

CHKO Slavkovský les – hnědásek chrastavcový a jiní motýli

Slavkovský les je mezi lepidopterology neomyslitelně spojen s výskytem celoevropsky chráněného hnědáška chrastavcového (*Euphydryas aurinia*), o jehož fascinující ekologii se v Živě psalo před více než 20 lety (Hula a kol., 2002, 2: 76–78). Od té doby přibyla řada poznatků i ochrannářských zkušeností. Díky zachovalosti místních luk však Slavkovský les obývá kromě hnědáška i mnoho dalších vzácných a jinde ubývajících druhů motýlů. Také o nich jsme zásluhou intenzivního mapování v posledních letech získali ucelenější informace.

Slavkovský les, ačkoli se to z názvu nezdá, jsou hory, z velké části náhorní planina rozbrázděná údolími. Zdejší biotopem hnědáška chrastavcového jsou oligotrofní podhorské mokřadní louky – relativně sušší místa na střídavě vlhkých, slatinných a rašelinných loukách (fytocenologicky svazy *Molinion*, *Calthion*, *Caricion canescenti-nigrae* a *Violion caninae*). Tam prosperuje jeho živná rostlina, čertkus luční (*Succisa pratensis*, obr. 1). Za to, že hnědásek přežil ve Slavkovském lese, odkud zasahuje i do dalších míst Karlovarského kraje, jižního předhůří Doupovských hor, Chebské pánve, na jižní úpatí Krušných hor a do Ašského výběžku, vděčíme velkým rozloham mimořádně zachovalých luk. Spolu s ním tyto louky obývá plejáda motýlů, kteří z většiny ČR vymizeli vinou meliorací, intenzivního lukaření a pastvy, sukcesního zarůstání a zalesňování lokalit.

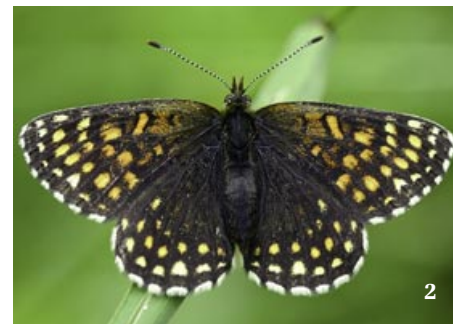
Druhovú pestrost podmíněná stanovištní rozmanitostí

Jedním z nejvzácnějších druhů je tu hnědásek rozrazilový (*Melitaea diamina*, obr. 2),

v červeném seznamu řazený v kategorii zranitelný, který se vyvíjí na kozlicích (*Valeriana* spp.). Hnědáškům podobné perleťovce tu zastupují perleťovec dvanáctičetný (*Boloria selenae*, obr. 4) z kategorie téměř ohrožený, vyvíjející se na violkách (*Viola* spp.), a dva druhy, které sice nefigurují v červeném seznamu, ale v oblasti Slavkovského lesa mohou být velmi početné. Jsou to perleťovec velký (*Argynnis*, nebo též *Speyeria aglaja*), vázaný vývojem na violky a rdesno hadí kořen (*Bistorta officinalis*), který jinde v republice rychle ustupuje, a perleťovec kopřivový (*Brenthis ino*) s vývojem nejčastěji na tužebníku jilmovém (*Filipendula ulmaria*), prosperující v degradovaných tužebníkových ladech. Okáč rosičkový (*Erebia medusa*) sice vykazuje širokou výškovou i klimatickou valenci, žije od lesostepí jižní Moravy po subalpínský stupeň Krkonoš, současně však netoleruje eutrofizaci porostů trav, na nichž probíhá vývoj jeho housenek. Dále na podhorských loukách najdeme tři druhy ohniváčků (*Lycana*) vázané na šťovíky (*Rumex* spp.) – zranitelného ohniváčka

