

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
PEDAGOGICKÁ FAKULTA
KATEDRA BIOLOGIE

**Vývoj, růst a variabilita jedinců semiakvatické plošnice
hladinatky pobřežní (*Microvelia reticulata*)
(Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae)**

Diplomová práce

Lucie Paulová

Vedoucí diplomové práce: RNDr. Tomáš Ditrich, Ph.D.

České Budějovice
2012

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracovala pod supervizí s využitím konzultací vedoucího diplomové práce samostatně, pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě Pedagogickou fakultou elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledky obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Jihlavě 25. 4. 2012

Lucie Paulová

.....

Děkuji RNDr. Tomáši Ditrichovi, PhD. za odborné vedení mé práce, za zájem, trpělivost, pomoc a čas, který mi po celou dobu práce věnoval.

Děkuji Mirce Krovové za ochotu a poskytnutí technického zázemí.

Děkuji Jiřímu Vojtovi a celé svojí rodině za neocenitelnou trpělivost a podporu při vypracování této práce.

Abstrakt:

Paulová L., 2012: Vývoj, růst a variabilita jedinců semiakvatické plošnice hladinatky pobřežní (*Microvelia reticulata*) (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae). Magisterská diplomová práce, PF JU, České Budějovice. 93 s.

V této práci byl zkoumán vliv vybraných environmentálních faktorů (teplota a dostupnost potravy) na vývoj a růst hladinatky pobřežní *Microvelia reticulata* Burmeister, 1835. Dílčím cílem bylo ověření konceptu vývojové izomorfie na tomto druhu semiakvatických ploštic. Jedinci *M. reticulata* byli chováni v individuálních chovech a v kombinaci tří různých teplot a odlišné dostupnosti potravy (celkem tedy v šesti tzv. treatmentech) od vajíčka až do dospělosti.

Vývoj a růst hladinatky pobřežní byl dle očekávání ovlivněn teplotou. Nejdelšího vývoje dosahovali jedinci chováni v 17 °C, kdy jejich postembryonální vývoj trval v průměru 54 dní oproti 16 dnům v teplotě nejvyšší. Celková mortalita se také lišila v závislosti na teplotě, kdy nejvyšší byla při teplotě 17 °C. Rozdíl mezi potravními režimy byl průkazný pouze v teplotě 17 °C, kdy lépe přežívali jedinci krmeni každodenně. Mortalita v 25 °C a 21 °C nebyla průkazně závislá na potravě.

Dostupnost potravy však měla vliv na délku vývoje. V teplotě 21 °C a 25 °C se jedinci krmeni každodenně vyvíjeli rychleji, než jedinci krmeni obden. V 17 °C potrava neměla vliv na délku vývoje.

Nejlépe se jedincům dařilo v teplotě 21 °C, teplota 25 °C byla pro jedince *M. reticulata* již stresující. Dostupnost potravy ovlivňovala především samice, které při každodenní dostupnosti potravy rostly lépe než při potravě dostupné obden. Růst samců dostupnost potravy nijak neovlivnila. Při vývoji hladinatky *M. reticulata* se nepodařilo ověřit koncept vývojové izomorfie (developmental rate isomorphy).

Klíčová slova: *Microvelia reticulata*, hladinatka, teplota, potrava, růst, délka vývoje, mortalita, vývojová izomorfie.

Vedoucí práce: RNDr. Tomáš Ditrich, Ph.D.

Výzkum byl podpořen grantem GAČR P505/10/0096.

Abstract:

Paulová L., 2012: Development, growth and variability of semiaquatic bug *Microvelia reticulata* (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae). MSc. Thesis, University of South Bohemia, Faculty of Education, České Budějovice. 93 pp.

I investigated the effect of environmental factors (temperature and food availability) on the development and growth of semiaquatic bug *Microvelia reticulata* Burmeister, 1835. I focused on the developmental rate isomorphy.

In a cross-designed experiment, *M. reticulata* was individually kept over whole juvenile period (eggs to reaching maturity) and subjected to treatments of three temperature (17, 21, 25 °C) and two food availability (full – daily feeding and reduced – 2 days interval) and their interaction.

Development and growth was strongly influenced by temperature. Longest postembryonic development measured in individuals kept in the lowest temperature (54 days) contrasted to those kept in the highest temperature (16 days). Mortality was also significantly influenced by temperature; highest mortality rate was found in the 17 °C treatment. Effect of food availability was significant only in low temperature, resulting in the better survival of individuals on the high food level. In other temperature treatments, I found no effect of food on survival rate of *M. reticulata*.

However, the food level influenced development significantly. In the 21 °C and 25 °C treatment, individuals on a full food developed faster than individuals on a reduced food. In 17 °C the food availability had no effect on time required to reach maturity.

The best fitness (expressed as combination of low mortality rate and short development) was observed in 21 °C, both other temperature treatment were found stressing. Food availability had stronger effect on female individuals compared to males. In conclusion, I found no evidence of developmental rate isomorphy in *M. reticulata*.

Key words: *Microvelia reticulata*, temperature, food, treatment, length of development, mortality, developmental rate isomorphy.

Supervisor: RNDr. Tomáš Ditrich, Ph.D.

The research was supported by project of the Grant Agency of the Czech Republic GAČR P505/10/0096.

Obsah

1	Úvod.....	1
2	Literární přehled.....	2
2.1	Růst a vývoj hmyzu	2
2.2	Klasifikace hmyzu dle způsobu vývoje.....	5
2.3	Hormonální regulace vývoje hmyzu	8
2.4	Počet stádií hmyzu.....	10
2.5	Semiakvatické ploštice (Heteroptera: Gerromorpha).....	12
2.6	Postembryonální vývoj.....	13
2.7	Dyarovo pravidlo (Dyar's rule).....	15
2.8	Vývojová izomorfie (Developmental Rate Isomorphy).....	17
2.9	Rovnice růstu.....	20
2.10	Růst vodních a semiakvatických ploštic	22
3	Materiál a metody	25
3.1	Studovaný organismus	25
3.2	Sběr jedinců, práce v terénu	27
3.3	Laboratorní chov	27
3.4	Fotografování	29
3.5	Měření a přehled měřených parametrů.....	30
3.5.1	Seznam použitých zkratk.....	33
3.6	Statistické vyhodnocování.....	34
4	Výsledky	35
4.1	Mortalita	35
4.2	Velikost těla v závislosti na pohlaví.....	36
4.3	Vliv environmentálních faktorů na růst samic	45
4.4	Vliv environmentálních faktorů na růst samců	59
4.5	Růstové křivky a rovnice.....	70
4.6	Délka vývoje v závislosti na pohlaví.....	72
4.7	Délka vývoje jednotlivých instarů v různých treatmentech	72
4.8	Vliv teploty a potravy na délku vývoje	75
4.9	Vývojová izomorfie.....	77
5	Diskuse.....	81

5.1	Mortalita	81
5.2	Velikost těla v závislosti na pohlaví.....	81
5.3	Vliv environmentálních faktorů na růst samic a samců	83
5.4	Délka vývoje v závislosti na pohlaví.....	84
5.5	Délka vývoje jednotlivých instarů v různých treatmentech	84
5.6	Vliv teploty a potravy na délku vývoje	84
5.7	Vývojová izomorfie.....	85
6	Závěr	86
7	Seznam literatury	87
8	Seznam příloh.....	93

1 Úvod

Semiakvatické ploštice (Heteroptera: Gerromorpha) tvoří významnou součást epipleustonních společenstev většiny vodních těles celého světa. Většina poznatků z ekologie semiakvatických ploštic je ale založena pouze na výzkumech větších druhů (obzvláště bruslařek (Gerridae) z palearktické a nearktické oblasti). Cílem práce bylo shromáždit údaje o vývoji, růstu a morfometrické variabilitě hladinatky pobřežní (*Microvelia reticulata* Burmeister, 1835) odchované v různých teplotních podmínkách a potravních režimech. Růst a morfometrické charakteristiky hmyzu jsou nejčastěji založeny na výzkumu náhodně odchycených jedinců z přírodních populací, zde však může dojít k přehlédnutí mnohých individuálních rysů, či dokonce obecných zákonitostí hmyzu a členovců obecně. Především drobné teplotní rozdíly a dostupnost potravy, mezi jedinci mnohdy variabilní, hraje ve vývinu významnou roli. Výzkum hladinatky pobřežní byl proto prováděn na vlastním chovu jedinců, pouze s odchycem přezimovavších dospělců, kteří se dále rozmnožili. Samotné testování pak probíhalo od vajíček až po dospělé jedince. Na získaných datech byl také proveden pokus o ověření konceptu vývojové izomorfie (developmental rate isomorphy).

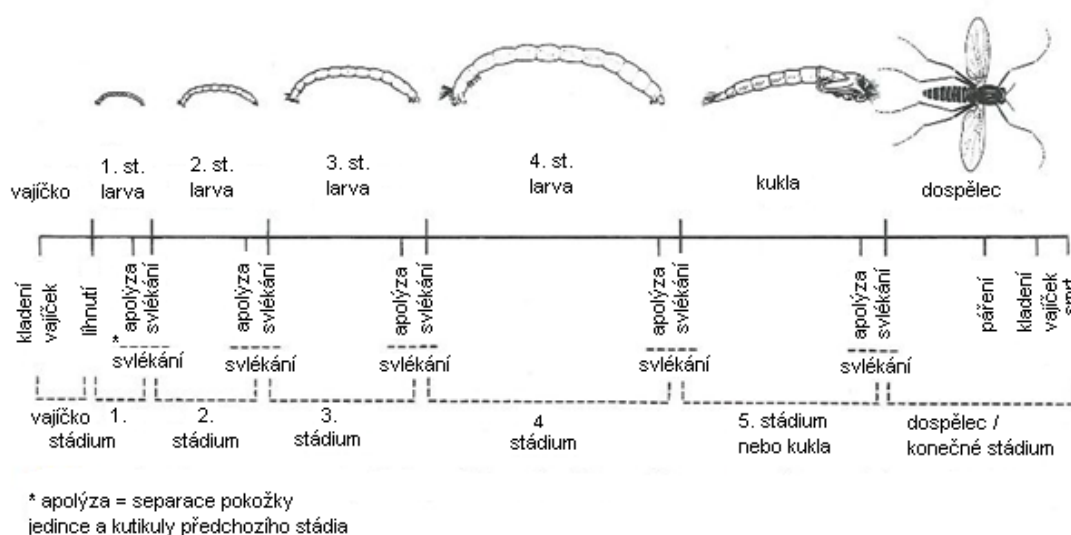
Diplomová práce by měla zodpovědět tyto základní otázky:

1. Jaký vliv mají vybrané environmentální faktory (teplota a dostupnost potravy) na vývoj a růst hladinatky pobřežní?
2. Ovlivňují tyto faktory stejným způsobem samce a samice?
3. Platí u hladinatek pobřežních koncept vývojové izomorfie?

2 Literární přehled

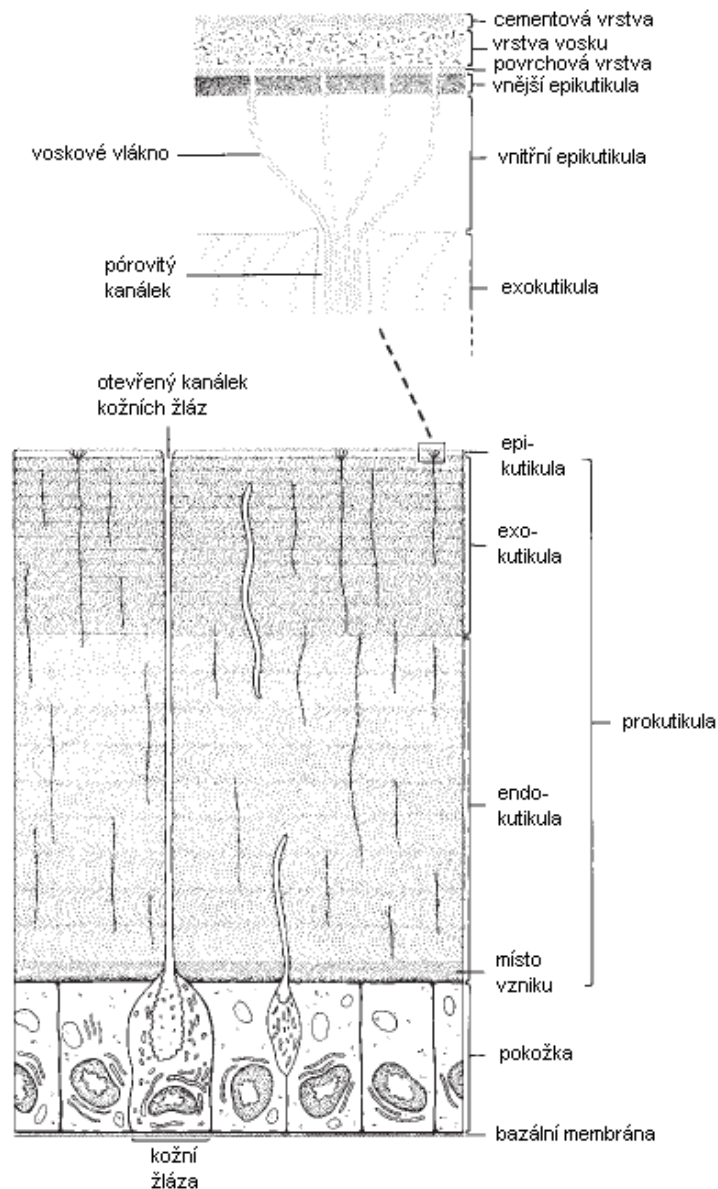
2.1 Růst a vývoj hmyzu

Vývoj hmyzu je složitý cyklus několika fází a dějů (obr. 1). Život každého jedince začíná od vajíčka. V některých případech se ale jedinci z vajíček líhnou v okamžiku kladení – druhy ovoviviparní (někteří švábi (Blattidae), mšice (Aphidae), třásněnky (Thysanoptera) a další (Gullan a Cranston, 2010)). Kromě toho, se u některých druhů vyvíjí i larva v těle samice, kladena je potom vyvinutá larva – druhy viviparní (např. řásníci (Strepsiptera), některé bejlmorky (Diptera: Cecidomyiidae) a další zástupci dvoukřídlých (Gullan a Cranston, 2010)). Pro růst hmyzu je zásadní přítomnost vnější kostry – exoskeletu. Nad pokožkou každého jedince je sklerotizovaná vrstva s obsahem chitinu a bílkovin, nazývajících se kutikula. Kutikula se obvykle skládá ze dvou vrstev: tlustší (10 μm – 0,5 mm) prokutikuly (procuticle), která je pokryta tenčí vrstvou (3 – 0,3 μm) epikutikulou (epicuticle). Prokutikula obsahuje spodní silnější vrstvu endokutikulu a svrchní tenčí vrstvu exocutikulu. Epikutikula je obvykle složena ze tří vrstev: vnitřní, vnější a povrchová epikutikula, která je u mnohého hmyzu pokryta tukovou nebo voskovou vrstvou. Tato vrstva vosku nebo tuku brání dehydrataci živočichů, odrazuje predátory, poskytuje maskování, odráží přebytečnou dešťovou vodu a sluneční a UV záření (Gullan a Cranston, 2010).



Obr. 1. Schématický obrázek životního cyklu ukazuje různé události a etapy ve vývoji hmyzu (pakomára) (převzato z Gullan a Cranston, 2010).

Protože kutikula se po ztvrdnutí nemůže zvětšovat, růst hmyzu neprobíhá plynule, ale je přerušovaný a omezený pouze na pravidelnou dobu při svlékání (ekdyse, ang. ecdysis nebo molting). Během tohoto procesu je těsná a růst omezující kutikula nahrazována větší. Nejprve dojde k rozpuštění spodní vrstvy kutikuly (endokutikula), tekutina je vstřebána a vznikne prázdná dutinka, ve které buňky pokožky začnou sekretovat kutikulu novou. Zbytek staré kutikuly praská v předem určených liniích a vzniká svlečka (exuvie, molt). Nová kutikula později na vzduchu tuhne a stává se pevnou a pigmentovanou oporou (obr. 2).



Obr. 2. Znárodnění obecné struktury stavby kutikuly u hmyzu (převzato z Hepburn, 1985; Hadley, 1986; Binnington, 1993 in Gullan a Crnaston, 2010).

Během krátké doby, krátce po svlékání, kdy kutikula je poddajná a pružná, dochází ke zvětšování silných sklerotizovaných částí těla. Tento proces se několikrát opakuje, než jedinec dosáhne definitivní velikosti. Zmíněný způsob zvětšování velikosti těla je známý u všech členovců (Sehnal, 1985; Gullan a Cranston, 2010) (obr. 1). Každé vývojové stádium s odlišnou kutikulou se nazývá instar. Počet instarů se u různých druhů hmyzu liší. Jedinec jich může mít pouze několik málo, např. brouci prochází třemi nebo čtyřmi vývojovými stádii. Dle Sehnala (1985) blechy (Siphonaptera), během svého vývoje tvoří dokonce pouze tři larvální stádia. Počet stádií však může dosahovat i velmi velkého počtu (blíže viz kap. 2.4).

Podle Gullana a Cranstona (2010) zahrnuje vývoj hmyzu dvě složky růstu:

1. „Svlékačí“ přírůstek (molt increment), který se vyskytuje mezi dvěma stádii, je obvykle měřen v jednom rozměru - délce nebo šířce určité sklerotizované části těla, spíše než hmotnostní přírůstek, jenž je zavádějící, z důvodu různé dostupnosti potravy a vody.
2. Období mezi svlékáním (intermolt period), jehož délka může být ovlivněna dostupností potravy, teplotou, larvální populační hustotou, rozdílným pohlavím nebo tělesným postižením, jako je ztráta končetin.

Růst chvostoskoků, vidličnatek a bezkřídlého hmyzu je neurčitý, pravidelně se totiž svlékají až do smrti a nemají takzvané koncové svlékačí stádium, jako ostatní hmyz. Převážná většina hmyzu má růst ukončen instarem, který označuje zastavení růstu a svlékání. Všechny hmyz s ukončeným růstem se stává reprodukčně zralým v poslední fázi vývoje, která se nazývá dospělec neboli imago.

Většina hmyzu je okřídlena, sekundárně bezkřídlé jsou např. vši, blechy, některý parazitický hmyz a dospělé samice červců (Gullan a Cranston, 2010).

Jepice mají stádium subimago, které bezprostředně předchází konečnému stádiu dospělce. Subimago je schopné letu, jen výjimečně je ale schopno reprodukce. Některé samice z této skupiny hmyzu umírají ještě před svléknutím do dospělého stádia imaga. (Gullan a Cranston, 2010).

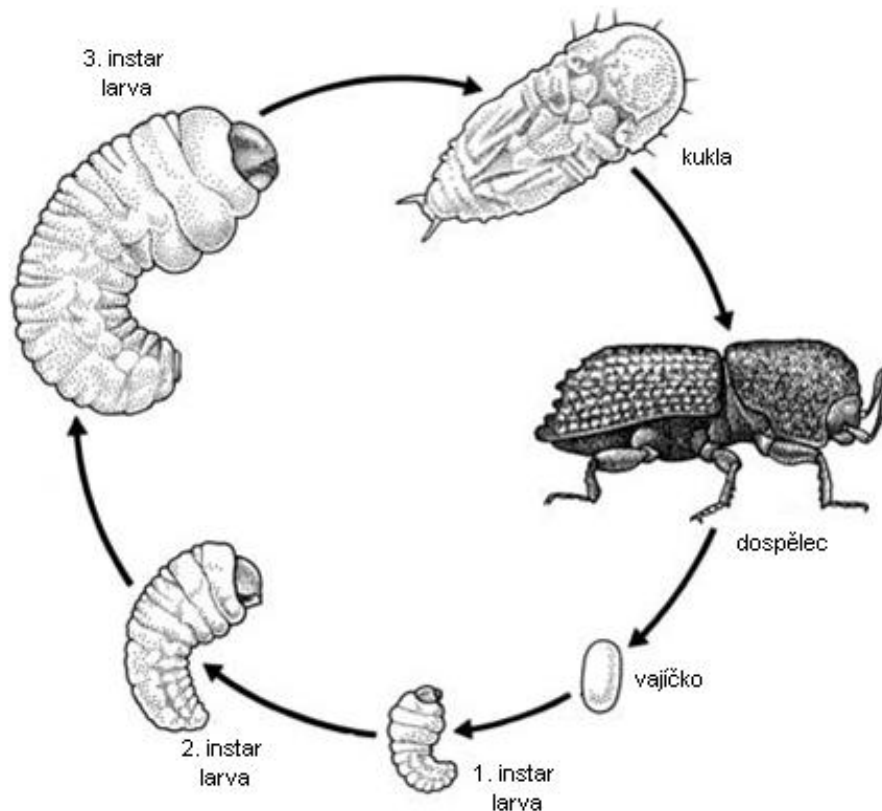
Z faktorů ovlivňujících délku trvání jednotlivých instarů je teplota bezesporu jedním z nejdůležitějších. Teplota obecně ovlivňuje rychlost chemických reakcí dle známé Arrheniovy rovnice, samozřejmě tedy (ve fyziologických mezích) zvyšuje i rychlost metabolismu i vývoj každého jedince. Celkově lze tedy říci, že délka vývoje hmyzu je nepřímo závislá na teplotě (Spence a Andersen, 1994, Janošík a kol., 2004). Toto potvrzuje i nedávno odvozený obecný model popisující růst vodních ektodermů a hmyzu v závislosti na teplotě a tělesné hmotnosti (Gillooly a kol. 2002).

2.2 Klasifikace hmyzu dle způsobu vývoje

Hmyz se podle způsobu vývoje tradičně dělí na dvě skupiny. První skupinou jsou Hemimetabola (jinak také Exopterygota) – hmyz s proměnou nedokonalou, druhá skupina se nazývá Holometabola (Endopterygota), tedy hmyz s proměnou dokonalou. Označení skupiny Hemimetabola názvem Exopterygota je důsledkem způsobu vývoje křídel, která vznikají na vnější straně těla, aniž by procházeli stádiem kukly (ačkoli někteří zástupci Hemimetabola tvoří stádium, které se kukle velmi podobá - viz níže). Holometabola odpovídá taxonu Endopterygota, jejichž křídla vznikají uvnitř těla a jedinci podstupují složitou proměnu se stádiem kukly (Gullan a Cranston, 2010).¹

Holometabola prochází dokonalou proměnou, jejich vývojový cyklus (obr. 3), se skládá ze stádií vajíčka, larvy, kukly a dospělého jedince (imaga). Larvy holometabola se svým vzhledem nepodobají dospělému jedinci, postrádají základy křídel a před vlastní proměnou prochází stádiem kukly. V tomto stádiu obvykle nepřijímají potravu a nachází se v takzvaném období klidu. V kukle následně dojde k hluboké vnitřní přestavbě orgánů larvy, a ta se mění v dospěléce. Tato přeměna je tedy označována jako proměna dokonalá.

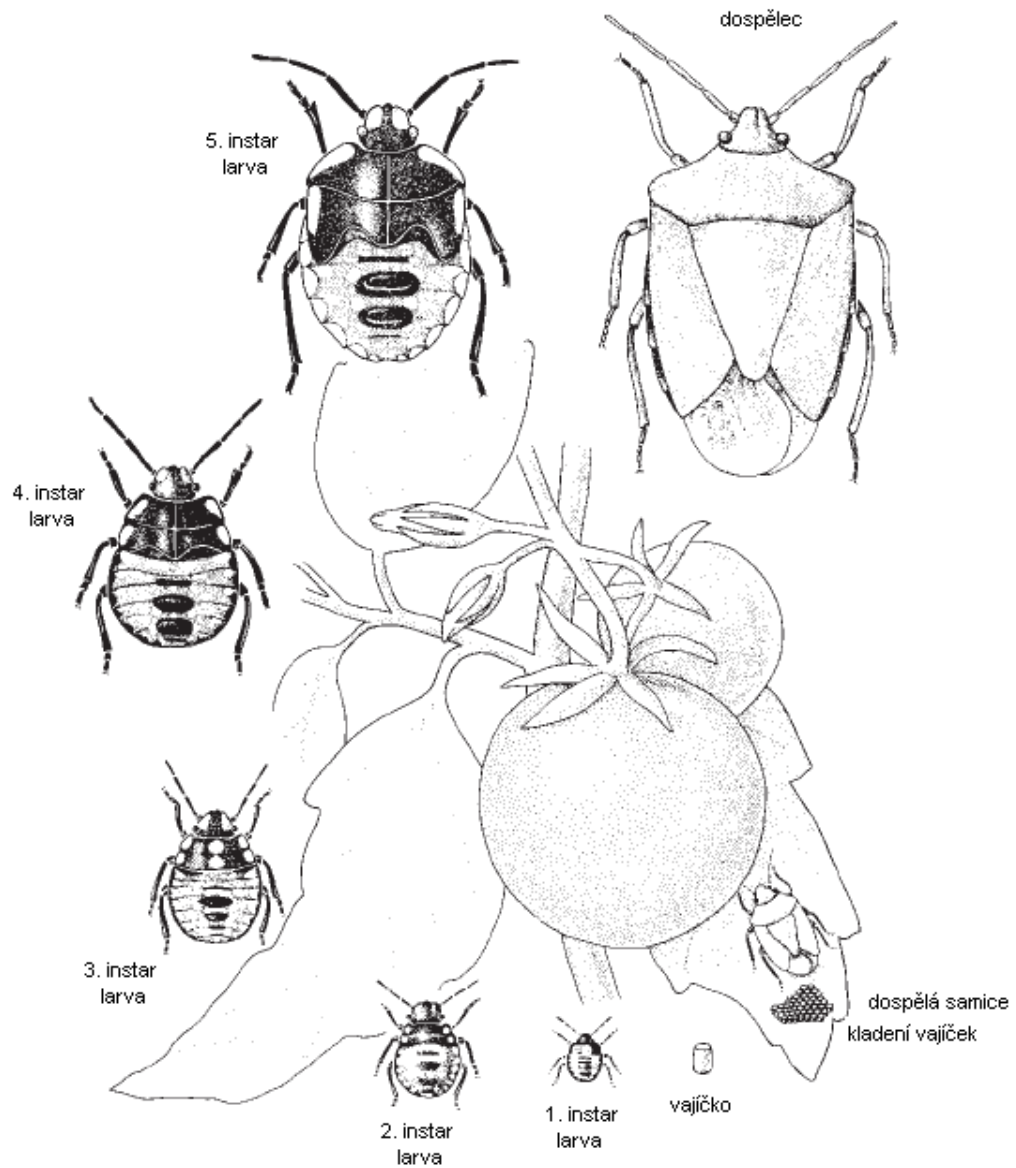
¹ V odborném tisku se v současnosti spíše používají názvy Exopterygota a Endopterygota než Hemimetabola a Holometabola, zatímco ve školní praxi jsou zavedena označení Hemimetabola a Holometabola – tedy hmyz s proměnou nedokonalou, resp. dokonalou. Z důvodu zjednodušení a lepší přehlednosti v práci uvádím pouze názvy Hemimetabola a Holometabola.



Obr. 3. Životní cyklus hmyzu s proměnou dokonalou. Vajíčko, tři larvální instary, kukla a dospělec. Kůrovcovitý brouk, *Ips grandicollis*, (Coleoptera: Scolytinae) (Johnson a Lyon, 1991 in Gullan a Cranston, 2010).

Jednotlivá vývojová stádia nedospělého hmyzu se u hemimetabola nazývají larvy (nymfy), resp. larvální instary. Tito jedinci se kromě nerozvinutých křídel a nedokonalých pohlavních orgánů velice podobají dospělcům. V tomto případě jedinci neprocházejí stádiem kukly a takovýto postupný vývoj v dospělce se označuje jako proměna nedokonalá (obr. 4). Výjimku tvoří molice, ze skupiny Sternorrhyncha, které mají způsob vývoje na pomezí proměny nedokonalé a dokonalé. Larva prvního instaru je pohyblivá, plochá a oválná. Má nohy, tykadla i oči. Živí se sáním na rostlině, při kterém se začne pokrývat ochranným voskovým povlakem. K redukci očí a zkrácení nohou a tykadla dochází u dalších dvou stádií. Ve čtvrtém stádiu přestane přijímat potravu a dojde ke změně tvaru těla a zvýšení produkce vosku.

Vzniká oválná schránka klidového stádia – puparium, která se podobá svým vzhledem kukle. V pupariu dojde k přestavbě těla a objeví se okřídlený dospělec. Tento způsob vývoje nese název allometabolie (Pechlát, 2005).



