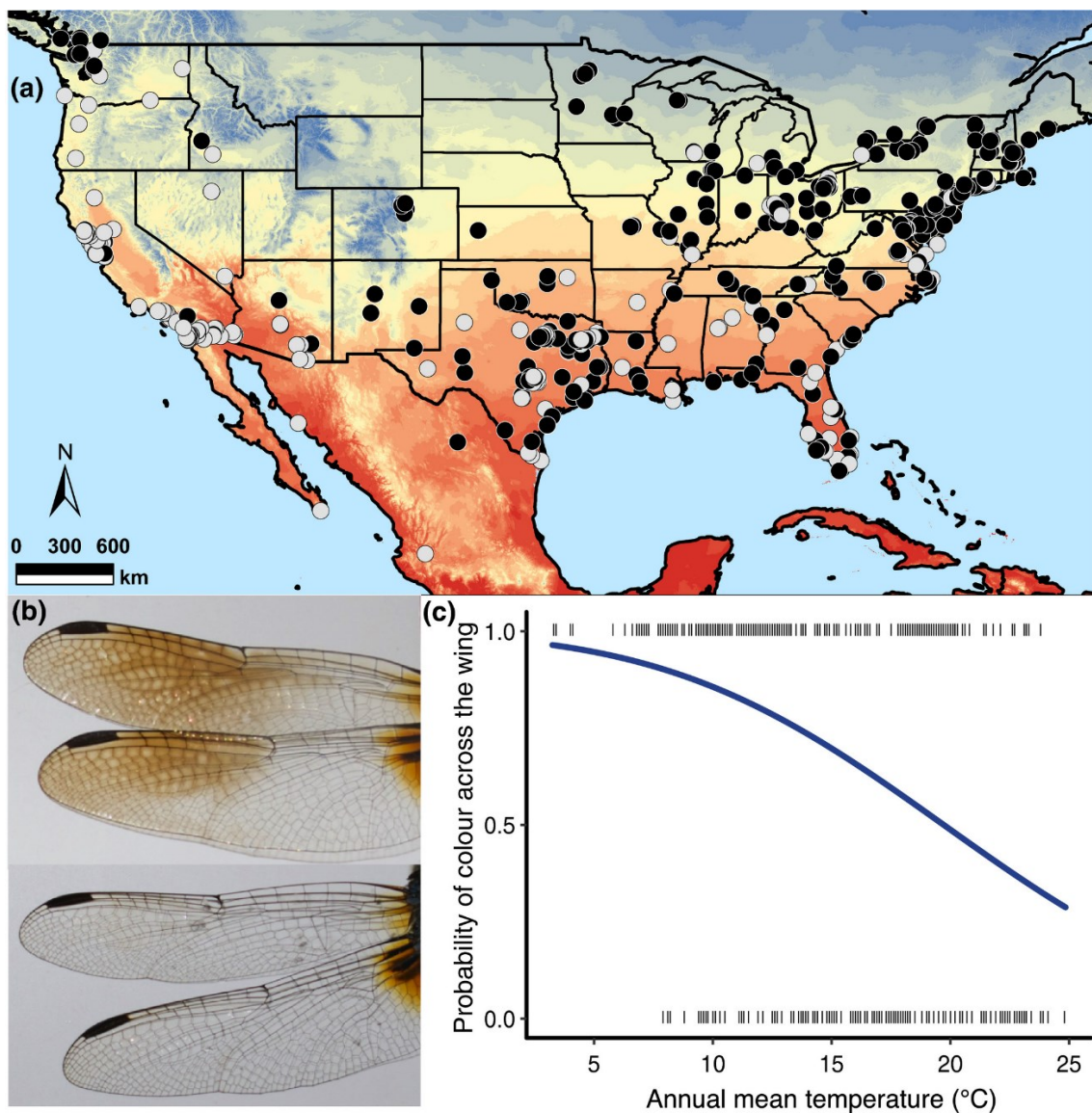
¹ Kvůli tomu, že jsem nenašel, nebo nevymyslel řádný český ekvivalent pro anglické slovo „*percher*“, budu v této práci nadále používat anglické názvy pro obě tyto skupiny.

napomáhat celkové termoregulaci. Například u motýlice *Calopteryx splendens* se rychlost aktivace mění podle velikosti jejich pigmentové skvrny na křídlech (Obr. 1). Jedinci s větší skvrnou se aktivují rychleji (LAAKSO et al., 2021).



Obr. 1. Samec *Calopteryx splendens* s pigmentovou skvrnou na křídlech. Převzato z (1)

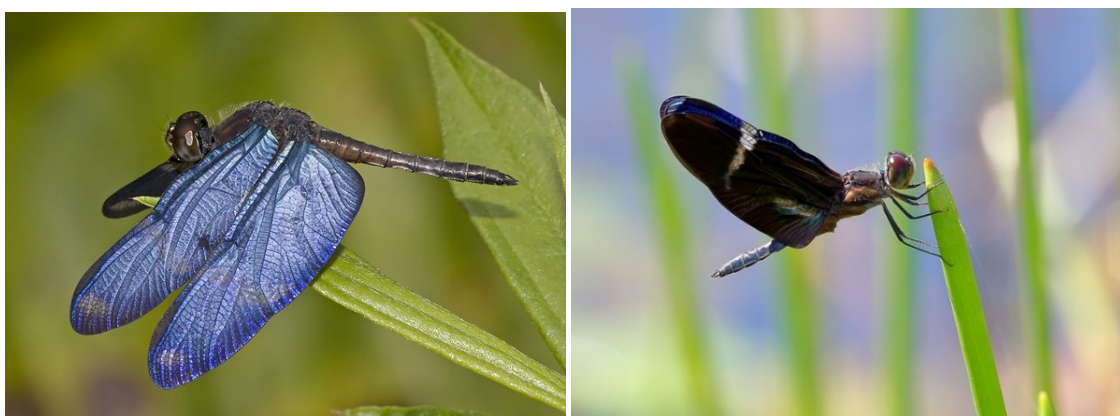
U druhu *Pachydiplax longipennis* se u samců vyskytují dvě barevné varianty, jedna s malou pigmentací na bázi křídel a druhá s rozsáhlejší pigmentací křídel. Více pigmentovaná forma se častěji nachází na místech s menším ročním průměrem teplot na rozdíl od méně pigmentované formy, kterou nalezneme častěji v teplejším podnebí viz Obr. 2. V chladnějším podmínkách mají více pigmentovaní samci kompetitivní výhodu díky efektivnějšímu zahřívání. Na místech, kde se výskyt těchto forem překrývá, dosahují samci s více pigmentem vyšších teplot těla, která je spojena s efektivností letu. A tak ve dny, kdy je teplota vysoce proměnlivá, dokáží své teritorium lépe a déle bránit oproti konkurenčnímu samci s menší pigmentací. Oproti tomu ve dnech s relativně stálou teplotou jejich úspěšnost mírně klesá, jelikož jsou rychleji vystaveni nebezpečí z přehřátí (MOORE et al., 2019).