modrolesklého (*L. alciphron*) a téměř ohrožený o. modrolehého (*L. hippothoe*) a o. celíkového (*L. virgaureae*). Nechybí ani modrásci s těžištěm výskytu ve vyšších polohách, zranitelný modrásek lesní (*Cyaniris semiargus*), vyvíjející se na některých druzích jetelů (*Trifolium* spp.), a téměř ohrožený m. ušlechtilý (*Polyommatus amandus*, obr. 7), potravně vázaný housenkami na vikve (*Vicia* spp.). Nově byl ve střední části chráněné krajinné oblasti Slavkovský les objeven evropsky chráněný modrásek bahenní (*Phengaris nausithous*), proslulý – spolu s ostatními zástupci rodu – úzkou vazbou na mravence rodu *Myrmica* (viz také Živa 2017, 6: 309–313). V jejich koloniích dokončuje vývoj, který začíná žírem na krvavci totenu (*Sanguisorba officinalis*). Zjištění na náhorní planině Slavkovského lesa může souviset s pozvolným posunem výskytu tohoto motýla do vyšších poloh. Další modrásek rodu, m. hořcový pravý (*P. alcon* f. *alcon*), byl do Slavkovského lesa cíleně introdukovan. Začalo to posílením populace hořců hořepníků (*Gentiana pneumonanthe*) na střídavě vlhkých loukách v přírodní památce Kounické louky. Na takto připravenou lokalitu živné rostliny byla v r. 2020 přinesena vajíčka kriticky ohroženého motýla původem z Příbramska (Tájek 2023). Díky přesné načasovanému mozaikovému sečím modrásek lokalitu úspěšně osídlil a každoročně zde lze na květech hořepníků najít tisíce vajíček tak úzce specializovaného druhu.

Z druhově početnějších nočních motýlů zaujme dosud hojný výskyt vzácné světlopásky bahenní (*Deltote uncia*), která jinak už vymizela z mnoha míst našeho státu. Slavkovský les byl jedním z prvních míst v Čechách, která kolonizoval pestrý zavíječ bahenní (*Ostrinia palustralis*), žijící na velkých šťovících. Tento druh byl dlouho považován za velkou vzácnost, ale zhruba od přelomu milénia osídlil prakticky všechny mokřadní oblasti republiky. Zajímavý je i občasný výskyt jinde relativně vzácného přástevníka angreštového (*Rhyparia purpurata*). Dalším pozoruhodným druhem je hrotnokřídlec chmelový (*Hepialus humuli*), který býval obecným druhem kulturních luk, téměř kompletně však zmizel z nižších a středních poloh.



1 Na střídavě vlhkých loukách v chráněné krajinné oblasti Slavkovský les koncem srpna rozkvétá čertkus luční (*Succisa pratensis*), živná rostlina evropsky chráněného hnědáška chrastavcového (*Euphydryas aurinia*).
2 Typický obrázek z mokřadních luk Slavkovského lesa – hnědásek rozrazilový (*Melitaea diamina*), který se nevyvíjí na rozrazilích, ale na kozlicích (*Valeriana*).



3 Rašelinná louka ve střední části Slavkovského lesa. Na „bochánky“ vlochyni (*Vaccinium uliginosum*, v popředí) je svým vývojem vázán žlutásek borůvkový (*Colias palaeno*), rašelinná místa s klikvou bahenní (*V. oxycoccus*) obývá perleťovec severní (*Boloria aquilonaris*).

4 Perleťovec dvanáctitečný (*B. selene*) je ve Slavkovském lese stále poměrně hojným druhem s nejpočetnějšími populacemi na mokřadních loukách s violkou bahenní (*Viola palustris*).

5 Modrásek černoskvřnný (*Phengaris arion*) byl ve Slavkovském lese 70 let nezvěstný. Intenzivní mapování denních motýlů v posledních letech odhalilo, že druh zde překvapivě stále přežívá, i když jen v malých počtech.

6 Ostruháček kapiniový (*Satyrium acaciae*) patří ve Slavkovském lese mezi nově nalezené druhy (Tájek 2021). Tento teplomilný motýl se v současnosti šíří, jeho housenky se živí listy trnky obecné (*Prunus spinosa*).