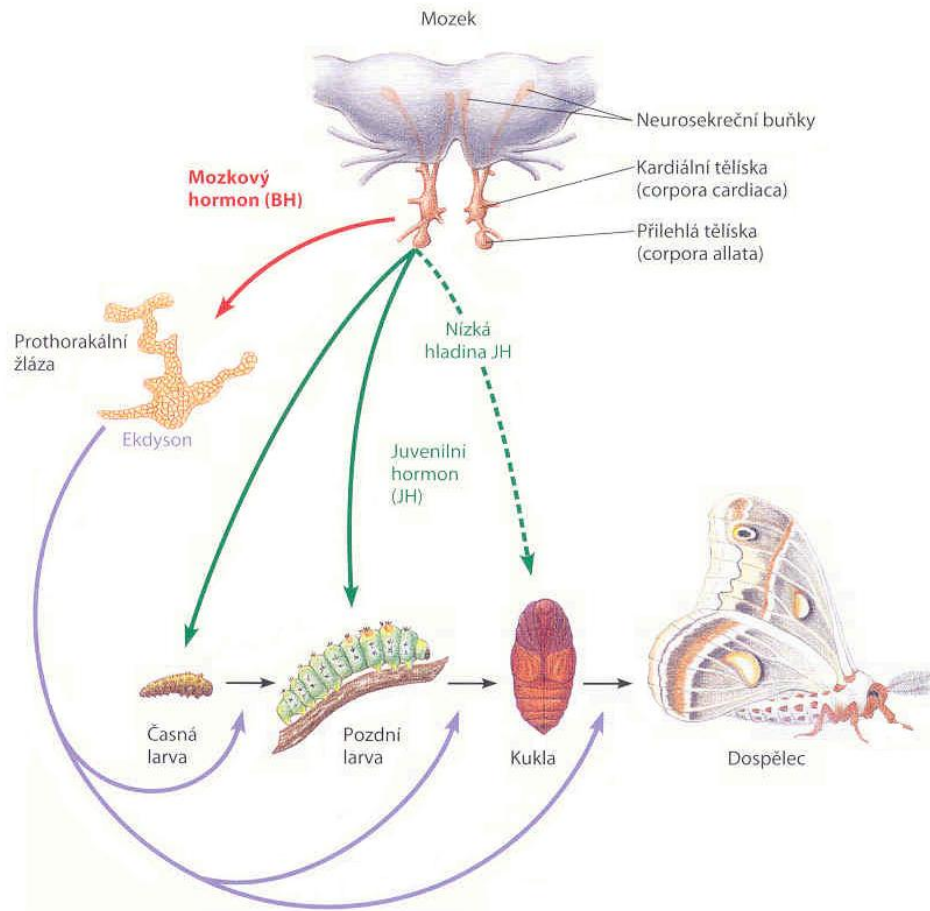
Obr. 4. Životní cyklus hmyzu s proměnou nedokonalou u zástupce *Nezara viridula* (Hemiptera: Pentatomidae). Vajíčko, pět larválních instarů a dospělý jedinec na rostlině rajčete (Hely a kol., 1982 in Gullan a Cranston, 2010).

Holometabola jsou přirozená monofyletická skupina, protože všichni členové Holometabola sdílí jednoho společného předka a zároveň všichni potomci tohoto předka mezi ně patří. Mezi Holometabola patří např. řády: blanokřídli (Hymenoptera), brouci (Coleoptera), motýli (Lepidoptera) a dvoukřídly hmyz (Diptera) (Meusemann a kol, 2010).

Hemimetabola je parafyletická skupina, protože poslední společný předek všech hemimetabol je zároveň předkem hmyzu, který nepatří mezi hemimetabola. Řády, které zařazujeme mezi hemimetabola jsou např.: vážky (Odonata), jepice (Ephemeroptera), polokřídli (Hemiptera), vši a všenky (Phthiraptera), rovnokřídli (Orthoptera), švábi (Blattodea) a všekazi (Isoptera) (Meusemann a kol, 2010).

2.3 Hormonální regulace vývoje hmyzu

Převážná část hmyzu prochází několika larválními stádii, přičemž každé svlékání (odkládání staré vnější kostry) vede k větší larvě. Přeměnou posledního larválního stádia vzniká kukla (pupa), která se mění v dospělé stádium hmyzu. Celý proces svlékání je pod kontrolou několika hormonů (obr. 5). Prvním z nich je mozkový hormon (BH – aktivační hormon), produkováný neurosekrečními buňkami mozku a hromadící se v kardinálních těliscích. Tento hormon se účastní přenosu signálu k cílovému orgánu, prothorakální žláze, která má funkci sekrece hormonu ekdysonu. K sekreci ekdysonu z prothorakální žlázy dochází v epizodách a při každém uvolnění ekdysonu dojde ke stimulaci přeměny hmyzu. Dalším hormonem, který zde hraje důležitou roli, je juvenilní hormon (JH). Je vylučován přilehlými tělisky a určuje výsledek metamorfózy. Další larvální stádium se vytváří při snížené koncentraci juvenilního hormonu. JH tedy oddaluje metamorfózu až do doby, kdy larva dosáhne požadované velikosti a stupně vývoje. Před stádiem dospělé produkce JH zcela ustává (Campbell a Reece, 2008).



Obr. 5. Hormonální regulace vývoje hmyzu (převzato z Campbell a Reece, 2008).

2.4 Počet stádií hmyzu

Celkový počet stádií u okřídlených skupin hmyzu se v rámci jednoho druhu může lišit v závislosti na okolních podmínkách prostředí jako je teplota, potrava a populační hustota. U mnoha druhů hmyzu je celkový počet instarů určen geneticky a je konstantní bez ohledu na přírodní podmínky (Gullan a Cranston, 2010). Druhem s největším počtem svlékání je rybenka skleníková (*Thermobia domestica*) se 60 svléknutími. Rybenky se však svlékají i během dospělosti. Pokud tedy uvažujeme pouze larvální (nedospělá) stádia, rekordmanem je jepice druhu *Stenacron interpunctatum*, která má larválních 45 instarů (Sojack, 1995). Přehled počtu larválních instarů u jednotlivých řádů je uveden v tab. I.

Semiakvatické ploštice mají obvykle pět larválních stádií (Andersen, 1982). Hoffmann (1932a) in Andersen (1982) uvádí pouze čtyři stádia u *Mesovelina cryptophila*. Cheng a Fernando (1971) in Andersen (1982) objevili stejný počet stádií i u *Rhagovelina obesa*. Torre-Bueno (1917) in Andersen (1982) popisuje pouze čtyři stádia u *Microvelina borealis* (= *pulchella*). Čtyři larvální stádia má i *Mesovelina furcata* (Zimmermann, 1984; Andersen, 1982).

Tabulka I: Přehled počtu larválních instarů a délky postembryonálního vývoje u jednotlivých řádů, upraveno dle (Sehnal, 1985).

ŘÁD	Počet instarů	Délka vývoje
chvostnatky (Archeaognatha)	10-14	M, R
rybenky (Zygentoma)	9-14	M, R
jepice (Ephemeroptera)	20-40	M, (R)
švábi (Blattaria)	(3)-6-10(18)	T, M
kudlanky (Mantodea)	5-9	M
cvrčkovci (Grylloblattodea)	8	R
rovnokřídli (Orthoptera)	5-11	(T), M, (R)
strašilky (Phasmida)	8-12	M, (R)
všekazi (Isoptera)	5-11	M, R
škvoři (Dermaptera)	4-6	(T), M, (R)
snovatky (Embioptera)	4-7	M, (R)
pošvatky (Plecoptera)	22-23	M, R
drobnělky (Zoraptera)	4-5*	?
ploštice (Heteroptera)	(4)5-(9)	(T), M, R
stejnokřídli (Homoptera)	3-5	D, T, M, Y
třásnokřídli (Thysanoptera)	5-6	T, (M)
pisivky (Psocoptera)	6	T, M
vši a všenky (Phthiraptera)	3-4	T, M
řásnokřídli (Strepsiptera)	7?	(T), M, R
brouci (Coleoptera)	3-5(10)	(D), T, M, (R)
dlouhošíjky (Raphidioptera)	3-4	T, M
střechatky (Megaloptera)	10	R
síťokřídli (Neuroptera)	3-5	T, (M)
srpice (Mecoptera)	4	T, (M)
blechy (Siphonaptera)	3	(D), T, (M)
dvoukřídli (Diptera)	3-6	D, T, M, (R)
chrostíci (Trichoptera)	5-7	T, M, Y
motýli (Lepidoptera)	(3)5-6(11)	T, M
blanokřídli (Hymenoptera)	3-6	(D), T, (M)

Vysvětlivky: D – dny, T – týdny, M – měsíce, R – roky.

* U drobnělek (Zoraptera) neuvádí Sehnal (1985) žádné údaje. Nověji Resh a Cardé (2009) a Hadley (2012) uvádějí čtyři až pět larválních stádií.

2.5 *Semiakvatické ploštice (Heteroptera: Gerromorpha)*

Semiakvatické ploštice (Heteroptera: Gerromorpha) tvoří významnou součást epipleustonických společenstev většiny vodních těles celého světa. Obývají vody stojaté, mírně tekoucí, od sladkých, polosladkých až po slaná pobřeží i širý oceán. Některé druhy najdeme na vodní hladině, jiné v pobřežní vegetaci. Během přezimování či migrace mohou vodní hladinu opouštět (Andersen, 1982; Andersen, 1996).

Největší druhová diverzita semiakvatických ploštic je v tropické oblasti s převahou drobných druhů o rozměrech do 5 mm (Andersen, 1982). Většina poznatků z ekologie tohoto taxonu je však založena na výzkumech větších druhů (obzvláště bruslařek (Gerridae) z palearktické a nearktické oblasti). Obecně klesá druhové bohatství semiakvatického hmyzu s rostoucí zeměpisnou šířkou a nadmořskou výškou (Aukema a Rieger, 1995; Andersen, 1996).

Podle Andersena (1996) jsou semiakvatické ploštice univoltinní až polyvoltinní, nemají pravidelný počet generací za sezónu. Většinou mají pět larválních stádií. Přezimující dospělci bývají aktivní časně na jaře a velmi brzy začínají klást vajíčka. Samice mohou během reprodukčního období naklásť až 250 vajíček. Z vajíček se po 8-14 dnech líhnou nymfy. Postembryonální vývoj trvá 16 – 65 dní a může být ovlivněn teplotou (Spence a Andersen, 1994; Andersen, 1996).

Semiakvatické ploštice jsou převážně predátoři či skavengeri (scavengers, mrchožrouti). Jejich potravu tvoří nejčastěji mrtvý či topící se hmyz nebo jiní členovci, uvěznění na vodní hladině v povrchové blance vody. Potravu získávají pomocí bodavě sacího ústního aparátu se zoubkovanými čelistními stylety (Andersen, 1996).

Během larválního vývoje jsou jedinci ovlivněni populační hustotou, kterou se zabývali Ditrich a Papáček (2010). U semiakvatického hmyzu populační hustota ovlivňuje velikost těla, rychlost vývoje a někdy i křídelní polymorfismus (Ditrich a Papáček, 2010).

Ditrich a Papáček (2010) zjistili, že nymfy, které se vyskytují na stanovištích s vysokou populační hustotou, rostou rychleji než při nízké populační hustotě. Výsledky také ukazují, že jedinci chovaní individuálně se vyvíjí signifikantně rychleji, než jedinci z hromadných chovů.

2.6 Postembryonální vývoj

Postembryonální vývoj je spojen obvykle s pěti svlékáními. Proces svlékání probíhá jak na pevném podkladě, tak na vodní hladině (Sprague, 1956 in Andersen, 1982). Hodinu před svlékáním začnou nymfy do svého těla nasávat více vody, do té doby, než dojde k úplnému naplnění jejich střeva. Celé tělo poté vypadá jako opuchlé a nymfy se stávají méně aktivní. Proces svlékání probíhá velmi rychle. Přední a zadní nohy mají natažené vpřed a vzad, jsou tedy uspořádány souběžně s tělní osou, zatímco střední nohy jsou pevně přichyceny k podkladu. Při nasávání vzduchu dochází ve střední rýze hrudníku k podélnému pukání kutikuly. Malé bublinky vzduchu prochází trávicí trubicí a roztahují a prodlužují zadeček, tímto způsobem se střídají vlny kontrakce a dilatace (Andersen, 1982).

Svlékačí linie je obvykle viditelná jako světlá, podélná, střední rýha, která prochází hrudními štítky a prvním zadečkovým hřbetním štítem, na hlavě se před očima dělí na dvě větve do tvaru Y. Svlékání je zahájeno na ventrálně ohnuté hlavě. Nejdříve se svléká předohruď, následuje středohruď a jako poslední je na řadě zadohruď. Nohy, tykadla i rostrum jsou také svlečeny. Čerstvě svlečený jedinec je velmi zranitelný. Než dojde k pigmentaci pokožky, která probíhá během první hodiny po svlékání, je jeho tělo bledé a přívěsky těla průhledné. Dvě hodiny po svlékání začíná přijímat vodu a potravu (Andersen, 1982).

Některé výsledky ukazují, že délka těla nymf mezi dvěma svlékáními může být závislá na stavu kontrakce a dilatace zadečku. Během svlékačího procesu bývá zadeček v maximálním prodloužení, jestliže však trávicí trubice není plná potravy nebo vody, začíná kontrakci. V dalším stádiu nymfy udržují plné střevo pravidelným příjmem potravy a délka těla opět dosáhne maxima před dalším svlékáním (Andersen, 1982).

Dle Andersena (1982) se nymfy semiakvatického hmyzu liší od dospělců obvykle měkčím integumentem, který je více či méně zřetelně rozdělen na tmavší sklerity a světlejší membrány. Počet segmentů tykadel je stejný jako u dospělců, liší se však pouze jedním tarzálním článkem na končetinách. K vnějšímu odlišení pohlaví jedinců obvykle dochází u pátého instaru. Růst křídel v postembryonálním vývoji začíná velmi brzy, již ve druhém a třetím instaru. Nymfy na středohrudí a zadohrudí produkují křídelní pochvy. Tyto pochvy jsou mnohem nápadnější u jedinců, kteří

se v dospělosti stanou okřídlenými, než u jedinců s nepřítomností křídel v dospělém stádiu.

Relativní růst různých částí těla a přívěšků má velké množství variací, a to jak mezi jednotlivci a pohlavími téhož druhu, tak mezi druhy. Tempo růstu se liší mezi různými částmi těla a může se značně lišit mezi postupným svlékáním (Andersen, 1982).

Sprague (1956) in Andersen (1982) u *Hydrometra martini* zjistil, že délka hlavy se zvětšuje ve stejném poměru jako délka těla, šířka hlavy se zvyšuje na 25 % délky těla ve čtvrtém instaru, což znamená, že hlava je v prvních instarech relativně širší než v dospělosti, téměř stejný vztah existuje pro hrudní šířku, ve srovnání s délkou těla.

Po posledním svlékání dospělci prochází takzvaným tenerálním vývojem. Z velké části je to tuhnutí a pigmentace kutikuly, někdy resorbce svalů, které fungují pouze během larválního vývoje a u okřídlených dospělců, a růst vnější kostry a svalů k létání. Vaječníky samic se také vyvinou až po posledním svlékání ve fázi dospělce, kdy u samic, které jsou bezkřídlé, je tato prereproduktivní perioda kratší než u samic okřídlených.(Andersen, 1982).

2.7 Dyarovo pravidlo (*Dyar's rule*)

Dyarovo pravidlo bylo pojmenováno podle Harrisona G. Dyara, který toto pravidlo publikoval v roce 1890. Jeho studie byla prováděna na šířce hlavové kapsuly u larev 28 druhů motýlů se čtyřmi až deseti stádii. Ze získaných dat Dyar určil, že šířka hlavy se v postupných fázích řídí geometrickým růstem a hlavová šířka tedy byla navržena jako nejvhodnější rozměr pro měření (Taylor, 1931; Resh a Cardé, 2009; Gullan a Cranston, 2010). Konkrétně Dyarovo pravidlo říká, že procentuální nárůst velikosti těla mezi jednotlivými instary je konstantní u hmyzu i u dalších členovců (Klingenberg a Zimmermann, 1992). Toto pravidlo může být využíváno pro rozlišení vývojových stádií hmyzu a předpovídá velikost instarů chybějících vzorků. V letech 1980 – 2007 probíhaly entomologické studie, které v 80 % Dyarovo pravidlo potvrdily. Ve skutečnosti však existuje mnoho odchylek od Dyarova pravidla, protože průběh růstu může být ovlivněn abiotickými a biotickými faktory, např. teplotou nebo dostupností potravy (Resh a Cardé, 2009; Gullan a Cranston, 2010).

Klingenberg a Zimmermann (1992) testovali Dyarovo pravidlo na devíti druzích bruslařek z rodu *Gerris* a *Aquarius* (Heteroptera: Gerridae): *Gerris argentatus*, *G. costae*, *G. gibbifer*, *G. lacustris*, *G. lateralis*, *G. odontogaster*, *G. thoracicus*, *Aquarius najas* a *A. paludum*

Alometrické vzorce byly testovány na dvou nezávislých datových souborech, laboratorním chovu a na jedincích odchycených v terénu. Celkový počet larev pro laboratorní chov tvořil 899 jedinců a pro vzorky z terénu 802 jedinců. Na každém vzorku bylo změřeno 11 rozměrů. Předmětem měření byla šířka hlavy, délka čtyř antenálních článků a délka stehna, holeně a článků chodidel u střední a zadní nohy. Z výsledků výzkumu vyplývá, že Dyarovo pravidlo u sledovaných druhů není příliš spolehlivé. V terénních vzorcích se Dyarovo pravidlo nejvíce projevilo u *G. argentatus* a *G. thoracicus*, dále pak u *A. najas* a *A. paludum*, a pro terénní i laboratorní vzorky u druhů *G. gibbifer* a *G. lateralis* (Klingenberg a Zimmermann, 1992).

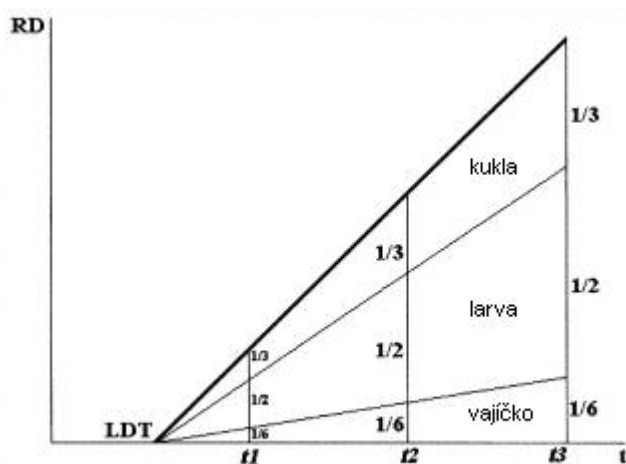
Podobné výsledky byly publikovány i v dalších podobných studiích u jiného druhu hmyzu a dalších členovců např. u pavouků (Enders, 1976 in Klingenberg

a Zimmermann, 1992), stonožek (Albert, 1982 in Klingenberg a Zimmermann, 1992) a koryšů (Freeman, 1990 in Klingenberg a Zimmermann, 1992).

Související pravidlo růstu je Przibramovo pravidlo, které uvádí, že hmotnost hmyzu se zdvojnásobuje (resp. zvětšuje 2,09krát) během každého následujícího instaru a při každém svlékání se zvětšují lineární rozměry v konstantním poměru 1,26 (Solow a Faber, 1995; Hutchinson a kol., 1997; Gullan a Cranston, 2010). Růst většiny hmyzu však neprobíhá v absolutní shodě s tímto pravidlem, které předpokládá, že rozměry částí těla hmyzu se zvětšují během každého svlékání ve stejném poměru, jako celé tělo. Ve skutečnosti je růst u mnoha hmyzu alometrický, to znamená, že části těla rostou charakteristickým tempem a jsou odlišné od rychlosti růstu těla jako celku (Gullan a Cranston, 2010).

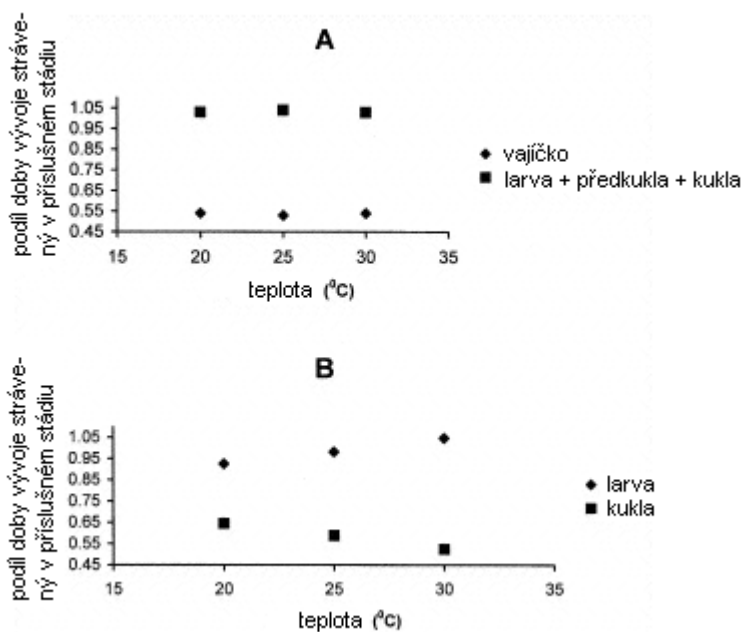
2.8 Vývojová izomorfie (*Developmental Rate Isomorphy*)

Délka vývoje jednotlivých vývojových stádií je, jak již bylo řečeno, závislá na okolní teplotě. Nabízí se ale otázka, jestli se v různých teplotách liší relativní délka vývojových stádií, nebo zůstává konstantní. Pokud by relativní délka vývojových stádií byla při různých teplotách stejná, nelišila by se při těchto teplotách část délky vývoje (např. 1/3) určitého vývojového stádia života jedince. Vysvětleno to je na obr. 6 – na tomto příkladu je embryonální vývoj roven 1/6 celého vývoje, larva a kukla potom trvají 1/2, resp. 1/3 délky vývoje. Tyto délky vývoje se v různých teplotách sice liší absolutně, ale relativní poměr je stále stejný. Toto pravidlo se nazývá vývojová izomorfie (*developmental rate isomorphy*) a jeho obecná platnost je stále předmětem výzkumů (Jarošík a kol., 2002).



Obr. 6. LDT = spodní limita růstu (Lower development treshold; teplota, kdy už se jedinci nevyvíjí), RD = rychlost vývoje (rate of development), t = teplota (Jarošík a kol., 2002).

Kuang a kol. (2011) testovali specifický vývoj na datech získaných z pokusů se mandelinkou *Colaphellus bowringi* (Coleoptera: Chrysomelidae). Výzkum byl proveden v osmi různých teplotách, v rozmezí 16 °C až 30 °C, teplota se zvyšovala pravidelně o 2 °C. Výsledky testování u *C. bowringi* odhalily platnost vývojové izomorfie. Kuang a kol. (2011) uvádí, že pro testování vývojové izomorfie můžeme použít několik analytických metod. Jednou z metod je analýza regresní přímky poměru času v jednotlivých stádiích – v případě platnosti vývojové izomorfie, je lineární regrese neprůkazná, tj. sklon regresní přímky je nulový (Jarošík a kol., 2002) (obr. 7).



Obr. 7. Test lineární regrese vývojové izomorfie. A - nulový sklon regresní přímky nezávislý na teplotě, značí vývojovou izomorfii. B – sklon regresní přímky není nulový ve vztahu k různým teplotám, vývojová izomorfie je porušena. Osa X zobrazuje teplotu, na ose Y je podíl doby vývoje strávený v příslušném stádiu (po arcsinové transformaci) (viz Jarošík a kol., 2002).

Podle konceptu vývojové izomorfie je poměr délky vývojových stádií konstantní a nezávislý na teplotě. Jarošík a kol. (2002) testoval vývojovou izomorfii u 7 druhů roztočů a 342 druhů z 11 řádů hmyzu, přičemž se jí podařilo prokázat u 243 ze 426 populací (tedy v 57 % případů; některé druhy byly testovány několikrát).

Jiné faktory než teplota (pohlaví, genetická odlišnost, zeměpisný původ, potrava, vlhkost, fotoperioda a počet instarů) změnily proporcionální vývoj délky, bez porušení vývojové izomorfie u 27 z 85 populací (Jarošík a kol., 2002).

Jarošík a kol. (2002) ukazuje, že vývojová izomorfie byla porušena u 43 % ze všech testovaných populací. Největší výskyt porušení vývojové izomorfie (80 % případů) byl zjištěn díky extrémně nízkým nebo vysokým teplotám. Izomorfie byla obnovena po odstranění extrémních teplot u 21 % případů. V případě odstranění extrémních teplot by vývojová izomorfie byla průkazná u 281 populací z celkového počtu 426, respektive u 66 %. Existence vývojové izomorfie by mohla mít praktický význam pro načasování životních dějů a určení tepelných požadavků.

2.9 Rovnice růstu

Jak bylo uvedeno v kap. 2.1, tělo hmyzu je kryto chitinózní kutikulou, která může být navíc sklerotizována. Růst tedy nemůže probíhat plynule, ale pouze v jednotlivých obdobích a to krátce po svlečení staré kutikuly (exuvie) do utuhnutí a zpevnění exoskeletu nového (Sedlák, 2003).

Aktivní růst probíhá převážně zdvojováním tělních buněk (multiplikací). Růst pasivní se děje přikládáním nových vrstev na staré (apozicí). Multiplikace se projevuje exponenciálním průběhem růstu a v grafickém znázornění má růstová křivka podobu ležatého písmene S. Růst probíhá nejdříve pozvolna, poté dojde ke strmému růstu v tzv. logaritmické fázi, zde přechází v bodě inflexe ke zvratu z původně konkávního tvaru v konvexní. Odtud růstová rychlost klesá, až se růst případně úplně zastavuje (Sládeček, 1958).

Růst živočichů podle Sládečka (1986), vyjádřený obecnou matematickou růstovou křivkou danou rovnicí:

$$y = k + a \cdot x^b$$

k – rozměr prvního instaru (L1)

x – fyziologický čas (0, 1, 2, ..., 5)

a, b – konstanty, které uvádějí tvar růstové křivky

Růst různých částí těla a orgánů u živočichů je nesouměrný, rostou různou růstovou rychlostí, dochází tedy ke změně jejich tělesné proporce. Nerovnoměrný, relativní neboli alometrický růst je důsledkem nevyváženého využití výživných látek různými částmi těla a reaktivitou tkání na určité hormony. Vznikají tak metabolické a růstové gradienty (Sládeček, 1958).

Matematické vyjádření nerovnoměrného (alometrického) růstu základní alometrickou rovnicí:

$$y = b \cdot x^k$$

y – velikost sledované části

x – celková velikost, vzhledem ke které je měřeno

b – konstanta vyjadřující poměr obou porovnávaných veličin na začátku studovaného růstového období

k – tzv. alometrická konstanta

je-li $k > 1$, část roste rychleji než celek, s kterým ji srovnáváme, růst je pozitivně alometrický

je-li $k < 1$, srovnávaná část roste pomaleji, růst je negativně alometrický (Huxley a Teissier, 1936).

Obecné znázornění alometrické rovnice v logaritmickém měřítku dle Sládečka (1958):

$$\log y = \log b + k \cdot \log x$$

Grafickým znázorněním je přímka. Pokud tato přímka svírá s vodorovnou osou úhel 45° , růst je izometrický, rovnoměrný. Při větším úhlu je pozitivně a při menším úhlu je negativně alometrický. Konstanta k, je poměr specifických růstových rychlostí srovnávaných částí (v růstovém období se může měnit), v logaritmickém znázornění jsou tímto projevem zlomy přímek. Zlomy pak určují rozmezí důležitých růstových period. Rovnice však neříká, jak ke změnám dochází a neurčuje podstatu růstových gradientů (Sládeček, 1958).

2.10 Růst vodních a semiakvatických ploštic

Stanovením růstových křivek a alometrií našich vodních a semiakvatických ploštic se zabývali ve svých pracích např. Dvořáková (1985), která zjišťovala aplikací morfometrické analýzy morfometrické charakteristiky jihočeské populace znakoplavky obecné (*Notonecta glauca*). Z průměrných hodnot délky, šířky a výšky těla znakoplavky obecné v jednotlivých stádiích byly určeny koeficienty růstových křivek a sestrojeny grafy závislosti růstu výše uvedených parametrů na fyziologickém čase. Stanovené rovnice růstových křivek dle Dvořákové (1985):

$$\text{délka těla} \quad y = 2,7 + 1,051 \cdot x^{1,429}$$

$$\text{výška těla} \quad y = 0,63 + 0,363 \cdot x^{1,305}$$

$$\text{šířka těla} \quad y = 1,2 + 0,616 \cdot x^{1,05}$$

Alometrií a stanovením růstových křivek se dále zabývala Hausírková (1986), která u bodule obecné (*Ilyocoris cimicoides*) stanovila růstovou křivku délky těla samců:

$$\text{délka těla} \quad y = 3,06 + 0,98 \cdot x^{1,52}$$

Podle Bohoňka (1987) bylo zjištěno, že délkový růst vývojových stádií klešťanky velké (*Corixa punctata*) má závislost:

$$y = 5,21 + 1,2 \cdot x^{1,34}$$

Rovnice charakterizující růst v závislosti na fyziologickém čase u klešťanky *Micronecta scholtzi* studovala Ondrová (1987):

$$\text{délka těla} \quad y = 0,83 + 0,177 \cdot x^{1,294}$$

$$\text{šířka těla} \quad y = 0,48 + 0,209 \cdot x^{0,767}$$

stehna 3. páru končetin $y = 0,22 + 0,086 \cdot x^{0,864}$

stehna 2. páru končetin $y = 0,3 + 0,032 \cdot x^{1,7}$

stehna 1. páru končetin $y = 0,13 + 0,026 \cdot x^{1,26}$.

