

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**

**Přírodovědecká fakulta**

Diplomová práce

**Fenotypová plasticita vybraných druhů vodního  
hmyzu**

**Bc. Pavla Šalandová**

**školitel: doc. Ing. MgA. David Boukal, Ph.D.**

**rok vypracování: 2014**

Šalandová, P., 2014: Fenotypová plasticita vybraných druhů vodního hmyzu. [Phenotypic plasticity of selected species of aquatic insects, Mgr. Thesis, in Czech.] – 63 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

**Annotation:**

Phenotypic plasticity is the ability of the single genotype to produce multiple phenotypes in response to environmental conditions. There are many factors affecting phenotypic plasticity. The aim of this thesis is to summarize the current knowledge of phenotypic plasticity of aquatic insects with emphasis on the role of temperature and food availability. The review is complemented by a laboratory experiments designed to investigate the effect of temperature and food availability on growth and development rate of diving beetle *Acilius canaliculatus* (Coleoptera: Dytiscidae). The results are discussed in the light of the ecological concepts of temperature-size rule and developmental isomorphy.

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracovala 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 elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejich 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 výsledku 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 Českých Budějovicích 25. 4. 2015

Pavla Šalandová

.....

#### Poděkování:

Děkuji mému školiteli Davidu Boukalovi za vedení mé diplomové práce. Poděkování patří všem, kteří mi pomáhali po dobu trvání experimentu, jmenovitě Lence Kadlecové, Vandě Rádkové, Vojtovi Kolářovi a Mírovi Peroutkovi, bez jejichž přispění by nikdy nebylo vygenerováno takové množství dat. Velký dík patří Petrovi Šmilauerovi za jeho konzultace ohledně statistického zhodnocení dat, které mi vždy dodali na optimismu. Dík patří také Tomáši Ditrichovi za trpělivost během odpoledne stráveného nad statistikou a Janu Sychrovi za příjemnou diskusi nad mými výsledky. Je mi potěšením poděkovat Michalu Šorfovi za cenné přátelství a podporu a za všechny rady (týkající se nejen hydrobiologie). Nedokážu vyjádřit, jak moc jsem vděčná Pavlu Dudovi za jeho obětavost, pochopení a láskyplnou podporu. Zároveň děkuji za nedocenitelnou pomoc při úpravě textu a diskuzi nad fenoménem fenotypové plasticity. V neposlední řadě děkuji mé rodině, která mě vždy podporovala, poskytla mi vše, co jsem si jen kdy mohla přát a umožnila mi studovat.

## Cíle práce:

1. Provést literární rešerši a kritické zhodnocení publikovaných údajů o fenotypové plasticitě vodního hmyzu.
2. Na základě laboratorních pokusů s larvami vybraného druhu vyhodnotit míru fenotypové plasticity včetně vlivu teploty.

# Obsah

<b>1. Úvod</b>	1
<b>2. Rešerše</b>	2
2.1. Vodní hmyz jako modelová skupina pro výzkum fenotypové plasticity	2
2.2. Fenotypová plasticita: základní koncepty a pojmy	4
2.2.1. Mechanismy fenotypové plasticity	5
2.2.2. Klasifikace fenotypové plasticity	6
2.2.3. Vizualizace fenotypové plasticity	7
2.2.4. Shrnutí základních informací o fenotypové plasticitě	9
2.3. Fenotypová plasticita hmyzu: přehled vnějších faktorů	10
2.4. Vliv teploty a potravních zdrojů na růst a vývoj hmyzu	11
2.4.1. Vliv teploty a koncepce teplotního okna	12
2.4.2. Koncepce denních stupňů	15
2.4.3. Vývojová izomorfie	16
2.4.4. Teplotně podmíněná velikost těla ( <i>temperature-size rule</i> )	18
2.4.5. Vliv kvality a množství potravy	20
2.5. Shrnutí a případové studie na vodním hmyzu	22
<b>3. Experimentální část</b>	25
3.1. Cíle experimentu	25
3.2. Metodika	25
3.2.1. Modelové organismy	25
3.2.2. Příprava a průběh experimentu	26
3.2.3. Zpracování získaného materiálu	28
3.2.4. Statistické zpracování dat	28
3.3. Výsledky	30
3.3.1. Mortalita	30
3.3.2. Délka vývoje	32
3.3.3. Hmotnost dospělců	36
3.3.4. Poměr pohlaví	37
3.3.5. Morfometrie	37

<b>4. Diskuze</b>	43
<b>5. Závěr</b>	48
<b>6. Použitá literatura</b>	49
<b>7. Příloha</b>	55

# 1. ÚVOD

Růst a vývoj živočichů může být ovlivněn řadou vnějších i vnitřních faktorů. Hmyz, jehož vývoj je definován jasně oddělenými životními stádii, umožňuje studovat jednotlivá stadia zvlášť, sledovat rychlost vývoje, velikost těla a zjišťovat jakými způsoby jedinci reagují na změny teploty, přítomnost predátora a mnohé další vlivy prostředí. Výsledky těchto studií pomáhají lépe porozumět vztahům v přírodě a předvídat možné dopady globálních klimatických změn (Dixon *et al.* 2009).

V rešeršní části mé diplomové práce se nejprve zaměřuji na téma fenotypové plasticity obecně a možné řídicí faktory u vybrané modelové skupiny – hmyzu. Podrobněji se přitom zabývám zejména vlivem potravy a teploty, které patří k nejdůležitějším faktorům ovlivňujícím růst i vývoj hmyzu a dalších ektotermních živočichů. V další části rešerše uvádím případové studie, které se týkají vodního hmyzu a jeho reakcemi na teplotu okolí a množství potravy. Rešerše je doplněna o experimentální část, ve které se zabývám vlivem teploty a potravního režimu na růst a vývoj potápníka *Acilius canaliculatus* (Coleoptera: Dytiscidae).

## 2. REŠERŠE

### 2.1. Vodní hmyz jako modelová skupina pro výzkum fenotypové plasticity

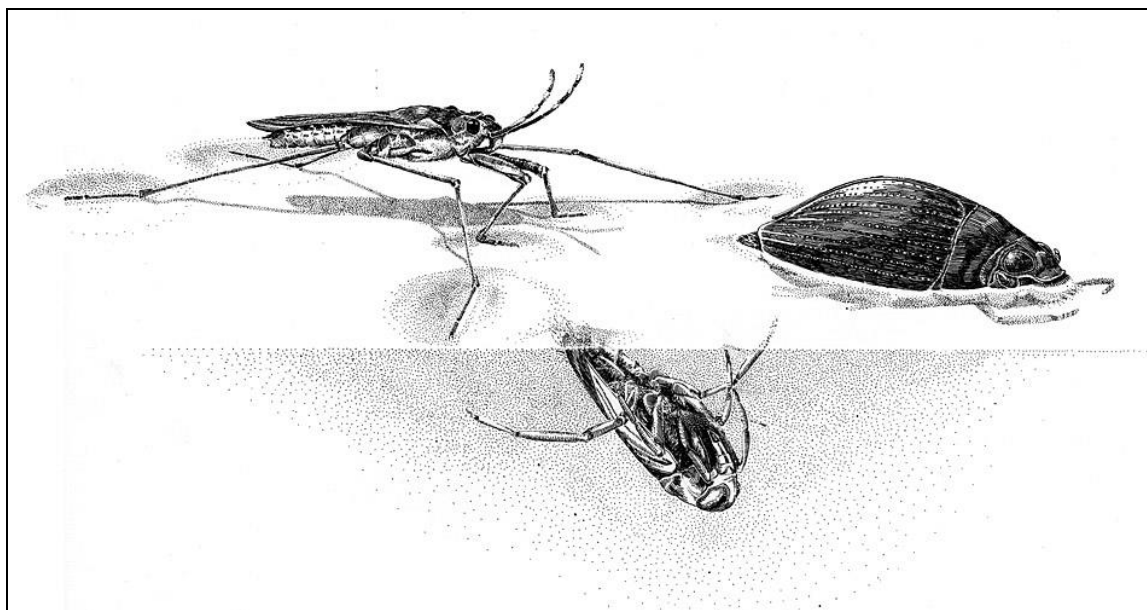
Vodní ekosystémy, především menší stojaté vody, představují jasně ohraničené prostředí. Jeho obyvatelé jsou zpravidla dobře izolovaní od změn probíhajících v okolním prostředí. To umožňuje poměrně snadno studovat dynamiku a vlastnosti těchto společenstev. Vodní hmyz menších stojatých vod může dosahovat vysokých populačních hustot a tvoří přechod mezi primárními producenty a rybami coby vrcholovými predátory ve sladkovodních potravních sítích (Brönmark & Hansson 2005). Pokud hmyz obývá prostředí, kde ryby nejsou přítomny, zastává často roli vrcholového predátora. Ať tak či onak, hraje hmyz důležitou roli ve vodních ekosystémech.

Výzkum vodního prostředí a jeho obyvatel nám může pomoci předvídat budoucí změny či posuny ve složení společenstev v důsledku změn klimatu (Sweeney & Vannote, 1978). Studium vodního hmyzu v laboratorních podmínkách umožňuje zjistit mnohé o jeho reakcích na vlivy okolního prostředí, například teploty, přísunu kyslíku nebo množství potravy. Řada prací týkajících se vodního hmyzu má i praktické využití. Například studium vlivu teploty na životní cyklus komárů má vysoký potenciál pro včasné načasování zásahů proti jejich přemnožení (Bayoh & Lindsay 2004).

Odhaduje se, že na světě žije celkem 45 000 druhů vodního hmyzu (Brönmark & Hansson 2005). Pod pojmem vodní hmyz rozumíme nejen hmyz, který žije ve vlastním vodním sloupci, ale i hmyz obývající vodní hladinu, například bruslařky (obr. 1). Nadto většina vodního hmyzu (vážky, jepice, pošvatky, dvoukřídlí či chrostíci) tráví život ve vodě pouze do té doby, než dosáhne dospělosti (Rozkošný 1980, Brönmark & Hansson 2005).