7 Modrásek ušlechtilý (*Polyommatus amandus*) je stále běžným druhem zdejších vlhkých a mezofilních luk.

Louky Slavkovského lesa mnohde zpestřují skupiny stromů a keřů nebo přiléhají k členitým lesním okrajům. Takové biotopy vyhledává ohrožený pestrobarevec petr-

klíčový (*Hamearis lucina*). Atraktivním ekotonovým druhem je též bělásek ovocný (*Aporia crataegi*), který Slavkovský les rekolonizoval až po r. 2000, kdy zahájil expanzi k východu po hřebenech sudetských hor. Kromě slivoní (*Prunus* spp.) a hlohů (*Crataegus* spp.) se vyvíjí i na jeřábu ptačím (*Sorbus aucuparia*) z mýtin a lesních okrajů. Obyvateli pasek a lesních plášťů jsou pak téměř ohrožený hnědásek jitrocelový (*Melitaea athalia*), vyvíjející se na černých (*Melampyrum* spp.), perleťovec prostřední (*Argynnis*, nebo též *Fabriciana adippe*), jehož populacím prospívá kůrovcový rozpad hospodářských smrčů, a téměř ohrožený okáč ječmínkový (*Lasiommata maera*). Ze zajímavých nočních motýlů zde můžeme potkat několik atlantských elementů, jako jsou mýry šedavka západní (*Oligia fasciuncula*) a osenice skvrnitá (*Eugnorisma glareosa*). Místy najdeme i vzácnou a mizející pestroskvřnku orlíčkovou (*Antitype chi*). Zanedbanější louky s bohatými porosty miříkovitých (*Apiaceae*) obývá horská píďalka černokřídlec smuteční (*Odezia atrata*).

Bohatství motýlů Slavkovského lesa určitě ocení každý, kdo zná podobná stanoviště z ostatních krajů. Až na hnědásku chřastavcového se výše uvedené druhy vyskytují i jinde v ČR, ale málokde je najdeme všechny pohromadě v silných popula-

cích. Výjimku představují jen zapadlá údolí Slezských Beskyd a Vsetínska, náhorní planiny Krušných hor a některé části národního parku Šumava. Za příznivý stav populací lučních motýlů Slavkovského lesa vděčíme odlehlosti území, historickému vývoji – vysídlení obyvatelstva po druhé světové válce a opět v 50. letech v souvislosti se založením a zánikem vojenského újezdu – a šťastné okolnosti, že Slavkovský les je zdrojovou oblastí minerálních vod, jakož i chráněnou oblastí vodárenskou. Díky tomu se mu vyhnuje nejrůznější projevy intenzivního zemědělství. Zaslouhou zemědělské dotační politiky, jež v chráněných krajinných oblastech zvýhodňuje extenzivní formy hospodaření, je nižší míra eutrofizace a nízký podíl orné půdy. Správa CHKO také podporuje rozrůznění termínů sečí na půdních blocích, dělení bloků a v posledních 7 letech nadstavbové dotační tituly, určené mimo jiné k podpoře motýlů.

Se Šumavou sdílí Slavkovský les ještě jeden typ stanoviště, vrchovištní rašeliniště. Ze specializovaných denních motýlů tu žijí tři zranitelné druhy – žlutásek borůvkový (*Colias palaeno*), vázaný na brusnici vlochyni (*Vaccinium uliginosum*, obr. 3), perleťovec severní (*Boloria aquilonaris*), vyvíjející se na klikvu bahenní (*Vaccinium oxycoccus*), a modrásek stříbroskvřnný (*Argiades*, nebo též *Plebejus optilete*),

rovněž vázaný na vložyni. Vedle nich se zde vyskytují krásná vřesovištní můra vřesová (*Anarta myrtilli*) a píďalky různorůžec vložynňový (*Arichanna melanaria*) a p. klikvová (*Carsia sororiata*). Z velkých nočních motýlů lze potkat bourovce dubového (*Lasiocampa quercus*), jehož samci mohou rychle poletovat i ve dne.

