

Podvodní zloději vzduchu

Věnováno prof. Rudolfovi Rozkošnému,
editorovi zásadního *Klíče vodních larev hmyzu* (Academia, Praha 1980)
a mému váženému učiteli.

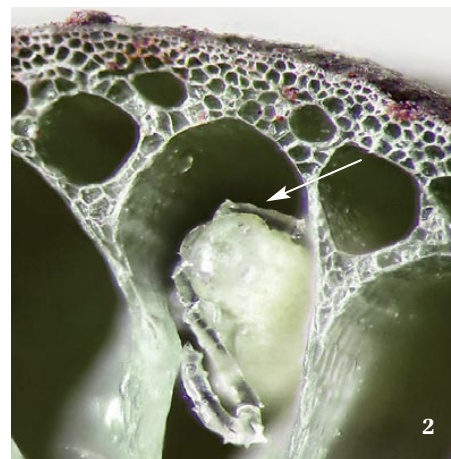
Dýchání, tedy zajištění příjmu kyslíku a výdeje oxidu uhličitého, je jednou ze základních fyziologických funkcí živočišného organismu. Pro druhy, které žijí obklopeny vzdušným prostředím se zhruba 21 % kyslíku, nepředstavuje dýchání velkou výzvu. Tou je naopak život v prostředí se sníženou až výrazně nízkou koncentrací kyslíku, se kterou se musejí jiné druhy vyrovnávat v půdě, ve vodě nebo jako paraziti v tělech jiných organismů. Dýchacím orgánem většiny zástupců hmyzu je soustava vzdušnic (trachejí) – mají podobu větvičích se dutých kutikulárních trubic, které přivádějí vzduch od spirakul (stigmat, průduchů), otevírajících se na povrchu těla, až do nitra jednotlivých tkání (podrobně v Živě 2023, 3: XCIX–CI). Díky výrazně rychlejší difuzi plynů ve vzduchu v porovnání s vodou nebo tělními tekutinami okysličují vzdušnice tělní tkáně velmi efektivně. Problémy však nastávají ve chvíli, kdy jedinec ztrácí kontakt s atmosférou. U hmyzu žijícího ve vodním prostředí tak najdeme řadu přizpůsobení, jak zefektivnit dýchání. Mohou dýchat celým povrchem těla nebo specializovanými orgány – žábry, získávat kyslík ze vzduchu u vodní hladiny, popřípadě ze vzdušných pletiv rostlin.

Celým povrchem těla dýchají často nejmladší larvy prvních vývojových instarů a některé larvy skupin, které žijí po celé larvální období u dna, kde voda může být velmi chudá na kyslík. Jde např. o larvy pakomárů (Chironomidae), které si navíc pomáhají přítomností krevního barviva v hemolymfě, což zvyšuje jejich schopnost vázat kyslík a u hmyzu je to celkem výjimečné. Rozlišujeme žábry na tracheální a krevní. U vodních larev s dobře vyvinutými tracheálními žábry se spirakula neotvírají na povrchu těla, ale jsou protažena dovnitř různě tvarovaných kutikulárních výběžků, které mnohonásobně zvětšují povrch a umožňují difuzi dýchacích plynů. Takové larvy označujeme jako branchiopneustické. Tracheální žábry mohou mít podobu lupínků, trubic i keříčků a být vyvinuty po stranách zadečkových článků, např. u larev jepic (Ephemeroptera), střechatek (Megaloptera), vírníků (Gyrinidae), na spodní straně hrudi, na kyčlích a na konci zadečku u larev pošvatek (Plecoptera), nebo na boční a břišní straně zadečku u larev chrostíků (Trichoptera) apod. Krevní žábry, u hmyzu výrazně vzácnější, mohou mít podobu jemných výběžků těla, kterými proniká kyslík z vody přímo do tělních tekutin, bez prostřednictví vzdušnic, např. u brouků z čeledi mokřadníkovití (Scirtidae; Rozkošný 1980).