V průběhu životního cyklu se zásadně mění morfologie hmyzího těla, zejména u holometabolních skupin (Brönmark & Hansson 2005). Konečná velikost dospělců je dána především množstvím nashromážděné energie během larválního vývoje. Jak se larva hmyzu živí, její tělo roste. Protože je ale růst těla omezen pevným chitinovým exoskeletem (Parker & Johnston 2006), musí se v průběhu vývoje larva několikrát svlékat, díky čemuž můžeme její růst rekonstruovat z jednotlivých exuvií (svlečených kutikul) konkrétních stádií (Frouz *et al.* 2002).





Obrázek 1: Příklady využití různých nik vodním hmyzem (bruslařka, vřnák, znakoplavka). © Marlin Peterson

Za modelový organismus v praktické části mé diplomové práce byl zvolen potápník *Acilius canaliculatus* (Coleoptera: Dytiscidae, viz Přílohy, obr. 23). Potápníci jsou nejpočetnější čeledí našich vodních brouků (Boukal *et al.* 2007). Jak larvy, tak dospělci jsou draví a živí se různými drobnými bezobratlými; velké druhy brouků se mohou živit i obojživelníky a rybami. Larvy i dospělci mají dokonale vyvinuté ústní ústrojí kousacího typu. Mohutná kusadla larev jsou opatřena hlubokým kanálkem či žlábkem umožňujícím mimotělní trávení. Larvy potápníků pomocí těchto kanálků injikují trávicí enzymy do kořisti a stejnými kanálky pak natrávenou potravu nasávají. Larvy potápníků procházejí před zakuklením třemi instary, viz Přílohy, obr. 24 (Rozkošný 1980). Dospělci se vyznačují silně sklerotizovaným a kompaktním tělem a více či méně výraznou pohlavní dvojtvárností. Samci druhu *A. canaliculatus* mají výrazně modifikované přední a střední nohy, přičemž přední chodidla jsou rozšířena a nesou přísavky, kterými se při páření přichycují na samice. Samice se naopak vyznačují výrazným rýhováním krovek, u kterého se předpokládá, že znesnadňuje přichycení samce na samici během páření, čímž si samice zajišťuje výběr kvalitního partnera (Bergsten & Miller 2007). Tato pohlavní dvojtvárnost dospělců (viz Přílohy, obr. 7) tak může mít vliv i na rozdílný vývoj larev obou pohlaví. V literatuře existuje o tomto fenoménu jen málo informací, proto se v praktické části mé práce zabývám mimo jiné i těmito morfologickými rozdíly.

## 2.2. Fenotypová plasticita: základní koncepty a pojmy

Geneticky identičtí jedinci, kteří se vyvíjejí v odlišných podmínkách, se mohou v mnoha charakteristikách lišit (Stearns 1989). Charakteristikami zde rozumíme morfologii, chování či detaily životního cyklu. Příkladů fenotypové plasticity existuje v přírodě nepřeberné množství. Mezi důsledky fenotypové plasticity patří např. kasty u sociálního hmyzu, okřídlená stádia u mravenců a mšic, alternativní reprodukční strategie u lejnožroutů nebo environmentálně určené pohlaví u plazů (Fusco & Minelli 2010, Simpson *et al.* 2011).

Už na začátku 19. století se problematikou fenotypové plasticity zabýval německý biolog August Weismann, zakladatel neodarwinismu, který studoval sezónní dimorfismus u motýlů (Stearns 1989). Jeho žák, Richard Woltereck, se zabýval fenotypovou plasticitou u perlooček, známou též jako cyklomorfóza (Sarkar 1999, Simpson 2011, Peirson 2012). Zjistil, že perloočky mění svou morfologii v závislosti na prostředí (viz Přílohy, obr. 20 a 21). Za určitých podmínek perloočky vytvářejí na hlavě dlouhé výběžky (tzv. přílby) a zároveň se u nich prodlužuje skořápečný hrot (tzv. spina). Tento objev jej přivedl ke zformulování konceptu reakčních norem (David *et al.* 2004) (podrobněji popsáno v kapitole 2.3.), prostřednictvím kterých lze znázornit celkový rozsah možných fenotypů, které jeden genotyp produkuje v různých prostředích (Woltereck 1909 in Peirson 2012).

Bohatá literatura o fenotypové plasticitě ukazuje, o jak široké téma se jedná a jak nejednotná je vědecká obec, pokud jde o chápání tohoto fenoménu. Většinou se o ní mluví jako o reakci či odpovědi na vnější prostředí (Nylin & Gotthard 1998, Whitman & Agrawal 2009) a takto je chápána i v mé práci. V literatuře se totiž objevuje celá řada definic fenotypové plasticity, a byť zní na první pohled všechny velmi podobně, mohou se lišit v drobných, avšak podstatných detailech.

Mnozí ekologové definují fenotypovou plasticitu jednoduše jako **senzitivitu znaku vůči prostředí**, popřípadě jako **jakoukoli změnu charakteristik organismu, která se objeví jako odpověď na signál z prostředí** (Schlichting & Smith 2002). Tyto definice jsou ale příliš vágní a obecné. Fusco & Minelli (2010) chápou fenotypovou plasticitu jako **schopnost přepínat mezi alternativními fenotypy v reakci na podněty z prostředí**. Tato definice naznačuje, že se jedná o diskrétní fenotypy – tzv. polyfénismus a do jisté míry tak potlačuje možnost, že fenotypová odezva na podněty prostředí, např. měnící se teplotu, může být zcela pozvolná a spojitá. Nejčastější definice fenotypové plasticity, uváděná v mnoha modifikacích, říká, že **fenotypová plasticita je schopnost jednoho genotypu produkovat**

**různé fenotypy v závislosti na podmínkách prostředí** (Agrawal 2001). Pro účely této práce budu dále pracovat právě s touto definicí.

Fenotypová plasticita může mít dopad nejen na samotné jedince, ale i na jejich interakce s okolím. Předpokládá se, že více plastické organismy jsou schopné s větší pravděpodobností přežít disturbance a vyhnout se extinkci (Schlichting & Smith 2002). Z hlediska mezidruhových interakcí může fenotypová plasticita předejít kompetičnímu vyloučení. Fenotypová plasticita je proto i v současnosti intenzivně studovaný fenomén. Velká pozornost je věnována především organismům s komplexním životním cyklem (Fusco & Minelli 2010). Komplexní životní cyklus označuje životní historii, která zahrnuje náhlé ontogenetické změny morfologie (např. metamorfózu), změny ve fyziologii, chování nebo biotopu (např. přechod z vody na souš; Wilbur 1980). Mezi jinými této definici odpovídají mnozí obojživelníci a hmyz, kterým se zabývám ve své práci.

### **2.2.1. Mechanismy fenotypové plasticity**

Ke změně fenotypu může u jedince dojít buď během embryonálního vývoje (například teplotně podmíněné určení pohlaví u plazů; Crews 2003) nebo i v pozdějších fázích vývoje (například vývoj okřídlených stádií sarančat v důsledku zvýšení populační hustoty; Applebaum & Heifetz 1999). V postembryonálním vývoji se mění znaky jako velikost těla nebo detaily morfologie (např. délka zadečkových štětů, různé tělní trny nebo velikost křídel; Elliott 1987, Dmitriew & Rowe 2005, Jannot 2009, Flenner *et al.* 2009).

Pokud předpokládáme, že ke změně fenotypu dochází v důsledku změn vnějšího prostředí, musí být organismus schopen takové změny prostředí zaznamenat. Ve vodním prostředí hrají kromě zraku velkou roli zejména chemické a mechanické podněty (Åbjörnsson *et al.* 1997, Rebera *et al.* 2004, Brönmark & Hansson 2005). Podněty, které organismus z prostředí přijímá, mohou buď přímo narušovat homeostázi organismu (často teplota, toxiny, pH) nebo fungovat jako zdroj informace o nastávající změně prostředí, na níž organismus reaguje (Fusco & Minelli 2010). Například sezónní změna fenotypu může být reakcí na přicházející chladné období, změna fenotypu je ale indukována změnou fotoperiody, ne teploty (Nijhout 2003). Změna fenotypu v důsledku podnětu, který informuje o budoucí změně prostředí, je obvykle považována za adaptivní (Nijhout 2003, Whitman & Agrawal 2009).

### 2.2.2. Klasifikace fenotypové plasticity

Fenotypovou plasticitu lze klasifikovat mnoha způsoby: například podle faktorů, které ji ovlivňují (teplota, živiny, fotoperioda atd.; viz kapitola 2.3.) nebo podle způsobu, jakým se projevuje (morfologie, chování, životní cyklus atd.) (Blanckenhorn 2009). Fenotypová plasticita může být vratná (reversibilní) nebo nevratná (ireversibilní) (Ghalambor *et al.* 2007, Whitman & Agrawal, 2009, Simpson *et al.* 2011).

Podle typu odpovědi rozlišujeme fenotypovou modulaci a vývojovou konverzi (Whitman & Agrawal 2009). Fenotypová modulace je spojená zejména s vlivem vnějších podmínek na růst a vývoj, tyto znaky jsou ovlivňovány kontinuálně. U hmyzu však často pozorujeme i vznik diskrétních fenotypů, které se mohou zásadně lišit jak morfologií, tak životní historií (například kasty u eusociálního hmyzu). Tento druh fenotypové plasticity nazýváme vývojovou konverzí, jde většinou o reakci na specifický podnět z prostředí, který spouští přepnutí vývojového programu (Stearns 1989). Vývojová konverze bývá často označovaná jako polyfénismus, tedy situace, kdy jeden genotyp produkuje dva nebo více diskrétních fenotypů (Stearns 1989). Z hlediska evoluční ekologie můžeme fenotypovou plasticitu dělit na adaptivní a neadaptivní (Ghalambor *et al.* 2007). Schopnost být fenotypově plastický je sama o sobě kvantitativní znak, který podléhá přírodní selekci (de Jong 2005). Zcela jiná otázka je, zda fenotypová plasticita může urychlovat evoluci, zda může vyvolat vznik nového znaku a tak zvýšit taxonomickou diverzitu (Fusco & Minelli 2010). Soudí se, že fenotypová plasticita by mohla usnadňovat speciaci například skrze rozdělení nik mezi populacemi. Pro tuto hypotézu však stále chybí podpora modelových i empirických studií a tak role fenotypové plasticity jakožto jednoho z hlavních mechanismů vedoucích k evolučním změnám zůstává sporná (de Jong 2005).