Tříška (1989) se zabýval životním cyklem a růstovými charakteristikami jedinců 1. a 2. generace klešťanky *Cymatia coeloptrata* v Českobudějovické pánvi. Srovnáním morfometrických charakteristik obou generací došel k závěru, že jedinci časně letní (jarní) generace jsou v porovnání velikosti celkově větší než jedinci (pozdně) letní generace. Největší zjištěný rozdíl byl v celkové délce a humerální šířce. Závislost délkového růstu na fyziologickém čase byla určena rovnicemi:

samci $y = 1 + 0,34 \cdot x^{1,26}$

samice $y = 1 + 0,33 \cdot x^{1,32}$.

Jandová (2002) ve své práci zjistila, že spolehlivými rozlišovacími morfometrickými znaky larev jednotlivých instarů a generací u *Velia caprai* jsou zejména délka těla a délka stehen 3. páru nohou. Srovnáváním rozměrů těl jedinců jarní (1. generace) a letní (2. generace) vyhodnotila, že především larvy jarní generace jsou celkově větší než larvy generace letní. Dospělci obou generací však mají velikost srovnatelnou. Na těchto základech byla vyslovena hypotéza o kompenzačním růstovém charakteru larev letní generace.

Závislost délkového růstu na fyziologickém čase Jandová (2002) charakterizovala rovnicemi:

larvy jednotlivých stádií – dospělí samci:

1. generace $y = 2,2707 \cdot x^{0,5409}$

2. generace $y = 2,0216 \cdot x^{0,616}$

larvy jednotlivých stádií – dospělé samice:

1. generace $y = 2,2845 \cdot x^{0,5303}$

2. generace $y = 2,0276 \cdot x^{0,6054}$.

Zde je však nutno uvést, že u tohoto druhu pravděpodobně nejde o různé generace, ale asi jen o kohorty vyvíjející se v různých částech sezóny (viz např. Ditrich a Papáček, 2008).

Simandl (2006) při testování statistické významnosti rozdílů morfometrických charakteristik populací bruslařky obecné (*Gerris lacustris*) z jednotlivých lokalit na Českomoravské vrchovině zjistil, že statisticky významné rozdíly jsou velmi vzácné. Konstatoval tedy, že z hlediska morfometrických charakteristik, je populace převážně brachypterních jedinců *Gerris lacustris* ve sledovaném území časově i prostorově relativně homogenní.

Studie zabývající se klešťankou obecnou (*Sigara falleni*) potvrdila, že nymfy jarní (1. generace) jsou celkově větší než nymfy letní (2. generace). Dospělci obou generací mají rozměry srovnatelné. Tímto tedy potvrdil hypotézu kompenzačního růstu nymf letní generace. Jeho výsledky ukazují, že dospělé samice jsou u obou generací větší než samci. Především délka těla a délka stehen 2. a 3. páru nohou jednotlivých nedospělých stádií, jsou spolehlivými rozlišovacími morfometrickými znaky (Tůma, 2006).

Všichni autoři výše uvedených prací při svém výzkumu zkoumali a testovali pouze jedince a vývojová stádia, které odchytily v přírodě a poté usmrtili a fixovali. Žádný z nich jedince nechoval a jednotlivé instary tedy lovili a určovali sami. Nebyli sledováni konkrétní individua, ale průměrná velikost jednotlivých instarů.

3 Materiál a metody

3.1 Studovaný organismus

Hladinatka pobřežní *Microvelia reticulata* Burmeister, 1835.

Studovaným organismem byla drobná ploštice hladinatka pobřežní *Microvelia reticulata* Burmeister, 1835 (obr. 8). Jedná se o drobný druh, jehož velikost dosahuje pouhých 1,3 – 1,9 mm. Má tmavou barvu, čtyřčlánková tykadla, dvoubarevná stehna a dvě cihlové skvrny na pronotu (štítku za hlavou). Nejčastěji obývá břehy zarostlých stojatých vod (Hudec a kol., 2007).

Tradičně je řazena do čeledi hladinatkovití (Veliidae), i když podle nejnovějších výzkumů je fylogenetické postavení podčeledi Microveliinae sporné (Damgaard, 2008).

Hladinatka pobřežní se vyskytuje v apterní (bezkrídle) a makropterní (krídlaté) morfě, většina středoevropských jedinců je však apterní. Konkrétně v jižních Čechách bylo z celkového počtu 699 chycených dospělců dokumentováno 3,8 % okřídlených jedinců hladinatky pobřežní (Ditrich a Papáček, 2009). Postembryonální vývoj probíhá v pěti larválních instarech (L1 – L5), po kterých následuje imaginální ekdyse.

Hladinatka pobřežní se nachází v celé palearktické oblasti a obývá převážně vodní hladinu a litorál stojatých vod. Živí se stejně jako ostatní semiakvatické ploštice drobnými členovci na vodní hladině, zejména topícím se a utopeným hmyzem. V zaplavených rýžových polích je dokonce významným vrcholovým predátorem. Její potravu zde tvoří drobní členovci, které vychytává z vodní hladiny, přičemž preferuje především pakomáry a mšice, z důvodu jejich snadné dosažitelnosti (Numazawa a Kobayashi, 1985). Studie Ohby a kol. (2011) zjišťovala dominantního predátora komárů, konkrétně komára tropického *Aedes aegypti* Linnaeus, 1762 ve Vietnamu. Z celkového počtu 3 646 ploštic byli odhaleni dva hlavní predátoři v oblastech Tan Chanh, Long An a v jižním Vietnamu. Hlavními predátory komárů byly ploštice *Micronecta* spp. (klešťanečka) z čeledi Corixidae (klešťankovití)

a *Microvelia* spp. (hladinatka) z čeledi Veliidae (hladinatkovití). Výsledky této studie naznačují, že ploštice by mohly být důležitými predátory komárů v těchto oblastech.



Obr. 8. Samec hladinatky pobřežní *Microvelia reticulata* Burmeister, 1835 (foto autor). Mediální délka těla je cca 1,4 mm.

3.2 Sběr jedinců, práce v terénu

První sběr dospělých jedinců hladinatky pobřežní byl proveden na rybníce Motovidlo (GPS souřadnice: 48°59'58.491"N, 14°22'50.147"E) za Haklovými dvory u Českých Budějovic. V době odchyty (v polovině května 2010) však bylo možné, že dospělí jedinci zde již jednou kladli. Kohorty by se tak lišily. Další sběr byl tedy proveden v Novohradských horách, z důvodu vyšší nadmořské výšky, než je v okolí Českých Budějovic a tím i nižší teploty. Byla zde jistota, že samice hladinatek zde přítomných ještě nekladly, a proto budou srovnatelní. Odchyt byl proveden autorem, za pomoci vedoucího diplomové práce v druhé polovině května 2010 na rybníce Zlatá Ktiš (48°40'44.487"N, 14°42'35.769"E) v Novohradských horách. K lovu byl použit cedník o průměru 20 cm, s násadou 150 cm a velikostí ok 1 mm. Cedníkem bylo smýkáno po vodní hladině v různých směrech, nejvíce v litorální vegetaci, kde je nejvyšší výskyt jedinců. Převoz přezimovavších jedinců do laboratoře byl zajištěn v plastových nádobách s vodou z rybníka. V laboratoři byly ploštice roztríděny dle pohlaví a okřídlenosti a spočítány. Na rybníce Zlatá Ktiš v Novohradských horách bylo celkem nachytáno 23 samců a 24 samic, čtyři další jedinci byli okřídlení (v pokusech byli užití pouze bezkřídlí jedinci).

3.3 Laboratorní chov

Další důležitou součástí přípravy bylo zmrazení jedinců druhu *Drosophila melanogaster* (octomilka obecná), kteří sloužili jako zdroj potravy pro ploštice. V druhé polovině května 2010 došlo k nastavení stálé teploty a fotoperiody (viz níže) klimaboxů LBT 168 (Vanellus, ČR) a testování správné funkce. Roztrídění jedinci hladinatek z Novohradských hor byli náhodně spárováni a rozděleni do plastových krabiček s vodní hladinou ve výšce 1,5 cm. Studená voda do krabiček byla napuštěna a nechána nejméně 10 minut odstát, z důvodu vyprchání chloru. Do každé krabičky byl vložen kousek polystyrenu, který měl sloužit jako podklad pro naklazení vajíček a místo odpočinku. Krabičky byly řádně pojmenovány, aby se předešlo záměně jedinců. Bylo vytvořeno 22 párů. 23. pár tvořil jeden samec a dvě samice. Do každé krabičky bylo vloženo krmivo, kterým byli dva zmrazení jedinci *Drosophila*

melanogaster (octomilka obecná). Páry hladinatek byly v krabičkách umístěny do venkovní kóje areálu PF JU a každý den krmeny dvěma octomilkami v (8:00 ± 1 hod.). Odchyt ploštic byl proveden za účelem rozmnožení se a naklazení vajíček. K naklazení prvních vajíček došlo 1. června 2010. Polystyren s vajíčky byl odebrán a vložen do nové krabičky s vodní hladinou ve výšce 1,5 cm a do krabičky s dospělými jedinci byl vložen polystyren nový. Krabičky s vajíčky na polystyrenech byly vloženy do třech již připravených klimaboxů o teplotách 25 °C, 21 °C a 17 °C a stanovenou konstantní délkou dne 16L:8D. Vylíhnuté nymfy prvního instaru byly náhodně rozřazeny do potravních režimů „full“ (nymfy krmeny každý den) a „reduced“ (nymfy krmeny obden). V každém jednotlivém treatmentu² (teplota X potrava) bylo 20 jedinců chovaných individuálně v neprůhledných nádobkách s kouskem polystyrenu pro odpočinek a povrchem hladiny 10,2 cm². Jednotlivé nádoby byly důkladně popsány dle jedince a treatmentu (viz tab. II).

Tabulka II. Schéma identifikace jedinců.

teplota	17 °C „low; L“	21 °C „medium; M“	25 °C „high; H“
Potrava každý den „full“	LF 1 – LF 20	MF 1 – MF 20	HF 1 – HF 20
Potrava obden „reduced“	LR 1 – LR 20	MR 1 – MR 20	HR 1 – HR 20

Kombinací teploty a potravy, bylo vytvořeno šest různých treatmentů:

- 1) vysoká teplota, krmení každý den (H/FULL)
- 2) vysoká teplota, krmení obden (H/RED)
- 3) střední teplota, krmení každý den (M/FULL)
- 4) střední teplota, krmení obden (M/RED)
- 5) nízká teplota, krmení každý den (L/FULL)
- 6) nízká teplota, krmení obden (L/RED)

Celkem bylo použito 120 nymf prvního instaru druhu *M. reticulata*. Nymfy byly postupně odebírány každý den dle vylíhnutí z vajíček a umístěny do jednotlivých neprůhledných nádobek po jednom jedinci a vloženi do příslušného klimaboxu. Každý den v přibližně stejnou dobu (8:00 ± 1 hod.) byla zkontrolována přítomnost

² treatment = prostředí s určitými nastavenými hodnotami sledovaných faktorů, z důvodu chybějícího jednoduchého českého ekvivalentu je tento název používán v celé práci

svlečky a vyměněna, resp. vyjmuta či vložena potrava (jedna zmražená octomilka / den). Nejdříve byla odstraněna zbylá potrava, respektive vyjmuta či vložena octomilka nová. Pokud byla přítomna svlečka, došlo k jejímu vyjmutí a vložení do ependorfky s roztokem 70% : 30% (ethanol : glycerol) a označení štítkem s datem svléknutí a identifikací jedince. Voda v nádobkách byla vyměňována cca 1x za 8 dní, popřípadě dle potřeby. Data ohledně svlékání jedinců do dalších instarů, dospělosti, popř. při úmrtí, byla zaznamenávána do předem připravené tabulky. U dospělců bylo určeno pohlaví a byli fixováni v roztoku 70% : 30% (ethanol : glycerol) s poslední svlečkou.

3.4 Fotografování

Analyzováni byli pouze jedinci, kteří se úspěšně svlékli do dospělce. Po dokončení vývinu všech jedinců, byl nainstalován digitální fotoaparát Olympus E-410 na mikroskop Olympus CX 41 a byl proveden test fotografování v programu Quick PHOTO CAMERA 2.3 (Olympus, Japonsko). Od konce února do jara (2011) probíhalo fotografování svleček, u kterých byl vytvořen dočasný mikroskopický preparát (s roztokem glycerolethanolu). Důraz byl kladen na viditelnost všech částí těla. Bylo zhotoveno několik snímků od každé svlečky, z důvodu ostrosti všech částí těla. Jednotlivé fotografie byly pečlivě popsány a uloženy v počítači. Fotografování fixovaných dospělých jedinců nebylo možno provést stejně jako u svleček, z důvodu jejich většího objemu. Dospělým jedincům tedy byly odpreparovány všechny končetiny, tykadla a rostrum a byly vytvořeny trvalé preparáty pomocí euparalu (roztok k tvorbě trvalých preparátů). Trvalé preparáty byly po zaschnutí fotografovány stejným způsobem, jako svlečky.

3.5 Měření a přehled měřených parametrů

Měřené struktury bylo nutno vybrat tak, aby rozměry bylo možno dostatečně přesně stanovit u všech svleček i dospělců. Tyto rozměry byly stanoveny na základě fotografií několika svleček celkem 10 jedinců. Celkem bylo stanoveno 19 rozměrů pro jednu svlečku či dospělého jedince (obr. 8, 9):

rw1 = šířka 1. článku bodce (rostra)

rw2 = šířka 2. článku bodce (rostra)

rw3 = šířka 3. článku bodce (rostra)

ant = délka posledního (distálního) článku tykadla (antenna), pravé i levé

ff = délka předního stehna (front femur), pravá i levá končetina

ft = délka přední holeně (front tibia), pravá i levá končetina

fts = délka předního chodidlového článku (front tarsus), pravá i levá končetina

mf = délka středního stehna (medium femur), pravá i levá končetina

mt = délka střední holeně (medium tibia), pravá i levá končetina

hf = délka zadního stehna (hind femur), pravá i levá končetina

ht = délka zadní holeně (hind tibia), pravá i levá končetina

Důležitý parametr tělesná délka nebyl sledován proto, že stav svleček neumožňoval jeho přesné změření. Ze stejného důvodu nebyly měřeny i jiné struktury, které se v morfometrických studiích běžně sledují (šířka hlavy apod.). Měření bylo prováděno v programu QuickPHOTO CAMERA 2.3 v období červenec – říjen (2011). Na jednotlivých svlečkách a částech těla dospělců se tvořily úsečky pro různé části těla (obr. 9, 10) a určené velikosti byly zaznamenávány do přehledné tabulky (viz příloha 1). Lze předpokládat, že měřená struktura může být v preparátu položena mírně šikmo. Měření kolmého průmětu potom může vyústit v podhodnocení skutečné velikosti. Pro analýzy proto byly použity vždy maximální hodnoty z levé a pravé strany měřeného jedince – tímto způsobem byla tato nevyhnutelná chyba minimalizována.



Obr. 9. Přehled měřených parametrů těla jedince (svlečky) (HR20_L4b@10), jedinec chovaný v nejvyšší teplotě – 25 °C, krmený obden, čtvrtý instar, fotografovaný objektivem zvětšujícím 10x. Naměřené parametry: šířka 1., 2., 3. článku rostra (rw1, rw2, rw3), délka distálního tykadlového článku (ant – pravé i levé), délka předního, středního a zadního femuru (ff, mf, hf – pravá i levá končetina), délka přední, střední i zadní tibia (ft, mt, ht – pravá i levá končetina), délka předního chodidlového článku (fts – pravá i levá končetina).



Obr. 10. Přehled měřených parametrů těla jedince (svlečky) (MR18_L3a@10), jedinec chovaný ve střední teplotě 21 °C, krměný obden, třetí instar, fotografovaný objektivem zvětšujícím 10x. Naměřené parametry: šířka 1., 2., 3. článku rostra (rw1, rw2, rw3), délka distálního tykadlového článku (ant – pravé i levé), délka předního, středního a zadního femuru (ff, mf, hf – pravá i levá končetina), délka přední, střední i zadní tibia (ft, mt, ht – pravá i levá končetina), délka předního chodidlového článku (fts – pravá i levá končetina).

3.5.1 Seznam použitých zkratek

H = nejvyšší teplota – 25 °C, (high)

M = střední teplota – 21 °C, (medium)

L = nejnižší teplota – 17 °C, (low)

FULL = jedinci krmeni každý den, (full)

RED = jedinci krmeni obden, (reduced)

rw1 = šířka 1. článku bodce (rostra)

rw2 = šířka 2. článku bodce (rostra)

rw3 = šířka 3. článku bodce (rostra)

ant = délka posledního (distálního) článku tykadla (antenna)

ff = délka předního stehna (front femur)

ft = délka přední holeně (front tibia)

fts = délka předního chodidlového článku (front tarsus)

mf = délka středního stehna (medium femur)

mt = délka střední holeně (medium tibia)

hf = délka zadního stehna (hind femur)

ht = délka zadní holeně (hind tibia)

L1 = první instar

L2 = druhý instar

L3 = třetí instar

L4 = čtvrtý instar

L5 = pátý instar

AD = dospělý jedinec

m = samec (male)

f = samice (female)

3.6 Statistické vyhodnocování

Závislost mortality na pohlaví a experimentálních treatmentech byla testována χ^2 testem za předpokladů shodné mortality obou pohlaví i v jednotlivých treatmentech. Hodnocení všech rozměrů u samců a samic v různých treatmentech bylo provedeno pomocí dvouvýběrového t-testu (nulová hypotéza: velikostní rozměry samců a samic se v různých treatmentech neliší). Testování byli jedinci v rámci všech šesti jednotlivých treatmentů. Protože však v některých treatmentech nebyl dostatečný počet jedinců obou pohlaví, byl rozdíl velikosti samic a samců otestován i při zahrnutí jedinců z obou potravních hladin (zvláště jedinci v nízké, střední a vysoké teplotě) a naopak při zahrnutí všech teplot (zvláště s neomezenou i omezenou dostupností potravy), stejně jako všech dospělých jedinců dohromady. Vliv jednotlivých environmentálních podmínek (teplota, dostupnost potravy a jejich vzájemná interakce) na velikost různých částí těla byl hodnocen testem ANOVA opakovaných měření (repeated-measures ANOVA). Pro testování celkové délky vývoje byla použita dvoufaktorová ANOVA (teplota a potravní režim jako vysvětlující proměnné). Pro zjištění rozdílu směrnic růstových rovnic samic a samců byl použit párový t-test.

Jako hladina významnosti byla zvolena $\alpha = 0,05$. Kvůli přehlednosti byly úplné výsledky statistických testů uváděny jen u signifikantních výsledků.

Pro porovnání konceptu vývojové izomorfie byla do analýzy přidána data z Ditricha a Papáčka (2010), přinášející vývojová data *M. reticulata* z teploty 19 °C. Data byla získána srovnatelným způsobem (individuální chov, shodná fotoperioda, mírně odlišné množství každodenně přístupné potravy). Z prezentovaných dat byla proto použita pouze data ploštic krmených každodenně. Podíl délky vývoje v jednotlivých stádiích a různých teplotách byl po arcsinové odmocninové transformaci analyzován lineární regresí.

Všechna statistická vyhodnocování byla zpracována pomocí programu STATISTICA 10 a Microsoft Excel, 2007.

4 Výsledky

4.1 Mortalita

Počet samců a samic hladinatek *M. reticulata*, kteří přežili do dospělosti, byl v teplotách 25 °C a 21 °C podobný (tab. III). Z těchto výsledků lze předpokládat, že mortalita v těchto teplotách není závislá na pohlaví. Méně samců než samic (čtyři, resp. jedenáct) však dospělo v teplotě 17 °C, rozdíl ale není statisticky průkazný (pouze marginální) od očekávaného poměru 1:1 (χ^2 ; df = 1; p = 0,07). Neprůkazný výsledek však může být důsledkem malého počtu dospělců (patnáct celkem). Celková mortalita se významně lišila v závislosti na teplotě, kdy nejvyšší byla při nízké teplotě (χ^2 ; df = 1; p < 10⁻⁶), rozdíl mezi potravními režimy byl průkazný pouze v teplotě 17 °C, kdy lépe přežívali jedinci krmení každodenně (χ^2 ; df = 1; p = 0,003). Mortalita v 25 °C a 21 °C není závislá na potravě (χ^2 ; df = 1; p > 0,14).

Tabulka III. Přežívání jedinců hladinatky pobřežní (*Microvelia reticulata*) v jednotlivých teplotách a potravních režimech

	potravní režim	samice	samec	mortalita
25 °C	full	8	10	10%
	red	10	8	10%
celkem ve 25 °C		18	18	10%
21 °C	full	14	6	0%
	red	6	12	10%
celkem v 21 °C		20	18	5%
17 °C	full	9	3	40%
	red	2	1	85%
celkem v 17 °C		11	4	63%

4.2 Velikost těla v závislosti na pohlaví

V následující části jsou shrnuty základní výsledky porovnání velikosti hodnocených rozměrů samic a samců vyvíjejících se v různých podmínkách. Pokud není uvedeno jinak, byly při statisticky průkazném rozdílu vždy větší samice.

V treatmentu H/FULL (dospělo osm samic, deset samců) nebyl u L1 žádný průkazný rozdíl mezi jednotlivými rozměry u samců a samic. U L2 byly dva průkazné rozdíly, u L3 čtyři průkazné rozdíly, u L4 tři průkazné rozdíly, u L5 a AD bylo deset průkazných rozdílů mezi samci a samicemi. Signifikantní v těchto případech není pouze ft (přední tibia) u L5 a AD, dosažená hladina významnosti je přitom relativně nízká ($p = 0,095$, resp. $p = 0,058$) (tab. IV).

Tabulka IV. Přehled dosažené hladiny významnosti p při hodnocení vlivu pohlaví pro treatment 25 °C a krmení každý den.

H / full	L1	L2	L3	L4	L5	AD
rw1	0,799	0,966	0,002	0,663	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$
rw2	0,708	0,568	0,072	0,690	0,007	$< 10^{-3}$
rw3	0,629	0,363	0,014	0,687	0,001	0,002
ant	0,451	0,031	0,087	0,107	$< 10^{-3}$	0,001
ff	0,446	0,342	0,318	$< 10^{-3}$	0,001	0,025
ft	0,239	0,461	0,051	0,142	0,095	0,058
fts	0,515	0,180	0,052	0,089	0,002	$< 10^{-3}$
mf	0,091	0,268	0,283	0,076	0,001	$< 10^{-3}$
mt	0,538	0,010	0,177	0,121	0,001	$< 10^{-3}$
hf	0,505	0,338	0,045	0,021	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$
ht	0,563	0,962	0,035	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$

Treatment H/RED (dospělo deset samic, osm samců). U L1 a L3 nebyl průkazný žádný rozdíl mezi dílčími rozměry u samců a samic. U L2 byl průkazný pouze jeden rozdíl mezi samci a samicemi v rozměru ht (zadní tibia). V L4 bylo pět průkazných rozdílů, v L5 sedm a v AD pět průkazných rozdílů mezi samci a samicemi (tab. V).

Tabulka V. Přehled dosažené hladiny významnosti p při hodnocení vlivu pohlaví pro treatment 25 °C a krmení obden.

H/ red	L1	L2	L3	L4	L5	AD
rw1	0,801	0,113	0,181	0,007	0,003	0,072
rw2	0,991	0,080	0,403	0,003	0,002	0,019
rw3	0,255	0,307	0,650	0,002	0,001	0,086
ant	0,869	0,950	0,936	0,094	0,184	0,131
ff	0,520	0,698	0,053	0,648	0,084	0,068
ft	0,189	0,114	0,172	0,062	0,655	0,539
fts	0,631	0,306	0,082	0,011	0,018	< 10⁻³
mf	0,904	0,679	0,389	0,157	0,016	0,002
mt	0,598	0,979	0,556	0,287	0,299	0,337
hf	0,627	0,036	0,161	0,007	0,022	< 10⁻³
ht	0,789	0,794	0,479	0,070	0,006	< 10⁻³

V treatmentu M/FULL (dospělo čtrnáct samic, šest samců) u L1 a L2 byl signifikantní rozdíl pouze v jednom rozměru, v L3 a L4 byl průkazný rozdíl mezi samci a samicemi u čtyř rozměrů. V L5 byl průkazný rozdíl zaznamenán u pěti rozměrů a v AD byl rozdíl zaznamenán u osmi z jedenácti rozměrů (tab. VI).

Tabulka VI. Přehled dosažené hladiny významnosti p při hodnocení vlivu pohlaví pro treatment 21 °C a krmení každý den.

M / full	L1	L2	L3	L4	L5	AD
rw1	0,612	0,971	0,005	0,074	0,206	0,231
rw2	0,057	0,722	0,014	0,309	0,080	< 10⁻³
rw3	0,019*	0,416	0,039	0,126	0,078	0,020
ant	0,892	1,000	0,322	0,883	0,289	0,154
ff	0,984	0,212	0,906	0,163	0,001	0,041
ft	0,782	0,457	0,021	0,051	0,302	0,210
fts	0,844	0,017	0,587	0,046	0,060	0,005
mf	0,449	0,071	0,566	< 10⁻³	0,005	0,001
mt	0,362	0,752	0,160	0,032	0,016	0,006
hf	0,592	0,758	0,767	0,161	0,003	0,003
ht	0,081	0,797	0,059	0,001	< 10⁻³	< 10⁻³

*U rozměru rw3 instaru L1 byla průkazně větší velikost zjištěna u samců.

Treatment M/RED (dospělo šest samic, dvanáct samců). V L1, L3 a L4 nebyl zaznamenán u žádného rozměru průkazný rozdíl mezi samci a samicemi. V L2 byl marginálně signifikantní rozdíl pouze u rozměru ht (zadní tibia). Samice začaly zvětšovat svou velikost oproti samcům až v L5, kdy byl průkazný rozdíl u pěti rozměrů a v AD, kde průkazný rozdíl byl zjištěn u šesti rozměrů (tab. VII).

Tabulka VII. Přehled dosažené hladiny významnosti p při hodnocení vlivu pohlaví pro treatment 21 °C a krmení obden.

M / red	L1	L2	L3	L4	L5	AD
rw1	0,680	0,905	0,214	0,137	0,013	0,003
rw2	0,342	0,860	0,515	0,381	0,027	< 10⁻³
rw3	0,893	0,480	0,334	0,188	0,002	0,001
ant	0,123	0,456	0,114	0,927	0,394	0,268
ff	0,480	0,449	0,733	0,838	0,327	0,135
ft	0,947	0,784	0,757	0,788	0,735	0,278
fts	1,000	0,228	0,948	0,423	0,295	0,004
mf	0,371	0,304	0,458	0,528	0,572	0,063
mt	0,578	0,156	0,631	0,742	0,328	0,445
hf	0,285	0,047*	0,856	0,909	0,007	0,004
ht	0,803	0,918	0,457	0,263	0,009	0,001

*U rozměru hf L2 byla průkazně větší velikost zjištěna u samců.

V treatmentu L/FULL a L/RED byl malý počet přeživších jedinců. V L/FULL dospělo pouze devět samic a tři samci, v L/RED se do dospělosti vyvinul pouze jeden samec a dvě samice. Rozdíly mezi samci a samicemi proto nebyly analyzovány.

Dále byl testován vliv pohlaví pouze v rámci jednotlivých teplotních treatmentů (tedy bez ohledu na potravní režim). U jedinců H (vývoj v teplotě 25 °C) L1 a L2 nebyl průkazný žádný rozdíl mezi jednotlivými rozměry u samců i samic. V L3 byl průkazný rozdíl zaznamenán v pěti rozměrech, v L4 v šesti rozměrech. V L5 a AD byl průkazný rozdíl v deseti rozměrech u samců a samic. Nezávislý na pohlaví zůstává rozměr ft (přední tibia) – rozdíl byl signifikantní pouze u L3 (tab. VIII).

Tabulka VIII. Přehled dosažené hladiny významnosti p při hodnocení vlivu pohlaví při 25 °C, obě hladiny dostupnosti potravy.

H	L1	L2	L3	L4	L5	AD
rw1	0,978	0,342	0,002	0,045	< 10⁻³	< 10⁻³
rw2	0,691	0,105	0,037	0,027	< 10⁻³	< 10⁻³
rw3	0,749	0,789	0,021	0,154	< 10⁻³	0,001
ant	0,491	0,337	0,523	0,082	0,021	0,012
ff	0,661	0,648	0,102	0,014	0,006	0,048
ft	0,553	0,179	0,046	0,079	0,230	0,471
fts	0,927	0,082	0,012	0,004	< 10⁻³	< 10⁻³
mf	0,219	0,383	0,383	0,072	< 10⁻³	< 10⁻³
mt	0,801	0,171	0,213	0,078	0,013	0,003
hf	0,414	0,087	0,120	0,005	< 10⁻³	< 10⁻³
ht	0,739	0,826	0,069	< 10⁻³	< 10⁻³	< 10⁻³

Analýza jedinců M (střední teplota 21 °C, bez vlivu potravy). V L1 není u žádného rozměru žádný signifikantní rozdíl mezi samci a samicemi. V L2 byl zjištěn jeden průkazný rozdíl u fts (přední chodidlový článek), $p = 0,004$. V L3 samice začínaly růst více než samci, rozdíl byl totiž průkazný u sedmi rozměrů. V L4 byl rozdíl mezi samci a samicemi průkazný u deseti rozměrů, v L5 u všech jedenácti rozměrů a v AD u deseti rozměrů, přičemž neprůkazný zůstal pouze rozměr ft (přední tibia), $p = 0,193$ (tab. IX).