U dospělců vodního hmyzu (ploštic a brouků) i u jiných typů vodních larev jsou spirakula otevírající se na povrchu těla v různé míře zachována a slouží k nadechování na hladině, kam musejí jedinci pravidelně vyplouvat. Mohou být vyvinuta po stranách předohrudi, zadohrudi a zadečkových článků. Takto vybavené larvy označujeme jako peripneustické. Dospělci hmyzu si obvykle berou s sebou pod

hladinu zásobu vzduchu v podobě bubliny, nebo se u nich vyvíjí trvalá vrstvička plynu (plastron), která slouží k výměně dýchacích plynů, ale není nutné ji obnovovat (viz také Živa 2015, 6: 300–302 a 2023, 3). U larev však bývají funkční obvykle pouze spirakula na prvním či třetím hrudním článku a na posledním zadečkovém článku (larvy amfipneustické), nebo jen poslední pár spirakul na konci zadečku (larvy metapneustické). Zvláště larvy posledního typu jsou proto nuceny často vyplouvat k vodní hladině nebo se zdržovat jen v mělkých vodách. Na konci posledního zadečkového článku se kolem zadních spirakul často vytváří i komplikované zadní spirakulární (stigmální) pole s různým počtem okrajových laloků a keříčky interspirakulárních brv. U některých larev dvoukřídlých je zadní spirakulární pole umístěno na konci zvláštní dýchací trubičky (sifo) u larev komárů – Culicidae, nebo na konci trubičkovitě prodlouženého posledního článku zadečku, který může být až několikrát delší než celé tělo larvy (slídlíky – Ptychopteridae, pestřenky rodu *Eristalis*, blíže v Živě 2024, 1: 31–34).

Charakteristickým vývojovým stadiem hmyzu s proměnou dokonalou jsou rovněž kukly. Podobají se zpravidla dospělciům podstatně více než příslušné larvy. U některých skupin vodního hmyzu vylézají larvy posledního vývojového instaru z vody a kuklí se na souši (např. u většiny vodních brouků). Skutečně vodní kukly dýchají buď kyslík rozpuštěný ve vodě, a pak bývají pevně přisedlé, jako kukly dvoukřídlého hmyzu čeledi přísalkovití (Blephariceridae) na kamenech, kukly pakomárů v trubičkách zhotovených larvami apod., nebo získávají kyslík ze vzduchu, a potom bývají většinou pohyblivé. Vzduch nasáva-

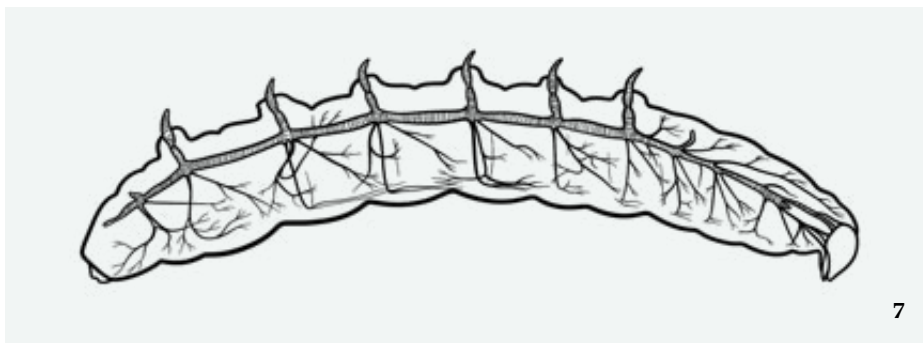


jí často rozmanitě utvářenými dýchacími růžky, vyvinutými na předohrudi kukel (např. Živa 2022, 5: 267–269).

Zloději vzduchu

Nejméně obvyklý způsob dýchání se vyvinul u larev a kukel některých skupin brouků (Coleoptera) a dvoukřídlých (Diptera), využívajících dýchání vzduchu ze vzdušných pletiv rostlin (aerenchymu). Jejich spirakula někdy bývají napojena na různé utvářené bodcovité výběžky, jimiž larvy nabodávají kořeny a ponořené stonky vodních rostlin. Kukly některých dvoukřídlých mají rovněž dýchací růžky upravené k získávání vzduchu z aerenchymu.

