

7 Podíl vylíhlých vajíček listonoha letního v prostředí bez chemických látek dospělců (žluté body), s malým množstvím těchto látek (zeleně) a s jejich větším množstvím (modře). Body zobrazují průměrný podíl vylíhlých vajíček z 10 opakování a svislé čáry směrodatnou odchylku. Orig. A. Devánová

Pro listonohy pak může být výhodnější živit se sedimentem dna, který obsahuje mimo jiné dormantní stadia. Autoři studie prokazující konzumaci dormantních stadií listonohy naznačují, že přinejmenším při absenci jiné potravy mohou listonohy už během několika dnů výrazně snížit zásobu trvalých vajíček. Naupliové larvy pohybující se aktivně ve vodním sloupci tak mohou mít větší šanci uniknout kanibalistické predaci dospělců než vajíčka v horní vrstvě sedimentu. V případě žábřonůžek byla zjištěna opačná odpověď na přítomnost dospělců pravděpodobně proto, že na rozdíl od převážně benticky žijících listonohů žábřonůžky filtrují potravu z vodního sloupce. Dospělé žábřonůžky tedy představují potenciální riziko predace pouze pro vylíhnuté larvy, nikoli vajíčka.

Dalším vysvětlením vyšší líhnivosti v přítomnosti dospělců vlastního druhu může být signalizace vhodných podmínek prostředí. Vylíhli jedinci by mohli předávat vajíčkům informaci, že prostředí je vhodné, a že se tedy vyplatí líhnout právě

ted. Tím se zvýší jejich šance na přežití a rozmnožení. Která z těchto hypotéz je správná a jak chemické signály listonohů ovlivňují líhnutí vajíček jiných druhů, případně jak ovlivňuje jejich líhnutí kombinace přítomnosti chemických signálů s různými podmínkami prostředí, může ukázat až další výzkum. Během toho by mohlo být zajímavé zjistit, jak změny osmotického potenciálu a koncentrace kyslíku ve vodě ovlivňují reakci vajíček na přítomnost feromonů dospělců. Tím bychom mohli prověřit, zda je zmíněná signalizace skutečně omezena pouze na období po silných deštích.

Kolektiv spoluautorů: Jan Sychra, Jindřiška Bojková, Michal Horsák

Použitá literatura je uvedena na webové stránce Živy. K dalšímu čtení Živa 2009, 6: 265–266; 2022, 4: CVII–CX; 5: 261–264; 2023, 1: XLIII.

Martin Rulík, Hana Martinková

Pestřenka trubcová – co víme o larvách pestřenek ze zahnívajících vod?

Během teplých letních dnů lze na různých místech, kde se hromadí rozkládající se organická hmota (např. silážní jámy, septiky, hnojiště), nalézt protáhlé, bělavé až šedavě zbarvené larvy s dlouhou dýchací trubičkou na zadečku. Tyto larvy patří pestřenkám (Syrphidae), v dospělosti často nápadně zbarveným zástupcům dvoukřídlého hmyzu (Diptera), kteří jsou charakterističtí rychlým a trhavým letem, přerušovaným vznášením se na místě. Pestřenkám je v posledních letech věnována zvýšená pozornost, protože se ukazuje, že dospělci patří mezi významné opylovače planých i kulturních rostlin. Obecně však o larvách pestřenek, zejména těch, které se živí saprofágně rozloženou organickou hmotou, máme dosud relativně málo informací. To platí i v případě běžných druhů, jakými jsou pestřenka trubcová (*Eristalis tenax*) nebo p. včelová (*E. arbustorum*), jejichž larvy patří k nejpozoruhodnějším organismům žijícím ve sladkých vodách.