Dlužno přiznat, že na rozdíl od motýlů podhorských luk je stav zdejších rašeliníštních motýlů nevalný. Perleťovec severní je z CHKO znám z hrstky posledních lokalit. Prudce klesají stavy žlutásky borůvkového, který zde ještě před dekádu obýval vedle rašeliníšť třeba i průseky pod elektrovody. Modráška stříbroskrvného se v posledních letech vůbec nedaří ověřit. Ústup severských reliktních z relativně nízko položených lokalit (zhruba 600–950 m n. m.) se dal při oteplování klimatu očekávat. Může nás uklidňovat, že zmíněné druhy žijí v ČR i výše, zejména na Šumavě, a že žlutásci borůvkoví ve Slavkovském lese jsou geneticky totožní se žlutásky ze Šumavy i Krušných hor (Kramp a kol. 2016). O ostatních motýlích obyvatelích rašeliníšť Slavkovského lesa to ovšem tvrdit nemůžeme.

Chladnomilnou faunu nereprezentují jen rašeliníště. Ve skalnatém údolí Teplé se díky inverznímu efektu vyskytuje okáč černohnědý (*Erebia ligea*, obr. 9), typický pro světliny v horských lesích. V ČR obývá všechna pohraniční pohoří, ale i vyšší pahorkatiny ve vnitrozemí (Brdy, Drahan-skou vrchovinu, Nízký Jeseník, Žďárské vrchy). Jeho lokality u řeky Teplé patří u nás k nejnižší položeným. Spolu s ním tu žijí atraktivní zástupci motýlů vyvíjejících se na dřevinách, které provázejí břehy vodotečí – batolec červený (*Apatura ilia*), b. duhový (*A. iris*), bělopásek topolový (*Limnitis populi*) a v posledních letech se šíří b. dvouřadý (*L. camilla*). Porosty omějů (*Aconitum* spp.) využívá velmi krásný noční motýl, kovolesklec omějový (*Polychrysia moneta*, obr. 10 a 11).

Za zmínku jistě stojí i noční motýli horských lesů. Na zimolezy (*Lonicera* spp.) rostoucí v lesních porostech v chladných polohách je vázána vzácná nesytky Soffnerova (*Synanthedon soffneri*, obr. 12), kterou zde, jako řadu dalších zajímavých druhů, objevil místní entomolog Jindřich Franz (1935–2003). V podrostech horských lesů se vyskytuje ozdobná můra dřevobarvec zimolezový (*Calliergis ramosa*). Bučiny, které v CHKO též okrajově rostou, hostí typickou mûru šedavku bučinovou (*Apamea illyria*). V chladných lesích s kapradinami se místy velmi hojně vyskytuje hrotnokřídlec kapradinový (*Pharmacis*, nebo také *Korscheltellus fusconebulosa*). Naopak na smrkové porosty je vázán bourovec měsíčitý (*Cosmotriche lobulina*).

Poslední biotop, který je v souvislosti s motýly Slavkovského lesa nutno zmínit, představuje pravý opak rašeliníšť a inverzních údolí. Díky blízkosti Doupovských hor, jež teplomilným motýlům poskytují bohatý populační rezervoár, najdeme v naší oblasti vysoko položené lokality teplomilných druhů, jako jsou ohrožený zelenáček devaterníkový (*Adscita geryon*), zranitelný modrásek hnědoskrvný (*Polyommatus daphnis*) a téměř ohrožený soumráčník slézový (*Carcharodus alceae*).