Obr. 2. Variace zbarvení křídel u *P. longipennis* v Severní Americe. (a) Samci s rozsáhlou pigmentací křídel (černá kolečka), samci s malou, redukovanou pigmentací křídel (šedivá kolečka). Barva indikuje průměrnou roční teplotu, kde chladné oblasti mají modrou barvu a teplé červenou. (b) křídla jedince s vysokou pigmentací křídel (nahore), jedinec s redukovanou pigmentací (dole). (c) Pravděpodobnost, že jedinec bude mít nějakou pigmentaci vzdálenou od báze křídla, v závislosti na průměrné roční teplotě. Převzato z (MOORE et al., 2019).

Vážka *Zenithoptera lanei*, žijící v otevřených prostranstvích neotropické savany a Amazonie, kterou bychom mohli klasifikovat jako *percher*, disponuje voskovou vrstvou na dorzální straně křídel, která odráží UV a infračervené záření (GUILLERMO-FERREIRA, GORB, 2021). Samci tohoto druhu jsou vysoce teritoriální a jsou aktivní za nejteplejší části dne, kdy jim hrozí nebezpečí z přehřátí. Jejich dorzální strana křídel může fungovat jako chladicí systém, kde je hemolymfa z hrudi nahrnuta do trachejí křídel, kde se disipací tepla zchladí (GUILLERMO-

FERREIRA, GORB, 2021). Na rozdíl od jiných druhů s transparentními křídly, můžeme u *Z. lanei* pozorovat teplotní gradient křídel, kdy je u kořene největší teplota a u špičky křídel teplota nejnižší (GUILLERMO-FERREIRA, GORB, 2021). Ventrální strana křídel není pokrytá voskem a je na rozdíl od strany dorzální tmavší. Pokud je tělesná teplota vážky relativně nízká, složí křídla nad svou hruď podobně jako Zygoptera (u skupiny Anisoptera neobvyklé chování), a tím vystaví tmavou stranu křídel záření a zároveň snižuje plochu křídel, na které by docházelo k disipaci tepla do okolí viz Obr. 3 a 4 (GUILLERMO-FERREIRA, GORB, 2021).



Obrázky 3 a 4. Vážka *Zenithoptera lanei* a její kontrastní termoregulační polohy (více viz text). Převzato z (3) a (2).

5.2.2 Zbarvení těla

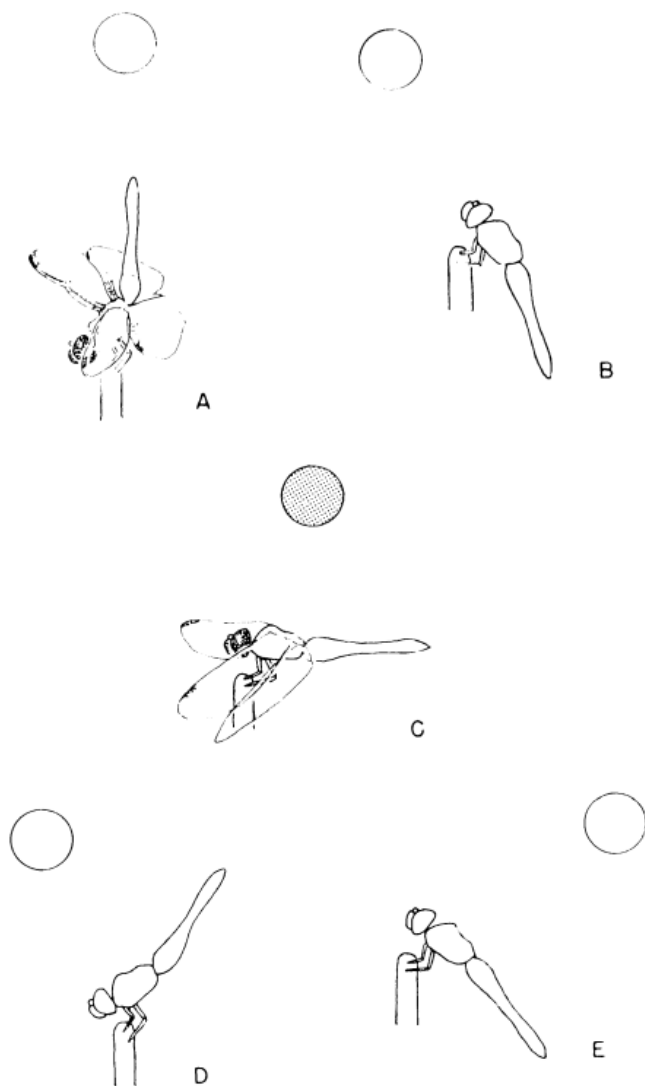
Podobně jako barva křídel, i zbarvení těla může plnit u vážek více funkcí a jednou z nich je i termoregulace. Tmavší barvy pohlcují více slunečního záření a tím efektivněji pomáhají zvýšení teploty, proto můžeme pozorovat, že ve vyšších zeměpisných šířkách se častěji vyskytují druhy vážek s tmavým zbarvením těla, oproti nižším zeměpisným šířkám (PINKERT et al., 2017). Některé druhy Zygoptera i Anisoptera jsou schopny svou barvu měnit (CORDOBA-AGUILAR et al., 2022). Tato proměna bývá spojena s okolní teplotou a bývá závislá i na pohlaví jedince. U šídlatek *Indolestes peregrinus* můžeme tuto změnu pozorovat u obou pohlaví. Doba, za jakou jsou schopny vážky změnit barvu, se liší, do své světlejší modré formy se měnily rychleji. Samice tohoto druhu získaly tmavší, hnědé, formu rychleji než samci, kteří oproti samicím dosáhli rychleji světlejší formu (HASABE et al., 2023). Studie předpokládá, že světlejší barva u samců může souviset s pářením a bojem o teritorium, a tak tuto formu zaujímají samci rychleji, a naopak si ji udržují déle. Tmavší forma, hnědá, může sloužit i jako ochrana před predací pro její nevýraznost (HASABE et al., 2023).