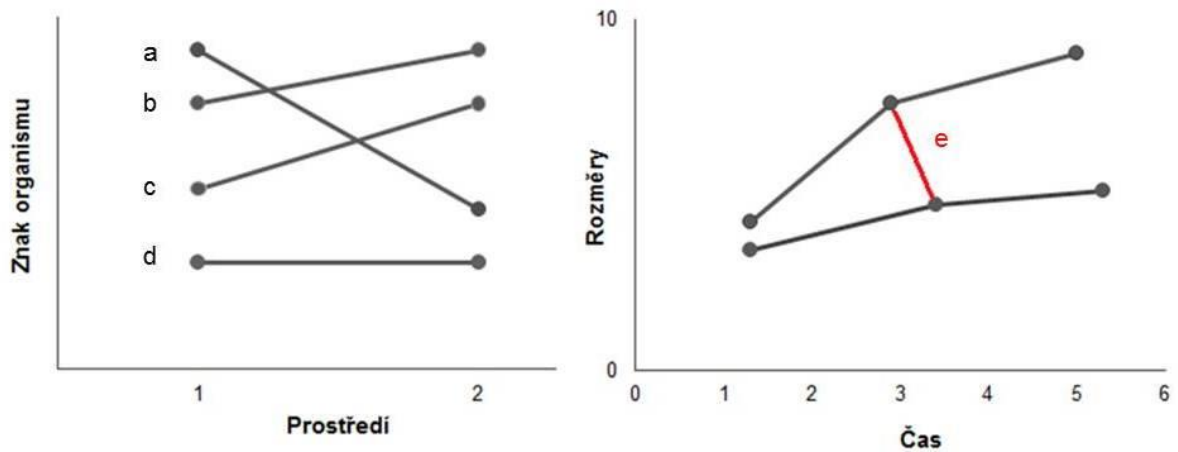
Aby byla adaptivní, musí fenotypová plasticita splnit několik podmínek: 1) vyskytovat se v heterogenním prostředí (Fusco & Minelli 2010), 2) být dědičná, 3) přinášet nositeli v daném prostředí vyšší biologickou zdatnost (*fitness*) a 4) měla by nositele něco stát, tj. mělo by docházet ke směně (*trade-off*) s jinými znaky důležitými pro *fitness*. V případě, že by fenotypová plasticita byla „zdarma“, je teoreticky možné, že by se všechny organismy perfektně přizpůsobily všem prostředím současně (Blanckenhorn 2009). Příkladem odpovídajících *trade-offs* je například studie Flennera *et al.* (2009) popisující reakci larev vážky *Leucorrhinia dubia* na přítomnost rybích predátorů. Larvy, které se vyvíjely v přítomnosti predátora, měly delší laterální zadečkové trny než larvy chované bez rizika

predace, na druhou stranu však měly tenčí kutikulu. To naznačuje, že larvy jsou omezeny celkovým množstvím zdrojů, které mohou investovat do svého exoskeletu. Záleží tak na konkrétním prostředí, jak bude toto množství rozděleno mezi jednotlivé části těla. Delší trny snižují riziko predace, ale celkově tenčí kutikula může znamenat nestabilitu celého exoskeletu. Jiný klasický *trade-off* spojený s plastickou odpovědí larev hmyzu na riziko predace popsali Peckarsky *et al.* (1993): u larev jepice *Baetis bicaudatus* čelících zvýšenému riziku predace dochází ke snížení aktivity, které snižuje riziko predace avšak za cenu zpomalení vývoje. Určit, zda je pozorovaný případ fenotypové plasticity adaptivní, je však v praxi velmi obtížné (Blanckenhorn 2009).

### 2.2.3. Vizualizace fenotypové plasticity

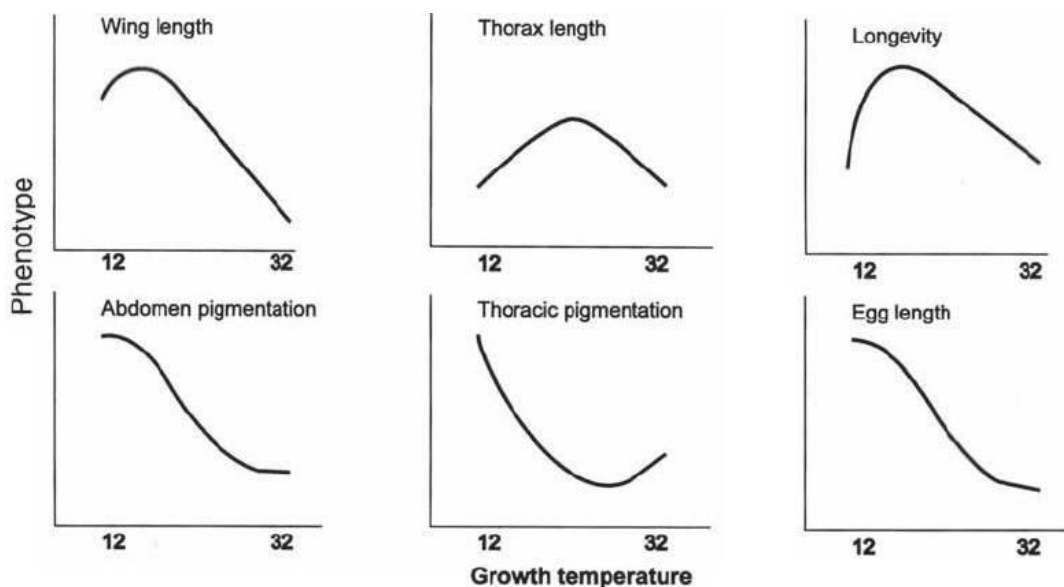
K vizualizaci fenotypové plasticity jsou široce používány tzv. reakční normy představující soubor fenotypů jednoho genotypu vystaveného různým podmínkám (Stearns 1989, Nijhout 2003, Whitman & Agrawal 2009). Pomocí reakční normy lze znázornit jakýkoli fyziologický či morfologický znak a všechny stavy, kterých nabývá v různých podmínkách, včetně situace, kdy k žádné změně mezi prostředími nedochází (Fusco & Minelli 2010).

Reakční normy používané v literatuře můžeme dále rozdělit na univariátní a bivariátní (Marty *et al.* 2011). V prvním případě se vybraný znak organismu vynáší proti dvěma či více typům prostředí (Fusco & Minelli 2010, Marty *et al.* 2011). V grafu univariátní reakční normy je tedy vliv prostředí vyjádřen explicitně. Na obr. 2 (vlevo) jsou jako příklad ukázány celkem 4 reakční normy pro různé znaky (a, b, c, d v prostředích 1, 2). Znak **d** je v tomto případě stabilní, jinak také neplastický či monoférický. Naopak hodnoty zkoumaných znaků **a**, **b**, **c** se mezi prostředími liší. Takové znaky označujeme jako plastické (Whitman & Agrawal 2009, Fusco & Minelli 2010).



Obrázek 2: Příklady grafické vizualizace reakčním norem. Vlevo: univariální reakční normy, vpravo: bivariální reakční norma (Podle Whitman & Agrawal 2009, Fusco & Minelli 2010, Marty *et al.* 2011). Detaily viz text.

Jiný způsob, jak zobrazit reakční normu, týkající se dospívání nebo jiného významného momentu během ontogeneze, je skrze růstové křivky (viz obr. 2, vpravo), kdy je vliv prostředí vyjádřen implicitně (Marty *et al.* 2011). Představme si, že se jedná o dva jedince téhož druhu hmyzu, chované ve stejných nebo různých podmínkách. Jednotlivé body představují na ose x věk, kdy daný jedinec dosáhl určitého vývojového stádia (instaru) a na ose y jeho velikost. V takovém případě můžeme zobrazit reakční normu (e) jako souhrn těchto věků a velikostí u dvou a více jedinců. Uvedené jednoduché příklady ilustrují reakční normy ve tvaru přímky. Pozorované reakční normy však mohou nabývat celé řady tvarů (obr. 3; David *et al.* 2004).



Obrázek 3: Ukázka tvarů reakčních norem octomilky *Drosophila* (upraveno podle David *et al.* 2004). V grafech jsou vyneseny hodnoty znaků v závislosti na teplotě v rozmezí 12°C až 32 °C.

#### **2.2.4. Shrnutí základních informací o fenotypové plasticitě**

Fenotyp jedince, který je v této práci chápán především jako soubor znaků životního cyklu a dalších morfologických a behaviorálních charakteristik organismu, je obvykle plastický a často se mění v závislosti na vnějších podmínkách prostředí. Fenotypová plasticita je důležitou součástí vývojového cyklu, která může pomoci organismům vypořádat se s měnícími se podmínkami prostředí (Langerhans & De Witt 2004). Můžeme ji rozdělit podle typu odpovědi: fenotypová plasticita může produkovat buď kontinuální, nebo diskrétní fenotypy (Whitman & Agrawal 2009). V důsledku fenotypové modulace vznikají kontinuální znaky (např. tělesná hmotnost). Naproti tomu produktem vývojové konverze jsou diskrétní znaky (např. pohlaví). Fenotypová modulace bývá často považována za změnu vratnou a neadaptivní. Patří sem především vliv potravy a teploty na rychlost růstu a velikost těla (Nylin & Gotthard 1998), které jsou hlavní náplní mé diplomové práce. Vývojová konverze bývá naopak často pokládána za adaptivní. K vizualizaci fenotypové plasticity se obvykle využívá reakčních norem, které nabývají různých tvarů a popisují tak změny hodnot znaků v závislosti na podmínkách prostředí. Fenotyp jedince může ovlivňovat celá řada faktorů, které shrnuji v následující kapitole.