Pestřenky představují jednu z druhově nejbohatších čeledí dvoukřídlého hmyzu, která celosvětově čítá více než 6 tisíc dosud popsáných druhů. Název čeledi v češtině je odvozen od zbarvení většiny zástupců, ve kterém dominuje obvykle černá a žlutá (oranžová). Tímto barevným vzorem pestřenky napodobují jiné skupiny hmyzu, zejména žahadlové blano-křídle, např. včely, vosy a sršně (Batesovo mimikry) – podle nich získaly lidové označení vosičky. Dalším nápadným znakem je jejich schopnost za prudkého vířivého pohybu křídel stát ve vzduchu a náhle bleskurychle měnit svou polohu. Tento let na jednom místě, připomínající kolibříka či helikoptéru, dal pestřenkám anglický název – hover flies. Zatímco dospělci se živí nektarem a pylem kvetoucích rostlin a v přírodě mají nezastupitelný význam v opylování rostlin, larvy vyvinuly různé potravní strategie. Některé jsou dravé a živí se mšicemi, třásněnkami nebo dalším drobným hmyzem a jeho larvami parazitujícími na rostlinách. Čistě býložravé pestřenky se vyvíjejí v rostlinách, např. v cibulích jednoděložných rostlin nebo v kořenech a stoncích různých bylin. Další se živí rozkládajícími se organickými zbytky rostlinného a živočišného původu v půdách i ve vodě, ale také jako larvy v hnízdech mravenců, vos a čmeláků. Z hlediska biologické ochrany rostlin je vcelku logicky věnována pozornost druhům první skupiny, jelikož dokážou na rostlinách zkonsumovat obrovské množství mšic (afidofágní larvy), některé jsou dokonce jejich mnohem účinnějšími konzumenty než larvy a dospělci brouků slunéček (čeleď Coccinellidae). O larvách, které žijí myrmekofilně nebo se živí saprofágně, tedy rozkládající se organickou hmotou, máme naproti tomu informací podstatně méně.

1 Vodní larva pestřenky trubcové (*Eristalis tenax*) s vyvinutou dýchací trubicí. Využívají se ve vodním prostředí bohatém na rozkládající se organickou hmotou.

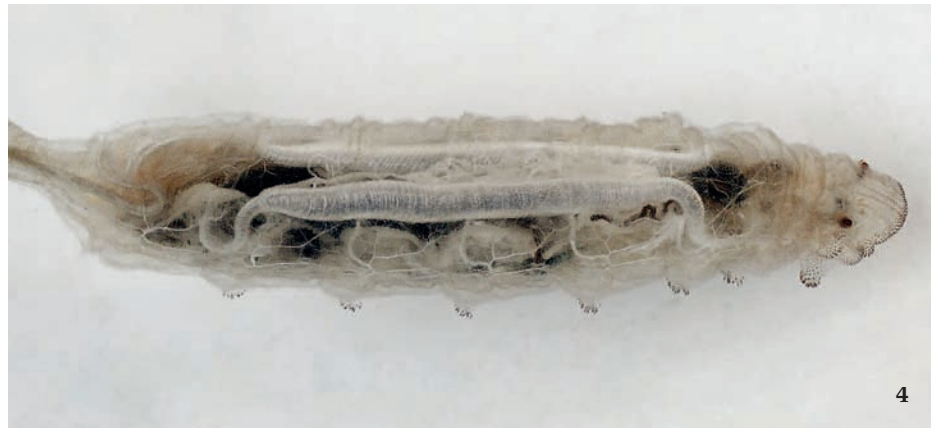


To platí zejména o druzích, které vývoj prodělávají v dutinách stromů (dendrotelmách).

Velmi zajímavou skupinou pak jsou pestřenky, jejichž larvy žijí ve vodách, resp. semiakvaticky. K vodnímu způsobu života jsou adaptováni pouze zástupci podčeledi Eristalinae, u nás se odhaduje asi 50 druhů, u nichž můžeme předpokládat larvy s vyhraněným vztahem k vodnímu prostředí. Typickým představitelem této ekologické skupiny jsou larvy druhově bohatého rodu *Eristalis* (z ČR je známo 16 druhů), které se vyskytují při březích stojatých a mírně tekoucích vod, některé dávají přednost životu v žumpách, fekálních vodách a na hnojištích. Našimi nejběžnějšími druhy jsou pestřenka trubcová (někdy se jí říká včelice trubcová), p. včelová nebo pestřenka *E. pertinax*.