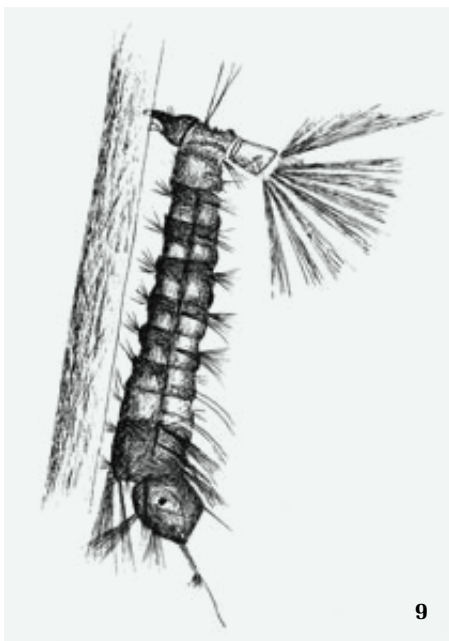
Aerenchym neboli provzdušňovací pletivo je modifikací parenchymatického pletiva, v němž se vytvářejí rozměrné prostory či kanály obsahující vzduch. Nacházejí se v listech, stoncích a kořenech vodních a mokřadních rostlin rostoucích v půdách bez nebo s minimem kyslíku (půdy anoxické a hypoxické). Tyto vzduchem naplněné dutiny (obr. 1) poskytují vnitřní cestu pro difuzní výměnu plynů, jako jsou kyslík, oxid uhličitý a etylen, mezi rostlinou nad vodou či na hladině a jejími ponořenými pletivy. Mnoho mokřadních rostlin má aerenchym a u některých, např. u leknínů (*Nymphaea* spp.), dochází k hromadnému proudění atmosférického vzduchu skrz listy a oddenky na základě gradientu teploty. Koncentrace kyslíku a oxidu uhličitého v aerenchymu během roku kolísají, např. v oddenku orobince širokolistého (*Typha latifolia*) bylo zjištěno 6–18 % O₂ a 0,5 až 7 % CO₂, v oddencích sítiny rozkladité (*Juncus effusus*) 1–13 % O₂ a 1–9 % CO₂. Koncentrace kyslíku v oddencích a kořenech není příliš ovlivněna noční temnou fází, dochází však k poklesu jeho



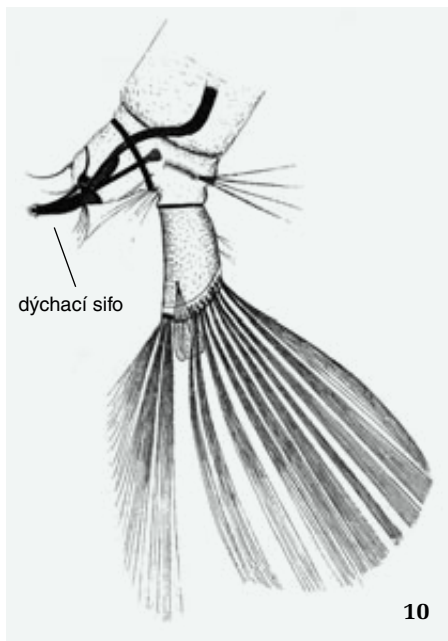
7



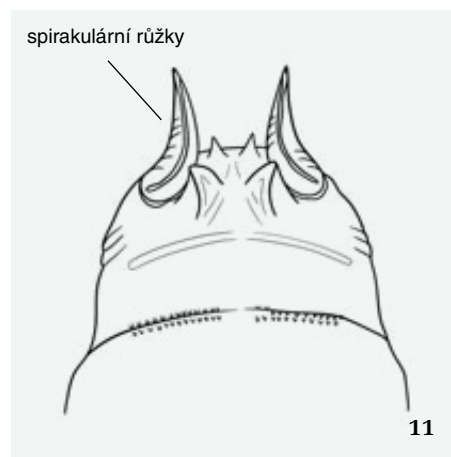
8



9



10



11

Z ventrální části atria vycházejí dva výběžky, které vstupují dovnitř háčku a zaplňují většinu jeho vnitřního prostoru; plstovité stěny atria se zde spojují a vytvářejí porézní zátoku oddělující atrium od vnitřní komory háčku. Háček má uvnitř pět komor, párové spodní a horní komory vyplněné plynem a nepárovou bazální patrně vyplněnou hemolymfou. Horní komory jsou mnohem menší než ty spodní a každá z nich se otevírá ven úzkou spirakulární štěrbinou protaženou až pod vrchol háčku. Horní komory jsou odděleny od spodních perforovanou přepážkou tvořenou chitinovými sloupky, mezi nimiž se nacházejí čepelovité otvůrky. Larvy rákosníčků se kuklí pod vodou v kokonech, které vytvářejí z lepkavého sekretu, jenž postupně tuhne. Kokon je přilepený ke kořeni nebo stonku (obr. 6) a pomocí otvoru napojen na aerenchym rostliny, díky čemuž je vyplněn vzduchem. Brouk se líhne z kukly už na podzim, ale přezimuje v kokonu a teprve koncem jara se objevuje nad hladinou.