### 2.3. Faktory ovlivňující fenotyp hmyzu

Fenotyp a obecně fenotypovou plasticitu může u hmyzu ovlivňovat celá řada faktorů. V reakci na prostředí se u jedince může měnit morfologie i chování. Nicméně obě změny jsou téměř vždy důsledkem fyziologických změn (Whitman & Agrawal 2009). K nejčastěji zmiňovaným faktorům patří predace (Flenner *et al.* 2009), sezónnost (Oostra *et al.* 2011), fotoperioda (Stoks *et al.* 2013), změna velikosti populace (Simpson & Sword 2009), teplota, vlhkost, pH a typ potravy (Blanckenhorn 2009). Z hlediska růstu a vývoje jsou nejdůležitější a nejčastěji působící faktory teplota a množství potravy, kterým se věnuji podrobně v následující kapitole 2.5. Zde stručně shrnuji vliv ostatních zmíněných faktorů. Řada prací studující vliv vlhkosti, populační hustoty a typu potravy na fenotypovou plasticitu hmyzu se zabývá terestrickými skupinami; u výzkumu vlivu predace převládají práce zabývající se vodním hmyzem, zejména vážkami, jepicemi a pošvatkami. Z nich uvádím jen vybrané příklady.

Riziko predace může mít za následek změny v morfologii, chování i životních cyklech jedinců. Riziko predace může často vést ke změně chování jedinců, kteří jsou v přítomnosti predátora méně aktivní (Sih 1992, Lima 1998). Riziko predace může ovlivnit i rychlost vývoje (Benard 2004). Potenciální kořist dokáže často utvářet obranné morfologické struktury, jako jsou trny na těle (Flenner *et al.* 2009). Dahl & Peckarsky (2002) zkoumali vliv přítomnosti sivena amerického (*Salvelinus fontinalis*) na morfologii pošvatky *Drunella coloradensis*. Zjistili, že larvy pošvatek vyrůstající v přítomnosti sivena měly delší zadečkové přívěsky než ty, které nebyly riziku predace vystaveny. Podobné experimenty byly provedeny též na čtyřech druzích vážky rodu *Leucorrhinia* v přítomnosti rybí obsádky. Vždy byla pozorována buď změna morfologie v podobě zvětšení abdominálních ostnů nebo snížení aktivity, popřípadě různá kombinace obého (Mikolajewski & Johansson 2004).

Behaviorální změny fenotypu může spouštět také změna ve velikosti populace. Tento jev je nejlépe zdokumentován u rovnokřídlého hmyzu. Bylo zjištěno, že některé druhy této skupiny se v nízkých populačních hustotách chovají samotářsky, avšak při vyšších hustotách se naopak aktivně agregují. Taková změna je poměrně rychlá a probíhá v řádu několika hodin. U druhu saranče pustinné (*Schistocerca gregaria*) stačí pro spuštění agregačního chování podráždění zadní nohy. U saranče tlusté (*Chortoicetes terminifera*) zase podráždění tykadel. Solitérní jedinci se vyhýbají jeden druhému (pokud zrovna nevyhledávají partnera)



zatímco společenští jedinci se aktivně vyhledávají a vytváří velká hejna (Simpson & Sword 2009).

S velikostí populace souvisí také potřeba disperze. V přírodě můžeme často pozorovat dva fenotypy konkrétního druhu hmyzu, jeden bezkřídlý, druhý okřídlený (například u mravenců a mšic; Blanckenhorn 2009, Simpson *et al.* 2011). V prostředí, které je relativně stálé a poskytuje dostatek zdrojů, má vyšší *fitness* bezkřídle stádium, které investuje výhradně do reprodukce. V případě zhoršení podmínek je výhodnější investovat do okřídleného stádia, které je schopné přesunout se na vhodnější lokalitu (Zera 2009). Vliv populační hustoty na růst a vývoj byl zkoumán také u semiakvatických ploštic *Mesovelia furcata* a *Microvelia reticulata*. U obou druhů měla vyšší populační hustota za následek rychlejší vývoj nymf, jen u některých z nich však vyústil v menší velikost dospělců. Navíc u druhu *M. furcata* se prokazatelně vyvinulo více okřídlených jedinců v hustších populacích, což signalizuje, že jedinci reagují na zvýšenou populační hustotu snahou rychleji dané stanoviště opustit (Ditrich & Papáček 2010).

Příklad vlivu vlhkosti na fenotyp představuje jihoafrický motýl *Bicyclus anynana* z čeledi babočkovitých, který mění svůj fenotyp v závislosti na vlhkých a suchých měsících. V období dešťů má motýl výraznou kresbu na spodní straně předních křídel a zároveň bývá velmi aktivní. V suchých měsících je však tato kresba u motýla téměř nezatelná, motýl je méně aktivní a nevýrazně hnědý. Fenotyp u tohoto druhu závisí pouze na teplotě, kterou je vystavena housenka v posledním stádiu (Oostra *et al.* 2011).

## **2.4. Vliv teploty a množství potravních zdrojů na růst a vývoj hmyzu**

Všechny organismy včetně hmyzu vykazují variabilitu ve velikosti těla. Mousseau & Roff (1987) zjistili, že zhruba 30–40% této variability je dědičných, což potvrzuje i Blanckenhorn (2009). To ale znamená, že většina této variability je dána podmínkami prostředí jako je sezonalita, dostupnost potravy, riziko predace, ale také fotoperioda nebo vlhkost (Blanckenhorn 2009).

Rychlost vývoje a velikost dospělého u hmyzu je zřejmě nejdůležitější plastický znak u hmyzu (de Jong & van der Have 2009). Velikost těla zároveň významně koreluje s *fitness* (Parker & Johnston 2006), například proto, že větší samice mají více vajíček a větší samci jsou často úspěšnější v boji o samice (Sweeney & Vannote 1978).

Veškeré biologické procesy včetně růstu jsou přitom ovlivněny teplotou a dostupností potravy (Gillooly *et al.* 2002) a ty ve svém důsledku určují velikost jedinců (Parker & Johnston 2006). Výsledná velikost je pak předmětem přírodního výběru. Doba vývoje a rychlost růstu spolu úzce souvisí a to, jaké velikosti hmyz v dospělosti dosáhne, závisí na množství biomasy získané během larválního vývoje (Dawidowitz *et al.* 2004). Za variabilitou ve velikosti dospělců stojí individuální rozdíly v larválním vývoji a růstu.

Mechanismům, které podmiňují velikost jedinců, však stále úplně nerozumíme (Dawidowitz *et al.* 2004, Blanckenhorn 2009). Detailně byly zkoumány u lišaje *Manduca sexta* (Dawidowitz *et al.* 2004, Nijhout *et al.* 2006). Nijhout *et al.* (2006) zjistili, že velikost těla závisí na třech základních parametrech; rychlosti růstu, kritické hmotnosti a délce intervalu mezi získáním kritické hmotnosti a sekrecí ekdyzonu. U housenek *M. sexta* je mechanismus určující velikost dospělce poměrně komplexní. V průběhu posledního instaru dosahuje housenka takzvané kritické hmotnosti, což iniciuje hormonální kaskádu. Nejdříve dochází k zastavení sekrece juvenilního hormonu, zároveň dochází k vyplavení JH-esterázy, která zastaví cirkulaci juvenilního hormonu v hemolymfě. Jakmile dojde k zastavení sekrece juvenilního hormonu a jeho eliminaci z oběhu, dochází k sekreci PTTH (prothoracicotropní hormon) a ekdyzonu, což vede k tomu, že larva se přestane žít. Následně dochází k vyprázdnění střeva a poté k metamorfóze (Dawidowitz *et al.* 2004, Nijhout *et al.* 2006, Parker & Johnson 2006, Nijhout & Dawidowitz 2009). Je pravděpodobné, že podobný mechanismus se uplatňuje také u ostatních druhů hmyzu (Blanckenhorn 2009).

Pro konečnou velikost dospělců hmyzu je tedy zcela zásadní načasování hormonálních změn, které je do značné míry závislé na vnějších podmínkách, zejména na teplotě. Teplota ovlivňuje celkovou rychlost vývoje a zároveň určuje čas, kdy dojde ke kulminaci hladiny ekdysteroidů. Při nižších teplotách kulminuje hladina ekdyzonu později (Brakefield & Frankino 2009). Teplota navíc ovlivňuje i rychlost, s jakou klesá hladina juvenilního hormonu. Určuje tak tedy čas, po který může larva ještě růst. Informace o těchto procesech však zůstávají jen kusé (Blanckenhorn 2009).

#### **2.4.1. Vliv teploty a koncepce teplotního okna**

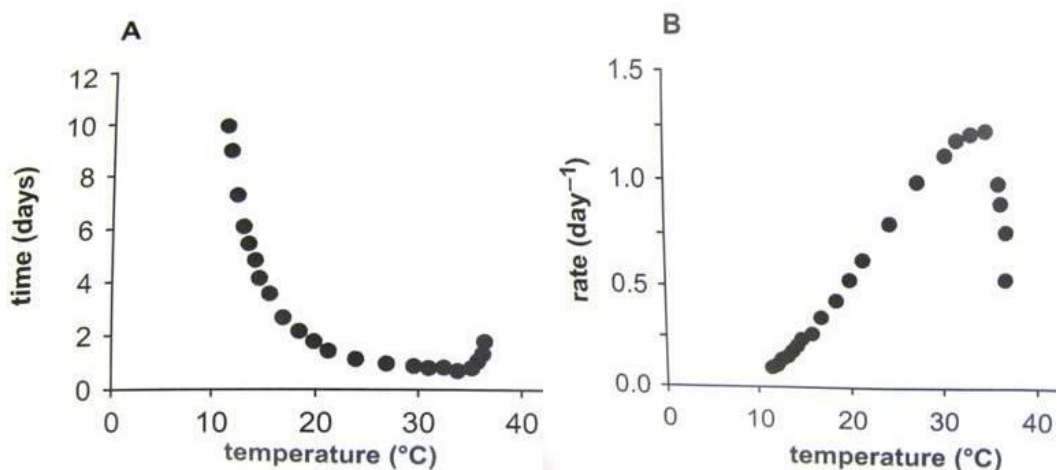
V předchozí části jsem zmínila možný vliv teploty na hormonální procesy během larválního vývoje hmyzu. Teplota však ovlivňuje celou škálu procesů a je patrně

nejdůležitější faktor prostředí ovlivňující život na Zemi. Teplota zásadním způsobem ovlivňuje vývoj, růst, věk a velikost při dospění (Parker & Johnson 2006), přežívání i reprodukci organismů (de Jong & van der Have 2009). Nepřímo tak ovlivňuje životní cykly, populační dynamiku (Frazier *et al.* 2006) a určuje geografickou distribuci organismů.