5.3 Behaviorální způsoby ektotermní termoregulace

Mezi časté způsoby termoregulace, pozorovaných zejména u čeledi Libellulidae, patří různé polohy, které vážky zauímají relativně ke Slunci viz Obr 7. Můžeme rozeznat zejména dvě hlavní polohy. Při jedné je delší osa těla vážky kolmá na dopadající sluneční paprsky a křídla jsou posunuta dopředu, pod osu těla a vytváří tak kapsu relativně teplého vzduchu v okolí hrudi viz Obr. 5 (CORDOBA-AGUILAR et al., 2022). Vážky mohou zaujmout i alternaci této polohy, podle pozice Slunce, pokud je Slunce nízko, mohou se natočit směrem ke Slunci a zvednout svůj zadeček a hrud', či se otočit od Slunce, a naopak svůj zadeček a hrud' snížit (MAY 1976), čímž maximalizuje povrch těla, na které dopadá sluneční záření. Druhá poloha je označována názvem obelisk, jedná se o polohu, kdy vážka zvedne svůj zadeček a namíří jej směrem ke Slunci, čím je redukován povrch těla vystaven slunečnímu záření (MAY 1976), zároveň křídla jsou zvednutá a umožňují tak možnému proudění vzduchu kolem hrudi a následnému snížení teploty těla viz Obr. 6 (CORDOBA-AGUILAR et al., 2022). Přestože je obelisk významnou polohou pro snížení teploty těla nezauímají ji všechny zástupci Anisoptera a u zástupců Zygoptera je spíše vzácná (CORDOBA-AGUILAR et al., 2022). Zástupce čeledi Gomphidae často nalezneme ráno přikrčené k teplé zemi obvykle s křídly vytvářejícími vzduchovou kapsu a během teplé části dne naopak nadzvednuté od země na propnutých končetinách v poloze obelisku (MAY 2017).



Obrázky 5 a 6. Vážka *Leucorrhinia pectoralis* s předunutými křídly, vytvářející kapsu relativně teplého vzduchu (vlevo). Vážka *Leucorrhinia albifrons* v obelisku (vpravo). Fotografie poskytl RNDr. Martin Černý, Ph.D.



Obr. 7. A, B = pozice minimalizující vystavení slunečnímu záření, C-E = pozice maximalizující vystavení slunečnímu záření. Převzato z (MAY, 1976)

V Severní Americe některé druhy čeledi Aeshnidae vytvářejí agregace na osvětleném povrchu budov v pozdních hodinách, kdy je Slunce nízko nad horizontem, kde se při nízkých teplotách sluní, přestože jsou typickými zástupci skupiny *fliers*. Obdobně je můžeme najít i ve Švédsku, kde se v ranních hodinách, kdy je okolní teplota opět nízká, vyhřívají na ozářených, tmavých silnicích (CORBET, MAY, 2008). Nebo stejně tak šídlo *Aeshna caerulea* (šídlo horské), které se vyskytuje i v našich horách, často vyhledává tmavé nebo sluncem zahřáté povrchy (STERNBERG, 1997).

U dvou druhů vážek, *Anax junius* a *Rhionaeshna multicolor*, které patří mezi Aeshnidae, pozoroval Deviche a Abbott (2021) částečné ponoření zadečku do vody u obou pohlaví, za účelem snížení teploty těla. Toto chování bylo pozorováno pouze v nejteplejších částech dne, kdy okolní teplota byla vyšší než 43 °C (DEVICHE, ABBOTT, 2021). Podobné chování, kdy vážky

při aktivním letu ponoří část svého těla do vody, lze pozorovat například u *Aeshna grandis*, *Cordulegaster dorsalis* a *Orthetrum coerulescens* (CORBET 1999) a *Macroimbia taeniolata*, která někdy ponoří i celé své tělo, čímž kondukcí tepla a následnou evaporací efektivně sníží svou teplotu. Provozují to nejčastěji během teplých částí dne, avšak toto chování lze pozorovat i během chladnějšího rána a večera (MAY 1976), a tak lze předpokládat větší korelaci tohoto chování s tělesnou teplotou než s teplotou vzduchu.

Dalším způsobem, jakým může vážka efektivně upravit svou tělesnou teplotu, je změna mikrohabitatů, tedy přemístění do vhodnějších podmínek, ať už do stinného prostředí během nejteplejší části dne, či na osvětlené místo během východu a západu Slunce, kdy jsou teploty relativně nízké. Toto chování můžeme pozorovat například u lesních druhů zástupců Zygoptera, které žijí v prostředí, které je z větší části zastíněné. Tyto vážky vyhledávají slunná místa, kde by se mohli slunit, a tak se aktivně přesouvají tam, kam dopadá sluneční záření (CORBET 1999). Podobné chování můžeme pozorovat i u Anisoptera. Například při relativně nízké okolní teplotě obvykle dává *Erythemis simplicicollis* přednost vysedávání na zemi, kde je proudění vzduchu minimální, či na velkých podkladech, které mají tenkou vrstvu teplého vzduchu u svého povrchu, nebo na substrátu s velkým albedem. Se zvyšující se teplotou se postupně přesouvá výše od země, kde je teplota vzduchu nižší a zároveň se tím vystaví proudění vzduchu, které zvýší ztrátu tělesného tepla konvekcí (MAY 1976).