Tabulka IX. Přehled dosažené hladiny významnosti p při hodnocení vlivu pohlaví při 21 °C, bez vlivu potravy.

M	L1	L2	L3	L4	L5	AD
rw1	0,828	0,463	$< 10^{-3}$	0,001	0,001	0,001
rw2	0,139	0,518	0,002	0,041	0,001	$< 10^{-3}$
rw3	0,408	0,083	0,004	0,002	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$
ant	0,478	0,113	0,012	0,559	0,032	0,008
ff	0,974	0,250	0,298	0,035	$< 10^{-3}$	0,001
ft	0,891	0,606	0,019	0,014	0,030	0,193
fts	0,953	0,004	0,128	0,004	0,002	$< 10^{-3}$
mf	0,282	0,227	0,196	$< 10^{-3}$	0,001	$< 10^{-3}$
mt	0,932	0,098	0,019	0,006	0,001	0,001
hf	0,977	0,936	0,116	0,023	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$
ht	0,479	0,174	0,003	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$

Analýza jedinců L (nízká teplota 17 °C, bez vlivu potravy). U instarů L1, L2, L3 a L4 nebyl u žádných rozměrů žádný průkazný rozdíl mezi samci a samicemi. Průkazný rozdíl se vyskytl až v pátém instaru u rozměrů mt (střední tibia), $p = 0,036$ a ht (zadní tibia), $p = 0,014$, tedy u dvou rozměrů. Největší rozdíl mezi rozměry u samců a samic byl zaznamenán až v dospělém stádiu u devíti rozměrů (tab. X).

Tabulka X. Přehled dosažené hladiny významnosti p při hodnocení vlivu pohlaví pro treatment 17 °C, bez vlivu potravy.

L	L1	L2	L3	L4	L5	AD
rw1	0,602	0,536	0,108	0,224	0,830	0,001
rw2	0,350	0,342	0,240	0,914	0,731	0,013
rw3	0,815	0,511	0,328	0,778	0,636	0,084
ant	0,182	0,323	0,517	0,708	0,815	0,558
ff	0,840	0,326	0,082	0,582	0,400	0,013
ft	0,414	0,926	0,675	0,382	0,890	0,024
fts	0,914	0,430	0,312	0,074	0,207	< 10⁻³
mf	0,940	0,826	0,956	0,182	0,441	< 10⁻³
mt	0,866	0,898	0,078	0,376	0,036	0,009
hf	0,458	0,927	0,976	0,686	0,555	0,004
ht	0,684	0,917	0,181	0,119	0,014	0,001

Dále byly analyzovány rozdíly ve velikosti samic a samců v rámci obou hladin potravní dostupnosti (tedy ve všech teplotách dohromady). U jedinců krmených každý den (FULL) nebyl průkazný rozdíl u žádného rozměru mezi samci a samicemi pouze v prvním instaru. V L2 byly zjištěny signifikantní rozdíly u třech rozměrů. U L3 byly průkazné výsledky zaznamenány u šesti rozměrů. Od čtvrtého instaru samice začaly zvětšovat svoji velikost, výsledek byl průkazný v osmi rozměrech. V L5 nebyl průkazný výsledek pouze rozměru ft (přední tibia), $p = 0,118$ a v dospělém stádiu byl signifikantní rozdíl u všech rozměrů mezi samci a samicemi (tab. XI).

Tabulka XI. Přehled dosažené hladiny významnosti p při hodnocení vlivu pohlaví pro treatment FULL – krmení každý den, bez vlivu teploty.

FULL	L1	L2	L3	L4	L5	AD
rw1	0,491	0,335	$< 10^{-3}$	0,016	0,002	$< 10^{-3}$
rw2	0,861	0,269	$< 10^{-3}$	0,066	0,004	$< 10^{-3}$
rw3	0,875	0,016	$< 10^{-3}$	0,329	0,001	$< 10^{-3}$
ant	0,406	0,227	0,081	0,512	0,040	0,013
ff	0,408	0,132	0,159	$< 10^{-3}$	0,001	0,005
ft	0,094	0,617	0,020	0,008	0,118	0,008
fts	0,635	0,003	0,071	0,001	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$
mf	0,392	0,076	0,318	0,001	0,001	$< 10^{-3}$
mt	0,136	0,030	0,002	0,004	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$
hf	0,912	0,572	0,119	0,019	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$
ht	0,768	0,254	0,001	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$

Jedinci krmeni obden (RED) a bez vlivu teploty. U prvního a druhého instaru nebyl signifikantní rozdíl u žádného rozměru mezi samci a samicemi. V L3 byl průkazný rozdíl pouze u rozměru rw1 (první článek rostra), $p = 0,031$. Samice začaly výrazně růst ve čtvrtém instaru, kdy průkazný rozdíl byl zjištěn u pěti rozměrů. V L5 a AD byl průkazný rozdíl u sedmi rozměrů. Po celou dobu vývoje zůstaly nezměněny tyto rozměry: ant (distální tykadlový článek), ff (přední femur), ft (přední tibia) a mt (střední tibia) (obr. XII).

Tabulka XII. Přehled dosažené hladiny významnosti p při hodnocení vlivu pohlaví pro treatment RED – krmeni obden, bez vlivu potravy.

RED	L1	L2	L3	L4	L5	AD
rw1	0,643	0,227	0,031	0,007	< 10⁻³	0,001
rw2	0,251	0,052	0,271	0,067	< 10⁻³	< 10⁻³
rw3	0,974	0,354	0,519	0,002	< 10⁻³	0,002
ant	0,946	0,793	0,755	0,567	0,362	0,139
ff	0,667	0,928	0,145	0,577	0,163	0,186
ft	0,343	0,397	0,516	0,376	0,932	0,128
fts	0,509	0,181	0,111	0,008	0,016	< 10⁻³
mf	0,448	0,512	0,819	0,227	0,037	0,003
mt	0,373	0,731	0,664	0,386	0,630	0,535
hf	0,815	0,703	0,502	0,030	0,004	< 10⁻³
ht	0,630	0,729	0,302	0,018	< 10⁻³	< 10⁻³

Jestliže nebyl brán zřetel na dostupnost potravy ani na teplotu, nebyl u L1 průkazný rozdíl mezi samci a samicemi u žádného rozměru. V L2 je průkazný rozdíl pouze u třech rozměrů. Samice tedy začínají zvětšovat svou velikost oproti samecům již ve třetím instaru, kdy signifikantní rozdíl není pouze u dvou rozměrů, konkrétně u ant (distální tykadlový článek), $p = 0,098$ a u mt (střední tibia), $p = 0,180$. U L4, L5 a AD není průkazný rozdíl pouze u jednoho rozměru. Rozměr ft (přední tibia) není průkazná u L5 a AD, $p = 0,089$ resp. $p = 0,155$ (tab. XIII).

Tabulka XIII. Přehled dosažené hladiny významnosti p při hodnocení vlivu pohlaví pro všechny treatmenty - bez vlivu potravy a teploty.

CELKEM	L1	L2	L3	L4	L5	AD
rw1	0,630	0,070	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$
rw2	0,545	0,033	$< 10^{-3}$	0,005	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$
rw3	0,919	0,069	$< 10^{-3}$	0,001	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$
ant	0,399	0,246	0,098	0,210	0,013	0,001
ff	0,751	0,145	0,015	0,001	$< 10^{-3}$	0,001
ft	0,299	0,171	0,008	0,002	0,089	0,155
fts	0,935	0,001	0,005	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$
mf	0,921	0,231	0,180	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$
mt	0,718	0,025	0,003	0,002	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$
hf	0,819	0,228	0,032	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$
ht	0,887	0,310	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$	$< 10^{-3}$

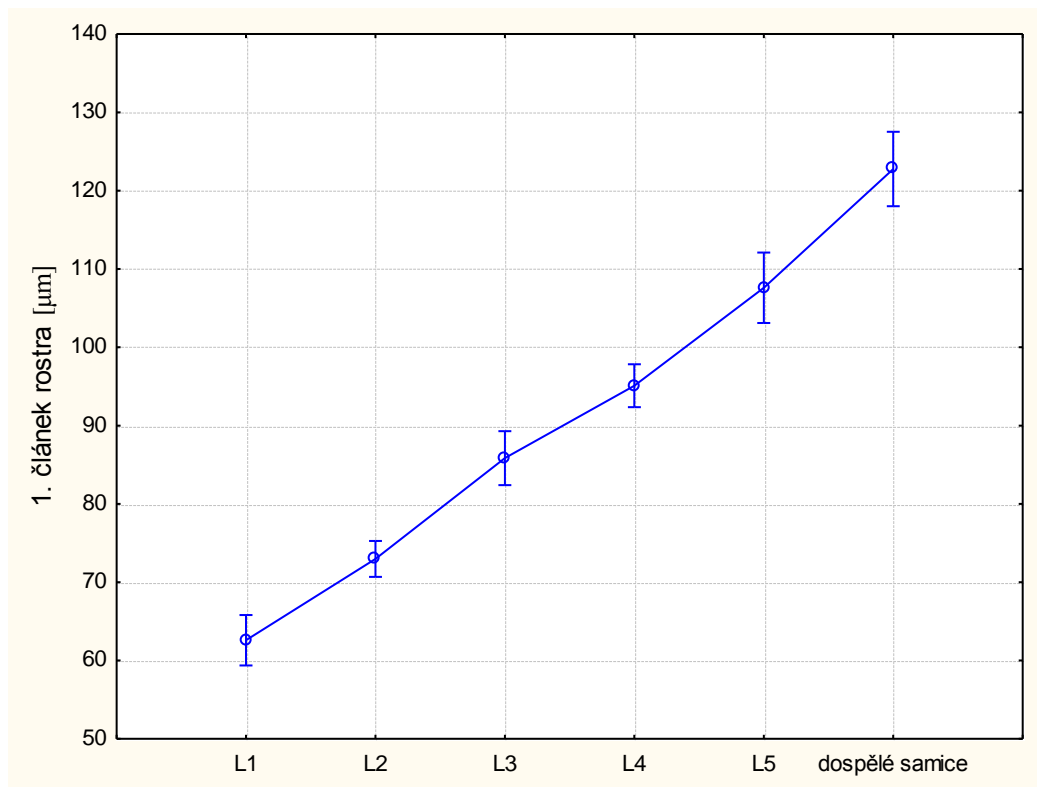
Protože růst je silně závislý na pohlaví, byli ve všech následujících analýzách růstu samci a samice vyhodnocováni zvlášť.

4.3 Vliv environmentálních faktorů na růst samic

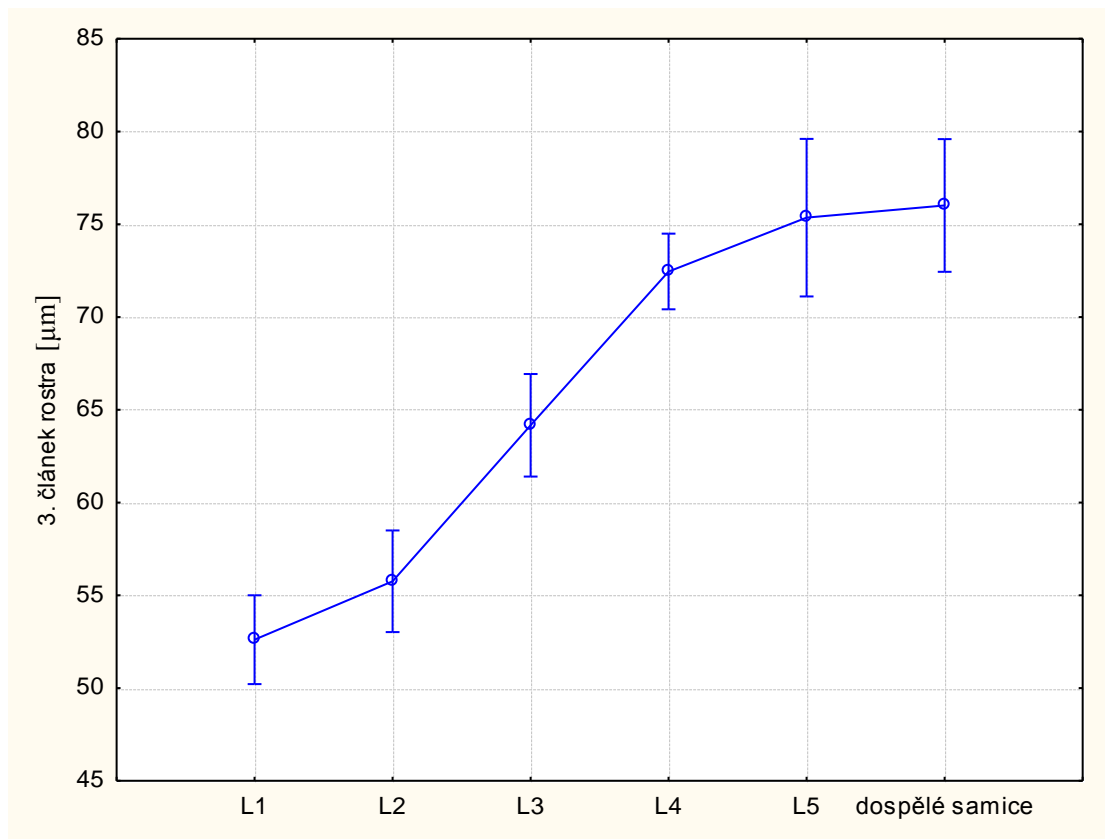
Při sledování konkrétního vlivu jednotlivých environmentálních faktorů (teplota a dostupnost potravy) byl sledován samostatný vliv těchto dvou faktorů a jejich interakce. Dosažená hladina významnosti při hodnocení environmentálních faktorů na růst samic je uvedena v tab. XIV. Lze konstatovat, že šířka rostra byla marginálně ovlivněna teplotou pouze u druhého článku rostra. Celkový růst prvního a třetího článku se však lišil – zatímco růst šířky prvního článku rostra byl téměř lineární od prvního instaru až do dospělosti (obr. 11), růst šířky třetího článku se v pátém instaru zpomalil a po imaginální ekdysi se již šířka nezměnila (obr. 12).

Tabulka XIV. Dosažená hladina významnosti vlivu teploty, dostupnosti potravy a jejich interakce na růst jednotlivých rozměrů samic *M. reticulata*. Písmeny NA jsou označeny výsledky chybějící z důvodu malého počtu změřených objektů.

Samice (F)	potrava	teplota	potrava X teplota
rw1	0,492	0,141	0,783
rw2	NA	0,033	0,867
rw3	0,579	0,254	0,690
ant	< 10⁻⁴	0,002	0,651
ff	0,017	< 10⁻⁵	0,244
ft	0,080	0,006	0,094
fts	0,076	0,318	0,062
mf	0,009	< 10⁻³	0,003
mt	< 10⁻⁶	< 10⁻⁶	0,157
hf	0,216	< 10⁻⁴	0,143
ht	0,001	< 10⁻⁶	< 10⁻⁴

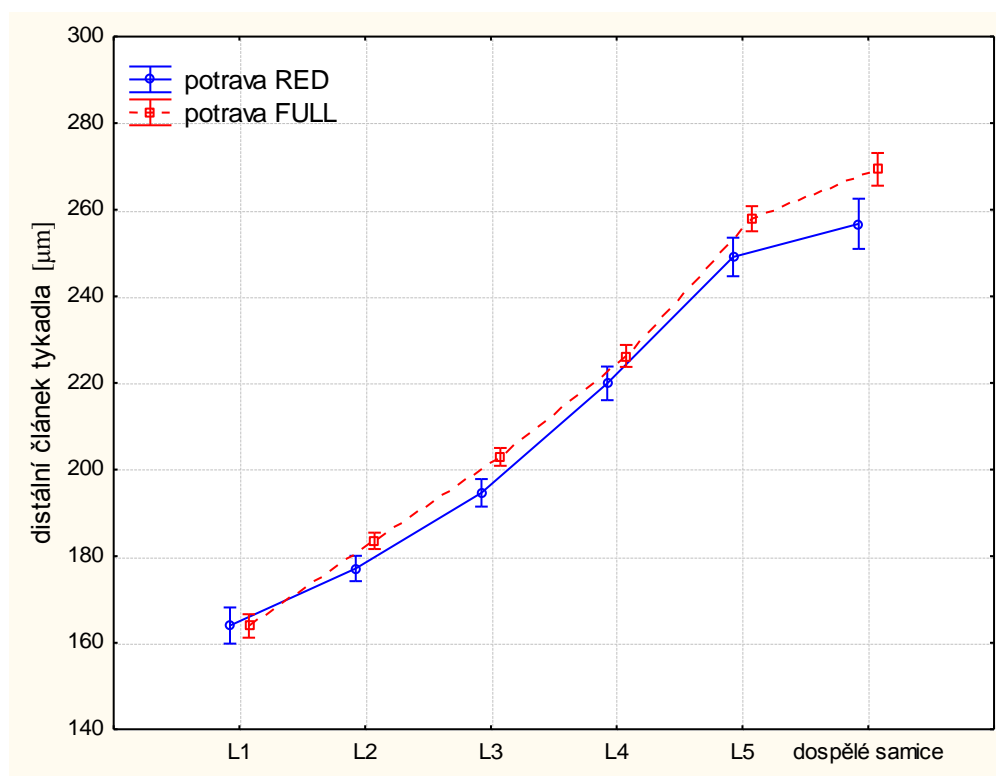


Obr. 11. Růst šířky prvního článku rostra samic v jednotlivých vývojových stádiích. Rozměry prvního článku rostra (rw_1) u samic nejsou ovlivněny potravou ($p = 0,492$), teplotou ($p = 0,141$) ani interakcí potravy a teploty ($p = 0,783$).

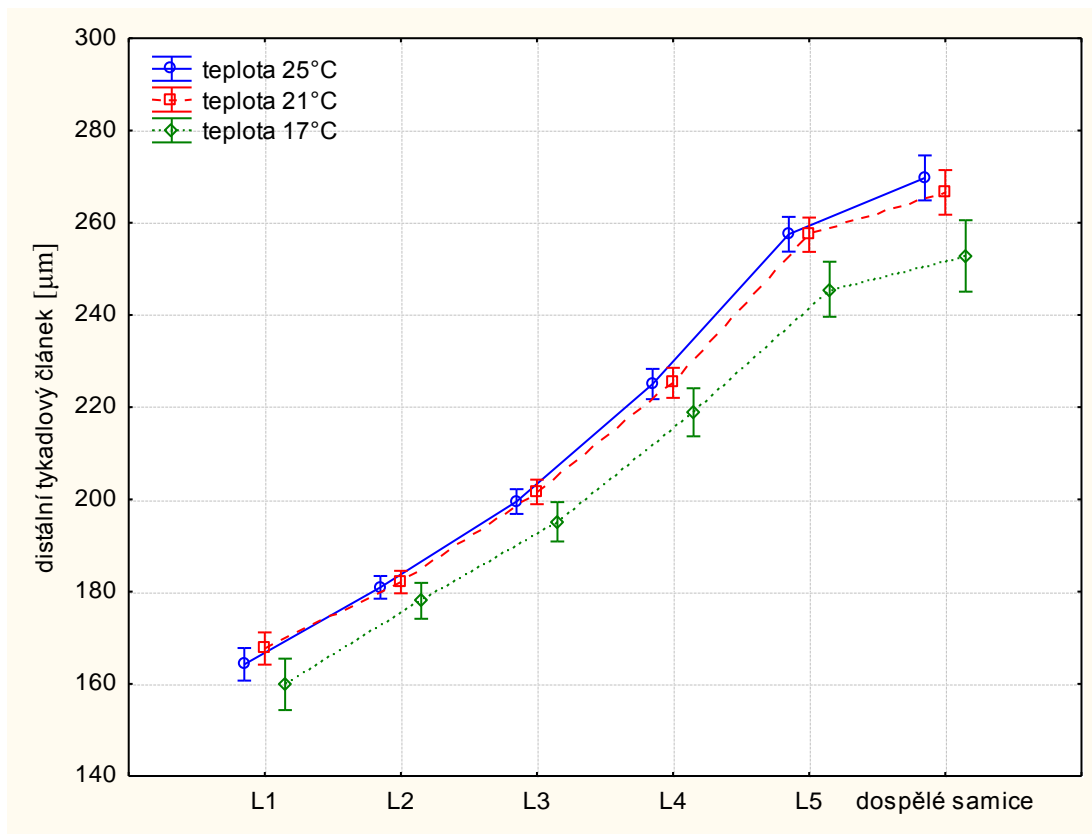


Obr. 12. Růst třetího článku rostra u samic v jednotlivých vývojových stádiích. Rozměry třetího článku rostra (rw3) u samic také nejsou ovlivněny potravou ($p = 0,579$), teplotou ($p = 0,254$) ani interakcí potravy a teploty ($p = 0,69$).

Růstová délka distálního tykadlového článku samic je významně ovlivněna dostupností potravy ($p < 10^{-4}$), kdy systematicky větší je u jedinců krmených denně (obr. 13). Zároveň jejich velikost významně ovlivňuje i teplota ($p = 0,002$), kdy nejmenší rozměry byly zaznamenány u jedinců z L oproti porovnatelným z M a H (obr. 14). Interakce teploty a dostupnosti potravy není významná.

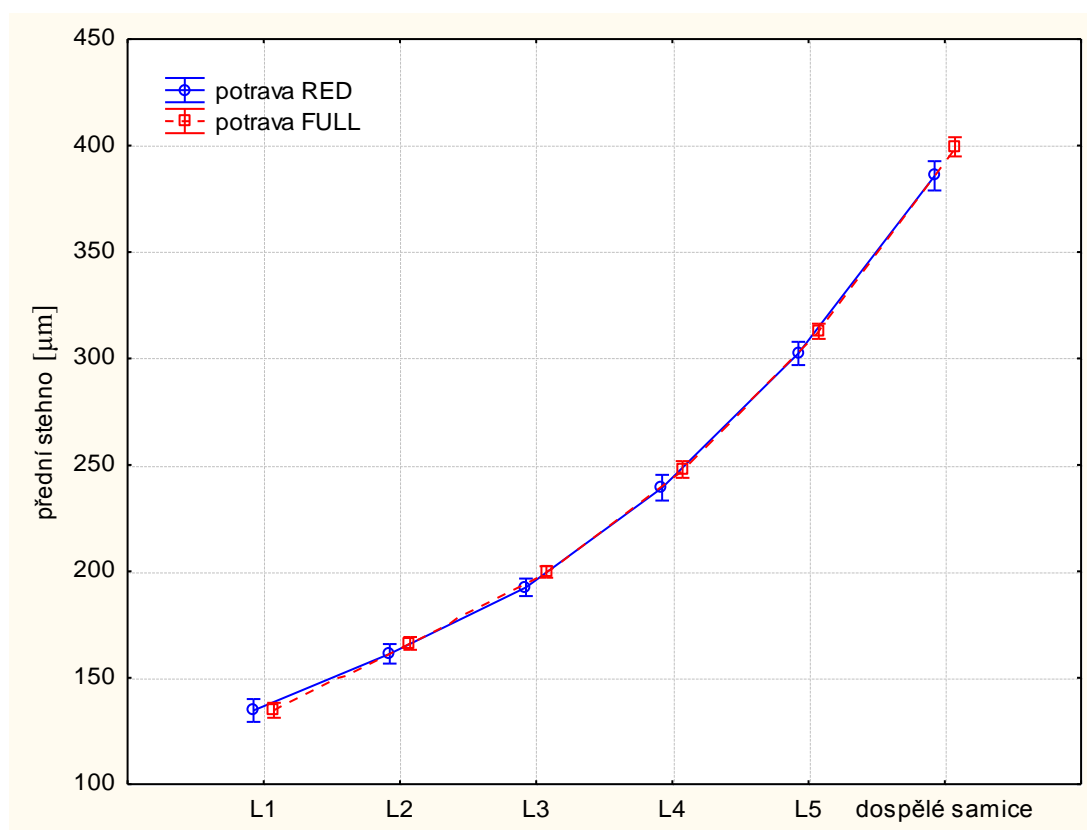


Obr. 13. Růst distálního tykadlového článku samic ovlivněný dostupností potravy. Samice krmené denně mají systematicky větší ($F(5, 210) = 5,468$; $p < 10^{-4}$).

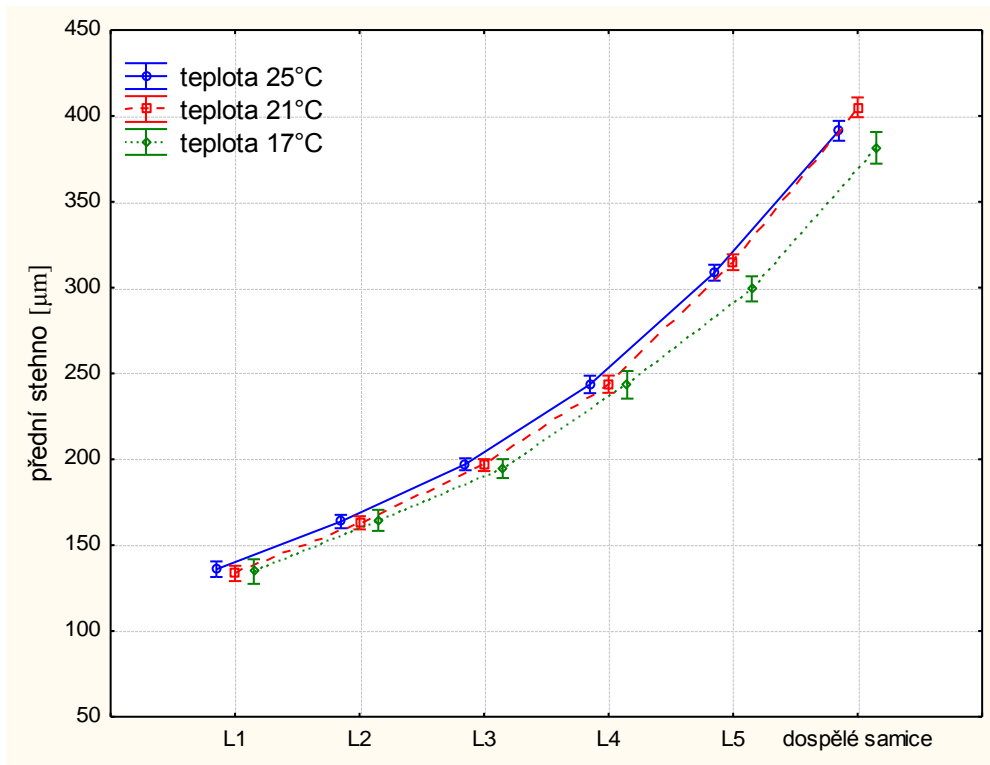


Obr. 14. Růst distálního tykadlového článku samic v závislosti na teplotě. Vliv teploty je signifikantní ($F(10, 210) = 2,92$; $p = 0,002$). Nejmenších rozměrů dosahoval článek u samic z nejnižší teploty.

Růst předního femuru je významně ovlivněn dostupností potravy ($p = 0,017$), kdy větší jsou rozměry u jedinců krmených každý den (obr. 15). Zároveň jejich velikost signifikantně ovlivňuje i teplota ($p < 10^{-5}$). Nejmenší rozměry byly zjištěny u jedinců z L, od prvního do třetího instaru měli nepatrně větší přední femur jedinci z H, od čtvrtého instaru velikostně převažovali jedinci z M (obr. 16). Interakce teploty a dostupnosti potravy není signifikantní.

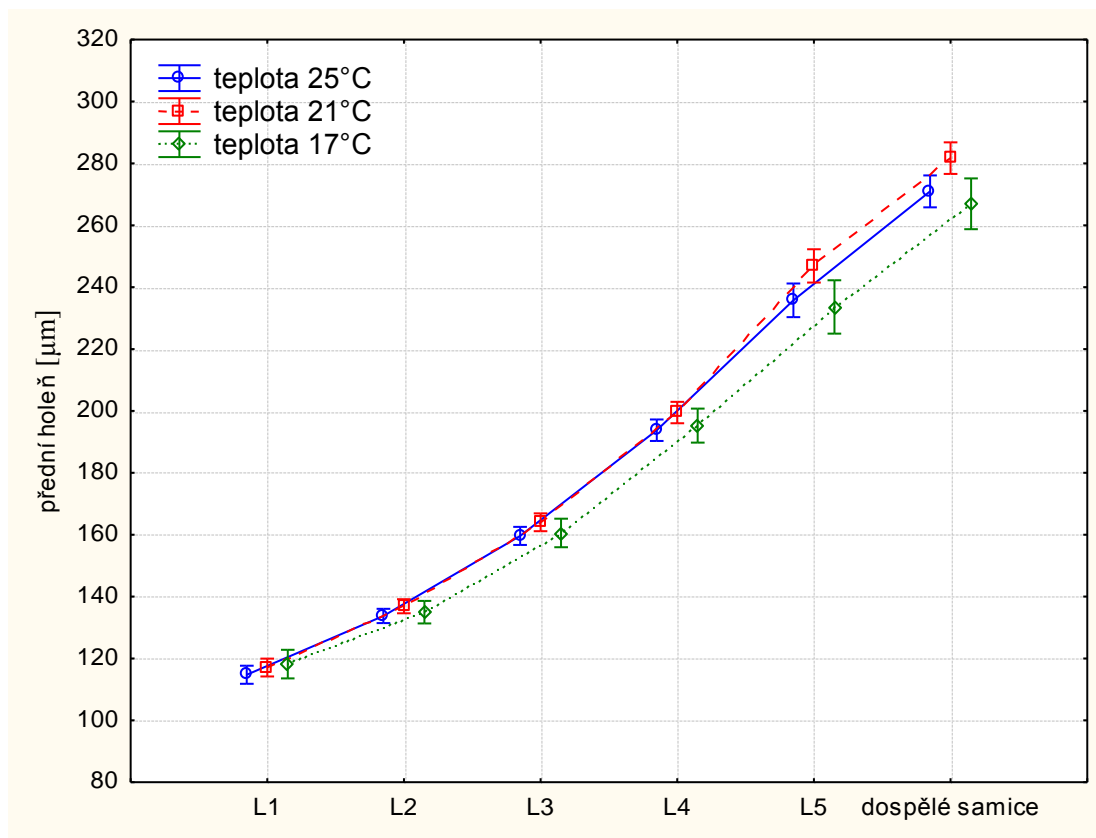


Obr. 15. Růst předního femuru samic ovlivněný dostupností potravy. Samice potravního režimu FULL mají tento článek systematicky větší ($F(5,210) = 2,835$; $p = 0,017$).