Jejich larvy mají bělavé až šedavé válcovité svalnaté tělo, kryté tenkou průsvitnou kutikulou, kterou prosvítají vzdušnice i trávicí trubice (obr. 1). Na břišní straně mají obvykle vyvinuty párovité panožky s háčky (obr. 2). Tělo tvoří tři hrudní a 8 zadečkových článků a na povrchu bývá porostlé chloupky, osténky, trny a háčky. Jsou acefalního typu, kdy došlo k redukci hlavové schránky a ústní ústrojí je pozměněné a zatažitelné do hrudi. Konec těla vybíhá v různě dlouhý ocasovitý výběžek, do něhož se teleskopicky zasouvá dlouhá dýchací trubice, složená ze tří dílů (obr. 3). První díl je prodloužením posledního abdominálního (zadečkového) článku, třetí je silně chitinizovaný a na jeho konci jsou stigmata – průduchy, jimiž vně těla ústí dýchací soustava. Další pár drobných stigmat mají na hřbetní straně prvního hrudního článku, ta však bývají uzavřené. Funkční průduchy vzrostlých larev jsou zpravidla dva – na prvním hrudním článku a posledním zadečkovém článku. Přední stigmata jsou zatažitelná do prvního hrudního článku.

Od předních průduchů vedou podélně dva hlavní tracheální kmeny (tracheje – vzdušnice; také Živa 2023, 3: XCIX–CI), které jsou u rodu *Eristalis* přímé (obr. 4). Zadní stigmata leží na konci dýchací trubičky, na jejich okrajích bývá vyvinut věnec zpeřených hydrofobních (nesmáčivých) brv. Na hřbetní straně prvního zadečkového článku jsou patrná dvě okrouhlá políčka s odlišným ochlupením, jimiž po zakuklení prorážejí dýchací růžky kukel – pupální spirakula. Dýchací trubice je několikanásobně delší než tělo larvy, u 2 cm



dlouhé larvy může plně natažená trubice dosáhnout délky více než 10 cm. Dýchací trubice se do těla zatahuje silným svalem a vysouvá tlakem hemolymfy (turgorem). Zatažená trubice zasahuje až do přední části těla, přestože je v těle několikrát přeložená. U larev rodu *Eristalis* nalezneme také zatažitelné anální žábry, které však neslouží k dýchání, ale mají funkci osmoregulační a představují významný determinanční znak.

Larvy se vyvíjejí ve vodním prostředí, většina našich zástupců rodu obývá čisté až oligotrofní vody a jde spíše o vzácné druhy. Některé druhy, jako pestřenka včelová, ale vyhledávají vody bohaté na roz-

kládající se organickou hmotu. Nejčastěji se s nimi setkáme na místech ovlivněných lidskou činností, v různých silážních jímkách, v septicích, žumpách, suchých záchodech, táborových latrínách, na hnojištích, v močůvce, ale mohou se vyvíjet i v odhozených pneumatikách nebo v kbelíku se slepičím trusem zalitým vodou (obr. 5). Ve vodě se larvy zdržují zpravidla na dně nebo jsou zahrabány v bahně či organickém substrátu, přičemž dýchací trubice ční kolmo k hladině. Mají-li možnost, vyhledávají mělká místa, nejčastěji 2–3 cm hluboká, takže dýchací trubice není plně vysunutá. Jejich tělo bývá přeplněné vzduchem, a proto pasivně vyplouvají





2 Detail párovitých panožek s háčky na břišní straně larvy

3 Ocasovitý výběžek, do kterého se zasouvá dlouhá dýchací trubice.

4 Tělo larev pestřenek trubcových kryje průsvitná kutikula, kterou prosvítají vzdušnice, vedoucí od předních stigmat podél celého těla až do dýchací trubice.