8



9



12



10



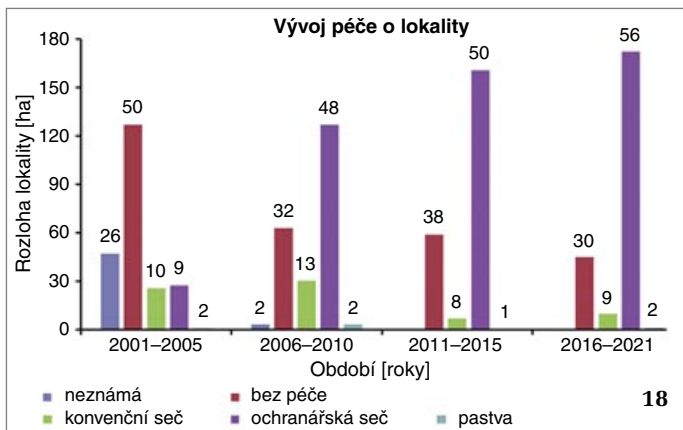
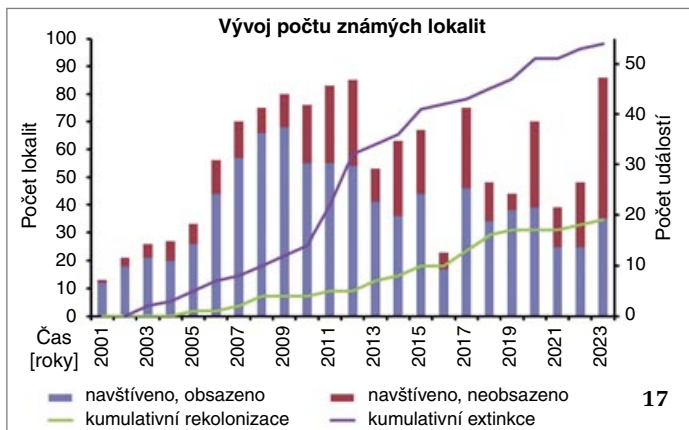
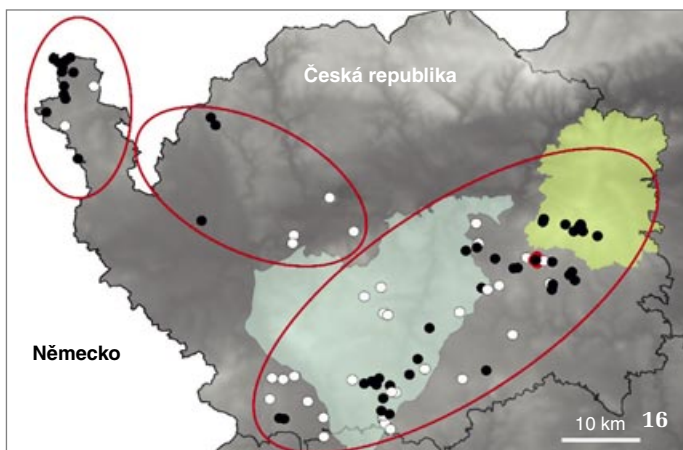
13



11



14



8 Výhřevné jižní stráně nad Bečovem nad Teplou jsou dlouhodobě extenzivními pastvinami skotu. Přítomnost starých kamenných snosů ale dokládá, že se zde dříve nacházela políčka. Členitě strukturovaná vegetace s trávnickými mělkými půdami, mezofilními loukami, křovinami, ale i prameništi je domovem řady teplomilných druhů motýlů.

9 Okáč černohnědý (*Erebia ligea*) – druh vázaný především na horské polohy. Ve Slavkovském lese obývá zejména světliny v hadcových borech a lesní louky v okolí Pramenů.

10 a 11 Kovolesklec omějový (*Polychrysia moneta*, obr. 10)

a jeho housenka (11). Foto J. Tichota

12 Nesytka Soffnerova (*Synanthedon soffneri*). Foto Z. Laštůvka

13 a 14 Hnízdo společně žijících housenek hnědásky chrastavcové (obr. 13) a jeho housenka napadená parazitoidy (14)

15 Hnědásek chrastavcový na prstnatci májovém (*Dactylorhiza majalis*). Snímky P. Tájka, pokud není uvedeno jinak

16 Mapa západočeské metapopulace hnědásky chrastavcové. Černé a bílé body zobrazují kolonie, jež byly, resp. nebyly, obsazeny r. 2021, červené body jsou intenzivně sledované lokality na Bochovsku. Červené ovály označují západní, chebský a východní populační shluk. CHKO Slavkovský les podbarvena šedozeleně, vojenský újezd Hradiště v Doupovských horách žlutě. Upraveno podle: P. Tájek a kol. (2023)

17 a 18 Vývoj počtu známých lokalit hnědásky chrastavcové v čase, intenzita monitoringu, kumulativní počty pozorovaných extinkcí a rekolonizací (obr. 17) a postupný vývoj péče o lokality druhu v západních Čechách (v hektarech

plochy; počty jednotlivých lokalit označují číselce nad barevnými sloupci, 18). Upraveno podle: V. John a kol. (v recenzním řízení)