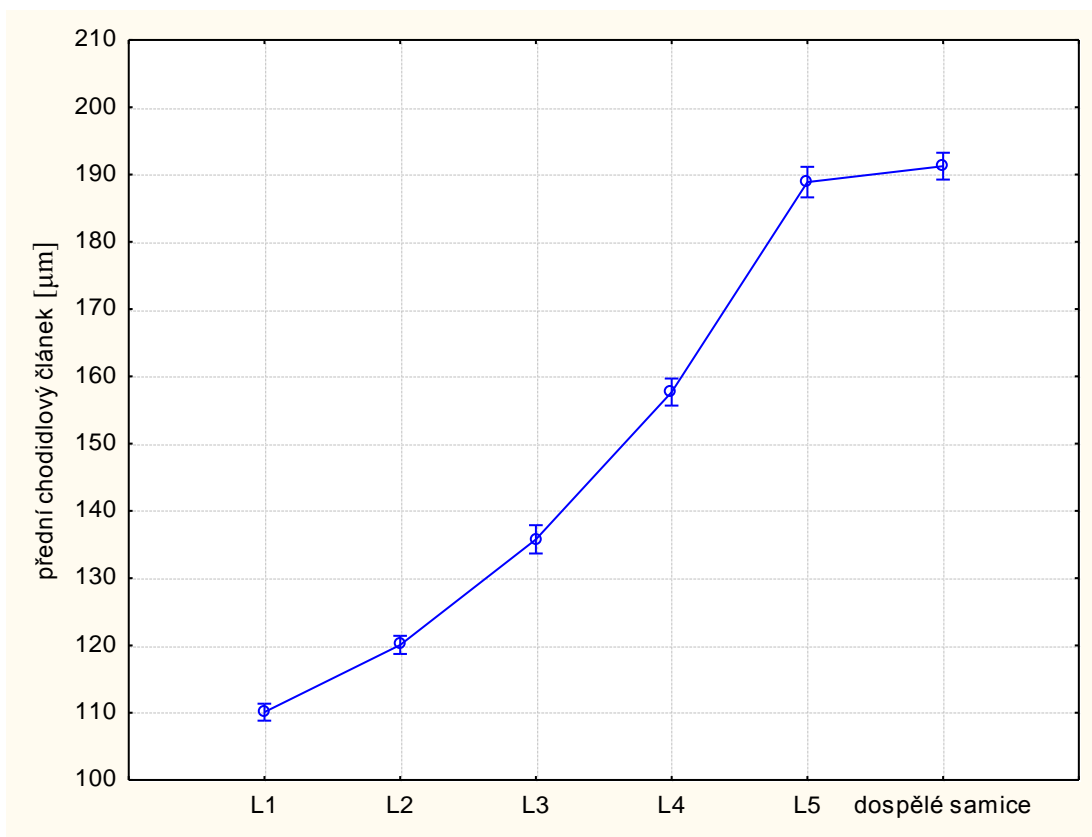
Obr. 16. Růst předního femuru samic v závislosti na teplotě. Vliv teploty je signifikantní ($F(10, 210) = 4,909; p < 10^{-5}$). Nejmenších rozměrů dosahoval přední femur u samic v nejnižší teplotě, přičemž rozdíl se s věkem zvětšuje.

Růst přední tibia samic není významně ovlivněn dostupností potravy ($p = 0,080$), signifikantní vliv na její velikost však má teplota ($p = 0,006$), kdy nejmenší rozměry byly naměřeny u jedinců z L a největší jsou jedinci z M (obr. 17). Interakce teploty a potravy není signifikantní.



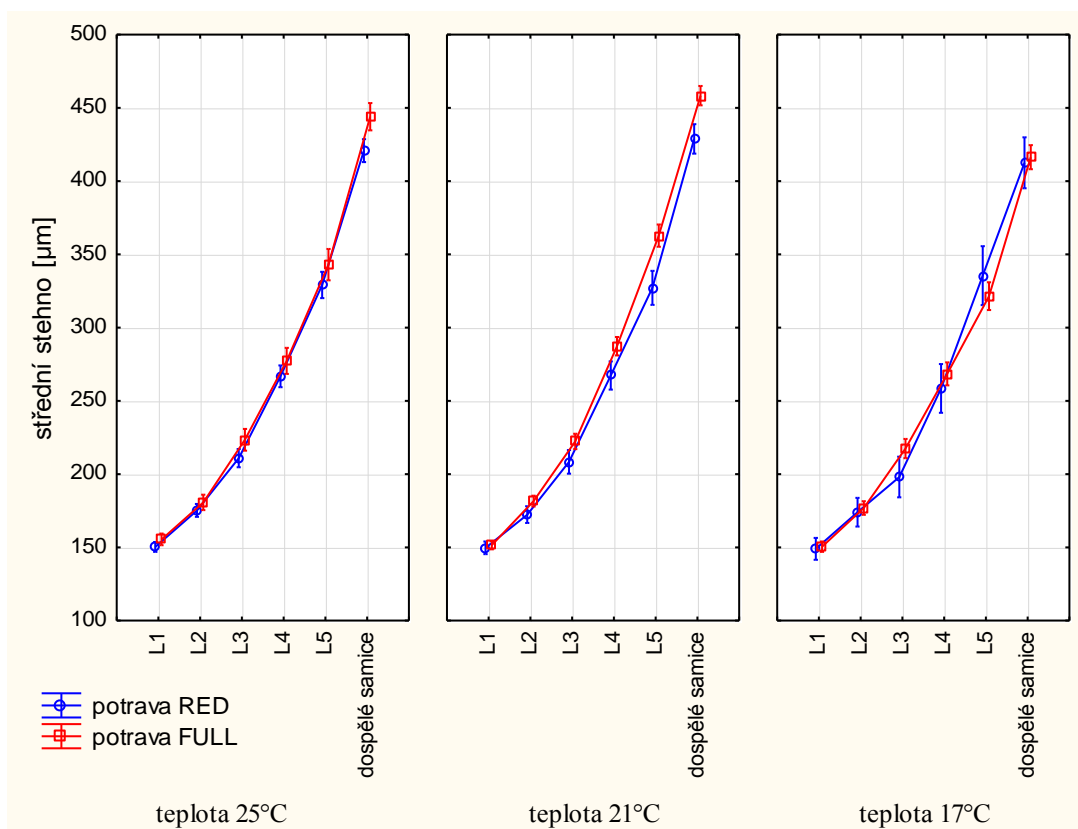
Obr. 17. Růst přední tibia samic ve vztahu k různé teplotě. Vliv teploty je signifikantní ($F(10, 210) = 2,564$; $p = 0,006$). Nejmenších rozměrů dosahovala tibia u samic z nejnižší teploty.

Růst předního článku chodidla samic není významně ovlivněn teplotou ($p = 0,318$), přísunem potravy ($p = 0,076$) ani interakcí těchto dvou faktorů ($p = 0,062$). Růst předního článku chodidla samic se z L5 do dospělého stádia již nijak výrazně nemění (obr. 18).



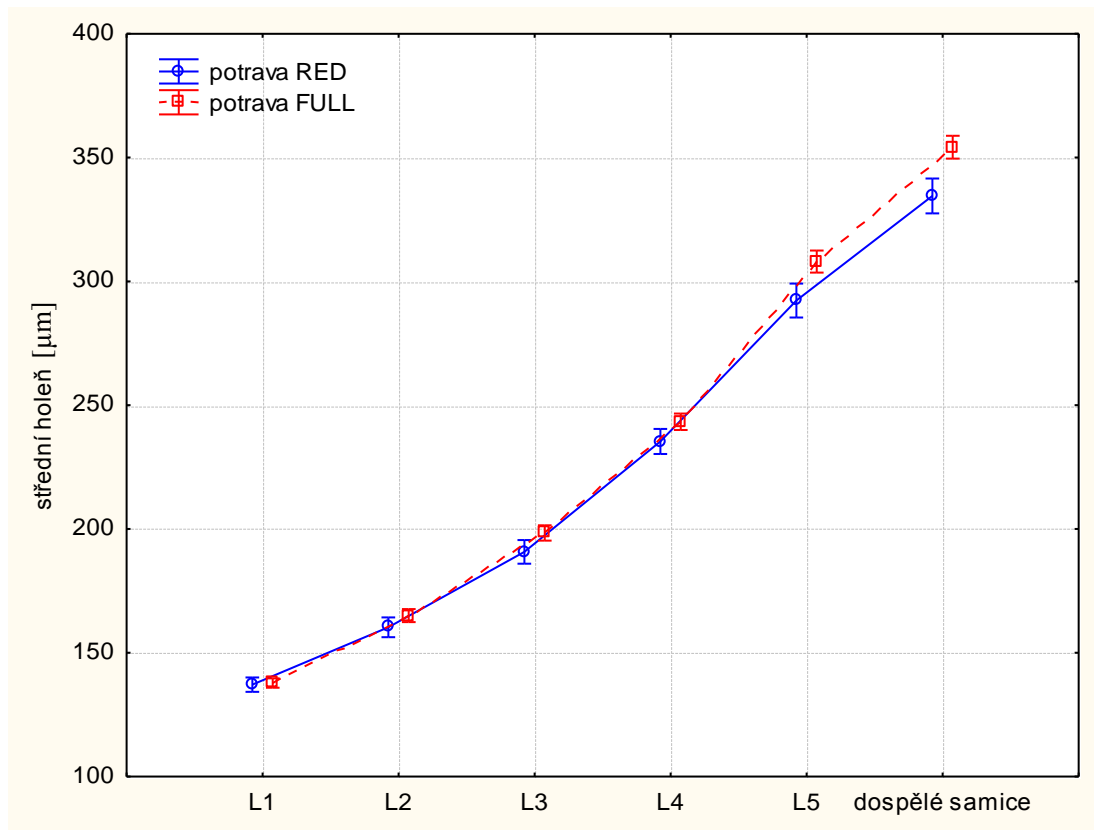
Obr. 18. Růst chodidlového článku přední nohy samic v jednotlivých vývojových stádiích. Rozměry chodidlového článku přední nohy u samic nejsou ovlivněny teplotou ($p = 0,318$), potravou ($p = 0,076$) ani interakcí teploty a potravy ($p = 0,062$).

Střední femur samic je významně větší u jedinců FULL ($p = 0,009$), zároveň jeho velikost významně ovlivňuje i teplota ($p < 10^{-3}$) a interakce teploty a potravy ($p = 0,003$). V různých teplotách se projevuje různý vliv potravy (obr. 19). Velikost středního femuru je celkově nejmenší v teplotě L, největších rozměrů dosahuje v teplotě M. Vliv dostupnosti potravy je shodný v teplotách M a H, kde jedinci krmeni každý den mají větší střední femur než jedinci krmeni obden. Pro jedince v L teplotě však tento trend neplatí.

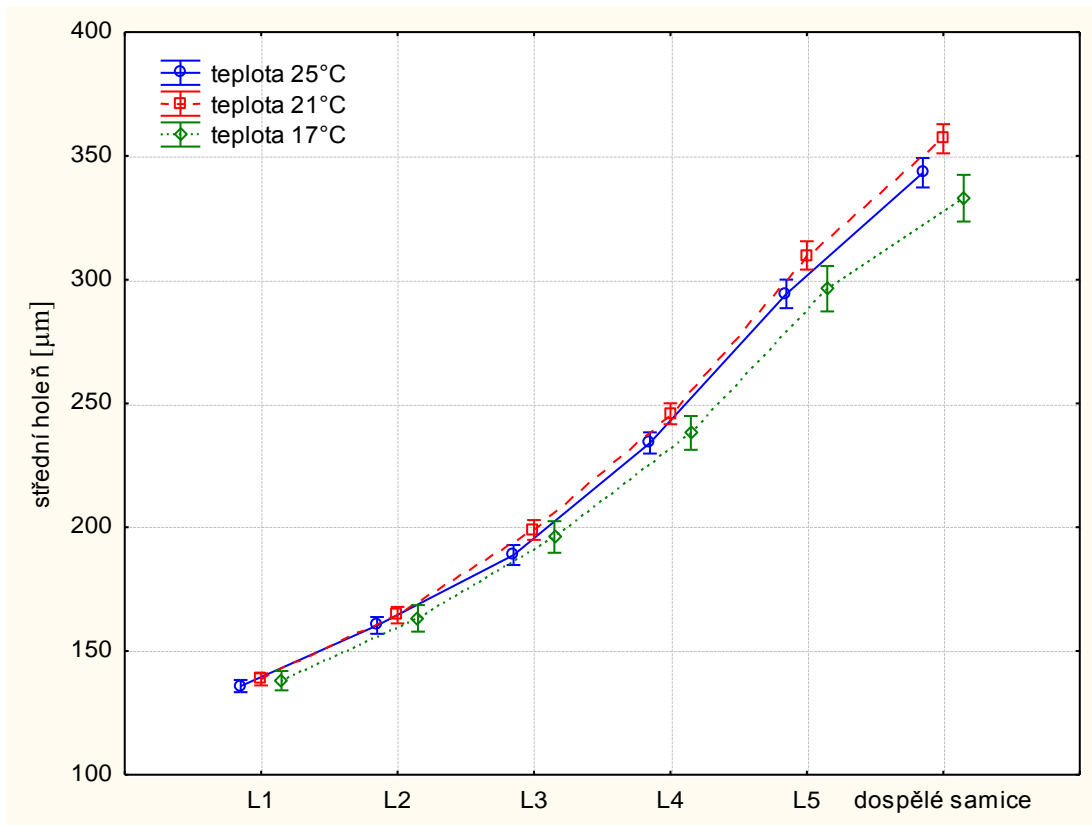


Obr. 19. Růst středního femuru samic během celého vývoje. Rozměry středního femuru samic jsou ovlivněny teplotou ($p < 10^{-3}$), potravou ($p = 0,009$) i interakcí teploty a potravy ($p = 0,003$).

Růstová délka střední tibia samic je významně ovlivněna dostupností potravy ($p < 10^{-6}$), kdy systematicky větší je u jedinců krměných denně (obr. 20), zároveň jejich velikost signifikantně ovlivňuje i teplota ($p < 10^{-6}$), kdy nejmenší rozměry byly zaznamenány u jedinců z L, největší z M (obr. 21). Interakce dostupnosti potravy a teploty není signifikantní.

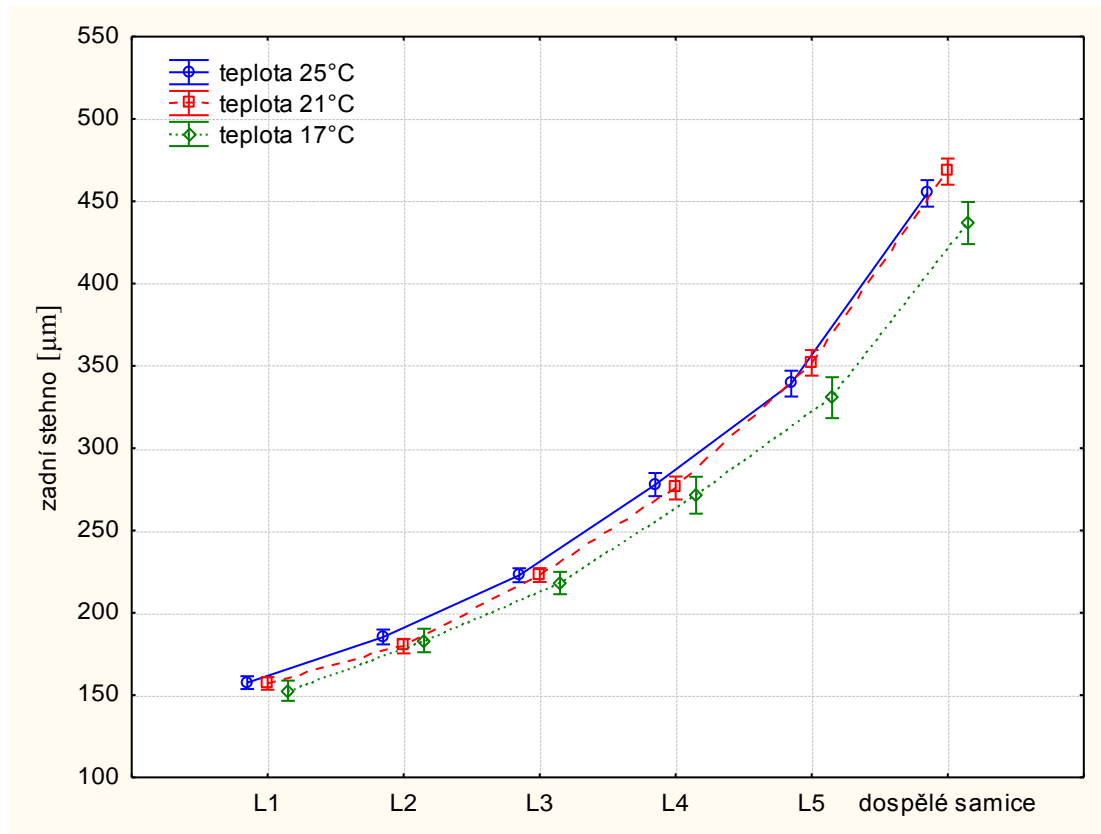


Obr. 20. Růst střední tibia samic ovlivněný dostupností potravy. Samice potravního režimu FULL jej mají systematicky větší ($F(5, 210) = 8,657$; $p < 10^{-6}$).



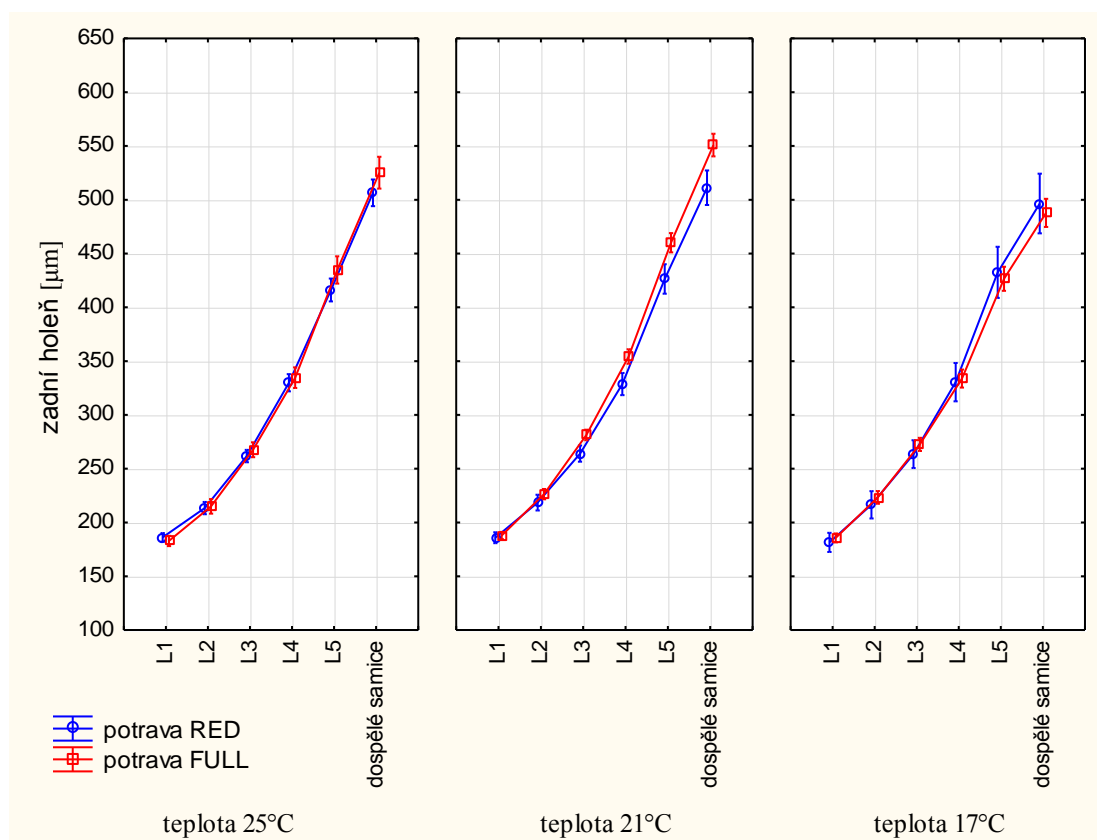
Obr. 21. Růst střední tibia samic v závislosti na teplotě. Vliv teploty je signifikantní ($F(10, 210) = 5,389$; $p < 10^{-6}$). Nejmenších rozměrů dosahovala střední tibia samic u nejnižší teploty.

Délka zadního femuru samic není průkazně ovlivněna dostupností potravy ($p = 0,216$), jeho velikost však signifikantně ovlivňuje teplota ($p < 10^{-4}$). Nejmenší rozměry byly zaznamenány u jedinců z L, oproti porovnatelným z M a H (obr. 22). Interakce teploty a dostupnosti potravy není signifikantní.



Obr. 22. Růst zadního femuru samic v závislosti na teplotě. Vliv teploty je signifikantní ($F(10, 210) = 4,031$; $p < 10^{-4}$). Nejmenších rozměrů dosahoval zadní femur u samic z nejnižší teploty.

Celková délka zadní tibia samic je významně ovlivněna dostupností potravy ($p = 0,001$), kdy významně větší je u jedinců krmených denně. Zároveň její velikost významně ovlivňuje i teplota ($p < 10^{-6}$) a interakce teploty a dostupnosti potravy ($p < 10^{-4}$). V různých teplotách se projevuje různý vliv potravy (obr. 23). Velikost zadní tibia samic je celkově nejmenší v teplotě 17 °C, největších rozměrů dosahuje v teplotě 21 °C. Vliv dostupnosti potravy je shodný v teplotách 21 °C a 25 °C, kde větší rozměry zadní tibia mají jedinci krmeni denně. Pro jedince v 17 °C však tento trend neplatí.



Obr. 23. Růst zadní tibia samic během celého vývoje. Rozměry zadní tibia samic jsou ovlivněny teplotou ($p < 10^{-6}$), potravou ($p = 0,001$) i interakcí potravy a teploty ($p < 10^{-4}$).

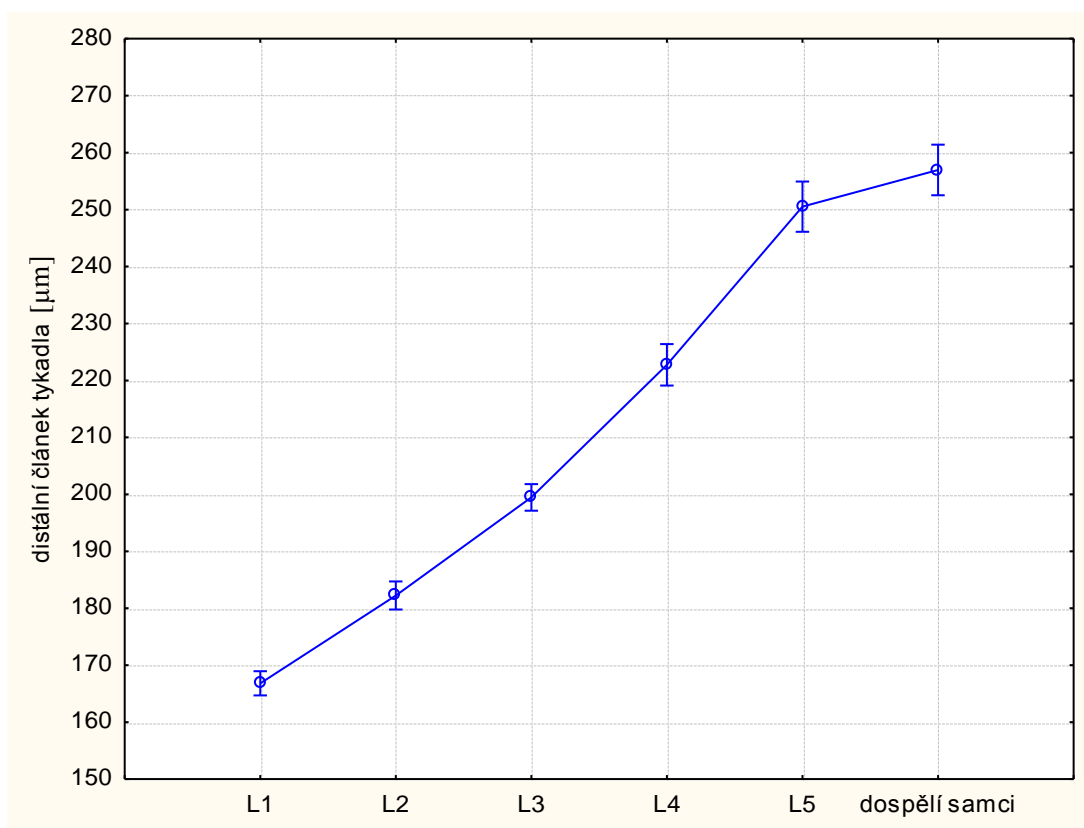
4.4 Vliv environmentálních faktorů na růst samců

Dosažená hladina významnosti při hodnocení environmentálních faktorů na růst samců je zaznamenána v tab. XV. K úspěšné analýze šířky jednotlivých článků rostra samců bylo shromážděno příliš málo dat. Tato analýza tak nemohla být provedena.

Tabulka XV. Dosažená hladina významnosti vlivu teploty, dostupnosti potravy a jejich interakce na růst jednotlivých rozměrů samců *M. reticulata*. Písmeny NA jsou označeny výsledky chybějící z důvodu nedostatku změřených objektů.

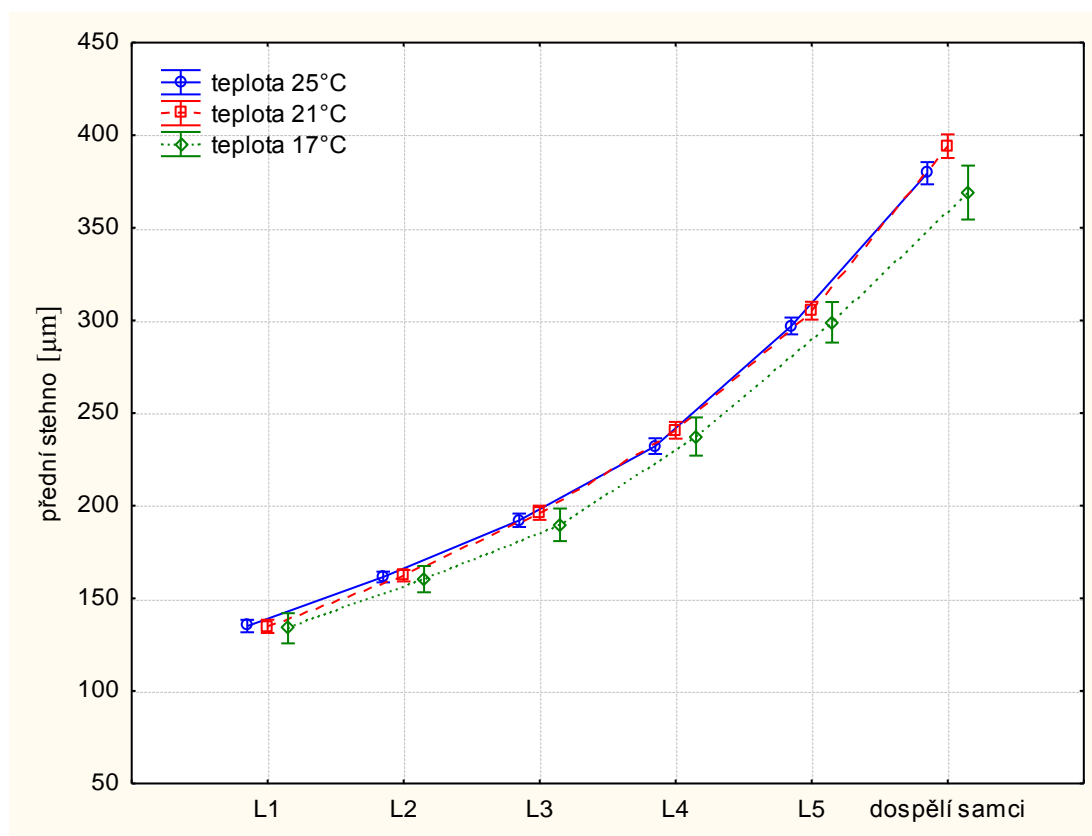
Samci (M)	potrava	teplota	potrava X teplota
rw1	NA	NA	NA
rw2	NA	NA	NA
rw3	NA	0,896	0,244
ant	0,136	0,054	0,647
ff	0,204	$< 10^{-3}$	0,012
ft	0,090	$< 10^{-4}$	0,198
fts	0,165	$< 10^{-3}$	0,690
mf	0,089	$< 10^{-6}$	0,105
mt	0,252	$< 10^{-5}$	0,180
hf	0,004	$< 10^{-6}$	0,551
ht	0,327	$< 10^{-6}$	0,991

Růstová délka distálního tykadlového článku samců není významně ovlivněna dostupností potravy ($p = 0,136$), teploty ($p = 0,054$), ani interakcí teploty a dostupností potravy ($p = 0,647$). Růst distálního tykadlového článku byl téměř lineární od prvního až do pátého instaru, zde se zpomalil a po imaginální ekdysi se již délka distálního tykadlového článku téměř nezměnila (obr. 24).