Rovněž do další druhově velmi početné nadčeledi býložravých brouků, nosatců (Curculionoidea), patří zástupci vázaní svým životem na vodní a bahenní rostliny. Nosatec *Lissorhoptrus oryzophilus* (čeleď Brachyceridae, podčeleď Eirrhiniinae) je původní na jihovýchodě Severní Ameriky, avšak byl zavlečen i do těch oblastí Asie a Itálie, kde se pěstuje rýže. Dospělí brouci se živí listy mokřadních travin (lipnicovitých, šachorovitých), včetně rýže seté (*Oryza sativa*), avšak umějí i plavat, což využívají samičky a kladou vajíčka hlavně do listových pochev zaplavených živých

rostlin. Jejich larvy jsou beznohé, dosahují délky zhruba 8 mm a procházejí čtyřmi instary. Celý svůj vývoj prodělají v zaplavené nebo vodou nasycené půdě. Mladé larvy se živí nejprve uvnitř kořenů, v pozdějších instarech žijí v bahně v okolí kořenů, kterými se živí. Larvy jsou peripneustické a mají vyvinutá spirakula na zadohrudí a 1. až 9. zadečkovém článku. Hlavní podíl na dýchání však nesou modifikované páry spirakul na hřbetě 2. až 7. zadečkového článku v podobě dopředu zahnutých, částečně zatažitelných háčků (obr. 7). Těmi pronikají do aerenchymu kořenů, ale patrně pomáhají i při pohybu v bahnitém substrátu. Tyto háčky jsou na bázi duté, ve vrcholové části silně sklerotizované s vyvinutou podélnou mediální rýhou. Larvy se nakonec kuklí v malých hedvábných kokonech na povrchu kořenů obklopených bahnem. Nejprve vykousou díru do kořene a kolem ní postaví kokon, který zůstává ve spojení s aerenchymem.

Zatímco mandelinky a nosatci patří mezi brouky z podřádu všežraví (Polyphaga), třetí skupina brouků s adaptací larev a kukel k využívání aerenchymu náleží do podřádu brouků dravých (Adephaga). Čluníkovití (též vlhkomilovití, Noteridae) jsou malou čeledí vodních brouků blízké příbuznou potápníkům (Dytiscidae), která zahrnuje zhruba 280 druhů ve 25 rodech, rozšířených celosvětově, hlavně pak v tropických oblastech. Na území České republiky se setkáme pouze se dvěma zástupci rodu *Noterus*, *N. clavicornis* a *N. crassicornis* (obr. 8). Jejich dospělci i larvy upřednostňují mělké zarostlé nádrže s bahnitým

dnem, do kterého se mohou zahrabávat. Larvy mají hrabavé nohy, neumějí plavat a žijí v bahně okolo kořenů vodních rostlin. Larvy rodů *Noterus*, *Synchrotus* a některých zástupců rodu *Suphisellus* mají 8 párů zadečkových spirakul, z nichž prvních 7 párů je drobných, nefunkčních (u larev 1. a 2. instaru) nebo funkčních (u 3. instaru). Poslední zadečkový článek larev čluníků je protažený, silně sklerotizovaný a nese dlouhé, úzké a na vrcholu špičaté dýchací sifo. Spirakula 8. páru ústí těsně pod vrcholem tohoto sifa, které tak poněkud připomíná injekční jehlu se dvěma otvory (např. Urcola a kol. 2019). Larvy těchto čluníků získávají kyslík napichováním aerenchymu, zatímco u jiných rodů a druhů takové sifo zjištěno nebylo a předpokládá se u nich jiný typ získávání kyslíku – dýchání povrchem těla nebo nadechování na hladině. Larva *N. crassicornis* si před zakuklením vytváří kokon ze sekretu doplněného o vnější vrstvu z malých kousků vegetace a částek bahna, umístěný na kořenech různých druhů vodních rostlin. Kokon je oválný, dlouhý necelých 5 mm a na jednom konci připevněný ke kořeni nad otvorem vykousaným dovnitř kořene, takže ho vyplňuje vzduch.