Pro ektotermní organismy, které jsou až na výjimky zcela závislé na okolní teplotě, má význam o to větší. Důvodem je fakt, že teplota jejich těla fluktuuje spolu s teplotou okolí (Stevenson 1985), která tak přímo určuje rychlost veškerých biochemických reakcí a procesů (Frazier *et al.* 2006, de Jong & van der Have 2009, Zuo 2012). Je tedy jasné, že teplota má zásadní vliv na fenotypovou plasticitu hmyzu a dalších ektotermních organismů (de Jong & van der Have 2009).

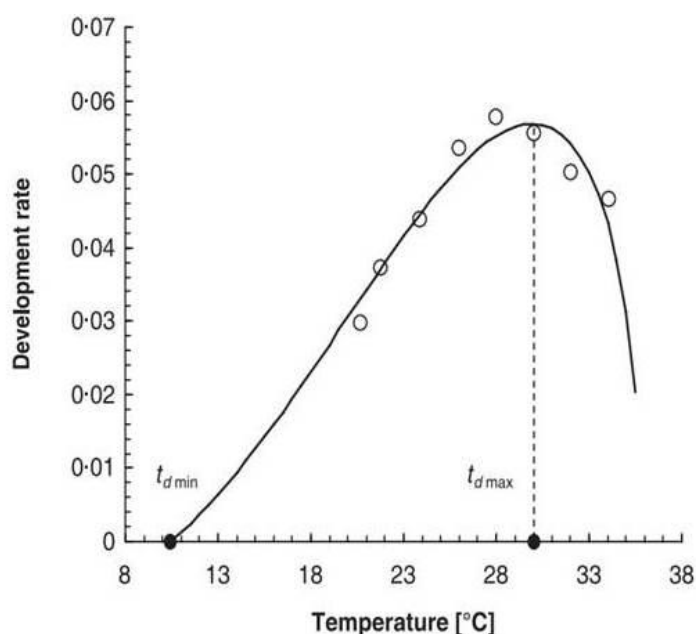
Při zkoumání vlivu teploty na růst a vývoj jedinců se využívá několika základních charakteristik. V literatuře bývá nejčastěji zmiňovaná doba vývoje, rychlost vývoje a rychlost růstu (de Jong & van der Have 2009, Dixon *et al.* 2009, Stoks *et al.* 2013). V průběhu let se objevila řada konceptů, teorií a modelů, které se snaží popsat vztah mezi teplotou a znaky organismu jako jsou velikost těla, rychlost vývoje a délka vývoje (de Jong van & der Have 2009). Mezi často zmiňované patří zejména koncept denních stupňů, vývojová izomorfie a pravidlo teplotně podmíněné velikosti těla. Tyto koncepty se týkají všech ektotermních živočichů, hmyz nevyjímaje.

Tak jako u většiny faktorů prostředí můžeme i v případě teploty mluvit o ekologické valenci. Každý organismus je schopen se vyvíjet, růst a rozmnožovat pouze v určitém rozmezí teplot. Tento rozsah teplot nazýváme teplotní okno (*thermal window*) (Dixon *et al.* 2009). Křivka závislosti délky vývoje na teplotě má v rámci teplotního okna obvykle tvar zrcadlově obráceného písmene J. Jinými slovy délka vývoje s teplotou klesá, za určitou druhově specifickou hranicí však délka vývoje opět stoupá (obr. 4; de Jong & van der Have 2009). Rychlost vývoje, vyjadřována jako převrácená hodnota doby vývoje, proto u ektotermních organismů s teplotou naopak roste a následně prudce klesá (Dixon *et al.* 2009). Předpokládá se, že tento pokles by mohl být způsobený denaturací enzymů regulujících vývoj (Chick & Martin 1910). Teplota, při které je rychlost vývoje nejvyšší, se nazývá maximální (optimální). V teplotách nad touto hranicí jsou někteří jedinci stále schopni vývoje, který ale trvá déle a je provázen vyšší mortalitou. Závislost rychlosti vývoje na teplotě je navíc alespoň v části rozsahu teplot víceméně lineární.



Obrázek 4: Doba vývoje a rychlost vývoje vrtule *Dacus cucurbitae* (Diptera) v závislosti na teplotě (Wagner *et al.* 1991 in de Jong & van der Have 2009)

Extrapolací vztahu mezi rychlostí vývoje a teplotou do oblasti nižších teplot (obr. 5), proto můžeme určit bazální teplotu neboli spodní teplotní práh vývoje (LDT = *lower developmental threshold*). Termální okno je pak definováno jako rozsah teplot mezi bazální a maximální teplotou (Dixon *et al.* 2009).



Obrázek 5: Teplotní okno molice *Bemisia tabaci* (Hemiptera; Wagner 1995 in Dixon *et al.*, 2009)

Teplotní okno je druhově specifické a na jeho šíři se vztahuje několik obecných pravidel. Tropické organismy jsou obvykle schopny vyvíjet se v užším teplotním rozmezí než jejich příbuzní v mírném pásu (Honěk 1996). Práce Dixon *et al.* (2009) navíc naznačuje, že predátoři mají užší teplotní okno než herbivoři.

Z empirických studií dále vyplývá, že rozsah teplotního okna je poměrně pevně daný (Sweeney & Vannote 1978). To by znamenalo, že většina druhů hmyzu patří mezi teplotní specialisty. Tento problém lze zkoumat srovnáním příbuzných druhů z různých zeměpisných šířek. Řada studií se zabývá šíří teplotního okna v závislosti na latitudinálním gradientu. Většina těchto studií využívala jako modelové organismy ryby a žáby, nicméně existují i případové studie prováděné na vodním hmyzu (např. Rotvit & Jacobsen 2014, Van Doorslaer & Stoks 2005). První teorie předpokládá, že severské druhy (nebo populace) budou mít za všech okolností vyšší úspěšnost vývoje, než jejich jižní příbuzní. Druhá pak předpokládá, že jak severní, tak jižní druhy (populace) jsou poměrně úzce specializované (jinými slovy v každém prostředí již proběhla selekce na určité úzké rozmezí teplot; Van Doorslaer & Stoks 2005). Tento jev bychom měli pozorovat jak v severojižním gradientu u různých druhů, tak mezi dvěma generacemi stejného druhu v různých sezónách (Dixon *et al.* 2009).

#### **2.4.2. Koncepce denních stupňů**

K popisu vztahu mezi dobou vývoje a teplotou bylo použito mnoho modelů. Ke složitějším modelům, prostřednictvím nichž lze zkoumat vliv teploty na růst a vývoj organismů, patří například Sharpe–Schoolfieldův model (Sharpe & DeMichele 1977). Ten však zahrnuje velké množství parametrů, z nichž některé, například enzymatické pochody, jsou jen obtížně měřitelné (Zuo *et al.* 2012). Jednodušší přístup navrhli Zuo *et al.* (2012), kteří modelují velikost organismů na základě dvou parametrů a jejich interakce: rychlosti růstu a rychlosti vývoje.

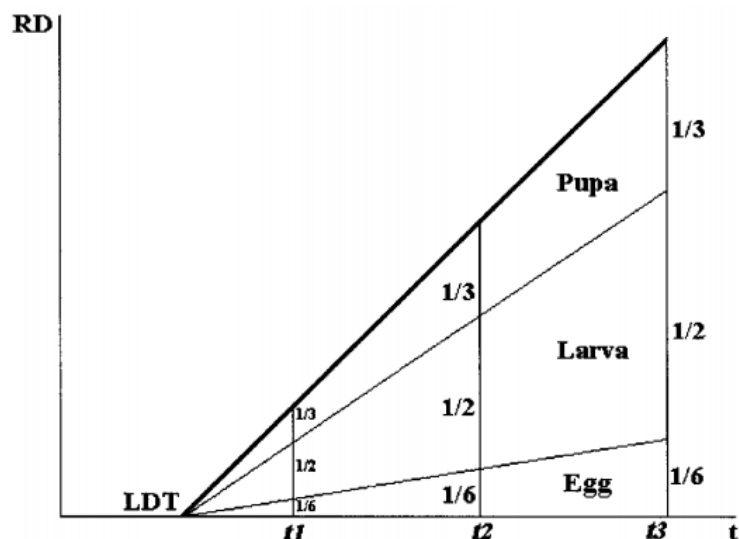
Nejznámější je koncept denních stupňů, známý též jako suma efektivních teplot (de Jong & van der Have 2009, Dixon *et al.* 2009). Z předchozích úvah plyne, že vývoj ektotermů včetně hmyzu určuje kombinace času a teploty, tzv. fyziologický čas (Gillooly & Dodson 2000). Suma efektivních teplot  $D$  se počítá jako  $^{\circ}D = (T - T_b) \times d$ , kde  $T$  je teplota okolí,  $T_b$  je bazální teplota jedince a  $d$  je doba vývoje. Například pokud má druh spodní teplotní práh při 12 °C a jeho vývoj probíhá při teplotě 17 °C po dobu 20 dnů, suma efektivních teplot se počítá jako  $(17 - 12) \times 20 = 100$  °D. Řada empirických studií zjišťovala sumy efektivních teplot pro vybrané druhy hmyzu, zejména ty, které jsou nějakým způsobem významné pro člověka (škůdci nebo naopak jejich predátoři). S jejich pomocí můžeme odhadovat, jak dlouho bude trvat vývoj určitého druhu po změně klimatu, popřípadě odhadovat, kdy se objeví daný škůdce hospodářských plodin (Godin & Boivin 1998).