Při aktivním letu vzniká velké množství tepla funkcí svalů, proto při vysokých okolních teplotách, aby se vážky vyhnuly přehřívání, často sníží frekvenci mávání křídel, a tedy prokládají svůj let úseky, kdy plachtí. Typicky to můžeme pozorovat u rodů *Anax*, *Hemianax* a různých zástupců Trameinae, kdy druhy *Tramea* a *Tauriphila* za slunečného počasí tráví většinu svého času plachtěním. Naopak při soumraku, nebo když je Slunce zahaleno mraky a teplota vzduchu je nižší, pozorujeme u stejných druhů vyšší procento zastoupení aktivního letu. Avšak funkce plachtění v termoregulaci vyžaduje další studie, jelikož změna chování vážek za letu může být způsobena i jinými faktory, plachtění může například fungovat jako způsob zachování energie, když je potrava méně dostupná (HEINRICH, 1993).

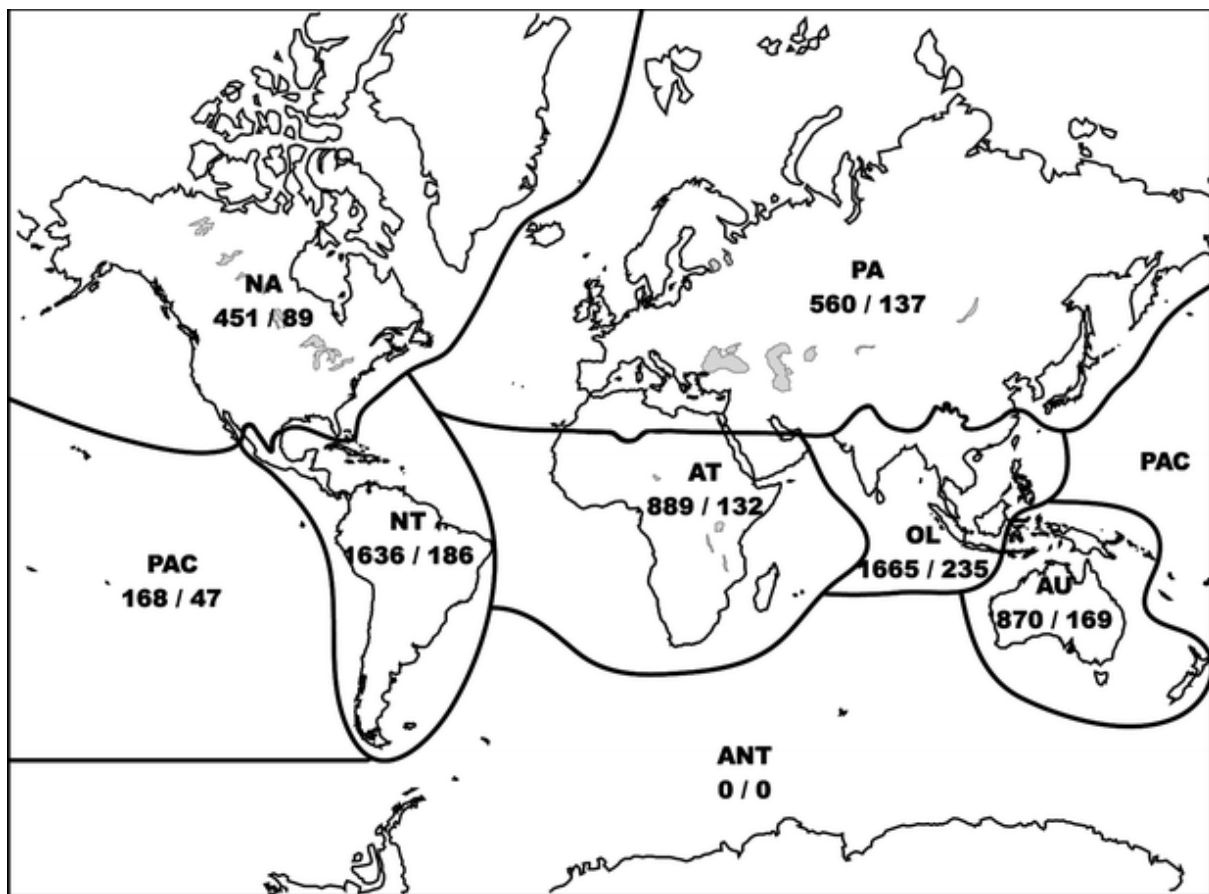
5.4 Metabolická termoregulace

Některé vážky se dokáží svého nadbytečného tepla, které při letu vzniká, zbavit pomocí regulace toku hemolymfy do zadečku, a tím vydrží během teplého dne déle aktivní, aniž by jim hrozilo nebezpečí přehřátí (CORDOBA-AGUILAR et al., 2022). *Anax junius* dokáže kontrolovat nejen tok hemolymfy do zadečku, ale i do hlavy (MAY, 1976), a tím ovlivnit její teplotu. Přesunem hemolymfy z hrudi do zadečku se zvýší teplota zadečku, kde je díky většímu povrchu usnadněna disipace tepla do okolního prostředí, čímž se efektivně snižuje teplota hrudi (CORDOBA-AGUILAR et al., 2022). Vážky se zahřívají i před samotným vzletem, a to rychlým máváním křídel s malou amplitudou, tak zvaným wing-whirring (CORBET, MAY, 2008), při této aktivitě dokáže *Anax junius* omezit cirkulaci hemolymfy do zadečku, čímž zefektivní zahřívání hrudi (MAY, 1976). U zástupců čeledi Gomphidae můžeme tento úkaz pozorovat, aniž by předcházel vzletu, a to, když je vážka ve stínu, nebo je Slunce zakryto mraky (MAY, 2017). Tímto si vážka udržuje zvýšenou tělesnou teplotu i ve stínu (CORBET, MAY, 2008).