Dvoukřídlí (Diptera)

Larvy dvoukřídlých se liší od většiny larev brouků absencí hrudních končetin (u brouků chybějí např. u nosatců), které jsou nahrazeny přítomností jedné či více panožek u některých skupin (pakomárovití, panožnatkovití – Pediciidae, březnicovití – Ephydriidae). Dalším charakteristickým



12

7 Schéma tracheální soustavy larvy nosatce *Lissorhoptrus oryzophilus* s 6 páry zahnutých hřbetních spirakulárních háčků. Upraveno podle: D. Isely a H. H. Schwardt (1930)

8 Dospělý samec čluňka *Noterus crassicornis*, délka těla 4,02 mm. Běstovice (9. května 1972). Nalezl V. Šimek, určil J. Hájek, ve sbírce Národního muzea. Foto P. Kment

9 a 10 Larva komára *Coquillettidia richiardii* – s dýchacím sifem zabodnutým do stonku (obr. 9) a koncová část zadečku s dýchacím sifem v bočním pohledu (10). Orig. C. Wesenberg-Lund (1918)

11 Detail hrudi kukly bahnomilky *Erioptera squalida* s předohrudními spirakulárními růžky. Upraveno podle: D. F. Houlihan (1969b)

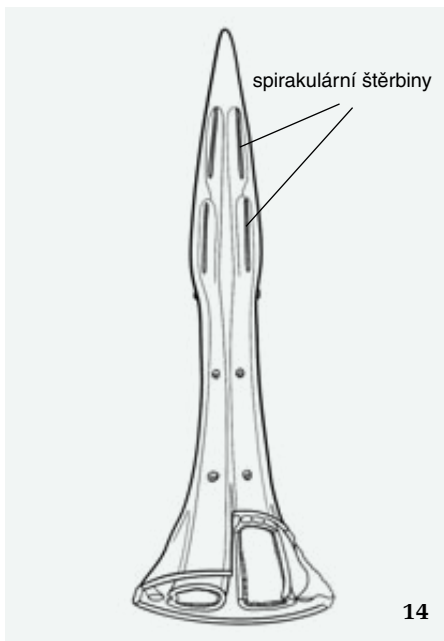
12 až 14 Dospělce pestřenky *Melano-gaster hirtella* (Dánsko, Fårup, obr. 12), její larva v bočním pohledu (13) a detail vrcholové části spirakula ve ventrálním pohledu (14); spirakulární štěrby.

Foto M. Tkoč (obr. 12). Upraveno podle: G. C. Varley (1937; obr. 13) a J. C. Hartley (1958; 14)

znakem je postupná redukce hlavové schránky. Ta je dobře vyvinutá a oddělená od hrudi (larvy eucefalní) pouze u bazálních čeledí z parafyletické skupiny dlouhorožých (Nematocera), např. pakomárovití, komárovití (Culicidae), tiplicovití (Tipulidae) a bahnomilkovití (Limoniidae), a u nejprimitivnějších krátkorožých (Brachycera) – u čeledi bráněnkovití (Stratiomyidae). Jindy je hlavová schránka v různé míře redukovaná a částečně zasunutá do předohrudi (larvy hemicefalní) u bazálních skupin krátkorožých, např. ovádovití (Tabanidae), kroužilkovití (Empididae), lupicovití (Dolichopodidae), nebo původní hlavová schránka zcela vymizela a ústní ústrojí je pozmeněno na cefalofaryngeální skelet (larvy acefalní) u odvozených skupin krátkorožých (např. březnicovití, pestřenkovití – Syrphidae, mouchovití – Muscidae). Kukly dvoukřídlých jsou mumiovitě (pupa obtecta) s tělními přívěsky pevně přimknutými k tělu, volné a pohyblivé (např. komáři, tiplice), nebo zůstávají uloženy v larvální pokožce posledního larválního instaru, která může přetrvávat nezměněna (pupa pharata), případně se přetvářejí na soudečkovité puparium (pupa



13



14

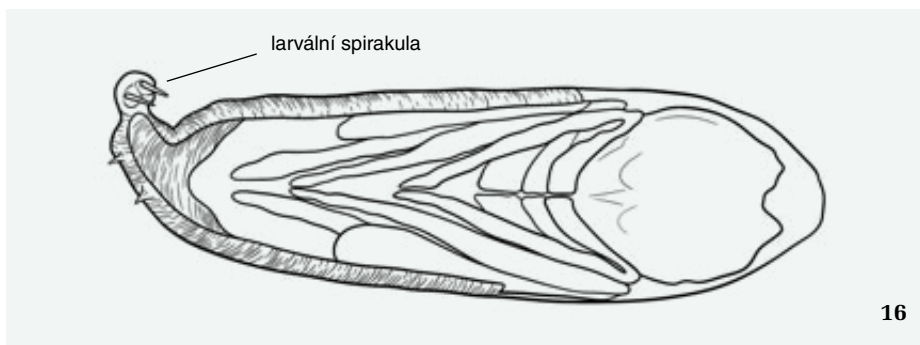
coarctata), se kterým se setkáváme u vyšších krátkorožých (kruhošví – Cyclorrhapha). Většina vodních kulek dvoukřídlých dýchá pouze párem předních spirakul na předohrudi (kukly propneustické). Tato spirakula mohou být přisedlá, nebo leží na konci jednoduchých či rozvětvených předohrudních růžků. Adaptace larev a kulek dvoukřídlých k napichování aerenchymu se vyvinuly nezávisle na sobě u několika nepříbuzných skupin.