V refugiích s teplomilnějšími stanovišti, jakými jsou jižní stráně v okolí Bečova a Michalových Hor, byli nalezeni ostruháček kapincový (*Satyrion acaciae*, obr. 6) a téměř ohrožené vřetenušky čičorková (*Zygaena ephialtes*) a ligrusová (*Z. carnio-lica*). Potvrzen byl i výskyt malé populace rovněž téměř ohroženého okáče strdivkového (*Coenonympha arcania*). Zvláštní postavení zaujímají modrásek černolemý (*Plebejus argus*) a ostruháček ostružinový (*Callophrys rubi*), pokládání za téměř ohrožené. Oba se totiž v oblasti vyskytují, vedle nejteplejších lokalit, i na světlých rašeliništích a vřesovištích. Z nočních motýlů místních výslunných strání zmíníme štetconoše jetelového (*Dicallomera fascelina*), travařku zelenou (*Calamia tridens*) nebo osenici mnohoskrvnou (*Chersotis multangula*).

Vůbec nejvýznamnějším motýlem výhřevných trávníků, ovšem s preferencí pro podhorské oblasti, je ohrožený a evropsky chráněný modrásek černoskrvný (*Phengaris arion*, obr. 5; více také v Živě 2011, 4: 176–180, a 2023, 6: 307–310). Jako každý zástupce rodu potřebuje k dokončení vývoje, který začíná v jeho případě žírem na mateřidoušce (*Thymus* spp.), mravence rodu *Myrmica*. Zatímco v Doupovských horách je široce rozšířen, ze Slavkovského lesa pochází jen několik nálezů z kamenitých trávníků na svazích Křížků, v průseku pod elektrovedem u Poutnova a na pastvině koní u Kfel (Tájek 2019, 2022).

Nastíněný přehled snad ukázal rozmanitost motýlí fauny Slavkovského lesa – pohoří, které zdaleka není jen krajem mlha-

vých a vlhkých lesů. Dlouhý výčet druhů, z nichž značná část patří mezi ohrožené, je důkazem existence členité a různorodé mozaiky stanovišť i toho, že ochrana velkoplošných chráněných území má smysl.

Hnědásek chrastavcový po čtvrtstoletí

Evropská ochrana v úvodu zmíněného hnědásky chrastavcové (obr. 15) povzbudila zájem o tento klenot západočeské přírody. Vedle soustavného pátrání po osídlených lokalitách, několikaletého výzkumu populace na Bochovsku severovýchodně od hranic CHKO metodami zpětných odchytů a každoročního sčítání „hnízd“ společně žijících (gregarických) housenek (obr. 13 a na 3. str. obálky) proběhlo r. 2006 značení dospělců ve všech známých koloniích. Kromě odhadu celkové velikosti české populace (15 tisíc motýlů) byla kvantifikována četnost dálkových přeletů – 41 samic a 10 samic překonalo 5 km, samiči rekordmanka 15 km (Zimmermann a kol. 2011a, b). Propojenost lokálních populací je jednou z podmínek fungující metapopulační dynamiky. Druhou podmínkou je asynchronní dynamika uvnitř populací, zahrnující i lokální vymírání, následovaná rekolonizací. Takových událostí jsme během 22 let monitorování zaznamenali mnoho (obr. 17).

Metapopulační dynamiku sledovala i populačně-genetická studie založená na analýze izoenzymů. Hnědásek chrastavcový tvoří v ČR tři populační shluky (obr. 16) – západní v Ašském výběžku, centrální na Chebsku a východní zahrnující Slavkovský les, Doupovské hory a donedávna i předhůří Českého lesa. Uvnitř těchto shluků není žádný vztah mezi velikostí populací a jejich genetickým složením. Mohou za to rychlé změny početnosti, včetně vzniku

a zániku jednotlivých lokálních populací (Junker a kol. 2020).