6. Latitudinální a altitudinální rozšíření vážek a způsoby termoregulace

Zástupce řádu Odonata můžeme najít na všech kontinentech vyjma Antarktidy, jelikož podmínky zde neumožňují, aby se zde úspěšně rozmnožovali. Největší diverzitu druhů můžeme pozorovat v tropickém pásmu viz Obr. 8. Oblasti s největším počtem druhů jsou Neotropická a Orientální oblast. Afrotropická oblast je na svou rozlohu druhově relativně chudá, což může být dáno její nestabilní klimatologickou historií, která zvýhodnila druhy schopné se přizpůsobit měnícím se podmínkám a kolonizovat dočasná stanoviště (KALKMAN et al., 2008). Australoasijská fauna vážek, podobně, jako fauna savců, je značně odlišná od ostatních. Pozorujeme zde velké procento zastoupení endemických čeledí, nebo čeledí s reliktním rozšířením (KALKMAN et al., 2008). Pacifická fauna vážek je chudá, což je dáno malou rozlohou pevniny, tvořenou několika malými ostrovy. Výjimku tvoří Nová Kaledonie, která se od Austrálie oddělila na konci období křídly, s relativně větší diverzitou (KALKMAN et al., 2008). Velké části Palearktické oblasti jsou, v porovnání s oblastmi Severní Ameriky se stejnou zeměpisnou šířkou, relativně druhově chudé. Zejména Evropa, jejíž celkový počet

druhů se blíží pouze polovině druhů ve státě Texas. Japonsko, Korea a část Číny tvoří výjimky. Tyto velké rozdíly v počtu druhů jsou způsobeny ledovcovou činností v průběhu Pleistocénu a přírodními překážkami, které zamezily ústup druhů na jih a nyní podobně zamezují jižním druhům z Afrotropické oblasti rozšíření směrem na sever do západní části Palearktické oblasti (KALKMAN et al., 2008). Nearktická oblast je druhově bohatší než Palearktická, s větší koncentrací druhů v její východní části, která měla kontinuální spojení s vlhkými tropy na jihu, zatímco západní část prodělala období sucha a zaledňováním zde uhynulo spousta druhů závislých na vodních zdrojích (KALKMAN et al., 2008).



Obr. 8. Diverzita vážek. NA = Nearktická oblast, PA = Palearktická oblast, NT = Neotropická, AT = Afrotropická oblast, OL = Orientální oblast, PAC = oblast ostrovů Tichého oceánu, ANT = Antarktická oblast. Převzato z (KALKMAN et al., 2008).

6.1 Vážky obývající chladná podnebí

Vážky, které žijí v chladnějším prostředí, včetně vyšších nadmořských výšek, k tomu musí být řádně přizpůsobeny a mohli bychom předpokládat, že menší druhy, *perchers*, budou mít v tomto prostředí kompetitivní nevýhodu, oproti větším a robustnějším *fliers*. Například na

Aljašce v blízkosti Fairbanks, 64°48' s.š. a 147°42' z.d., však najdeme zástupce obou skupin. Největší rozdíly mezi těmito skupinami byly v minimální teplotě potřebné ke vzletu (MFT), přičemž u *perchers* byly signifikantně nižší než u skupiny *fliers*. Behaviorální rozdíly byly minimální až téměř žádné, a tak dělení vážek do skupin *perchers* a *fliers* neposloužilo jako dobrý prediktor pro termoregulační strategie těchto vážek (SFORMO, DOAK, 2006), což mohlo být způsobeno jinými faktory, jako například dostupností potravy. Obdobně délka denní aktivity nebyla předurčena kategorií ani hmotností vážky, zejména díky nízké MFT menších druhů. Například vážky *Leucorrhinia* spp. vyznačovaly téměř stejnou denní aktivitu jako zástupci čeledi Aeshnidae, přestože jsou značně menší (SFORMO, DOAK, 2006). Při výzkumu vážek u jezírek v italských horách, zpracovaným Carchini et al. v roce 2005 patřily zde nalezené druhy převážně do skupiny Anisoptera. Bohužel tento výzkum se nezaměřoval na jejich termoregulaci, a tak nelze s jistotou říct, jaké byly termoregulační strategie těchto druhů. Oproti jezerům v nížinách mají horská jezírka menší průměrný počet druhů na jezero. Menší diverzita makrofyt, která koreluje s vyšší nadmořskou výškou, negativně koreluje s diverzitou vážek. Stejně tak vysoké koncentrace NH₄ negativně korelují s diverzitou vážek. Oproti tomu rozloha jezírka se nezdála být limitujícím faktorem u horských jezírek, na rozdíl od jezer v nížinách (CARCHINI et al., 2005).

6.2 Vážky obývající teplá podnebí

Teplé prostředí může představovat určité limity pro vážky v podobě snížené doby, kdy jsou aktivní, z důvodu přehřátí. Už samotným letem je generováno teplo, které může představovat hrozbu, přesáhne-li teplota kritickou hodnotu. Ve studii v Mohavské poušti u Soda Springs bylo pozorováno 9 druhů vážek s přibližně stejným zastoupením *perchers* a *fliers*. Během 4 měsíců průměrné denní maximum přesahovalo 38 °C a průměrné měsíční maximum přesahovalo 45 °C během 5 měsíců, kdy byly vážky aktivní (POLCYN, 1994). Rozdíly mezi těmito skupinami ve schopnosti termoregulace nebyly nijak výrazné, avšak všechny vážky měly oproti druhům žijících v chladnějším podmínkách, zvýšenou HT a zároveň MFT viz Tabulka 2 a dosahovaly tělesných teplot, které by pro mnohé druhy byly smrtelné (POLCYN, 1994). Jejich tepelné okno, kdy mohou být aktivní, je tedy posunuté k vyšším teplotám, ale jeho rozmezí zůstává přibližně stejně velké, jako u zástupců obývajících chladnější prostředí (POLCYN, 1994). Přestože na pozorovaném místě bylo přítomno jezero, vážky jej nevyužívaly

ke snížení teploty smočením. Při nejteplejších částech dne byly pozorovány především samice, které kladly vejce do vody a jejich zadeček byl tedy ponořen, čímž se efektivně chladily. Samci však toto chování neprojevovali, i když by neměli potíže po rychlém smočení opět vzlétnout, a jedná se tedy spíše o behaviorální omezení (constraints) (POLCYN, 1994).