Díky tomu, že dospělci některých druhů patří k významným přenašečům virových chorob, jsou nejlépe prozkoumanou skupinou dvoukřídlých napichujících rostliny komáři z tribu Mansoniini (podčeleď Culicinae). Jde o dva rody, *Mansonia* a *Coquillettidia*, s několika desítkami druhů a celosvětovým rozšířením vyjma chladných oblastí. V naší fauně je skupina zastoupena pouze jedním druhem, *Coquillettidia richiardii*. Larvy (obr. 9) těchto komárů se vyvíjejí v hlubších vodách hustě zarostlých vodními makrofyty (např. zblachany, orobinci a sítinami). Jsou světloplaché a zdržují se pod hustými porosty rostlin v blízkosti dna mezi jejich kořenovými systémy. Prostředí je bohaté na živiny a bakteriální populace, které komáři larvy filtrují jako potravu, je ale chudé na kyslík. Larvy jsou sice schopny dýchat atmosférický vzduch z hladiny jako ostatní komáři, avšak tato schopnost byla pozorována pouze výjimečně. Aby nemusely opouštět své specifické prostředí u dna a riskovat predaci, získávají kyslík napichováním kořenů pomocí sklerotizovaného dýchacího sifa (Sérandour a kol. 2006).

Jejich sifo je poněkud kratší než u ostatních komárů podčeledi Culicinae, ale stavbu má výrazně komplexnější. Bazální část je širší a černá, náhle se zužující apikální část s ostrým vrcholem, homologická valvulám (chlopním) běžných larev podčeledi Culicinae, slouží k otevírání a uzavírání spirakulárního aparátu (obr. 10). Dorzální pár valvul je menší než ventrální protažený pár, který tvoří černou apikální část vzduchové trubice. Valvuly jsou navzájem spojeny membránami, a vytvářejí tak nepohyblivou pochvu poskytující ochranu a oporu složitým vnitřním strukturám. Mezi nimi vyniká pilovitý sklerit umístěný ve středové rýze na ventrální straně, doplněný o další ostré či hákovité výběžky sloužící k ukotvení sifa v rostlině. Původní pár tracheálních kmenů se uvnitř sifa spojuje do jedné trubice (např. Bosak a Crans 2002). Pokud se larva chce nadechnout, plave pozpátku se sifem ve vodorovné pozici a zabodne jeho vrchol do těla rostliny. Jakmile je sifo v kontaktu s rostlinou, larva provádí opakované trhavé pohyby tělem a pozpátku zabodává vrchol tak hluboko do kořene, aby dosáhl vzdušného prostoru v aerenchymu.

Kukly komárů tribu Mansoniini sdílejí s larvami stejné stanoviště a adaptaci k napichování rostlin. Jako kukly ostatních komárů dýchají pomocí páry dýchacích růžků umístěných na předohrudi, avšak tyto růžky jsou uzpůsobeny k dýchání z rostlinné tkáně. Jejich vrchol je protažený ve sklerotizovanou, čepelovitou strukturu doplněnou o další výběžky a háčky k ukotvení růžku v náležitě pozici. Kukla, na rozdíl od larvy, se při zapichování růžků do kořene pohybuje směrem dopředu. Aby se kukly těchto komárů dokázaly svléknout z larvální kutikuly, musí být larvální sifo pevně zabodnutý v rostlině.

K dýchání z aerenchymu se přizpůsobily rovněž larvy a kukly dvou druhů evropských bahnomilek rodu *Erioptera*, *E. flavata* (= *E. flavescens* auct., *E. gemina*) a *E. squalida*, známých rovněž z naší fauny. Vyskytují se v mělkých stojatých vodách s bahnitým dnem a porosty pobřežní vegetace (zblachanů, orobinců, sítin), v jejichž kořenových systémech se zdržují. Jiné druhy rodu *Erioptera* se liší svým životním prostředím a adaptace k využívání rostlin nedislejí (např. Houlihan 1969b). Larvy výše uvedených bahnomilek dýchají pomocí zahrocených zadních spirakul, která zapichují do rostlin. Kukla má funkční předohrudní spirakula i prvních 7 párů zadečkových spirakul, ale pouze předohrudní spirakula jsou přizpůsobena k napichování. Mají podobu růžků a sestávají z vnější sklerotizované trubice,