Překotné výkyvy početnosti v populacích hnědásků bývají sváděny na parazitoidy z řádu blanokřídlí (Hymenoptera) a dvoukřídlí (Diptera). Molekulárními metodami byla sledována míra napadení parazitoidy napříč výběrem lokalit. Pravděpodobnost, že housenka bude napadena (obr. 14), je 30–40 %. Míra napadení jednotlivých hnězď se v koloniích pohybuje mezi 0–100 % (Konvičková a kol. 2024) a procento takových hnězď v kolonii koreluje s počtem hnězď v předchozím roce, což napovídá, že parazitoidi jsou příčinou lokálního propadů početnosti.

Nejsou však příčinou jedinou. Proměny vegetace na místech výskytu hnědásků ukázaly na postupnou eutrofizaci, s níž jdou ruku v ruce úbytek světlomilnějších a vzestup vlhkomilnějších rostlin (Tájek a kol. 2023). To je pro hnědásk, který obývá sušší partie vlhkých luk, potenciálním nebezpečím. Během dvou dekád, kdy se motýl stal

středem pozornosti, se pro většinu lokalit podařilo zajistit cílenou péči (obr. 18), sestávající z mozaikové nebo pásové seče (dnes na 172 ha, na 56 ha cílená péče chybí). Odpovídající péči lze snáze provádět na územně chráněných lokalitách. Někaké formě územní ochrany se dnes těší 185 ha lokalit, zatímco 43 ha chráněno není.

Asi nejdůležitějším výsledkem soustavného monitoringu je, že celkové počty larválních hnězď, vzdor meziročním výkyvům, mírně rostou. Růst je tažen východním shlukem kolonií, tedy Slavkovským lesem a jeho okolím. Současně však meziročně klesá počet obsazených kolonií. Většina ztrát jde na vrub drobným lokalitám na periferii oblasti výskytu, mimo chráněná území. Znamená to, že cílenou péčí o chráněné lokality se podařilo zvýšit jejich „kapacitu“, ale nedaří se vracet hnědásk chřastavcového do širší krajiny, potažmo rozšiřovat rozlohu jeho prostředí. To představuje potenciální hrozbu. I velké kolonie totiž mohou někdy vyhnout. Přezítí celého metapopu-

lačního systému pak závisí na rekolonizacích, o nichž rozhoduje vzájemná propojenost (konektivita), kterou si můžeme představit jako hustotu obsazených kolonií v okolí (John a kol., v recenzním řízení).

V posledních letech zahájila Správa CHKO pokusy se zvýšením konektivity metapopulace hnědásk. Sestávají z výsevů živné rostliny na vhodná místa se strženým drnem a z vyhledávání dalších mikrolokalit živné rostliny, pro něž by měl být upraven režim hospodaření. Komplexní ochranu hnědásk na úrovni celé krajiny, včetně klíčového zvýšení propojenosti lokalit, by měl zajistit Regionální akční plán, který začíná přípravou Agentura ochrany přírody a krajiny ČR.

Kolektiv spoluautorů: Václav John, Zdeněk Faltýnek Fric, Kamil Zimmermann, Vladimír Hula, Pavla Tájková a Přemysl Tájek

Použitá literatura uvedena na webu Živy.

Milan Vrtílek, Matej Polačik, Radim Blažek, Jakub Žák

Laboratorní ryby z vysychajících tůň 3. Přezítí sucha a diapauza

Extrémní podmínky vyžadují extrémní řešení. Pravidelné vysychání tůň anuálních halančíků představuje obrovskou výzvu. Dospělci bez vody umírají a jejich potomstvo uvnitř jikry čelí vyschnutí. O to více překvapí, že nejde o jednotlivou monofyletickou skupinu ryb. „Anuálnost“, podobně jako živorodost, vznikla v rámci řádu Cyprinodontiformes několikrát nezávisle. Dlouhodobé přezítí populací těchto ryb v dočasném habitatu je umožněno řadou evolučních přizpůsobení. Zásadní není jen schopnost vydržet kompletní vyschnutí tůně, ale i způsob nakládání s omezenou zásobou energie během několikaměsíčního období sucha. V tomto dílu si představíme především embryonální vývoj afrického anuálního halančíka tyrkysového (*Nothobranchius furzeri*, blíže předchozí díly), ale i vějířovek rodu *Austrolebias* z Jižní Ameriky.