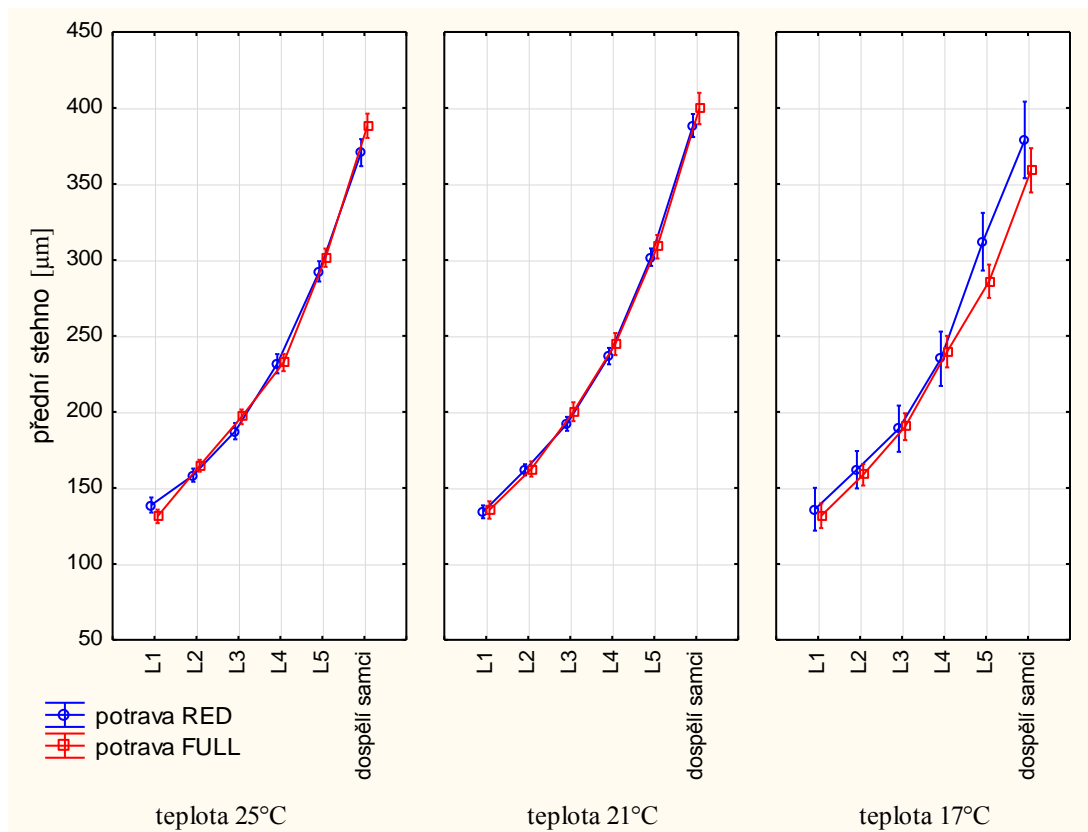


Obr. 24. Růst distálního tykadlového článku samců v jednotlivých vývojových stádiích. Rozměry distálního tykadlového článku samců nejsou ovlivněny potravou ($p = 0,136$), teplotou ($p = 0,054$) ani interakcí teploty a potravy ($p = 0,647$).

Růst předního femuru samců není významně ovlivněn dostupností potravy ($p = 0,204$), ale signifikantní vliv na jeho růst má teplota ($p < 10^{-3}$) (obr. 25). Nejmenší rozměry předního femuru byly zjištěny u jedinců z L, největší potom u jedinců z M. Interakce potravy a teploty byla signifikantní ($p = 0,012$). V různých teplotách se projevuje různý vliv potravy (obr. 26). Délka předního femuru samců je celkově nejmenší u jedinců z L, největších rozměrů dosahuje u samců v M.

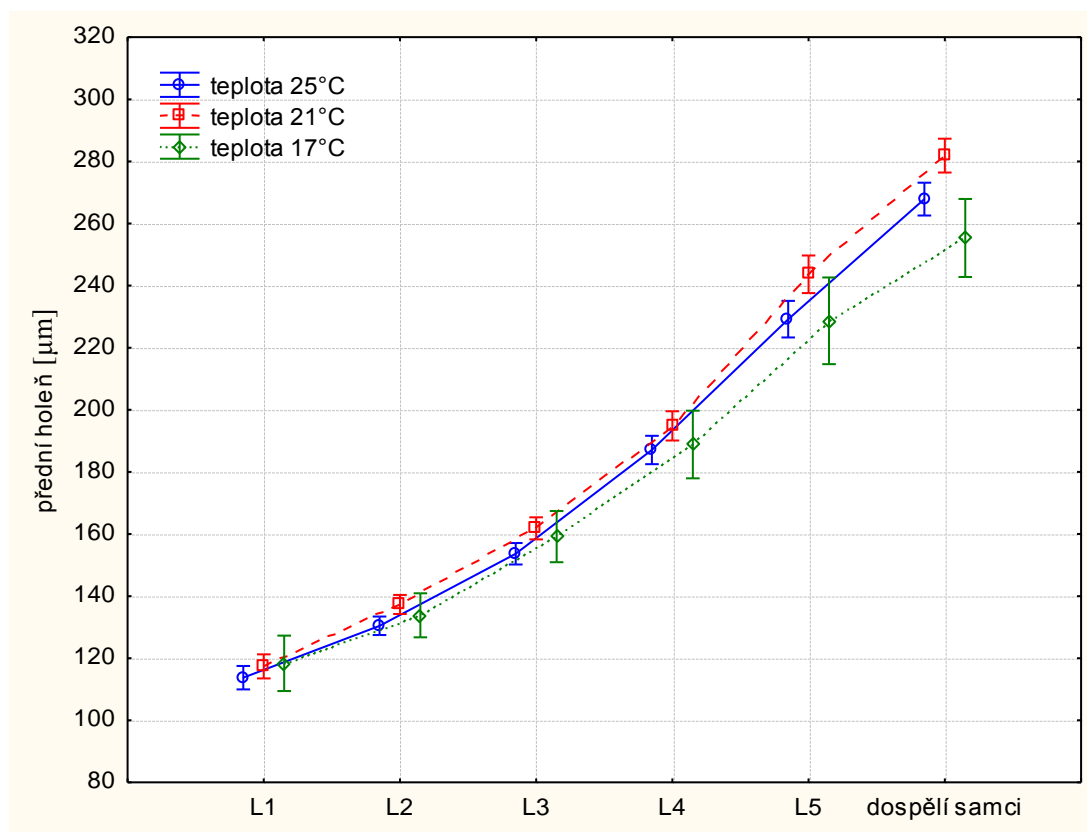


Obr. 25. Růst předního femuru samců v závislosti na teplotě. Vliv teploty je signifikantní ($F(10, 165) = 3,401$; $p < 10^{-3}$). Nejmenších rozměrů dosahoval přední femuru u samců v nejnižší teplotě.



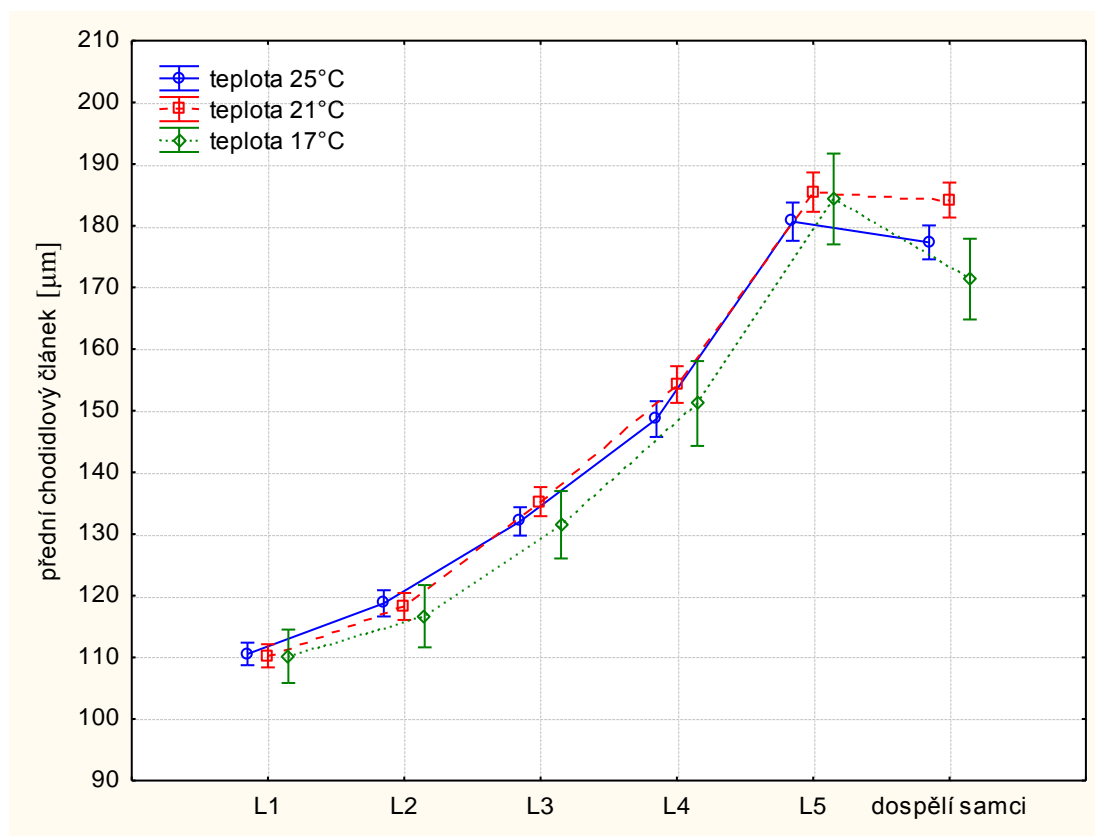
Obr. 26. Růst předního femuru samců během celého vývoje. Rozměry předního femuru samců jsou ovlivněny teplotou ($p < 10^{-3}$) a interakcí teploty a potravy ($p = 0,012$).

Růst přední tibia samců není významně ovlivněn dostupností potravy ($p = 0,090$), signifikantní vliv na její růst však má teplota ($p < 10^{-4}$), kdy nejmenší rozměry byly zjištěny u jedinců z L a největší pak u jedinců z M (obr. 27). Interakce teploty a dostupnosti potravy není signifikantní.



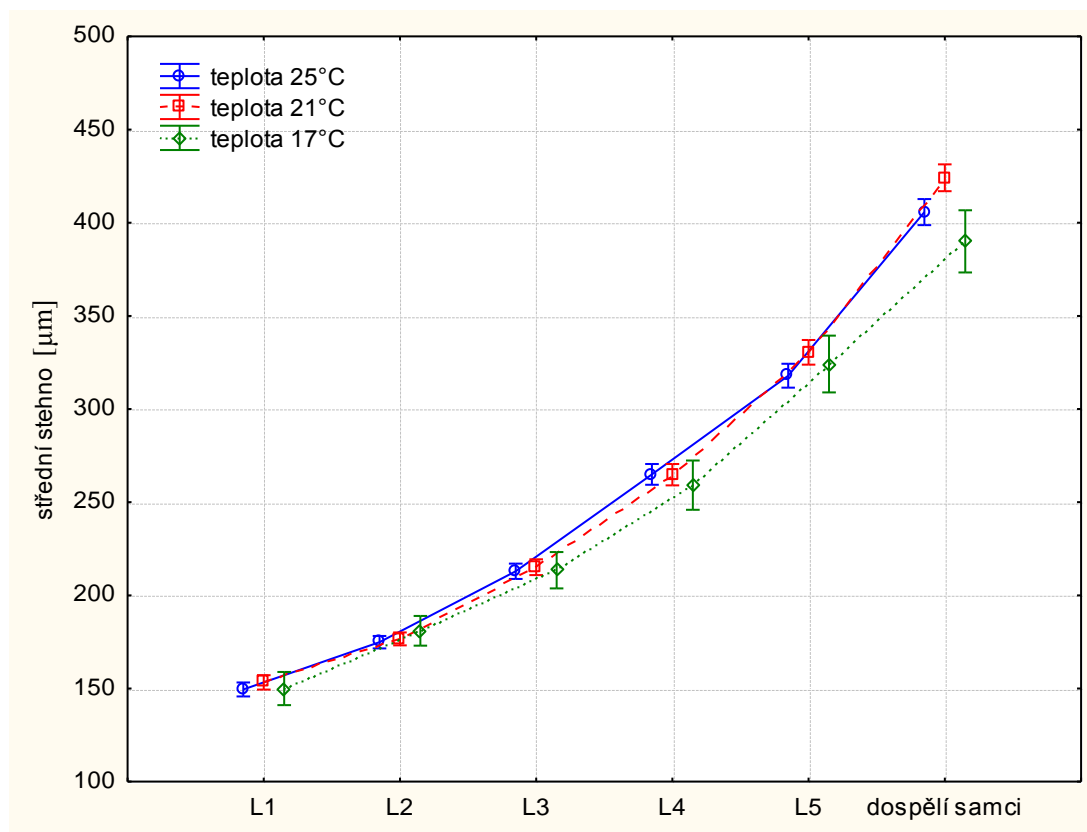
Obr. 27. Růst přední tibia samců ve vztahu k různé teplotě. Vliv teploty je signifikantní ($F(10, 165) = 3,933$; $p < 10^{-4}$). Nejmenších rozměrů posledních stádií dosahovala přední tibia u samců z nejnižší teploty.

Růst předního chodidlového článku samců není signifikantně ovlivněn potravou ($p = 0,165$). Vliv teploty je významně průkazný ($p < 10^{-3}$), kdy nejmenší rozměry byly naměřeny u jedinců z L oproti jedincům z M a H. V nejnižší teplotě je pouze malý počet přeživších samců (4), ale z grafu je patrné, že z pátého instaru do posledního stádia dospělce se přední chodidlový článek už dále nezvětšuje (obr. 28). Interakce teploty a dostupnosti potravy není signifikantní.



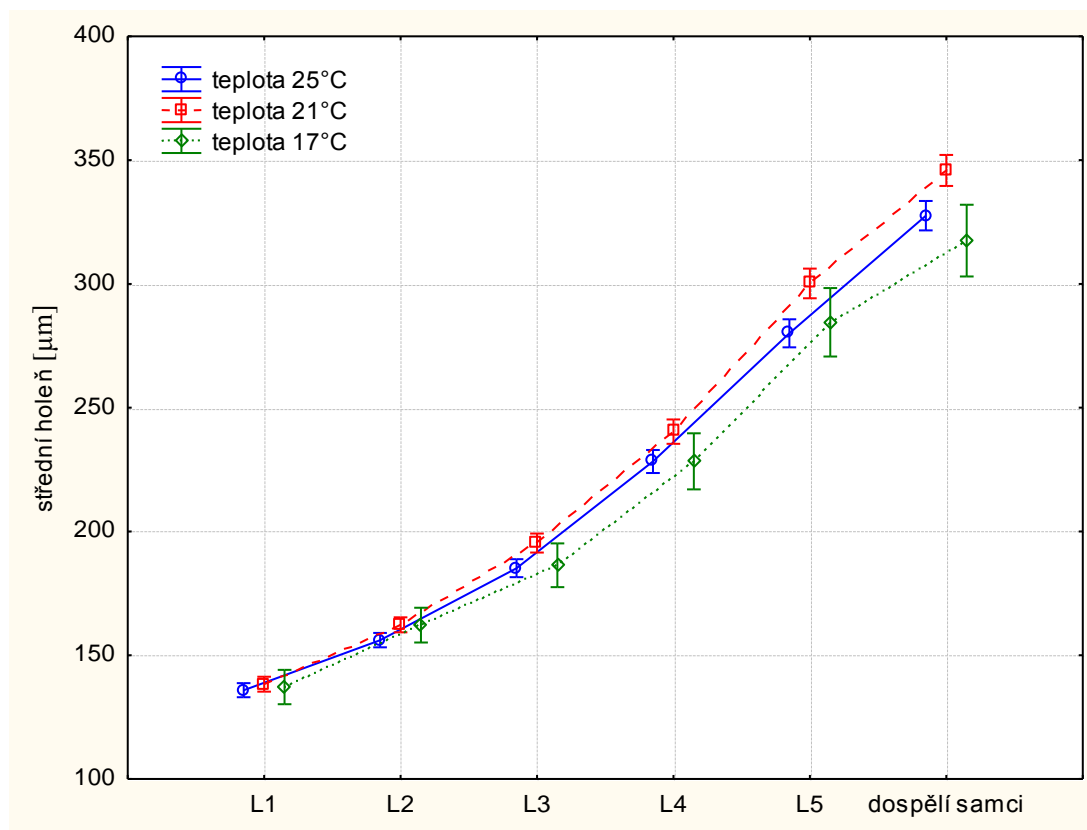
Obr. 28. Růst předního chodidlového článku samců ve vztahu k teplotě. Vliv teploty je signifikantní ($F(10, 165) = 3,648$; $p < 10^{-3}$). Nejmenší rozměry předního chodidlového článku samců byly naměřeny u jedinců z nejnižší teploty.

Růst středního femuru samců není signifikantně ovlivněn dostupností potravy ($p = 0,089$), je ale významně ovlivněn teplotou ($p < 10^{-6}$), kdy nejmenší rozměry dospělců byly zaznamenány u jedinců z L, největší u jedinců z M (obr. 29). Interakce teploty a dostupnosti potravy není signifikantní.



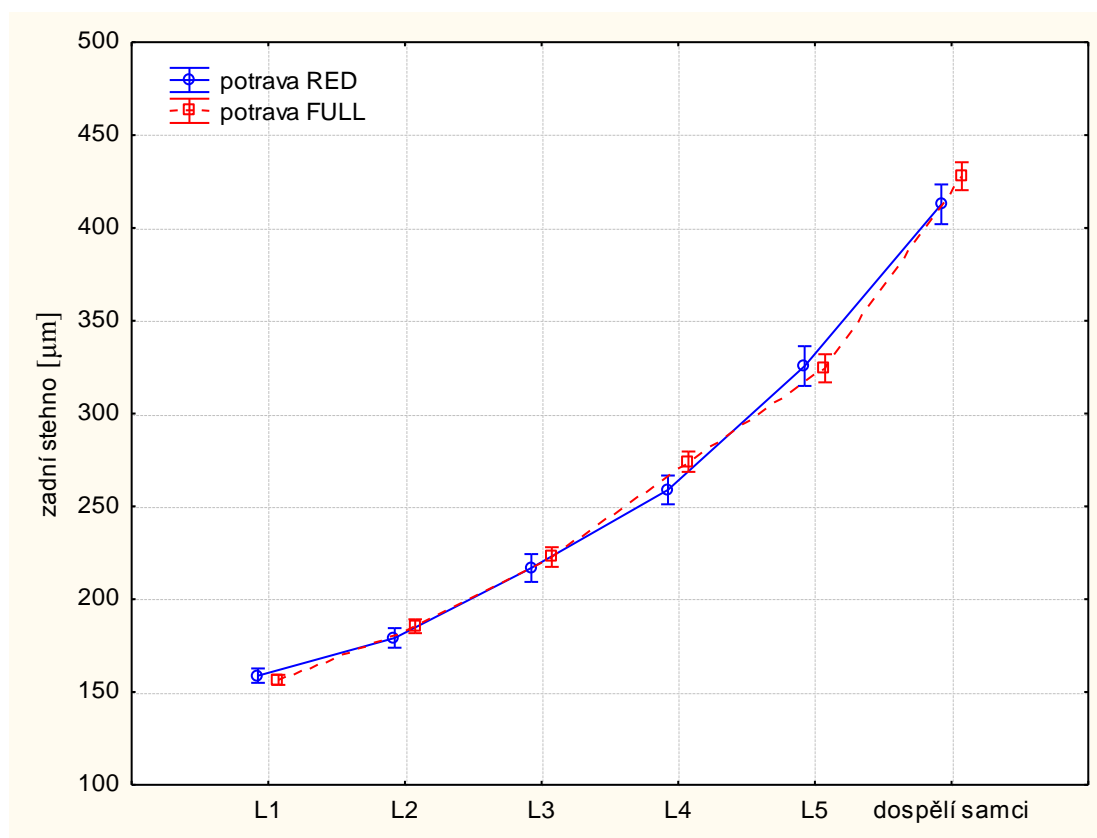
Obr. 29. Růst středního femuru samců ve vztahu k různé teplotě. Vliv teploty je signifikantní ($F(10, 165) = 5,091$; $p < 10^{-6}$). Nejmenší rozměry středního femuru u dospělých samců byly naměřeny v nejnižší teplotě.

Růst střední tibia samců je také významně ovlivněn pouze teplotou ($p < 10^{-5}$), kdy nejmenší rozměry byly zaznamenány u jedinců z L a největší u jedinců z M (obr. 30). Dostupnost potravy nemá signifikantní vliv na růst střední tibia samců ($p = 0,252$). Interakce potravy a teploty není signifikantní.

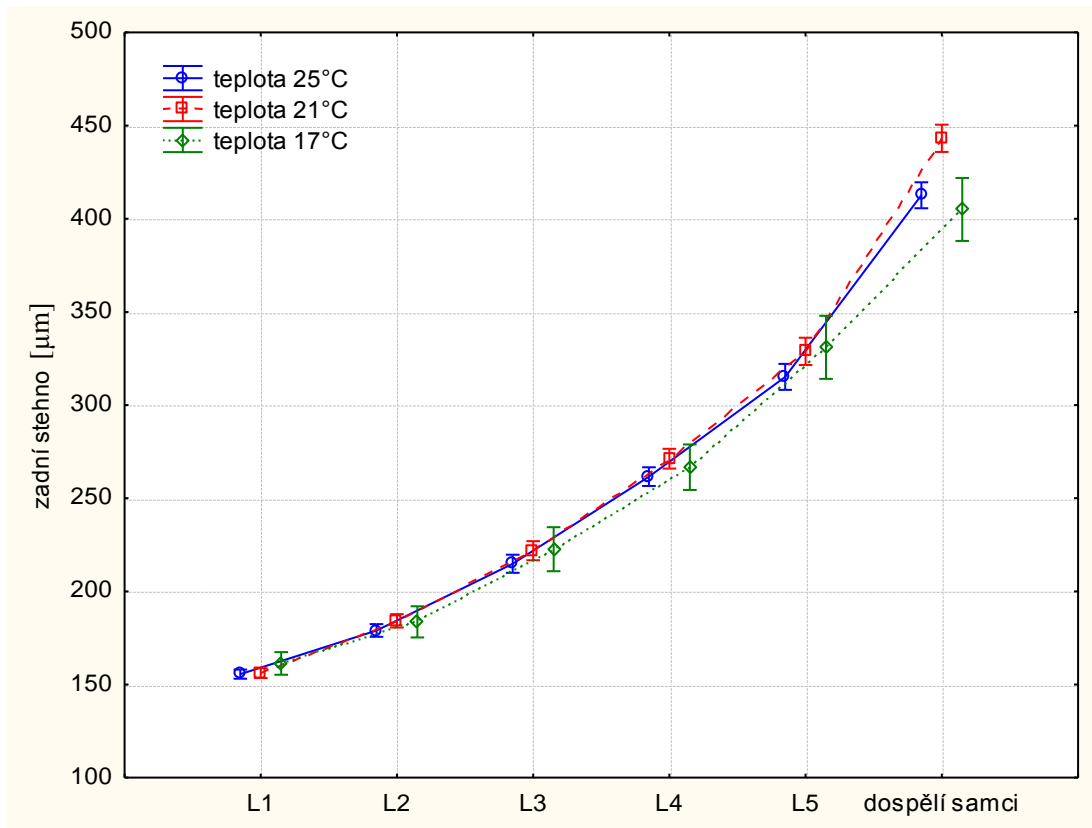


Obr. 30. Růst střední tibia u samců v závislosti na teplotě. Vliv teploty je signifikantní ($F(10, 170) = 7,001$; $p < 10^{-5}$). Nejmenších rozměrů dosahovala střední tibia u samců v nejnižší teplotě.

Růstová délka zadního femuru samců je významně ovlivněna dostupností potravy ($p = 0,004$), kdy systematicky větší rozměry jsou u jedinců krmených denně (obr. 31). Zároveň je délka zadního femuru signifikantně ovlivněna i teplotou ($p < 10^{-6}$), kdy největší rozměry zadního femuru byly naměřeny u jedinců z M a nejmenší (kromě posledního stádia) u jedinců z H (obr. 32). Interakce teploty a dostupnosti potravy není signifikantní.

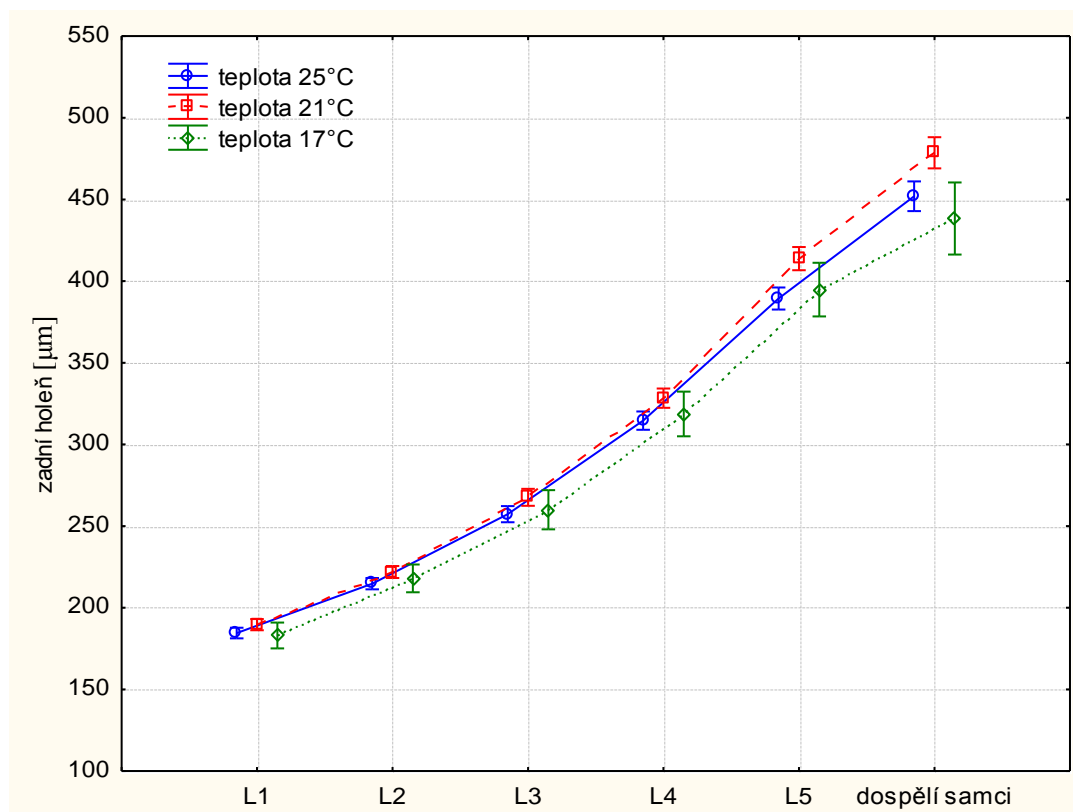


Obr. 31. Růst zadního femuru samců ovlivněný dostupností potravy. Samci potravního režimu FULL jej mají systematicky větší ($F(5, 170) = 3,561$; $p = 0,004$).



Obr. 32. Růst zadního femuru samců v závislosti na teplotě. Vliv teploty je signifikantní ($F(10, 170) = 7,952; p < 10^{-6}$). Největších rozměrů dosahovali jedinci ze střední teploty.