5 Kbelíky se zalitým slepičím trusem představují ideální prostředí pro vodní larvy pestřenky trubcové.

6 Larvy vyplouvají k hladině, kde se pohybují vlnovitým šviháním těla.

7 Larva s vyloučenými exkrementy

8 Dospělec pestřenky trubcové

9 Samička kladoucí vajíčka



k hladině. Ve volné vodě jsou do určité míry schopné plavat vlnovitým šviháním (obr. 6). Larvy se mohou někdy vyskytovat v prostředích, kde téměř nemají možnost dostat se k atmosférickému vzduchu (žumpy, hnojůvka apod.), a dokážou po delší dobu přežít i při velmi nízkých koncentracích kyslíku, často ve zcela anaerobním prostředí. U larev rodu *Eristalis* bylo zjištěno, že mohou žít i v koncentrovaných slaných vodách a snášíjí značné kolísání obsahu solí ve vodě, ke kterému dochází např. v malých tůňkách na skalnatém mořském pobřeží (lithotelmách) při vysychání mořské vody, nebo naopak při jejich naředování sladkou dešťovou vodou (např. Lellák a kol. 1985).

Larvy se živí saprofitně organickou hmotou, ze které pomocí složitého dvoudílného filtračního aparátu, uloženého v ústech a v jícnu, filtrují částičky organického detritu, rostlinné i živočišné zbytky, bakterie, houby, rozsvivky a jiné jednobuněčné organismy. Do střeva se tyto nerozložené částičky potravy nedostanou přímo, ale přes složitý filtrační mechanismus. Přijatá potrava je uložena v prostoru odděleném od stěny trávicí trubice peritroficou membránou, která je pokaždé znovu vytvářena epiteliálními buňkami střeva. Prostor mezi ní a střevním epitelem je čistý a trávicí šťávy a následně rozložená potrava procházejí touto membránou pouze osmoticky. Exkrementy pak z těla odcházejí i s peritroficou membránou, která vzniká vždy znovu během příjmu nové potravy (obr. 7). Dosavadní výzkumy potvrzují, že pro úspěšné dokončení vývoje larvy vyžadují pevnou potravu, která je kolonizována a potom rozkládána celou řadou mikroorganismů, včetně bakterií, hub a kvasinek. Význam bakterií, resp. kvasinek

v potravě larev byla potvrzena v několika studiích, zabývajících se jejich výživou (např. Kamdem a Otomo 2023). Kvasinky larvám poskytují organický dusík, esenciální vitamíny (thiamin a riboflavin) a lipidy. Larvy tedy rostly a kuklily se v jejich přítomnosti rychleji než v kontrolách bez přídavku kvasinek.

U larev pestřenky trubcové a p. včelové byla rovněž pozorována pedogeneze (zkrácený vývoj – zachování některých larválních znaků v dospělosti nebo schopnost rozmnožování už ve stadiu larvy), při níž se larvy mohou rozmnožovat partenogeneticky (bez oplození), a navíc v tomto případě viviparně (živorodě). Z jedné larvy může vzniknout 7–30 dceřiných larev, které opouštějí mateřskou larvu v místě spojení posledního zadečkového článku a dýchací trubice. V případě pestřenek jde o vzácný způsob rozmnožování, který byl pozorován zcela ojediněle. Význam pedogeneze v jejich životní historii není dosud jasný. Jedna z hypotéz naznačuje, že tato strategie by mohla být užitečná v situacích, kdy je k dispozici vhodné, ale dočasné stanoviště, které by mohlo umožnit vývoj velkého množství jedinců při nedostatku času, např. krvavice nebo zahrňavající živočišná mršina ve vodě (Achterkamp 1999). Pedogeneze by ale mohla být rovněž výhodou tam, kde nemohou fungovat dospělci, např. mimo období jejich letové aktivity během zimy.