kteřá je protažením kutikuly tělní stěny, a vnitřní membránovitě výstelky. Spirakulum komunikuje s vnějškem pomocí otvorů na dorzální straně – od báze až pod vrchol jsou to početné, drobné oválné otvůrky, které na konci řady střídá dlouhá šterbina (obr. 11). Kukla je díky svalům schopna pohybovat spirakulárními růžky dopředu a dozadu. K tomu, aby mohla proniknout spirakulem dovnitř rostliny, musí zaujímat pravý úhel vůči jejímu povrchu. Potřebnou oporu jí poskytují okolní kořeny a bahno.

Krátkoroží dvoukřídlí (Brachycera)

Jen málo čeledí hmyzu může nabídnout větší diverzitu v morfologii, obývaném prostředí a způsobu výživy než pestřenkovití. Pestřenky jsou v české fauně zastoupeny zhruba 420 druhy. Dobře známé jsou jejich dravé larvy lovcí mšice a další hmyz na rostlinách, ale patří sem i čistě býložravé druhy žijící např. uvnitř cibulí narcisů a jiných příbuzných rostlin, nebo saprofágové, které můžeme najít v hnoji, močůvce, bahně, trouchnivějícím dřevě i v hnízdech sociálního hmyzu. Právě saprofágní druhy žijící ponořené v anoxickém substrátu (podčeď Eristalinae) vyvinuly na zadním konci těla teleskopickou dýchací trubičku vzniklou protažením posledního (8.) článku a nesoucí na konci spirakula. Trubičku mohou protáhnout až na pětinasobek délky těla, a tak dosáhnout k hladině a nadechnout se z atmosféry (Wichard a kol. 2002). Pestřenka *Melano-gaster hirtella* (obr. 12) pak zašla ve vývoji ještě dále, když se její spirakula modifikovala k napichování rostlinného aerenchymu. Její larvy najdeme v organickém bahně na mělčinách stojatých až pomalu tekoucích vod na kořenech různých vodních rostlin (např. zblochanů). Larva posledního instaru je metapneustická, zhruba 7 mm dlouhá, tmavě šedě zbarvená, na břišní straně zploštělá a směrem k zádi se její tělo postupně zužuje. Končí teleskopickým výběžkem (obr. 13), který se může protáhnout jen do délky o málo větší, než je polovina délky zbytku těla. Pár tracheálních kmenů prochází dýchací trubičkou a napojuje se na bazální komory s plstovitou výstelkou (felt chambers) ústící do spojených spirakul posledního páru. Ta jsou zhruba 0,75 mm dlouhá s rozlišenou širší bází (délka 0,3 mm) a úzkým bodavým styletem (0,4 mm) na konci (obr. 14). Kutikula styletu je silně sklerotizovaná a nese tři páry spirakulárních šterbin, jeden na hřbetní a dva, umístěné v řadě za sebou, na břišní straně. Každá ze šterbin se otevírá do válcovité komory přímo pod ní a tyto komory se směrem k bázi spojují

15 a 16 Dospělec březnice *Notiphila annulipes*, délka těla přibližně 4 mm, Jizerské hory (obr. 15), a puparium chránící kuklu březnice *N. riparia* v dorzálním pohledu (16). Před kuklením se larva pomocí posledního zadečkového článku s larválními spirakuly ukotví uvnitř rostlinného pletiva, načež se změní v kuklu. Svlečka posledního larválního instaru vytvoří puparium s komorou vyplněnou vzduchem, která je v kontaktu s aerenchymem rostliny. Foto J. Roháček (obr. 15). Upraveno podle: D. F. Houlihan (1969b; 16). Kreslila R. Bošková (obr. 5, 7, 11, 13–14 a 16).

s párem výběžků bazálních komor. Vzrostlé larvy pestřenky *M. hirtella* patrně opouštějí vodu, kuklí se na břehu jako ostatní zástupci podčeledi Eristalinae a předohruční spirakula jejich kukel nejsou přizpůsobena k napichování aerenchymu.