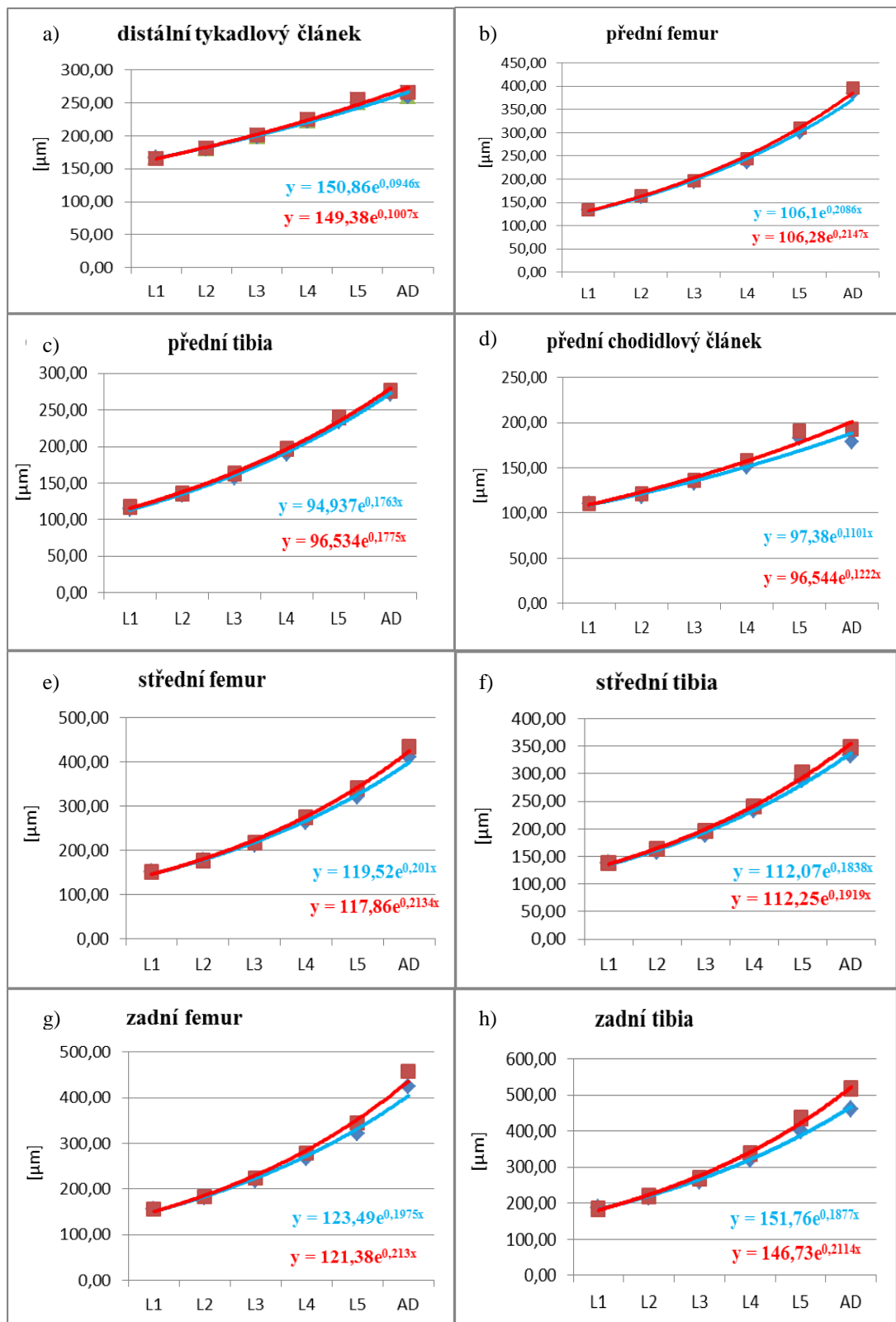
Růst zadní tibia samců není významně ovlivněn potravou ($p = 0,327$), signifikantní vliv na její velikost má teplota ($p < 10^{-6}$), kdy nejmenší rozměry byly naměřeny u jedinců z L posledních instarů a největší u jedinců z M (obr. 33). Interakce teploty a dostupnosti potravy není signifikantní.



Obr. 33. Růst zadní tibia samců v závislosti na teplotě. Vliv teploty je signifikantní ($F(10, 170) = 7,753$; $p < 10^{-6}$). Nejmenších rozměrů dosahovali jedinci z nejnižší teploty.

4.5 Růstové křivky a rovnice

Samice nejen dosahovaly větších rozměrů než samci, jejich růst byl též rychlejší. Na obrázku 34a – h jsou uvedeny exponenciální růstové křivky a jejich rovnice vybraných rozměrů samců a samic. Směrnice růstových rovnic samic jsou signifikantně větší, než směrnice rovnic samců (párový t-test; $t = 4,35$; $df = 7$; $p = 0,003$). Koeficienty determinace jsou ve všech případech větší nebo rovny 0,99; pouze v případě předního chodidlového článku je roven 0,96 (samci) a 0,97 (samice).



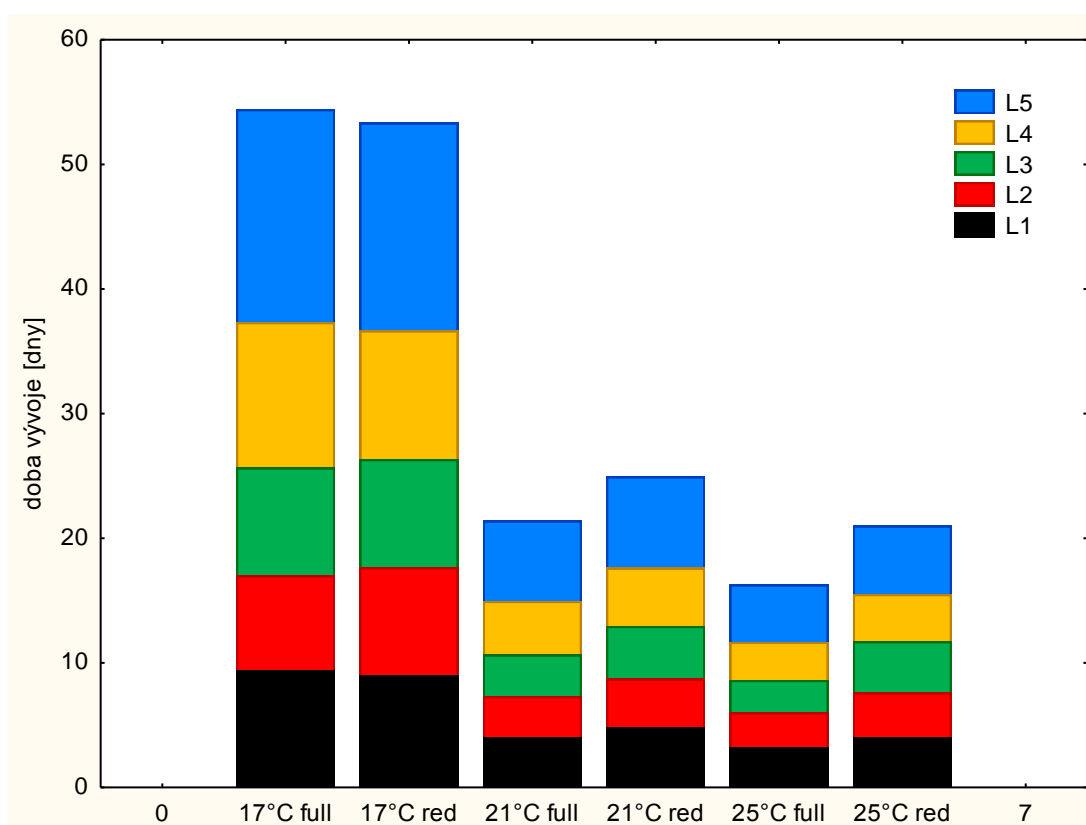
Obr. 34. Růstové křivky a rovnice vybraných rozměrů samců (modře) a samic (červeně) hladinatky *Microvelia reticulata*. Směrnice v rovnicích samic jsou významně větší, než směrnice u samců.

4.6 Délka vývoje v závislosti na pohlaví

Rozdíl v délce vývoje mezi pohlavími nebyl průkazný v žádném treatmentu, pouze marginální při teplotě 25 °C a redukované potravě (t-test; $p = 0,048$). Délka vývoje samců i samic byla proto analyzována dohromady.

4.7 Délka vývoje jednotlivých instarů v různých treatmentech

Průměrná celková postembryonální délka vývoje se pohybovala od 16 dní v nejvyšší teplotě a každodenní dostupností potravy až po 54 dní v nejnižší teplotě (obr. 35). Nejrychlejší vývoj jedinců z nejvyšší teploty a při každodenním krmení trval 15 dní, oproti nejdelšímu vývoji, který u jedince z nejnižší teploty trval až 60 dní.



Obr. 35. Průměrná délka postembryonálního vývoje jednotlivých instarů v závislosti na teplotě a potravním režimu. Patrné je nápadné prodloužení vývoje jedinců chovaných v nejnižší teplotě.

Ovšem i dostupnost potravy měla na rychlost vývoje velký vliv. Nymfy krmené každý den (FULL) se vyvíjely signifikantně rychleji než nymfy krmené obden (RED) v teplotách 21 °C (tab. XVI) a 25 °C (tab. XVII) (T-test; všechna $p \leq 0,041$). V teplotě 17 °C (tab. XVIII) byl vliv potravy zanedbatelný (pouze u L2 $p = 0,024$; všechna další $p > 0,114$) (obr. 35).

Tabulka XVI. Rozdíly v délce vývoje mezi potravními režimy FULL a RED v teplotě 21 °C. Celková délka vývoje i délka vývoje všech jednotlivých instarů byla významně kratší u jedinců krmených každodenně.

teplota 21 °C	průměr full	průměr red	t	df	p	směr.odch. full	směr.odch. red
L1	4,000	4,778	-4,309	36,000	$< 10^{-3}$	0,000	0,808
L2	3,300	3,944	-3,936	36,000	$< 10^{-3}$	0,571	0,416
L3	3,350	4,222	-4,717	36,000	$< 10^{-4}$	0,489	0,647
L4	4,300	4,667	-2,120	36,000	0,041	0,571	0,485
L5	6,450	7,333	-4,219	36,000	$< 10^{-3}$	0,686	0,594
celkem	21,400	24,944	-8,199	36,000	$< 10^{-6}$	1,142	1,514

Tabulka XVII. Rozdíly v délce vývoje mezi potravními režimy FULL a RED v teplotě 25 °C. Celková délka vývoje i délka vývoje všech jednotlivých instarů byla významně kratší u jedinců krmených každodenně.

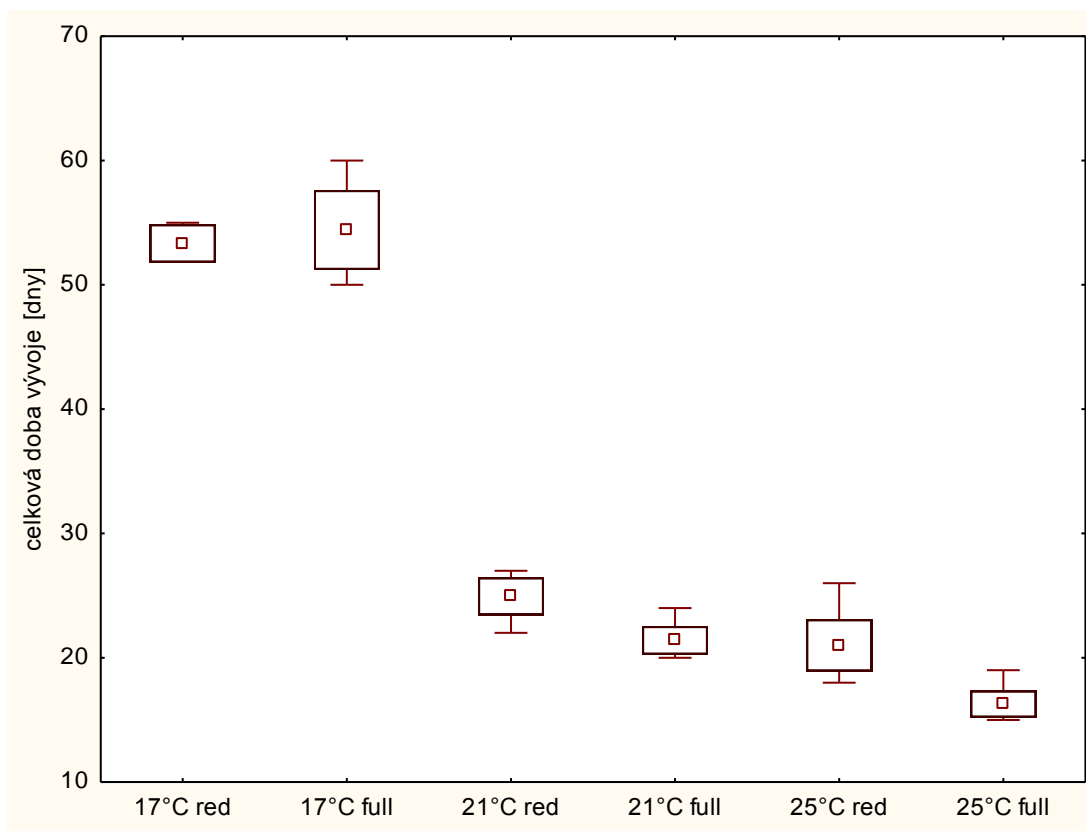
teplota 25 °C	průměr full	průměr red	t	df	p	směr.odch. full	směr.odch. red
L1	3,222	4,000	-2,233	34,000	0,032	0,548	1,372
L2	2,778	3,611	-2,602	34,000	0,014	0,548	1,243
L3	2,611	4,111	-6,999	34,000	$< 10^{-6}$	0,502	0,758
L4	3,056	3,778	-3,984	34,000	$< 10^{-3}$	0,236	0,732
L5	4,611	5,500	-4,736	34,000	$< 10^{-4}$	0,502	0,618
celkem	16,278	21,000	-8,538	34,000	$< 10^{-6}$	1,074	2,086

Tabulka XVIII. Rozdíly v délce vývoje mezi potravními režimy FULL a RED v teplotě 17 °C. Jediný signifikantní rozdíl byl v délce vývoje druhého instaru.

teplota 17 °C	průměr full	průměr red	t	df	p	směr.odch. full	směr.odch. red
L1	9,417	9,000	0,466	13,000	0,649	1,443	1,000
L2	7,583	8,667	-2,561	13,000	0,024	0,669	0,577
L3	8,667	8,667	0,000	13,000	1,000	1,231	0,577
L4	11,667	10,333	1,694	13,000	0,114	1,303	0,577
L5	17,083	16,667	0,460	13,000	0,653	1,505	0,577
celkem	54,417	53,333	0,558	13,000	0,586	3,204	1,528

4.8 Vliv teploty a potravy na délku vývoje

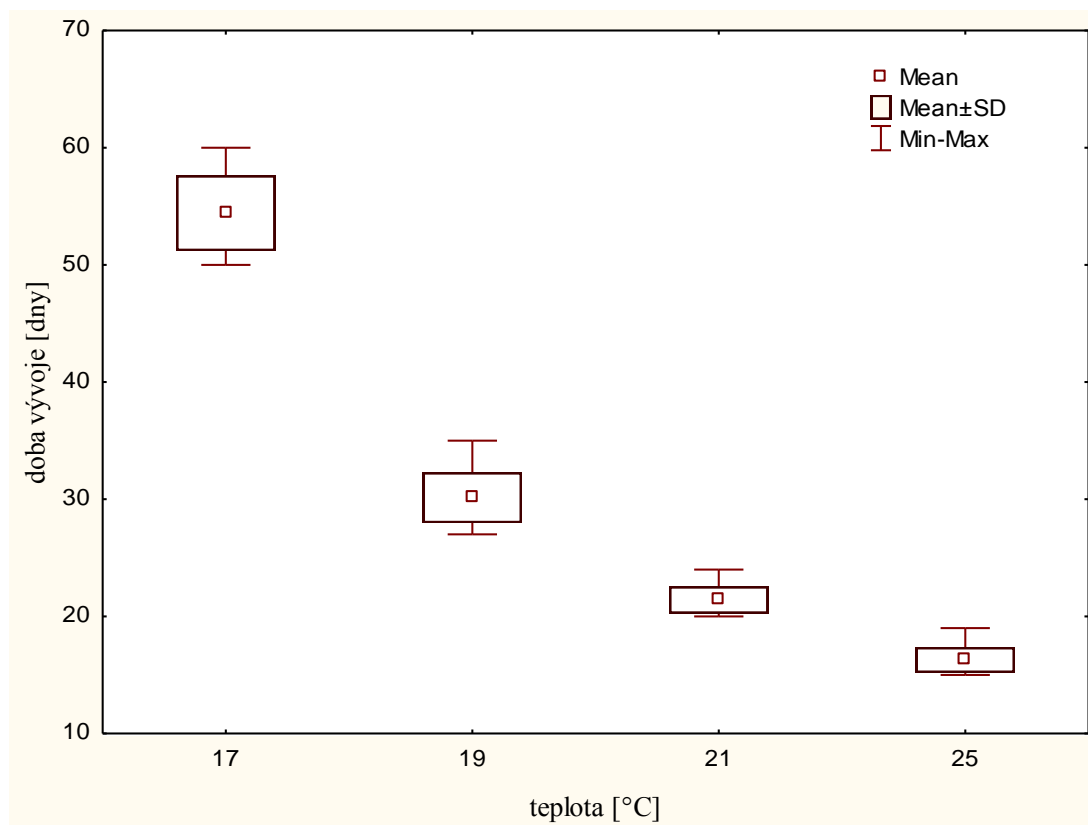
Vliv teploty a potravy na délku vývoje v různých treatmentech byl testován pro jednotlivé instary i celkový vývoj pomocí dvoufaktorové Anovy, konkrétní rozdíly mezi treatmenty byly v případě průkazného výsledku zjištěny post-hoc mnohonásobným porovnáním (Tukeyho test). V celkovém vývoji (obr. 36) měla signifikantní vliv teplota (vyšší teplota urychlující vývoj; $F(2; 83) = 1446,35$; $p < 10^{-6}$), dostupnost potravy také urychlovala vývoj ($F(1; 83) = 24,6$; $p < 10^{-5}$) i interakce teploty a potravy ($F(2; 83) = 9,64$; $p < 10^{-3}$). Interakce teploty a potravy byla průkazná, protože v 17 °C se jedinci krmeni obden vyvíjeli paradoxně stejně rychle nebo rychleji než jedinci krmeni každý den. Průkazný rozdíl v délce vývoje byl téměř mezi všemi treatmenty (Tukey; všechna $p < 10^{-3}$). Rozdíl mezi délkou vývoje v celkovém vývoji nebyl průkazný pouze v treatmentu H/RED a M/FULL (Tukey; $p = 0,98$), což je vidět i na obr. 36. Průkazný rozdíl se také neprokázal u treatmentu L/FULL a L/RED (Tukey; $p = 0,94$).



Obr. 36. Vliv teploty a potravy na celkovou délku vývoje. Neprůkazný rozdíl mezi délkou vývoje byl v treatmentech H/RED a M/FULL (Tukey; $p = 0,98$) a L/FULL a L/RED (Tukey; $p = 0,94$).

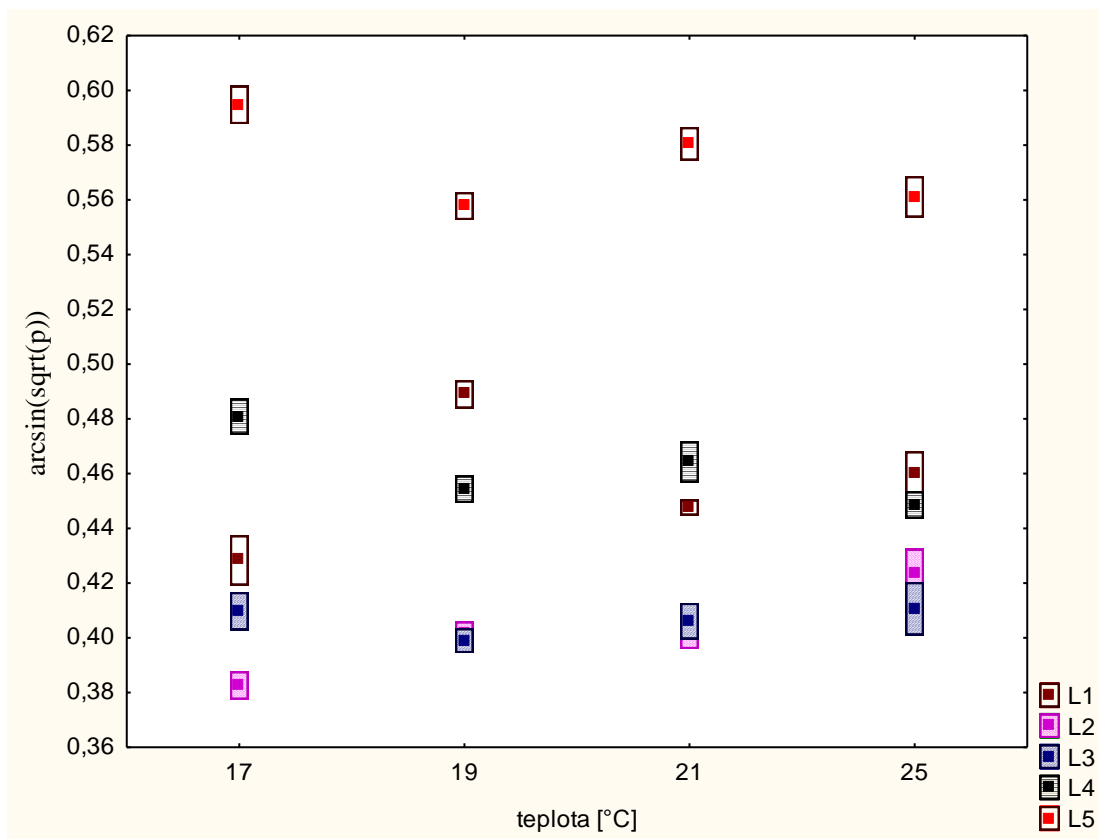
4.9 Vývojová izomorfie

Celková nelinearita závislosti délky vývoje na teplotě je způsobena převážně nejnižší teplotou (obr. 37).



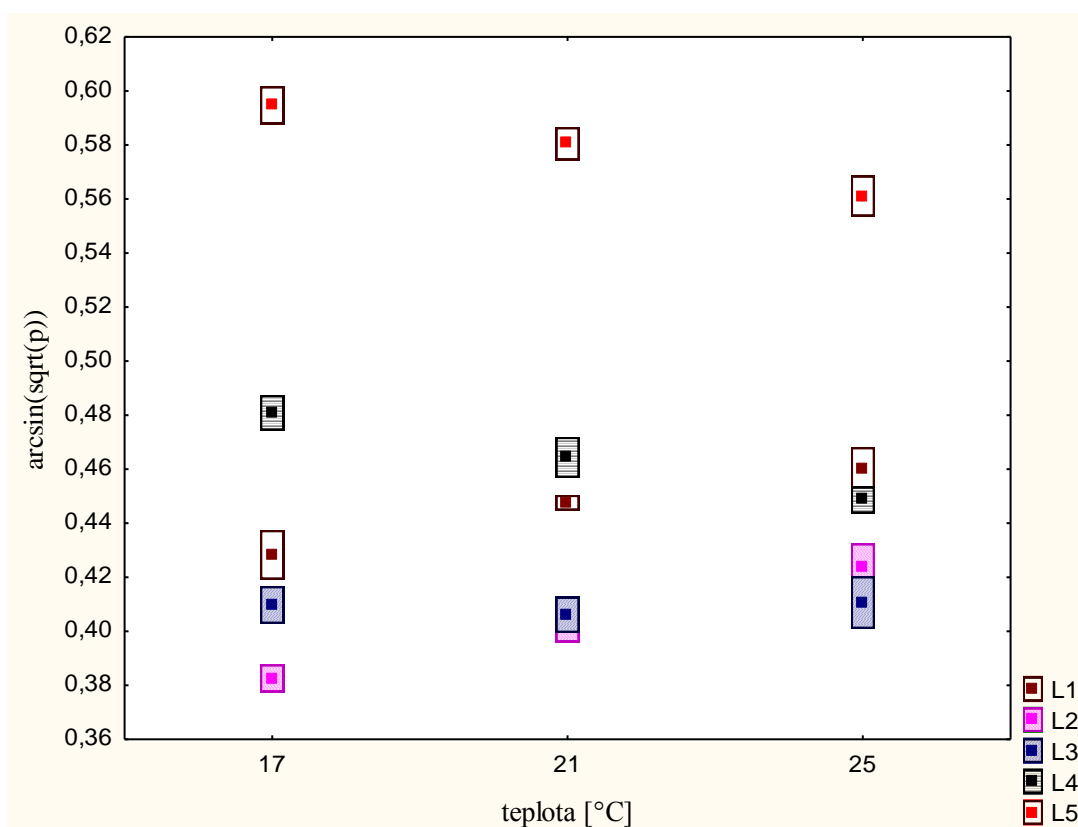
Obr. 37. Celková délka vývoje v závislosti na teplotě. Nelinearita je způsobena převážně nejnižší teplotou.

V případě platnosti vývojové izomorfie je lineární regrese neprůkazná, tj. sklon regresní přímky nulový (Jarošík et al., 2002; Kuang et al., 2011). Z výsledků (obr. 38) však vyplývá, že lineární regrese jsou průkazné ve všech instarzech s výjimkou L3 (L1: $p < 10^{-5}$; L2: $p = 0,003$; L3: $p = 0,5$; L4: $p = 0,021$; L5: $p = 0,001$).



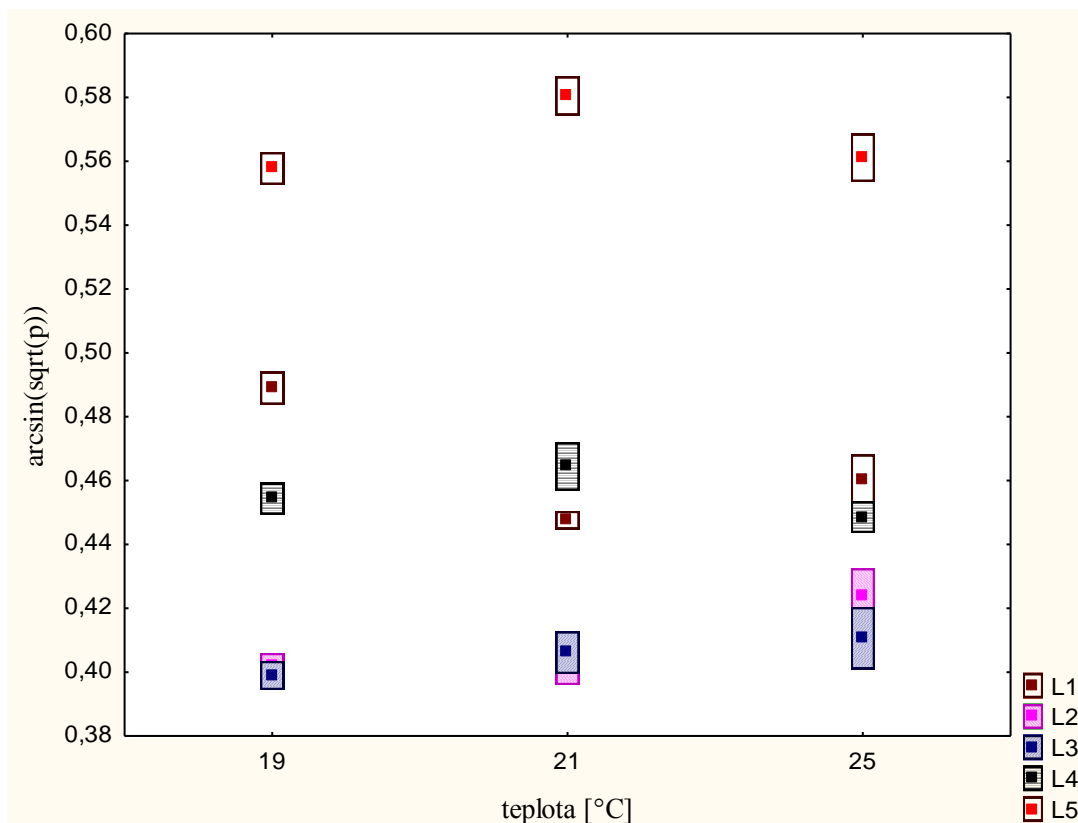
Obr. 38. Poměrná délka vývoje (po transformaci) v různých teplotách jednotlivých larválních instarů. Kromě originálních dat jsou použita i data získaná srovnatelnou metodikou z výzkumu Ditricha a Papáčka (2010). Vývojová izomorfie nebyla narušena jen v L3, ve všech ostatních je lineární regrese průkazná (všechna $p < 0,02$).

Vývojová izomorfie by mohla být narušena přidáním dat z výzkumu Ditricha a Papáčka (2010), i když získaných ve srovnatelných podmínkách (viz obr. 38). Izomorfie tedy byla znovu vyhodnocena pouze z dat z prezentovaného výzkumu (obr. 39). I v tomto případě je vývojová izomorfie narušena, nulový sklon regresní přímky nelze zamítnout jen u L3 (L1: $p = 0,01$; L2: $p = 0,002$; L3: $p = 0,9$; L4: $p = 0,009$; L5: $p = 0,008$). Důvodem neplatnosti vývojové izomorfie by také mohla být zjevná nelinearita závislosti délky vývoje na teplotě (viz obr. 37).