Životní cyklus pestřenky trubcové

Pestřenka trubcová se vyskytuje v celé Evropě a byla zavlečena i do Severní Ameriky. Dospělci dosahují velikosti až 2 cm, mají chlupatou hruď, zbarvení zadečku bývá značně proměnlivé. Někteří jedinci mají zadeček zčásti žlutooranžový, zdobený

tmavou kresbou, jiní jsou hnědaví s kresbou rozmanitě utvářenou (obr. 8). Tvarem těla, ale některými i zbarvením, připomínají včelího trubce, což dalo podnět k vytvoření českého jména. V České republice je velmi hojná. Vyskytuje se na květech rozmanitých druhů bylin od jara do podzimu, za slunečného počasí ji lze spatřit i v říjnu a listopadu. V zimě se občas dají najít zimující dospělci např. ve štěrbinách skal. Dospělci (imaga) žijí v zahradách, sadech, na loukách apod., často u vodních ploch, především stojatých. Patří k významným opylovačům řady rostlin jak v přírodních, tak zemědělských systémech, např. brukvovitých, vinné révy nebo jabloní.

Tato pestřenka má obvykle dvě až tři generace za rok a její vývoj zahrnuje tři larvální instary. Bílé zbarvená vajíčka jsou kladena hromadně ve snůšce (80–200 kusů), kolmo na povrch, zpravidla v blízkosti vodní hladiny, nejčastěji na rozkládající se organický materiál (obr. 9–11), přičemž jedna samice dokáže naklásat během 60 dnů až 3 000 vajíček. Za příznivých podmínek může být vývoj larev velmi rychlý, někdy ukončí růst již za 10 dní. Při poklesu teploty může být naopak zpomalen. Zralé larvy se kuklí mimo vodu, před kuklením se proto rozlézají do blízkého okolí, zejména v podvečer. Kukla je uložena v pokožce (kutikule) posledního stadia nazývaného puparium (obr. 12), které tvoří tvrdý soudečkovitý útvar. Z něho se po několika dnech (8–10, v závislosti na teplotě) líhne dospělá pestřenka. Puparium bývá tmavě zbarvené, hnědé až šedočerné, oproti dospělým larvám poněkud zkrácené, většinou však zachovává jejich základní tvar (obr. 13).

Na přídi puparia jsou patrné dva páry růžků. Přední tvoří zaschlá přední larvální



10 a 11 Nakladené shluky vajíček jsou obvykle orientované kolmo na povrch vodní hladiny (obr. 10) nebo jakéhokoli pevného materiálu (11).

12 Počáteční fáze tvorby puparia v pokožce posledního larválního stadia
13 Vytvořené puparium je tmavě zbarvené. K dýchání slouží zadní pár růžků, který vybíhá z prvního zadečkového článku.

14 Prázdné puparium po výletu dospělé pestřenky se zchovalou, ale nefunkční dýchací trubicí. Snímky H. Martinkové

stigmata a zadní pár, vybíhající z prvního zadečkového článku, představuje vlastní dýchací růžky kukly (pupální spirakula) a proráží zaschlou larvální pokožku (viz obr. 14). Zbytek dýchací trubice zasychá a často se ulamuje. Puparia s kuklami najdeme ve šterbinách zdí, na kamenech, stoncích rostlin, ale i na kolmých stěnách plastových chovných nádob. Samičky se po výletu z puparia živí pylem, aby získaly dostatečnou energii, živiny a proteiny pro dokončení reprodukce. Později konzumují nektar. Dospělci dávají přednost žlutým květům, což z nich činí významné opylovače žlutě kvetoucích plodin. Samci jsou teritoriální, dosavadní pozorování naznačují, že mohou zůstat po celý život na jednom místě, kde se páří, krmí a brání své území proti jinému hmyzu. Dospělce nacházíme v přírodě od konce března až do listopadu, samice z poslední generace se spáří a vyhledávají bezpečný úkryt pro přezimování. Sperma v těle samice zůstává životaschopné a je vyživováno tukovými zásobami, zatímco vajíčka jsou nedovyvinutá až do jara.

Význam a management

Ani pestřenka trubcová, ani další druhy s vodními larvami obvykle nepředstavují závažné škůdce, nicméně v místech soustředěného chovu dobytka se mohou přemnožovat jejich larvy. Během léta pak masově migrují na místa, kde se v pupariu kuklí. Právě tyto migrace mohou znamenat nepřijatelný problém, protože lezoucí larvy i vytvořená puparia znečišťují nejrozličnější povrchy včetně např. rozvodných elektrických skříní.