Rovněž larvy much čeledi březnicovití (Ephydriidae) se dokázaly přizpůsobit velmi odlišným stanovištím a zdrojům potravy. Většina larev je vodních nebo semiakvatických, z nichž některé se specializovaly na tak nehostinná místa, jako jsou alkalické a hypersalinní vody, horké prameny a asfaltová jezírka, další byly zjištěny v rozkládajících se materiálech, minují v rostlinách nebo žijí jako parazitoidi např. ve vajíčkách pavouků. V naší fauně známe zhruba 139 druhů. Získávání kyslíku z aerenchymu se vyvinulo u dvou rodů březnic z podčeledi Hydrellinae, *Hydrellia* a *Notiphila* (v ČR 18, resp. 10 druhů, viz obr. 15), jejichž metapneustické larvy mají bodcovitě zadní spirakula (např. Kubátová-Hiršová 2009). Larva a puparium byly detailně popsány u druhu *Notiphila riparia*, jehož vývojová stadia se nacházejí (často společně s některými z předchozích zlodějí vzduchu) mezi kořenovými systémy vodních rostlin v anoxickém bahně na mělčinách stojatých i tekoucích vod. Vzhledem ke kratší délce spirakulárních bodců však vyhledává menší kořeny s tenčí pokožkou, byla tedy nalézána častěji na stínkách a zblochanech než na orobincích. Zcela se vyhýbá oddenkům se silnou epidermis, kterou nedokáže propíchnout. Vajíčka *N. riparia* klade na vynořené části rostlin a vylíhlé larvy slézají dolů na zaplavené kořeny. Larvální vývoj probíhá ve třech instarech. Zadní spirakula jsou světle hnědá, ostře špičatá a zatažitelná dovnitř posledního zadečkového článku díky činnosti napojených svalů. Každé z páru spirakul je na průřezu oválné se zploštělou vnitřní stěnou. Jelikož bývají spirakula držena vnitřními stěnami přiloženými k sobě, vzniká tak dojem jednoli-

tého kuzele, který má lepší fyzikální vlastnosti pro průnik do rostliny. Na průřezu jsou patrné dvě vrstvy – vnější, která je protažením tělní stěny, a vnitřní tvořená systémem s plstovitou výstelkou (felt system) a je pokračováním tracheálního systému. Každé ze spirakul nese tři podélné šterbiny, po jedné na horní, boční a spodní straně. Jsou přibližně 0,13 mm dlouhé a 0,014 mm široké, vyztužené zhruba 60 příčnými žebry. Jelikož beznohým larvám březnic schází vlastní opora, samotné vychlípění spirakul proti rostlině ji pouze odstrčí. K úspěšnému zabodnutí tak larva potřebuje oporu v podobě polotuhého bahna nebo okolních kořenů. Kukla březnic se ukrývá uvnitř puparia, tvořeného kutikulou třetího larválního instaru (obr. 16). Larva při běžném dýchání zapichuje do rostliny pouze svá spirakula, avšak před vytvořením puparia se ukotví v kořeni zasunutím téměř celého posledního zadečkového článku. Jednotlivá spirakula jsou přitom plně vysunutá a pro lepší ukotvení směřují od sebe. Následně dochází k silné sklerotizaci puparia i pupariálních (původních larválních) spirakul. Samotná kukla se nachází uvnitř puparia a má funkční pouze předohruční pár spirakul, jimiž dýchá vzduch z dutiny puparia, prostřednictvím pupariálních spirakul, která jsou ve stálém kontaktu s aerenchymem.

Kromě čtyř výše zmíněných skupin dvoukřídlých s dobře dokumentovaným dýcháním pomocí rostlinného aerenchymu Howard Everest Hinton (1953) zmiňuje ještě dvě další skupiny s metapneustickými larvami, u nichž předpokládá toto chování na základě morfologie jejich spirakul. Jde o larvy severoamerických ovádů rodu *Chrysops* (např. *C. celer*, *C. montanus*) a larvu evropské lupice *Thrypticus smaragdinus* s velmi dlouhými a ostrými spirakuly. Dosavadní výzkum však jeho předpoklady nepotvrdil. Přesto, uvážíme-li obrovské množství hmyzích druhů, jejichž larvální stadia zůstávají neznámá, nebude případné objevení dalších „zlodějí vzduchu“ velkým překvapením. A jak po nich pátrat, pokud bychom je chtěli chytit při činu? Nezbyvá než vyjmout z vody rostliny i s kořenovým systémem, ten promýt ve vodě pomocí hrubého síta či cedníku a larvy, kokony i puparia zůstanou přichyceny na kořenech nebo se zachytí v cedníku. Lovu zdar!

Seznam použité a doporučené literatury je uveden na webové stránce Živý.