Obr. 39. Poměrná délka vývoje (po transformaci) v různých teplotách jednotlivých larválních instarů po odstranění přidáných dat z výzkumu Ditricha a Papáčka (2010). Vývojová izomorfie nebyla narušena jen v L3, ve všech ostatních je lineární regrese průkazná (všechna $p < 0,01$).

Nelinearita závislosti délky vývoje na teplotě je způsobena především velmi pomalým vývojem při teplotě 17 °C (obr. 37). Nejčastější příčinou narušení vývojové izomorfie je zahrnutí extrémních teplot (Jarošík et al., 2002). Vývojová izomorfie proto byla testována i při zanedbání dat získaných v nejnižší teplotě (obr. 40). I v tomto případě však vývojová izomorfie nebyla nalezena, protože nulový sklon regresní přímky se nepodařilo zavrhnout jen u L3 a L4 (L1: $p < 10^{-5}$; L2: $p = 0,03$; L3: $p = 0,4$; L4: $p = 0,28$; L5: $p = 0,03$).



Obr. 40. Poměrná délka vývoje (po transformaci) v různých teplotách jednotlivých larválních instarů po odstranění nejnižší teploty. Vývojová izomorfie nebyla narušena jen v L3 a L4, ve všech ostatních instarech je lineární regrese průkazná (všechna $p < 0,03$).

5 Diskuse

5.1 *Mortalita*

Na celkovou mortalitu jedinců hladinatky pobřežní měla vliv teplota. Je překvapivé, že teplota 17 °C, která v mírném pásu není nijak extrémní, je pravděpodobně blízko minimální teplotě, ve které je hladinatka pobřežní ještě schopná postembryonálního vývoje. Rozdíl mezi potravními režimy byl signifikantní pouze v 17 °C, kde byla mortalita průkazně závislá na potravě. Dospělosti se dožilo více jedinců krmených každý den (dvanáct), než jedinců, kterým byla potrava podávána pouze obden (tři). Mortalita v teplotách 21 °C a 25 °C nebyla závislá na pohlaví, v teplotě 17 °C dospělo méně samců než samic, ale rozdíl nebyl statisticky průkazný. Výsledek však mohl být ovlivněn malým počtem dospělců.

Všechny následující výsledky jsou tedy ovlivněny vysokou mortalitou v nízké teplotě, závěry zahrnující tyto treatmenty je proto nutno přijímat opatrně.

5.2 *Velikost těla v závislosti na pohlaví*

Z výsledků dvouvýběrových t-testů je patrné, že v treatmentu H/FULL jsou do třetího instaru samci i samice srovnatelné, od čtvrtého instaru se však samice průkazně začínají zvětšovat. Největšího rozdílu (téměř ve všech rozměrech) dosahují samice oproti samcům v pátém instaru a dospělém stádiu. Podobný výsledek byl zjištěn i v treatmentu M/FULL, kdy růst samic oproti samcům začal také již ve třetím a čtvrtém instaru. Samice v tomto treatmentu dosáhly největšího velikostního rozdílu až v dospělém stádiu.

Z výsledků treatmentu H/RED vyplývá, že omezená dostupnost potravy způsobuje menší velikostní rozdíly mezi samci a samicemi. Do třetího instaru nejsou samice a samci morfometricky odlišní. Od L4 však samice začínají svou velikost zvětšovat více než samci, avšak rozdíl mezi samci a samicemi není průkazný v tolika měřených rozměrech jako při každodenním potravním režimu.

Výsledky treatmentu M/RED jsou podobné předešlému. Větší růst samic oproti samcům se začíná projevovat až během pátého instaru a v dospělém stádiu. Stejně jako v treatmentu H/RED se rozměry samic díky dostupnosti potravy obden tolik neliší, jako při každodenním přísunu potravy. Rozměry distálního tykadlového článku, předního femuru, přední tibia, středního femuru a střední tibia zůstaly po celou dobu vývoje u samců i samic v podobných rozměrech. Z těchto výsledků lze vyvodit, že samice rostou více a rychleji než samci. Tento rozdíl se však více projeví jen v dobrých potravních podmínkách, při nedostatku zdrojů je růst samic omezen a rozdíly mezi pohlavími nejsou tak nápadné. Skutečně, při sloučení jedinců z různých teplot je vidět, že samice krmené každodenně začínají růst více, než samci již ve třetím instaru a v L5 a AD se liší od samců téměř ve všech rozměrech. Při krmení jedinců obden začínají samice růst až v pátém instaru a průkazný rozdíl se neprojevuje ve všech rozměrech jako při každodenním krmení. Lze tedy konstatovat, že samice jsou větší než samci, růst samic je však více omezen dostupností potravy, nežli růst samců (pokud by byl omezen i růst samců, zůstávaly by rozdíly ve velikosti samic a samců podobné ve všech podmínkách).

Při sjednocení potravních režimů lze vysledovat mírné rozdíly v jednotlivých teplotách. Samice vyvíjející se při 17 °C jsou větší až v dospělosti, což znamená, že tato nízká teplota růst významně omezuje. Při 21 °C se velikost většiny rozměrů těla samic a samců liší již u třetího instaru (L3), u všech dalších již jsou rozdíly téměř ve všech rozměrech. Při teplotě 25 °C se také začaly rozrůžňovat nymfy L3, avšak v menší míře a v menším počtu rozměrů. Teplota 25 °C je proto již pravděpodobně stresující.

Celkem při zanedbání vlivu environmentálních faktorů (situace obdobná terénním sběrům, kdy také není známa individuální historie jednotlivců) se samice zde začaly od samců lišit ve třetím instaru a až do dospělého stádia byly téměř všechny jejich rozměry významně větší než u samců. Ve dvou případech byli samci v některém rozměru průkazně větší, než samice. Tato situace však nastala pouze u instaru L1 a L2, kdy většina ostatních rozměrů nebyla pohlavím ovlivněna, lze je proto považovat za náhodné a nymfy L1 – L3 za velikostně rovnocenné, od L4 potom samice významně větší.

Zajímavostí je, že některé rozměry zůstaly nezměněny – po celou dobu vývoje se významně nelišily mezi samci a samicemi. Nejčastějším takovým rozměrem byla přední tibia, která se neliší ani u dospělců. Dalším rozměrem, který se příliš nelišil u samců a samic, byl distální článek tykadla.

5.3 Vliv environmentálních faktorů na růst samic a samců

Celkově lze měřené struktury rozdělit na tři skupiny – rozměry šířky rostra, délku distálního tykadlového článku a délku článků končetin. Ukázalo se, že šířka rostra je obecně environmentálními faktory v podstatě neovlivněna. Délka distálního tykadlového článku byla dostupností potravy i teplotou ovlivněna jen u samic.

Při sledování závislosti růstu končetin lze vysledovat několik zajímavých pravidel. Růst samic je obecně určitě významně ovlivněn dostupností potravy (horší růst za špatných potravních podmínek), což plyne i z výsledků analýzy rozdílů růstu mezi pohlavími (viz výše). Podobně teplota má významný vliv, největších rozměrů většinou jedinci dosahují ve střední teplotě (21 °C), nejmenších v nejnižší teplotě (17 °C). Vliv interakce mezi dostupností potravy a teplotou je významný jen ve třech případech, potravní režim a teplotu lze proto celkově hodnotit jako aditivní (oba faktory působí nezávisle na sobě). Růst samců je však silně závislý pouze na teplotě, kdy také největších rozměrů dosahují jedinci z teploty 21 °C, nejmenších většinou samci vyvíjející se v 17 °C.

Zajímavé je, že chodidlový článek předních nohou doroste svého maxima již u nymf pátého instaru a dále se nezvětšuje. Toto platí jak pro samce, tak samice.

5.4 Délka vývoje v závislosti na pohlaví

Rozdíl v délce vývoje mezi pohlavími nebyl průkazný v žádném treatmentu, pouze marginální při teplotě 25 °C a redukované potravě. Protože ale samice dosahují větších rozměrů než samci, je zřejmé, že musí růst rychleji. Toto potvrzují i směrnice růstových rovnic, které jsou skutečně u samic větší, než u samců.

5.5 Délka vývoje jednotlivých instarů v různých treatmentech

Nymfy všech instarů krmené každodenně se vyvíjely signifikantně rychleji než nymfy krmené obden v teplotách 21 °C a 25 °C. V teplotě 17 °C však byl vliv potravy zanedbatelný. To mohlo být způsobeno buď malým počtem dospělců v režimu s redukovanou potravou (n = 3) anebo dosažením hraniční teploty vývoje vlivem nízké teploty (17 °C) a tím již omezený vliv nedostatku potravy. Pravděpodobnější vysvětlení je to, že hlavním důvodem byl nízký počet přeživších dospělců, protože dostupnost potravy měla průkazný vliv na mortalitu v této teplotě, je nepravděpodobné, že by rychlost vývoje ovlivněna nebyla.

5.6 Vliv teploty a potravy na délku vývoje

Teplota i potrava a jejich interakce měla významný vliv na délku vývoje v jednotlivých treatmentech. Pozitivní vliv zvýšené teploty na rychlost vývoje není příliš překvapivý a plyne z obecně zrychlených metabolických dějů. Podobně vliv potravy je vcelku očekávaný – každodenní dostupnost potravy zkracuje délku vývoje. Zajímavá je průkaznost interakce mezi teplotou a potravním režimem, což by znamenalo, že dostupnost potravy ovlivňuje rychlost vývoje v různých teplotách odlišným způsobem. Zde byla průkaznost interakce způsobena především tím, že v teplotě 17 °C se jedinci krmení obden vyvíjeli podobnou rychlostí jako jedinci krmení denně. To může být způsobeno tím, že teplota 17 °C je již blízko spodní letální hranice a vývoj nymf tak není limitován dostupností potravy, ale pouze nízkou teplotou. Proti tomu však hovoří výsledky mortality, která byla při této teplotě významně ovlivněna dostupností potravy – každodenní přístup k potravě zlepšil přežívání. Bohužel, tyto analýzy jsou silně ovlivněny malým počtem jedinců, kteří

dospěli. Chování populace blízko letálních limitů by proto bylo nutné ověřit dalším experimentem s výrazně vyšším iniciálním počtem jedinců.

Neprůkazný rozdíl v délce vývoje byl také zjištěn mezi treatmenty M/FULL a H/RED - jedincům trvá vývoj stejnou dobu, pokud jsou krmeni každý den při teplotě 21 °C, nebo když se nachází v 25 °C a potravu mají k dispozici pouze obden. Z hlediska rychlosti vývoje tak může zvýšená teplota vykompenzovat nedostatek potravy a naopak zvýšení množství potravy může vykompenzovat sníženou teplotu.

5.7 Vývojová izomorfie

Z výsledků je patrné, že vývojová izomorfie je výrazně narušena nejen při analýze zde získaných dat (teploty 17, 21 a 25 °C), ale i po zahrnutí dat z pokusu Ditricha a Papáčka (2010). Potvrdit koncept vývojové izomorfie se však nepodařilo ani při zanedbání dat z nejnižší teploty. Výrazné narušení vývojové izomorfie tak může být způsobeno a) netypickým ověřováním na pěti larválních stádiích (většinou se testování provádí na vajíčku, larvě a kukle) b) nevhodným rozpětím teplot blízko vývojových limit c) tím, že vývojová izomorfie u hladinatky pobřežní opravdu neplatí. Možnost b) se přitom jeví jako málo pravděpodobná, protože vývojová izomorfie je narušena i při odstranění nejnižší teploty blízko letální hranice. Bylo by vhodné pokusit se koncept vývojové izomorfie v budoucnu ověřit ještě na dalších druzích s několika larválními instary a chybějící kuklou (Hemimetabola).

6 Závěr

V závěru je důležité odpovědět na otázky položené v úvodu:

1. Jaký vliv mají vybrané environmentální faktory (teplota a dostupnost potravy) na vývoj a růst hladinatky pobřežní?
2. Ovlivňují tyto faktory stejným způsobem samce a samice?
3. Platí u hladinatek pobřežních koncept vývojové izomorfie?

Hladinatka pobřežní *Microvelia reticulata* má zcela očekávaně mortalitu i rychlost vývoje závislou na teplotě. Poněkud překvapivě je teplota 17 °C, v mírném pásu nijak extrémní, pravděpodobně blízko minimální teplotě, ve které je hladinatka ještě schopna postembryonálního vývoje. Ze srovnatelných dat výzkumu Ditricha a Papáčka (2010) je zřejmé, že se jedincům v 19 °C dařilo dobře. Je tedy zajímavé, že rozdíl pouze 2 °C už pro jedince *M. reticulata* může být zcela zásadní. Vzhledem k přítomnosti tohoto druhu i v Norsku, kde např. v Oslu (blízko výskytu *M. reticulata*) je cca 17 – 18 °C průměrná teplota v nejteplejším měsíci – červenci (Norwegian Meteorological Institute, 2011), lze spekulovat o potenciálních rozdílech středoevropské a skandinávské populace, anebo o příznivém vlivu teplotních fluktuací (v prezentovaném experimentu byla teplota konstantní). Nejlépe se jedincům dařilo v teplotě 21 °C, teplota 25 °C byla pro jedince *M. reticulata* již stresující.

Vliv potravy byl průkazný pouze v teplotě 17 °C, kdy se lépe dařilo jedincům krmeným každodenně. Mortalita v 25 °C a 21 °C nebyla průkazně závislá na potravě. Délka vývoje byla ovlivněna dostupností potravy. V teplotě 21 °C a 25 °C se rychleji vyvíjeli jedinci krmeni každodenně. V 17 °C však toto pravidlo neplatilo.

Potrava měla vliv především na samice, které při každodenní dostupnosti potravy rostly lépe, než při potravě dostupné pouze obden. Růst samců dostupnost potravy nijak neovlivnila. Při vývoji hladinatky *M. reticulata* neplatí koncept vývojové izomorfie, případně může být její narušení způsobeno rozpětím teplot blízko vývojových limit.

7 Seznam literatury

- Albert A. M., 1982: Deviations from Dyar's rule in Lithobiidae. *Zool.*, Lond. 216: 21 – 36 s.
- Andersen N. M., 1982: The Semiaquatic Bugs (Hemiptera, Gerromorpha). Phylogeny, Adaptations, Biogeography and Classification. *Entomograph*, 3: 455 s.
- Andersen N. M., 1996: Heteroptera Gerromorpha, Semiaquatic Bugs. In: Nilsson N. A. (Ed.): *Aquatic Insects Of North Europe – A taxonomic Handbook*. Apollo Books, Stenstrup, Denmark: 77 – 90 s.
- Aukema B. a Rieger C., 1995: Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region, Volume 1 : Enicocephalomorpha, Dipsocoromorpha, Nepomorpha, Gerromorpha and Leptopodomorpha. Netherlands Entomological Society, The Netherlands.
- Binnington K. C., 1993: Ultrastructure of the attachment of *Serratia entomophila* to scarab larval cuticle and a review of nomenclature for insect epicuticular layers. *International Journal of Insect Morphology and Embryology*. 22 (2 – 4): 145 – 155 s.
- Bohoněk K., 1987: Životní cyklus a některé morfometrické charakteristiky populace *Corixa punctata* Ill. (Heteroptera, Corixidae) v Českobudějovické pánvi. Diplomová práce, Pedagogická fakulta v Českých Budějovicích. 71 s.
- Campbell N. A., Reece J. B., 2008: *Biologie*. Computer Press, a.s., 1338 s.
- Damgaard J., 2008: Phylogeny of the semiaquatic bugs (Hemiptera-Heteroptera, Gerromorpha). *Insect Systematics & Evolution*, 39: 431 – 460 s.

- Ditrich T. a Papáček M., 2008: Neobvyklá životní strategie u semiakvatických ploštic: bionomie *Velia caprai Tamanini* 1947. In: Bryja J., Nedvěd O., Sedláček F. & Zukal J. (Eds): Zoologické dny České Budějovice 2008. Sborník abstraktů z konference 14. – 15. února 2008. (In Czech).
- Ditrich T. a Papáček M., 2009c: A question of voltinism of *Microvelia reticulata* (Veliidae) and *Mesovelia furcata* (Mesoveliidae) (Heteroptera: Gerromorpha) in Central Europe. In SIEEC 21 (ed. by T. Soldán, M. Papáček a J. Boháč), pp. 20 – 23. University of South Bohemia, České Budějovice, 96 pp.
- Ditrich T., Papáček M., 2010: Effect of population density on the development of *Mesovelia furcata* (Mesoveliidae), *Microvelia reticulata* and *Velia caprai* (Veliidae) (Heteroptera: Gerromorpha). *European Journal of Entomology*, 107: 579 – 587 s.
- Dvořáková J., 1985: Morfometrická analýza – využití v praktickém cvičení na gymnáziu; aplikace v základním výzkumu. Diplomová práce, Pedagogická fakulta v Českých Budějovicích. 100 s.
- Enders F., 1976: Size, food-finding, and Dyar's constant. *Envir. Ent.* 5: 1 – 10 s.
- Freeman J. A., 1990: Molt increment, molt cycle duration, and tissue growth in *Palaemonetes pugio* Holthuis larvae. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 143: 47 – 71 s.
- Gillooly J. F., Charnov E. L., West G. B., Savage V. M. a Brown J. H., 2002: Effects of size and temperature on developmental time. *Nature*, 417 (6884): 70-73 s.
- Gillott C., 1995: *Entomology*, 2. vydání. New York, Plenum press, 798 s.
- Gullan P. J., Cranston P. S., 2010: *The insects an outline of entomology*, 4. vydání, USA: Wiley-blackwell, 584 s.
- Hadley D., 2012: About. com, Insects: Angel Insects, Order Zoraptera [online] [cit. 2012-03-09]. Dostupné z: <http://insects.about.com/od/flyinginsects/p/Angel-Insects-Order-Zoraptera.htm>

- Hadley N. F., 1986: The arthropod cuticle. *Scientific American*. 255 (1): 98 – 106 s.
- Hausírková Z., 1986: Životní cyklus a morfometrická charakteristika bodule obecné (*Ilyocoris cimicoides* L.), (Heteroptera: Naucoridae). Diplomová práce, Pedagogická fakulta v Českých Budějovicích. 48 s.
- Hely P. C., Pasfield G. a Gellatley J. G., 1982: *Insect Pests of Fruit and Vegetables in NSW*. Intaka Press, Melbourne.
- Hepburn H. R., 1985: Structure of the integument. In: *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*, vol. 3, Integument, Respiration and Circulation (eds. G. A. Kerkut a L. I. Gilbert), pp. 1 – 58. Pergamon Press, Oxford.
- Hoffmann C. H., 1932A: The biology of three North American species of *Mesovelia* (Hemiptera – Mesoveliidae). *Can. Ent.* 64:88 – 95, 113 – 120, 126 – 134.
- Hudec K., Kolibáč J., Laštůvka Z., Peňáz M. a kol., 2007: *Příroda České Republiky Průvodce faunou*. Praha: Academia, 440 s.
- Hutchinson J. M. C., McNamara J. M., Houston A. I., Vollrath F., 1997: Dyar's Rule and the Investment Principle: optimal moulting strategies if feeding rate is size-dependent and growth is discontinuous. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, 352: 113 – 118 s.
- Huxley J. S. a Teissier G., 1936: Terminology of Relative Growth. *Nature*. 137: 780 – 781 s.
- Cheng L. a Fernando C. H., 1971: Life history and biology of the riffle bug. *Rhagovelia obesa* Uhler in southern Ontario. *Can. J. Zool.* 49: 435 – 442 s.
- Jandová L., 2002: Vývoj a životní cyklus hladinatky *Velia caprai* (Insecta, Heteroptera: Veliidae) v Novohradských horách. Diplomová práce, Pedagogická fakulta Jihočeské univerzity, České Budějovice. 80 s + 14 příloh.
- Jarošík V., Honěk A. a Dixon A. F. G., 2002: Developmental Rate Isomorphy in Insects and Mites. *American Naturalist*, 160: 497-510 s.

- Jarošík V., Kratochvíl L., Honěk A. a Dixon F. G., 2004: A general rule for the dependence of developmental rate on temperature in ectothermic animals. Proc. R. Soc. Lond. B (Suppl.), 271: 219-221 s.
- Johnson, W. T. a Lyon, H. H., 1991: Insects that Feed on Trees and Shrubs, 2. vydání. Comstock Publishing Associates of Cornell University Press, Ithaca.
- Klingenberg C. P., Zimmermann, M., 1992: Dyar's rule and multivariate allometric growth in nine species of waterstriders (Heteroptera: Gerridae). The Zoological Society of London, 227: 453-464 s.
- Kuang X.-J., Parajulee M. N., Shi P.-J, Ge F. a Xue F. - S., 2011: Testing the rate isomorphy hypothesis using five statistical methods. Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, 1-8 s.
- Meusemann K., von Reumont B. M., Simon S., Roeding F., Strauss S., Kuck P., Ebersberger I., Walz M., Pass G., Breuers S., Achter V., von Haeseler A., Burmester T., Hadrys H., Wägele J. W. a Misof B., 2010: A phylogenomic approach to resolve the arthropod tree of life. Molecular biology and evolution, 27 (11): 2451 – 2464 s.
- Namazawa K. a Kobayashi S., 1985: Predatory Characteristics of *Microvelia reticulata* Burmeister (Hemiptera, Veliidae) and Its Seasonal Prevalence in Paddy Fields. Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology, 29: 210 – 215 s.
- Norwegian Meteorological Institute. eKlima [online]. 2011 [cit. 2011-10-12]. Dostupné z www: <http://eklima.met.no/>
- Ohba SY, Huynh T.T.T, Kawada H., Le L. L., Ngoc H. T., Hoang S.L., Higa Y., Takagi M., 2011: Heteropteran insects as mosquito predators in water jars in southern Vietnam. Journal of Vector Ecology, 36 (1), 170-174 s.
- Ondrová M., 1987: Variabilita populace a alometrický růst *Micronecta minutissima** L. (Heteroptera, Corixidae). Diplomová práce, Pedagogická fakulta v Českých budějovicích. 73 s. * (ve skutečnosti jde o druh *Micronecta scholtzi*).

- Pechlát J., 2005: Mšicosaví [online]. [cit. 2012-03-09]. Dostupné z: <http://www.hmyz.net/19msicosavi.htm>
- Resh V. H. a Cardé R. T., 2009: Encyclopedia of insects, 2. vydání. Amsterdam: Elsevier/Academic press. 1132 s.
- Sedlák E., 2003: Zoologie bezobratlých, 2. přepracované vydání. Skriptum. Přírodovědecká fakulta Masarykovy univerzity. Brno. 336 s.
- Sehnal F., 1985: Growth and life cycles. In Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology 2: 1-86 s. Kerkut G. A. a Gilbert L. I. (Eds). Oxford: Pergamon Press.
- Simandl M., 2006: Životní cyklus a růst bruslařky obecné *Gerris lacustris* (Linné, 1758) (Heteroptera: Gerromorpha: Gerridae). Diplomová práce, Pedagogická fakulta Jihočeské univerzity, České Budějovice, 91 s. + 16 s. příloh.
- Sládeček F., 1958: Rozmnožování a vývoj živočichů. Československá akademie věd. Praha. 315 s.
- Sládeček F., 1986: Rozmnožování a vývoj živočichů. Praha. Academia. 478 s.
- Sojack B. R., 1995: Chapter 13: Most Instars in University of Florida Book of Insect Records. Department of Entomology a Nematology. University of Florida, Gainesville.
- Solow A. R. a Faber D. B., 1995: A test of przibrans rule. Journal of zoology, 237 (1): 159 – 161 s.
- Spence J. R. a Andersen N. M., 1994: Biology of Water Striders – Interactions between Systematics and Ecology. Annual Review of Entomology, 39: 101 – 128 s.
- Sprague I. B., 1956: The biology and morphology of *Hydrometra martini* Kirkaldy. Kans. Univ. Sci. Bull. 38: 579 – 693.
- Taylor R. L., 1931: On „Dyar’s rule“ and its application to sawfly larvae. Annals of the Entomological Society of America, 24 (3): 451 – 466 s.

- Torre-Bueno J. R. de la, 1917: Life history of the northeren *Microvelia*, *Microvelia borealis*. Ent. News, 28: 354 – 359.
- Tříška K., 1989: Životní cyklus a růstové charakteristiky jedinců 1. a 2. generace klešťanky *Cymatia coeloptrata* (Fabricius, 1776); (Heteroptera: Corixidae) v Českobudějovické pánvi. Diplomová práce, Pedagogická fakulta v Českých Budějovicích. 75 s. + 44 s. příloh.
- Tůma L., 2006: Životní cyklus a růst klešťanky obecné *Sigara falleni* (Fieber, 1848) (Heteroptera: Nepomorpha: Corixidae). Diplomová práce, Pedagogická fakulta Jihočeské univerzity, České Budějovice. 84 s. + 9 příloh.
- Zimmermann M., 1984: Population-Structure, Life-Cycle and Habitat of the Pondweed Bug *Mesovelia-Furcata* (Hemiptera, Mesoveliidae). Revue Suisse de Zoologie, 91: 1017 – 1035 s.

8 Seznam příloh

Příloha č. 1: Přehled údajů o 1 jedinci zaznamenaném v tabulce.

Příloha č. 2: Abstrakt z konference ČSPE (Česká společnost pro ekologii) 2011, Kostelec nad Černými lesy 21. – 23. října 2011.

Příloha č. 3 (elektronická): Kontingenční tabulky pro průměr, resp. směrodatnou odchylku a další popisné statistiky jednotlivých rozměrů u instarů v rámci různých treatmentů.

Příloha č. 1: Přehled údajů o 1 jedinci zaznamenaném v tabulce.

HF-18	L1		L2		L3		L4		L5		AD	
	L	R	L	R	L	R	L	R	L	R	L	R
rw1	64		68		76		90		92		111	
rw2	54		55		58		72		66		83	
rw3	53		57		60		69		65		68	
ant	161	162	179	178	196	194	221	226	250	250	267	263
ff	128	127	165	157	205	201	233	238	297	305	401	394
ft	120	124	127	127	155	160	197	194	239	241	263	265
fts	108	110	121	117	137	139	155	160	181	181	181	181
mf	147	147	177	182	226	218	285	289	323	319	429	430
mt	143	144	157	161	182	178	243	424	277	272	328	327
hf	159	140	172	187	220	226	285	272	326	326	445	443
ht	194	186	225	217	255	257	322	328	392	395	451	457

vysvětlivky: HF-18 – popis jedince, HF = jedinec chovaný v teplotě 25 °C a krmený každodenně (high full), L = levá strana (left), R = pravá strana (right), L1 – L5 = svlečka 1. až 5. stádia, AD = dospělec (adult)

rw1 = šířka 1. článku bodce (rostra)

rw2 = šířka 2. článku bodce (rostra)

rw3 = šířka 3. článku bodce (rostra)

ant = délka posledního článku tykadla (antenna)

ff = délka předního stehna (front femur)

ft = délka přední holeně (front tibia)

fts = délka předního chodidlového článku (front tarsus)

mf = délka středního stehna (medium femur)

mt = délka střední holeně (medium tibia)

hf = délka zadního stehna (hind femur)

ht = délka zadní holeně (hind tibia)

Příloha č. 2: Abstrakt z konference ČSPE (Česká společnost pro ekologii) 2011,
Kostelec nad Černými lesy 21. – 23. října 2011.



Ekologie 2011



3. konference České společnosti pro ekologii

Program a sborník abstraktů



**21. – 23. října 2011
Kostelec nad Černými lesy**

Vývoj hladinatky pobřežní (*Microvelia reticulata*) v různých teplotních a potravních podmínkách
PAULOVÁ LUCIE, DITRICH TOMÁŠ

*katedra biologie Pedagogická fakulta Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích Jeronýmova 10 371 15
České Budějovice
lucik007@centrum.cz, ditom@pf.jcu.cz*

Cílem výzkumu bylo popsat délku vývoje hladinatky *Microvelia reticulata* (Heteroptera: Gerromorpha) v závislosti na teplotě a dostupnosti potravy. Vedlejším cílem bylo porovnat získaná data s konceptem vývojové izomorfie. Podle tohoto konceptu je poměrná délka vývoje v jednotlivých vývojových stádiích konstantní, nezávisle na teplotě (tedy celkové délce vývoje). Při výzkumu bylo použito faktoriální uspořádání pokusu s teplotami 17°C, 21°C, 25°C a dostupnou potravou každý den / obden. Studovaní jedinci byli chováni jednotlivě, což umožnilo přesně sledovat historii svlékání každého jedince. Z výsledků vyplývá závislost délky larválního vývoje na teplotě i dostupnosti potravy, přičemž délka vývoje ve 25°C resp. 21°C a každodenní potravě trvala 16,3 resp. 21,4 dne. Snížení dostupnosti potravy prodloužilo larvální vývoj o cca 4 dny v obou případech. Teplota 17°C znamenala značné prodloužení vývoje až na cca 54 dní a potlačení rozdílu délky vývoje mezi potravními úrovněmi. O nepříznivosti této teploty svědčí i vysoká mortalita 62,5% (proti 5% a 10% v ostatních teplotních hladinách). Vliv dostupnosti potravy na přežívání byl významný jen v teplotě 17°C, kdy lépe přežívali každodenně krmení jedinci. Nelineární trend závislosti délky vývoje na teplotě potvrzují i další srovnatelná dostupná data týkající se této ploštice. Podle získaných dat se na studovaném druhu nepodařilo ověřit koncept vývojové izomorfie. Studie byla podpořena grantem GAČR P505/10/0096.