### 2.4.3. Vývojová izomorfie

Závislosti délky vývoje ektotermních živočichů na teplotě se týká i vývojová izomorfie, která vychází z konceptu denních stupňů. Vývojová izomorfie navíc předpokládá, že za jinak ideálních podmínek (dostatek potravy apod.) je doba vývoje všech vývojových stádií na teplotě závislá stejnou měrou. To znamená, že relativní doba jednotlivých vývojových stádií zůstává napříč různými teplotami stejná a jediné, co se mění, je absolutní doba vývoje (Jarošík *et al.* 2002, Jarošík *et al.* 2003). Podmínkou ale je, aby bazální teplota byla pro všechna vývojová stadia totožná (obr. 8), takže vývojová izomorfie může platit pouze v lineární části teplotního okna (viz obr. 4B).

Jarošík *et al.* (2002) studovali vývojovou izomorfii u 417 druhů hmyzu a 7 druhů roztočů. Celkem zkoumali 426 populací (některé druhy byly zastoupeny ve více populacích). Potvrzení konceptu vývojové izomorfie našli u 243 populací (v 57% případů). Zbýlých 43% populací vyhodnotili znovu poté, co odstranili data z extrémně nízkých a vysokých teplot. Vývojovou izomorfii se jim tak podařilo dokázat u dalších 21% ze zkoumaných populací (Jarošík *et al.* 2002). Navíc u populací, které vývojovou izomorfii porušovaly, míra porušení (t.j. nenulový sklon závislosti mezi relativní dobou trvání některého instaru a teplotou) nepřekračovala  $0,1\% (\text{°C})^{-1}$ .

V rámci této studie byla vývojová izomorfie zkoumána u velmi malého počtu druhů vodního a semiakvatického hmyzu ve srovnání s terestrickými skupinami. Jarošík *et al.* (2002, tabulka A1) do své studie zahrnuli data pro komáry *Aedes aegypti*, *A. campestris*, *Culex annulirostris*, *C. quadrifasciatus*, *C. quinquefasciatus*, *C. theileri*, *Culiseta inornata* a *Toxorhynchites rutilus septentrionalis*, pakomárce *Culicoides variipennis*, koretru *Chaoborus flavicans*, bruslařku *Gerris paludum insularis* a hladinatky *Microvelia douglasi*, *M. horvathi* a *M. kyushuensis*. Pouze u čtyř z nich (*C. inornata*, *T. rutilus septentrionalis*, *M. douglasi* a jedné ze dvou zkoumaných populací *A. aegypti*) bylo zjištěno porušení vývojové izomorfie.



Obrázek 8: Graf zobrazující vývojovou izomorfii; vývoj hmyzu ve třech různých teplotách ( $t_1$ ,  $t_2$ ,  $t_3$ ). Vývoj vajíčka trvá ve všech třech teplotách  $1/6$  celkové doby vývoje, vývoj larvy  $1/2$  a vývoj kukly trvá  $1/3$  celkové doby vývoje. LDT = bazální teplota, RD = rychlost vývoje (Jarošík *et al.* 2002).

Koncept vývojové izomorfie potvrzují i některé další práce. Kuang *et al.* (2012) chovali mandelinku *Colaphellus bowringi* v 8 teplotách (rozmezí 16-30°C). V souladu s navrženým konceptem zjistili, že bazální teplota se u jednotlivých vývojových stádií neliší a relativní délka vývoje jednotlivých vývojových stádií zůstává napříč teplotami zachována. Naopak existují i studie, které podporují tento koncept s výhradami. Příkladem je práce Hoňka *et al.* (2003) zkoumající vývoj u mandelinky ředkvičkové (*Gastrophysa viridula*), která sice platnost vývojové izomorfie zcela nezamítla, ale ukázala, že bazální teplota se u jednotlivých vývojových stádií liší.

Vývojová izomorfie by mohla být jedním z principů, které mohou pomoci porozumět načasování životních cyklů hmyzu. Zatím však neznáme žádný biochemický či fyziologický základ tohoto fenoménu a jeho platnost zůstává sporná (Jarošík *et al.* 2002). Jarošík *et al.* (2002) navíc pracovali jen s průměrnými (agregovanými) daty pro trvání jednotlivých instarů a statistické postupy, které použili k vyhodnocení takto získaných dat (lineární regrese, ANOVA nebo ANCOVA aplikovaná na data o relativní délce jednotlivých instarů, transformovaná pomocí angulární transformace), nejsou pro daný typ analýz vhodné a některé získané závěry jsou tím pádem nesprávné (T. Ditrich *et al.*, nepublikovaný rukopis). Je proto možné, že koncept vývojové izometrie bude nutné kriticky revidovat.

Relativní doba vývoje v jednotlivých instarech vztažená k celkové době vývoje totiž představuje typická proporční data, pro která jsou k dispozici specializované statistické metody nevyžadující transformaci dat. Pro analýzu relativní doby vývoje v jednotlivých instarech je tak vhodné použít Dirichletovskou regresi. Tato specializovaná metoda je analogií lineární regrese pro data vycházející z Dirichletovské distribuce, která popisuje vektor kladných čísel, jejichž součet dává dohromady konstantní hodnotu, např. 1 (Maier 2013; D. Boukal, osobní sdělení). U vodního hmyzu se tento přístup zatím objevuje jen sporadicky (např. Lobinske *et al.* 2002).

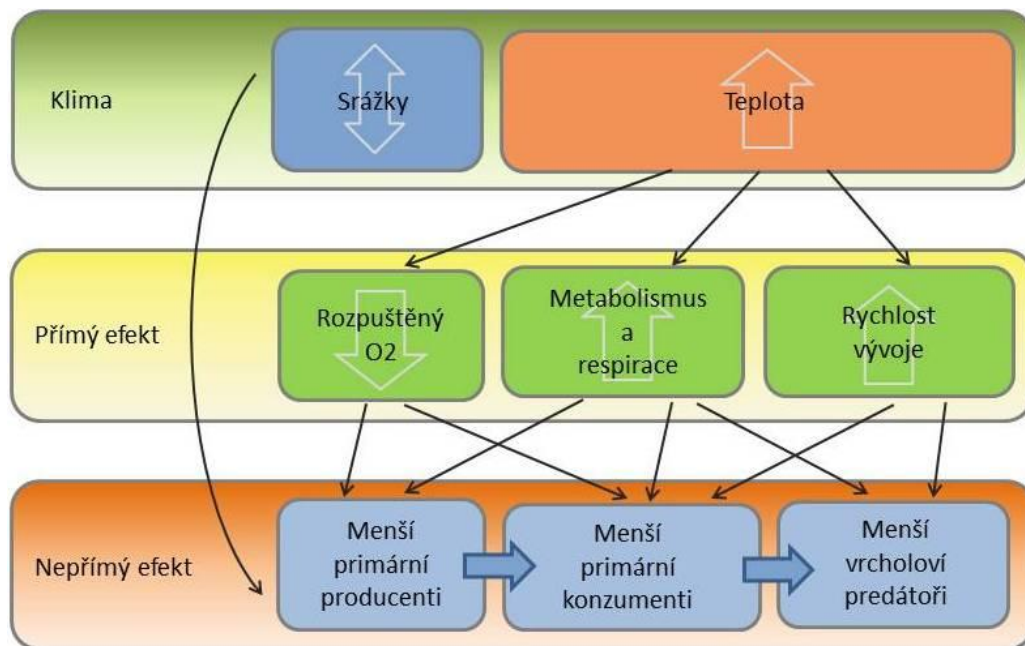
#### **2.4.4. Teplotně podmíněná velikost těla (*temperature-size rule*)**

Jak jsem zmínila výše, ektotermní organismy se obvykle vyvíjí ve vyšších teplotách v rámci svého teplotního okna rychleji. Zároveň ale dosahují při vyšších teplotách v dospělosti menší tělesné hmotnosti. Tento jev bývá označován jako *temperature-size rule*, zkráceně TSR (de Jong & van der Have 2009, Sheridan & Bickford 2011, Forster *et al.* 2012).

Zcela zásadní jsou pro tento jev dva parametry, rychlost vývoje a rychlost růstu (Sheridan & Bickford 2011). S rostoucí teplotou stoupají hodnoty obou parametrů, avšak každý z nich je na teplotě závislý jinou měrou (Zuo *et al.* 2012). Jak teplota stoupá, vývoj se urychluje, rychlost růstu ale často zaostává. Důsledkem je menší velikost dospělců (Sheridan & Bickford 2011). TSR se tak uplatňuje v případě, že rychlost vývoje je citlivější na teplotu než rychlost růstu. Konkrétní mechanismus tohoto fenoménu dosud nebyl přesvědčivě vysvětlen, přestože existuje hned několik hypotéz (Forster *et al.* 2012).