Species	MinFT <i>n</i>	MinVT <i>n</i>	HT <i>n</i>
<i>Mesothemis simplicicollis</i>	24.6 ± 3.4 11	28.1 ± 2.3 10	52.5 ± 1.2 11
<i>Tramea onusta</i>	26.5 ± 3.1 6	31.1 ± 3.5 5	52.6 ± 1.4 6
<i>Tramea lacerata</i>	24.1 ± 3.9 10	30.3 ± 2.5 10	51.9 ± 0.7 10
<i>Libellula luctuosa</i>	25.5 ± 2.6 7	28.5 ± 2.6 7	52.0 ± 0.9 7
<i>Belonia saturata</i>	22.6 ± 2.5 8	26.4 ± 1.1 7	53.3 ± 0.9 7
<i>Anax junius</i>	25.0 ± 2.4 20	31.2 ± 1.6 20	52.5 ± 0.6 10

Tabulka 2. Minimální teplota potřebná pro let (zde značena MinFT), minimální teplota, při které jedinec samostatně vzlétl (MinVT), teplota, při které dochází k tepelné strnulosti (HT). Hodnoty jsou uváděny jako průměr ± směrodatná odchylka. Převzato z (POLCYN, 1994).

Ve studii prováděné v Africké savaně během období sucha, patřily téměř všechny nalezené druhy do čeledě Libellulidae, až na jednoho zástupce Gomphidae. Všechny vykazovaly chování *perchers*, převážně vysedávaly na vhodném substrátu a pouze absolvovaly krátké přelety. Jedná se o generalisty, kteří dokáží využít rychle se měnící prostředí a velkou škálu mikrohabitatů (VAN HUYSSTEEN, SAMWAYS, 2009). Studie bohužel nepojednává o druzích přítomných v během období dešťů, ale poukazuje na kompetitivní výhodu termoregulační strategie *perchers* v tomto období.

U říčních systémů v tropickém pásmu můžeme pozorovat trend zvyšování počtu zástupců Anisoptera a snižování počtu Zygoptera se zvyšující se šířkou vodního toku (DE MARCO JÚNIOR et al., 2015). Při úzkém toku hraje velkou roli vysoká zastíněnost díky vegetaci, která zároveň poskytuje tepelně stabilnější prostředí a představuje tak vhodné prostředí pro menší druhy, které bývají především termokonformní (jejich tělesná teplota je silně závislá na teplotě okolí). Se zvyšující se šířkou toku zde proniká více světla a nalézáme zde postupně více větších druhů, které bývají buď heliothermní (hlavním zdrojem tepla je sluneční záření), či endothermní (DE MARCO JÚNIOR et al., 2015). Nedostatek světelného záření tedy představuje

pro větší Odonata ekologické omezení, zatímco ubývání menších druhů lze vysvětlit obsazením jejich nik většími, kompetičně silnějšími druhy (DE MARCO JÚNIOR et al., 2015).

7. Vliv globálního oteplování

S rostoucí teplotou Země se mohou různé druhy živočichů rozšiřovat dále směrem k pólům, čímž může docházet ke zvýšení mezidruhové kompetice mezi původními a nově příchozími druhy. Studie od Nagano et al. z roku 2023 poukazuje na snížení schopnosti sehnat potravu u japonského druhu *Orthetrum albistylum speciosum* při vyšších teplotách v přítomnosti invazního druhu *Trithemis aurora* z jihovýchodní Asie. Se zvyšující teplotou se interakce mezi těmito druhy stávaly frekventovanější a vyústily v poklesu příjmu potravy u *O. albistylum speciosum*, zejména ve stádiu nymfy, kdy se také stávaly obětí predace *T. aurora* (NAGANO et al., 2023). Zvýšení počtu útoku *T. aurora*, může být vysvětleno tím, že jsou teplejšímu prostředí lépe přizpůsobeny. S dále se zvyšující se teplotou může nadále dojít k úbytku populace *O. albistylum speciosum* (NAGANO et al., 2023).

Dále můžeme u jedinců *Pachydiplax longipennis*, žijících v otevřenějších, teplejších a sušších částech Severní Ameriky, pozorovat větší pravděpodobnost, že u nich nalezneme voskový pokryv, tvořený malými granulemi, oproti jedincům žijících v zalesněném prostředí. Jedinci s touto pokrývkou nedosahují tak vysokých teplot těla, jako jedinci, kteří ji nemají, a data ukazují, že ztrácejí i méně vody (MOORE et al., 2024). V budoucnu můžeme předpokládat zvýšení pozorování jedinců s touto pokrývkou, jelikož umožňuje samcům se strategií *perchers* být déle přítomní na místě páření v suchém a teplém prostředí.

S narůstající teplotou se areál rozšíření mnohých druhů změní. Pro vážky s velmi specifickými nároky na prostředí to může představovat obtíž, jelikož nemusejí najít vhodné místo, které by odpovídalo jejich teplotním podmínkám a schopnostech termoregulace, a zároveň podmínkám pro rozmnožování, nebo se k takovému místu nemusejí dostat. Naopak pro vážky, které jsou schopné se rychle přizpůsobit měnícím se podmínkám, může vzrůstající teplota vyústit v rozšíření jejich areálu a budou schopny obývat prostředí, které pro ně bylo dříve příliš chladné (HASSALL, THOMPSON, 2008).