Dlouhodobé přezítí nehostinných podmínek, jako nedostatku kyslíku (hypoxie) a sucha, umožňuje anuálním halančíkům schopnost vstoupit do klidového stadia – embryonální vývojové pauzy. Ve skutečnosti jde o unikátní kombinaci tří vývojových stadií (viz dále), kdy k tomuto zastavení může dojít. Substrát dna tůně, do něhož kladou jikry, se totiž dynamicky mění. Jednotlivé fáze stanoviště představují různé nároky na vyvíjející se embrya a vyžadují odlišná přizpůsobení. Z jemného bahna s relativně stabilní teplotou, ale nízkou dostupností kyslíku na dně tůně se postupně stává vyschlá rozpraskaná půda (obr. 1 a 2). K embryím se sice dostane vzduch, ale nastává problém s odparem. Pokud embrya suchou fází přežijí, přichází kritická závěrečná fáze období sucha,

kdy se tůň se silícími srážkami opět plní vodou. V tomto období je zásadní vyvážit setrvání v klidu vzhledem k načasování vhodné chvíle k vylíhnutí. Embrya připravená k vylíhnutí už nejsou tak odolná k obnovení hypoxie a spotřebovávají víc a víc energie. Tůň může ale za několik týdnů zase vyschnout, a to dříve, než se halančíci vylíhnou, dospějí a nakladou nové jikry.

Utlumení metabolismu umožňuje embryím nejen šetřit omezenou energií, ale také vhodně načasovat kritické vývojové fáze a lépe čelit nehostinným podmínkám. Obecně byla popsána tři morfologická stadia, kdy mohou anuální halančíci vývoj zastavit. Bývají označována jako diapauza I, II a III (obr. 3). Zastavení vývoje v diapauze I je iniciováno především nedostatkem

kyslíku, jenž panuje v substrátu tůň po naklazení jiker. Jde o tzv. rozptýlenou fázi vývoje (dispersed stage), při níž se buňky embrya rovnoměrně rozprostou po povrchu žloutku. Vývoj pokračuje až ve chvíli, kdy bahno vysychá a koncentrace kyslíku v okolí embrya vzroste. V diapauze II má již embryo vytvořenou tělní osu s rudimentární hlavou, která nese základy očí, a je už patrně velice pomalu bijící srdce. Diapauza II je nejintenzivnější prozkoumaná. V tomto stadiu embrya stráví většinu vývoje, a i přes relativně pokročilou morfologii dokážou velmi výrazně utlumit energetický výdej. To je patrné právě i na zpomaleném srdečním rytmu. Diapauzu II zpravidla opouštějí se zvýšením vlhkosti a teploty na lokalitě a dokončí vývoj. V tuto chvíli mohou vstoupit do poslední diapauzy III. Nevíme zatím přesně, co ji spouští, ale zdá se, že embrya v ní čekají na další či silnější signál, kterým mohou být opakované deště. Fáze DII a DIII jsou také pravděpodobně zodpovědné za asynchronní líhnutí anuálních halančíků v akvarijních chovech.

Průchod diapauzou není pro zdárný vývoj absolutně nutný. Mohou se stále vyvíjet přímo, tedy bez klidového stadia, stejně jako jim příbuzné ananuální druhy. Plasticita všech tří diapauz ale otevírá širokou možnost vývojových drah, kterými se embrya mohou vydat (v základu jde o 8 různých kombinací, a to jen v závislosti na vstoupení do diapauzy, obr. 4). Jednotlivé diapauzy tak představují vývojové křižovatky, které jsou základem pro rozmanitost vývoje anuálních halančíků. Ta je zásadní v proměnlivých a občas těžko předvídatelných podmínkách vysychajících tůň, především v oblastech s opakovaně slabými srážkami.

Zdroje rozmanitosti embryonálního vývoje anuálních halančíků

Začneme od konce embryonální fáze – líhnutím. V akvaristice jsou anuální halančíci známi jako „instantní“ ryby. Líhnou se po zalití suchého substrátu s jikrami vodou a po rozplavání vylíhnutých halančíků,