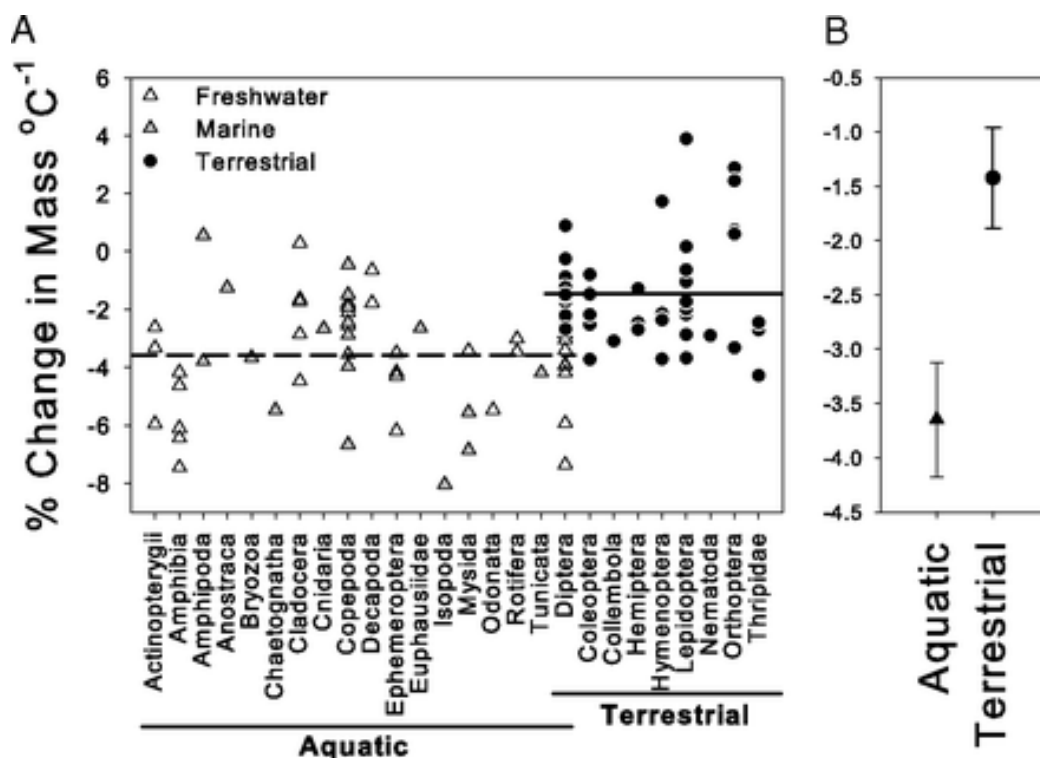
Jedna z hypotéz naznačuje, že ústřední roli by mohla hrát koncentrace kyslíku (Atkinson *et al.* 2003, Forster *et al.* 2012). S rostoucí teplotou se zrychluje metabolismus (Brown *et al.* 2004) a s tím roste požadavek na příjem kyslíku. Rychlost difúze kyslíku ale obvykle nestačí pokrýt zvýšené nároky metabolismu (obr. 6). Jedním ze způsobů, jak se s takovou situací vypořádat je zmenšit velikost těla a tím relativně zvětšit jeho povrch (Atkinson *et al.* 2003).





Obrázek 6: Schéma vlivu klimatu na fyziologické procesy a jejich možné důsledky v podobě zmenšování velikosti těla organismů (upraveno podle Zuo *et al.* 2012).

Studie Forstera *et al.* (2012) ukazuje, že velikost těla ve vodním prostředí se zvyšující se teplotou klesá rychleji než v suchozemském prostředí (obr. 7). To může souviset s tím, že s rostoucí teplotou klesá koncentrace rozpuštěného kyslíku ve vodě, což z něj v tomto prostředí může činit významný limitující faktor. Navíc viskozita vody způsobuje, že pohyb ve vodě je energeticky náročnější než pohyb na souši. Jiná hypotéza vysvětlující fenomén TSR staví na předpokladu, že při nízkých teplotách stoupá velikost buněk, což v důsledku vede ke zvětšení celého těla (Blackenhorn 2009, Zuo *et al.* 2012).



Obrázek 7: Zmenšení velikosti v důsledku zvýšení teploty je větší u vodních než suchozemských organismů (Forster *et al.* 2012).

Jako každé biologické pravidlo má i TSR své výjimky. V přírodě najdeme i příklady obráceného TSR, které se projeví, když je akumulace biomasy citlivější na teplotu než rychlost vývoje. Takové případy byly popsány například u želv (Loehr & Hofmeyr 2007), u vodního hmyzu u jepic (Atkinson 1995; tyto příklady nejsou zahrnuty v obr.7, převzatém z práce Forster *et al.* 2012), nebyly však dosud přesvědčivě vysvětleny. Některé organismy pak nemění svou velikost díky svým širokým ekologickým nikám. Například generalisté mohou kompenzovat skutečnost, že jedna z jejich obvyklých kořistí je malá tím, že si budou selektivně vybírat jinou, větší kořist (Sheridan & Bickford 2011). TSR je také často diskutováno v souvislosti s invazními druhy. Předpokládá se, že invazní druhy jsou schopny si udržet svou velikost i s měnící se teplotou díky schopnosti rychle se adaptovat na nové podmínky prostředí (Yom-Tov 2003).

#### 2.4.5. Vliv kvality a množství potravy na fenotyp

Jak jsem naznačila výše, v růstu a vývoji larev hmyzu hraje nezastupitelnou roli také množství potravy, které zásadně ovlivňuje rychlost růstu a vývoje a určuje konečnou velikost a hmotnost dospělců. Má tudíž značný vliv na *fitness* jedince (Parker & Johnston 2006). Zároveň však množství potravy může ovlivňovat i míru aktivity, strategii lovu a populační

dynamiku. Například Aza a Anderson (1969) srovnávali populace střechatky *Sialis californica* ve dvou úsecích vodního toku. Jeden úsek byl bohatý na kořist (pakomáry), druhý nikoli. V části toku velkým množstvím potravy byly střechatky univoltinní (vytvářeli jednu generaci ročně), zatímco v chudší části toku jim trvalo dva roky, než se rozmnožily a vytvořily další generaci. Množství potravy má často zásadní vliv na míru aktivity. Johnson (1973) například ukázal, že nymfy motýlice *Ischnura verticalis* jsou tím aktivnější, čím menší je množství dostupné potravy (vyhledávání kořisti jim trvá déle). Pokud ale množství potravy klesne příliš, nymfa se stane opět neaktivní a na kořist čeká. Analogické chování bylo pozorováno i u potápníka *Dytiscus verticalis*, který v prostředí s dostatkem potravy na kořist číhá. Když množství kořisti klesne, začne ji sám aktivně vyhledávat (Formanowicz 1982).

V důsledku příjmu různého typu potravy mohou dokonce vznikat diskrétní fenotypy. Tento jev nebyl popsán u vodního hmyzu, je však znám u různých terestrických skupin. Typ potravy může například určovat, jaké mimikry se u jedince projeví. Greene (1989) studoval housenky zelenopláštěníka *Nemouria arizonaria*. Tento druh píďalky se živí na dubu a každý rok vytváří dvě generace: jarní a letní. První generace se živí na květech dubu - jehnědách. Housenky této jarní generace se jehnědám nápadně podobají. Druhá, letní generace, se živí listím dubu a napodobuje větvičky. Fenotyp housenek tohoto druhu záleží čistě na přijímaném typu potravy. Ostatní podmínky prostředí jako například teplota, vlhkost, délka dne či barva podkladu nemají na fenotyp žádný vliv (Greene 1989). Jiným příkladem vlivu různých typů potravy na fenotyp jsou často připomínané kasty u eusociálního hmyzu. Jedním z hlavních rysů, který odděluje členy kast je schopnost množit se (Simpson *et al.*, 2011). U včely medonosné (*Apis mellifera*) závisí to, zda se z vajíčka vyvine královna či dělnice, na druhu a množství potravy. Larva budoucí královny totiž dostává během larválního vývoje mateří kašičku ve větším množství než dělnice (Wilson 1971).

Co se týče velikosti jedinců, předpokládá se, že limitace potravy může mít dva odlišné následky. Menší množství potravy buď vede k delšímu vývoji a menším jedincům nebo k delšímu vývoji a stejně velkým jedincům (Nylin & Gotthard 1998). Krom toho může vést různé množství potravy k vývoji morfologicky odlišných forem. Příkladem takového potravně podmíněné fenotypové plasticity je případ lejnožroutů rodu *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae). Samci tohoto rodu se vyznačují nápadnými rohy a výběžky na hlavě a štítu, které samice nemají. U samičích larev, které dosáhnou dostatečné velikosti, se spustí proces formování rohů. U samců, kteří nedosáhnou v larválním stádiu dostatečné

velikosti, se vyvinou rohy buď jen malé nebo žádné a jejich pupální vývoj probíhá podobně jako u samic.

## 2.5. Shrnutí a případové studie na vodním hmyzu

Jak jsem zmínila v předchozí kapitole, množství potravy a teplota vstupují jako dva zásadní a všudypřítomné faktory do procesu růstu a vývoje hmyzu. Oba tyto faktory navíc často interagují a mohou společně určovat, jaké velikosti v dospělosti hmyz dosáhne a jakou rychlostí poroste (Anderson & Cummins 1979). Vysoká teplota zrychluje vývoj, ale jedinci pak často dosahují menší velikosti (TSR). Navíc se zdá, že vodním prostředím je tento fenomén ještě silnější (Forster *et al.* 2012). Limitace potravní nabídkou pak obvykle omezuje rychlost růstu a vede k menší tělesné hmotě. Na druhou stranu, pokud teplota stoupá, ale potravy je dostatek, mohou jedinci požadavky na růst vyrovnat zvýšeným příjmem potravy (Nylin & Gotthard 1998).

U vodního hmyzu zatím byla řada těchto otázek zkoumána jen relativně okrajově a pro některé skupiny včetně potápníků a dalších vodních brouků zatím neexistují data, která by pro ně potvrzovala či vyvracela jednotlivé koncepty. V části 2.4.2 týkající se vývojové izomorfie jsou již zmíněny práce, které zkoumaly vliv teploty na růst jednotlivých instarů. Z těchto prací zároveň vyplývá, že rychlost růstu se s teplotou zrychluje a celková doba vývoje se proto zkracuje. V části 2.4.3 zmiňuji práce Forstera *et al.* (2012) a Atkinsona (1995), které shrnují příklady *temperature-size rule* u vodního hmyzu. V Tabulce 1 pro ilustraci shrnuji další práce, které je možné považovat za případové studie k jednotlivým konceptům diskutovaným výše. Jejich výsledky se většinou kvalitativně shodují: s rostoucí teplotou se zrychluje růst a vývoj a zkracuje se délka vývoje. Ve většině experimentů hmotnost dospělců vodního hmyzu s teplotou klesá, to však může to být způsobeno výběrem příliš úzkého teplotního rozmezí. Pokud bylo použito širšího spektra teplot, ukazuje se, že většina druhů hmyzu má úzkou teplotní valenci a dosahuje nejvyšších hmotností jen v určitých středních hodnotách teplot (Sweeney & Vannote 1978).