U pestřenek trubcových bylo zjištěno, že její larvy mohou v některých tropických a subtropických oblastech (např. v Indii) působit u lidí střevní myiáze (Aguilera

a kol. 1999). Jako myiázu označujeme onemocnění obratlovců působená mušními larvami, které se, minimálně po určitou dobu, živí živou nebo mrtvou tkání hostitele, jeho tělními tekutinami nebo požitou potravou. Z hlediska klinického pak rozlišujeme myiáze kožní, tkáňové, ušní, nosní, střevní a urogenitální. Střevní myiáze způsobené larvami pestřenek trubcových jsou uváděny sporadicky z různých zemí světa a zmínky najdeme i v učebnicích tropické medicíny. Jak se tyto larvy mohou dostat do trávicího systému, není zatím úplně jasné. V zemích s nižší úrovní sanitární péče a hygieny stravování se jako nejpravděpodobnější jeví nákaza s potravou a vodou kontaminovanou vajíčky nebo larvami. Larvy se výjimečně mohou dostat do střev také migrací z konečníku. Samice pestřenek, lákané pachem stolice, by nakladly vajíčka v okolí řitního otvoru, odkud vylhlé larvy proniknou dále do konečníku (rektální myiáza) a živí se výkaly. V případě nákazy s potravou je obdivuhodné, že jsou schopné přežít extrémně kyselé prostředí žaludečních šťáv. Důvodem je zřejmě skutečnost, že se adaptovaly k životu ve znečištěných a chemicky agresivních prostředích s amoniakálními a jinými sloučeninami a minimem kyslíku. U larev a vzácně i u dospělců pestřenek trubcových byl zjištěn výskyt některých patogenických bakterií, např. rodu *Mycobacterium*, o jejichž možném šíření v prostředí však zatím mnoho nevíme.

Ani jeden z uvedených příkladů není důvodem, abychom vůči vodním larvám pestřenek zaváděli speciální opatření nebo záměrně likvidovali biotopy, kde probíhá jejich vývoj. Na rozdíl od jiných zástupců dvoukřídlých, např. much, zbučivek a masařek, které s oblíbeností sedají na nejrůznější potraviny a mohou je kontaminovat

fekálními a jinými bakteriemi, se dospělé pestřenky živí nektarem kvetoucích rostlin. Ačkoli na rozkvetlých loukách včela medonosná (*Apis mellifera*) může být nejpočetnějším opylovačem, má tendenci se soustředit jen na několik málo druhů rostlin. Naopak pestřenky opylují mnohem širší škálu. Navzdory tradovanému tvrzení o „generalistických opylovačích“ bez výraznějších specifických preferencí k jednotlivým druhům rostlin dnes víme, že určité typy vegetace jsou opylovány charakteristickými společenstvy pestřenek (blíže Živa 2012, 4: 210–212). Pozorovaný celosvětový úbytek včel vede v poslední době mimo jiné k umělému odchovu pestřenek a jejich využití pro opylování hospodářsky významných plodin. Jedním z nejvíce testovaných a chovaných druhů je právě pestřenka trubcová, používaná rovněž k opylování ve sklenicích.

Larev uvedených druhů využívají hydrobiologové při bioindikaci kvality vodního prostředí – vazbou na zahnívající vody s vysokou koncentrací organické hmoty fungují jako velmi dobrý indikátor silně biologicky znečištěných, polysaprobních vod. Kromě toho by podle některých autorů bylo možné tyto larvy používat k biodegradaci organických tekutých odpadů, např. v zemědělské nebo zahradnické praxi (např. Rotheray a Gilbert 2011), podobně se takto experimentuje s larvami bráněnek *Hermetia illucens*. Vodní larvy pestřenek jsou zajímavé, ale též užitečné, a v budoucnu o nich ještě hodně uslyšíme.

Použitou literaturu uvádíme na webových stránkách Živy.