8. Závěr

Vážky patří mezi jednu z nejprozkoumanějších skupin hmyzu, přesto by tvrzení, že o nich víme všechno, bylo daleko od pravdy. V této práci jsem poukázal na rozmanité způsoby, jakými je tato skupina schopná se vypořádat s různými teplotami, a jaké mechanismy jim umožňují se přizpůsobit i teplotně měnícím se podmínkám.

Můžeme říct, že termoregulační strategie *perchers* převládá v suchém období v Afrických savanách, kde se vyplatí být generalistou a energeticky náročný let může být při nízké hustotě potravy vysoce nevýhodný. Obdobě v tropickém lese s vysokou hustotou vegetace, kde je nedostatek slunečního záření, představuje stinné prostředí pro větší druhy ekologické omezení; jsou zde téměř výhradně zastoupeny menší druhy, s termoregulační strategií *perchers*. Avšak s ohledem na studii v Mohavské poušti, kde zastoupení těchto strategií bylo přibližně vyrovnané, nelze toto tvrzení generalizovat na všechna teplá a suchá prostředí.

Na druhou stranu v chladných podmínkách bylo zastoupení těchto strategií poměrně vyrovnané a nepoukazuje na jednoznačnou výhodu ani jedné strategie oproti druhé v daných podmínkách. Pozorujeme zde zvýšení aktivity letu u *perchers*, a naopak mírné snížení frekvence letu u *fliers*. Přestože u horských jezírek se vyskytují převážně větší druhy vážek, což bývá asociováno se strategií *fliers*, není nutné hned usuzovat, že všichni jedinci vyznačovali toto chování.

Studii pojednávající souhrnně o problematice těchto dvou strategií v korelaci s různými typy habitatů jsem nenašel, a věřím, že by to mohlo být zajímavá, leč náročná studie.

V neposlední řadě tato práce poukazuje na možné i negativní následky globálního oteplování na faunu vážek a její diverzitu.

9. Seznam literatury

1. CARCHINI, Gianmaria; SOLIMINI, Angelo Giuseppe a RUGGIERO, Antonio. Habitat characteristics and odonate diversity in mountain ponds of central Italy. Online. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 2005, roč. 15, č. 6, s. 573-581. ISSN 1052-7613. Dostupné z: <https://doi.org/10.1002/aqc.741>.
2. CASTILLO-PÉREZ, E. Ulises; SUÁREZ-TOVAR, Catalina M.; GONZÁLEZ-TOKMAN, Daniel; SCHONDUBE, Jorge E. a CÓRDOBA-AGUILAR, Alex. Insect thermal limits in warm and perturbed habitats: Dragonflies and damselflies as study cases. Online. *Journal of Thermal Biology*. 2022, roč. 103. ISSN 03064565. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2021.103164>.
3. CORBET, Philip. *Dragonflies: behavior and ecology of Odonata*. USA: Cornell University Press, 1999. ISBN 0801425921.
4. CORBET, Philip S. a MAY, Michael L. Fliers and perchers among Odonata: dichotomy or multidimensional continuum? A provisional reappraisal. Online. *International Journal of Odonatology*. 2008, roč. 11, č. 2, s. 155-171. ISSN 1388-7890. Dostupné z: <https://doi.org/10.1080/13887890.2008.9748320>.
5. CORDOBA-AGUILAR, Alex; BEATTY, Christopher a BRIED, Jason (ed.). *Dragonflies and Damselflies*. Online. Oxford University Press Oxford, 2022. ISBN 0192898620. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/oso/9780192898623.001.0001>.
6. DE MARCO JÚNIOR, Paulo; BATISTA, Joana Darc; CABETTE, Helena Soares Ramos a NASCIMENTO, Fabio S. Community Assembly of Adult Odonates in Tropical Streams: An Ecophysiological Hypothesis. Online. *PLOS ONE*. 2015, roč. 10, č. 4. ISSN 1932-6203. Dostupné z: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123023>.
7. DEVICHE, Pierre a ABBOTT, John. Partial submergence: An undescribed behavioral adjustment for thermoregulation at high ambient temperature in Aeshnidae. Online. *International Journal of Odonatology*. 2021, roč. 24, s. 71-81. ISSN 21596719. Dostupné z: https://doi.org/10.23797/2159-6719_24_5.
8. GUILLERMO-FERREIRA, Rhainer a GORB, Stanislav N. Heat-distribution in the body and wings of the morpho dragonfly *Zenithoptera lanei* (Anisoptera: Libellulidae) and a possible mechanism of thermoregulation. Online. *Biological Journal of the Linnean Society*. 2021, roč. 133, č. 1, s. 179-186. ISSN 0024-4066. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blaa216>.
9. HASABE, Y., NAGANO, Y. a YOKOI, T. (2023), Rapid bluing and slow browning: reversible body color change according to ambient temperature in damselfly *Indolestes peregrinus* (Ris, 1916). *Entomological Science*, 26: e12537. <https://doi.org/10.1111/ens.12537>.
10. HASSALL, Christopher a THOMPSON, David J. The effects of environmental warming on Odonata: a review. Online. *International Journal of Odonatology*. 2008, roč. 11, č. 2, s. 131-153. ISSN 1388-7890. Dostupné z: <https://doi.org/10.1080/13887890.2008.9748319>.
11. HEATH, James E.; HEATH, Maxine S. a SANBORN, Allen F. Cold cicadas and hot rocks: Thermal responses and thermoregulation in some New Zealand cicadas (Insecta: Hemiptera:

- Cicadidae: Cicadettinae: Cicadettini). Online. *Journal of Thermal Biology*. 2022, roč. 107. ISSN 03064565. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2022.103273>.
12. HEINRICH, Bernd. Thermoregulation in Endothermic Insects. Online. *Science*. 1974, roč. 185, č. 4153, s. 747-756. ISSN 0036-8075. Dostupné z: <https://doi.org/10.1126/science.185.4153.747>.
13. HEINRICH, Bernd. *The Hot-Blooded Insects*. Online. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1993. ISBN 978-3-662-10342-5. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/978-3-662-10340-1>.
14. KALKMAN, Vincent J.; CLAUSNITZER, Viola; DIJKSTRA, Klaas-Douwe B.; ORR, Albert G.; PAULSON, Dennis R. et al. Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater. Online. *Hydrobiologia*. 2008, roč. 595, č. 1, s. 351-363. ISSN 0018-8158. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9029-x>.
15. KEMP, D. J. a KROCKENBERGER, A. K. A novel method of behavioural thermoregulation in butterflies. Online. *Journal of Evolutionary Biology*. 2002, roč. 15, č. 6, s. 922-929. ISSN 1010-061X. Dostupné z: <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00470.x>.
16. KOHLI, Manpreet; LETSCH, Harald; GREVE, Carola; BÉTHOUX, Olivier; DEREGNAUCOURT, Isabelle et al. Evolutionary history and divergence times of Odonata (dragonflies and damselflies) revealed through transcriptomics. Online. *iScience*. 2021, roč. 24, č. 11. ISSN 25890042. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.isci.2021.103324>.
17. LAAKSO, Linda K; ILVONEN, Jaakko J a SUHONEN, Jukka. Phenotypic variation in male *Calopteryx splendens* damselflies: the role of wing pigmentation and body size in thermoregulation. Online. *Biological Journal of the Linnean Society*. 2021, roč. 134, č. 3, s. 685-696. ISSN 0024-4066. Dostupné z: <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blab102>.
18. MAY, Michael L. Thermoregulation and Adaptation to Temperature in Dragonflies (Odonata: Anisoptera). Online. *Ecological Monographs*. 1976, roč. 46, č. 1, s. 1-32. ISSN 0012-9615. Dostupné z: <https://doi.org/10.2307/1942392>.
19. MAY, Michael L. Body temperature regulation in the dragonfly, *Arigomphus villosipes* (Odonata: Anisoptera). Online. *International Journal of Odonatology*. 2017, roč. 20, č. 3-4, s. 151-163. ISSN 1388-7890. Dostupné z: <https://doi.org/10.1080/13887890.2017.1346523>.
20. MOORE, Michael P.; LIS, Cassandra; GHERGHEL, Iulian; MARTIN, Ryan A. a GREETHER, Greg. Temperature shapes the costs, benefits and geographic diversification of sexual coloration in a dragonfly. Online. *Ecology Letters*. 2019, roč. 22, č. 3, s. 437-446. ISSN 1461023X. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/ele.13200>.
21. MOORE, Michael P.; NALLEY, Sarah E. a HAMADAH, Dalal. An evolutionary innovation for mating facilitates ecological niche expansion and buffers species against climate change. Online. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2024, roč. 121, č. 10. ISSN 0027-8424. Dostupné z: <https://doi.org/10.1073/pnas.2313371121>.
22. NAGANO, Koki; HIRAIWA, Masayoshi K.; ISHIWAKA, Naoto; SEKO, Yugo; HASHIMOTO, Koya et al. Global warming intensifies the interference competition by a poleward-expanding invader on a native dragonfly species. Online. *Royal Society Open Science*. 2023, roč. 10, č. 11. ISSN 2054-5703. Dostupné z: <https://doi.org/10.1098/rsos.230449>.

23. PINKERT, Stefan; BRANDL, Roland a ZEUSS, Dirk. Colour lightness of dragonfly assemblages across North America and Europe. Online. *Ecography*. 2017, roč. 40, č. 9, s. 1110-1117. ISSN 0906-7590. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/ecog.02578>.
24. POLCYN, D. M. Thermoregulation During Summer Activity in Mojave Desert Dragonflies (Odonata: Anisoptera). Online. *Functional Ecology*. 1994, roč. 8, č. 4. ISSN 02698463. Dostupné z: <https://doi.org/10.2307/2390067>.
25. SANBORN, Allen. Thermoregulation in Insects. Online. In: *Encyclopedia of Entomology*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2004, s. 2224-2225. ISBN 0-7923-8670-1. Dostupné z: https://doi.org/10.1007/0-306-48380-7_4289.
26. SEPÚLVEDA-RODRÍGUEZ, Guadalupe; ROBERTS, Kevin T.; ARAÚJO, Priscila; LEHMANN, Philipp a BAIRD, Emily. Bumblebee thermoregulation at increasing temperatures is affected by behavioral state. Online. *Journal of Thermal Biology*. 2024, roč. 121. ISSN 03064565. Dostupné z: <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2024.103830>.
27. SFORMO, T. a DOAK, P. Thermal ecology of Interior Alaska dragonflies (Odonata: Anisoptera). Online. *Functional Ecology*. 2006, roč. 20, č. 1, s. 114-123. ISSN 0269-8463. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01064.x>.
28. STERNBERG, K. Adaptation of *Aeshna caerulea* (Ström) to the severe climate of its environment (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica*. 1997, roč. 26, č. 4, s. 439–449. ISSN 0375-0183
29. SUÁREZ-TOVAR, C. M.; GUILLERMO-FERREIRA, R.; COOPER, I. A.; CEZÁRIO, R. R. a CÓRDOBA-AGUILAR, A. Dragon colors: the nature and function of Odonata (dragonfly and damselfly) coloration. Online. *Journal of Zoology*. 2022, roč. 317, č. 1, s. 1-9. ISSN 0952-8369. Dostupné z: <https://doi.org/10.1111/jzo.12963>.
30. VAN HUYSSTEEN, P. a SAMWAYS, M.J. Overwintering dragonflies in an African savanna (Anisoptera: Gomphidae, Libellulidae). *Odonatologica*. 2009, roč. 38, č. 2, s. 167-172. ISSN 0375-0183.

10. Zdroje

1. *Banded Demoiselle: Calopteryx splendens*. Online. In: Observation.org. 2004. Dostupné z: <https://observation.org/photos/646934/>.
2. *Zenithoptera lanei*. Online. In: INaturalist. 2008. Dostupné z: <https://www.inaturalist.org/observations/2774339>.
3. *Zenithoptera lanei*. Online. In: INaturalist. 2018. Dostupné z: <https://www.inaturalist.org/observations/63655730>.