Tabulka 1: Přehled vybraných prací týkající se vlivu teploty a množství potravy na základní růstové charakteristiky a životní cykly u vodního hmyzu. Vysvětlivky: **GR** = rychlost růstu, **DR** = rychlost vývoje, **EDT** = doba embryonálního vývoje, **DT** = celková doba vývoje, **W** = hmotnost, **M** = mortalita, † - jedinci nebyli schopni dokončit vývoj, ↑ = stoupá, ↓ = klesá, ∩ stoupá a pak klesá, ∪ = klesá a pak stoupá. Late photo = fotoperioda pozdní sezóny, early photo = fotoperioda počátku sezóny.

Modelový organismus	Experimentální teploty [°C]	Vliv rostoucí teploty			Vliv limitace potravního zdroje	Zdroj
		Rychlost růstu/ vývoje	Doba vývoje	Mortalita/hmotnost		
ODONATA						
<i>Coenagrion hastulatum</i>	12, 17, 22, 27	<b>GR</b> ↑ (0-14 dnů) <b>GR</b> ∩ (14-100 dnů)	<b>EDT</b> ↓	<b>M</b> ↑	-	Van Doorslaer & Stoks, 2005
<i>Coenagrion puella</i>	12, 17, 22, 27	<b>GR</b> ∩ (0-14 dnů) <b>GR</b> ∩ (14-100 dnů)	<b>EDT</b> ↓	<b>M</b> ↑, †12°C	-	Van Doorslaer & Stoks, 2005
<i>Ischnura elegans</i>	18, 24	<b>DR</b> ↑	-	<b>W</b> ↓	-	Stock & De Block 2011
<i>Lestes viridis</i>	18, 22, 26	<b>GR</b> ↑ (late photop) <b>GR</b> ∩ (early photop)	<b>DT</b> ↓	<b>W</b> ↓	-	De Block & Stoks 2003
DIPTERA						
<i>Wyeomyia smithii</i>	23-39; 16-32	-	<b>DT</b> ↓	<b>W</b> ↓	-	Ragland & Kingsolver 2007
<i>Chironomus crassicaudatus</i>	12.5-32.5	<b>GR</b> ↑ (vajíčka, 3. instar) <b>GR</b> ∩ (celková doba, 4. instar)	<b>EDT</b> ↓ ∪ 4. instar	<b>M</b> ∪ † 12°C	-	Frouz et al. 2002
TRICHOPTERA						
<i>Limnephilus indivisus</i>	17,5; 22,5	<b>GR</b> ↑	<b>DT</b> ↓ (larva) <b>DT</b> ↓ (kukla)	<b>W</b> ↓	BS ↓ GR ↓, DT (larva) ↑ DT (kukla) ↓	Jannot 2009

Tabulka 1: Pokračování z předchozí strany: Přehled vybraných prací týkající se vlivu teploty a množství potravy na základní růstové charakteristiky a životní cykly u vodního hmyzu. Vysvětlivky: **GR** = rychlost růstu, **DR** = rychlost vývoje, **EDT** = doba embryonálního vývoje, **DT** = celková doba vývoje, **W** = hmotnost, **M**= mortalita, † - jedinci nebyli schopni dokončit vývoj, ↑ = stoupá, ↓ = klesá, ∩ stoupá a pak klesá, U = klesá a pak stoupá. Late photo = fotoperioda pozdní sezóny, early photo = fotoperioda počátku sezóny.

Modelový organismus	Experimentální teploty [°C]	Vliv rostoucí teploty			Vliv limitace potravního zdroje	Zdroj
		Rychlost růstu/ vývoje	Doba vývoje	Mortalita/ hmotnost		
<b>EPHEMEROPTERA</b>						Sweeney & Vannote 1978
<i>Centroptilum rufostrigatum</i>	12, 13, 14, 14,5; 15, 17			<b>W</b> ∩		
<i>Tricorythodes atratus</i>	12, 13, 14, 14,5; 15, 17			<b>W</b> ↑		
<i>Isonychia bicolor</i>	12, 13, 14, 14,5; 15, 17			<b>W</b> ∩, M: †12,3–14,2°C		
<i>Caenis simulans</i>	12, 13, 14, 14,5; 15, 17			<b>W</b> ∩, M: 12,3°C †		
<i>Leptophlebia cupida</i>	6,4; 8,6; 10,5, 15			<b>W</b> ∩		
<i>Ameletus ludens</i>	6,4; 8,6; 10,5, 15			<b>W</b> ↓		
<i>Ephemerella subvaria</i>	6,4; 8,6; 10,5, 15			<b>W</b> ↓		
<i>Ephemerella funeralis</i>	6,4; 8,6; 10,5, 15			<b>W</b> ↑		
<b>HEMIPTERA</b>						
<i>Sigara alternata</i>	12, 13, 14, 14,5; 15, 17					

## 3. EXPERIMENTÁLNÍ ČÁST

### 3.1. Cíle experimentu

Mým cílem bylo otestovat následující hypotézy u potápníka druhu *Acilius canaliculatus* (Nicolai, 1822) (Coleoptera: Dytiscidae):

- 1) Doba vývoje se bude s rostoucí teplotou snižovat a jedinci budou dospívat rychleji, ale zároveň budou dosahovat menší velikosti a váhy (koncept TSR).
- 2) Limitované množství potravy bude mít za následek pomalejší vývoj a menší jedince s nižší hmotností.
- 3) Pohlavní dvojtvárnost se odrazí i v různé velikosti, případně hmotnosti těla.

### 3.2. Metodika

Experimenty byly provedeny v klimaboxech na Entomologickém ústavu Biologického centra Akademie věd České republiky v letech 2012 a 2013. Pilotní experiment probíhal od 12.5. do 15.7. 2012. Hlavní experiment probíhal od 14.5. do 14.7.2013.

#### 3.2.1. Modelové organismy

Prvotním záměrem bylo sledovat růst a vývoj potápníka *A. canaliculatus* během celého vývoje, tj. včetně larev 1. instaru. Přestože některé druhy potápníků se již podařilo odchovat v zajetí (např. Inoda et al. 2007), v rámci tohoto experimentu se bohužel přes opakované pokusy nepodařilo získat vajíčka od samic chovaných v kontrolovaných podmínkách. Bylo proto nutné nalovit larvy 1. instaru *A. canaliculatus* pomocí cedníku na jednom z odvodňovacích kanálů rybníku Černiš u Českých Budějovic (48°59'47.0" s. š., 14°25'34.1" v. d.). Tento druh má na dané lokalitě silnou populaci a představuje jeden z dominantních druhů predátorů (Klečka & Boukal 2011).

Larvy *A. canaliculatus* byly během pokusu krmeny dvěma typy potravy. V 1. a 2. instaru byly krmeny perloočkami rodu *Daphnia* (3,9 ± 1mm) - převážně *D. magna* (cca 90%), v menší míře i druhy *D. pulex*, *D. pulicaria* a *D. galeata* (Michal Šorf, osobní sdělení). Ty byly loveny pomocí vodní sítěky na Vrbenských rybnících (49°0'5" s.š., 14°25'52" v.d.). V třetím instaru byli potápníci krmeni navíc i pakomáry rodu *Chironomus*

(zakoupení v obchodě s akvaristickými potřebami). Oba typy potravy patří k preferované kořisti larev *A. canaliculatus* (Klečka & Boukal 2012).

### 3.2.2. Příprava a průběh experimentu

#### Chov larev 1. instaru

Larvy 1. instaru byly chovány v klimatizované místnosti ( $T = 17,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ , fotoperioda: 18L/6D). Byly umístěny po jedné do bílých plastových kelímků o objemu 0,2 l se snítkou vegetace (viz Přílohy, obr. 24). Každý den zhruba ve stejnou dobu (9:00-11:00) byla zvířata zkontrolována a nakrmena *ad libitum*. Objem vody v kelímcích byl konstantně udržován na zhruba 0,15 l. Kompletně byla měněna voda v kelímcích jednou za 4 dny. V případě nalezení svlečky byl daný jedinec zařazen do pokusu a jeho svlečka fixována v glycerovaném alkoholu (70% alkohol, 30% glycerín).

#### Chov larev 2. a 3. instaru

Každému jedinci, který se svlékl do 2. instaru, byl náhodně přiřazen kód jednoho ze šesti chovných skupin (*treatmentů*) (tab. 2). Larvy potápníků byly chovány ve třech kontinuálně udržovaných teplotách (14, 17 a 20 °C) a při dvou potravních režimech (část zvířat byla krmena perloočkami *ad libitum* ( $302 \pm 107$  perlooček za den) a část byla krmena menším množstvím potravy ( $52 \pm 17$  perlooček za den). Třetí instary byly navíc krmeny i pakomáry. V plném potravním režimu dostávaly larvy tři pakomáry denně, v redukovaném jednoho.

Potravní režim/teplota	14 °C ("low")	17 °C ("medium")	20 °C ("high")
Plný ("full")	LF	MF	HF
Redukovaný ("reduced")	LR	MR	HR

Tabulka 2: Přehled názvů 6 chovných skupin.

Chov potápníků od 2. instaru do dospělosti probíhal ve třech termostatech Lovibond BSK ET 650. V každém termostatu bylo ponecháno pět polic a do každé z nich bylo nainstalováno studené světlo s fotoperiodou 16L/8D odpovídající zhruba přirozené fotoperiodě v době vývoje larev. V termostatech byly larvy chovány v bílých kelímcích o objemu 0,2 l ve stojanech po 12 kusech (viz Přílohy obr. 25). Protože teplota v termostatech mezi policemi mírně kolísala o několik desetin °C, byla každý den prováděna rotace stojanů podle znáhodněného pořadí. Tak jsem zajistila, že jedinci byli vystaveni víceméně náhodným podmínkám a neprovedla jsem proto zohlednění stojanů jako bloků v analýzách.

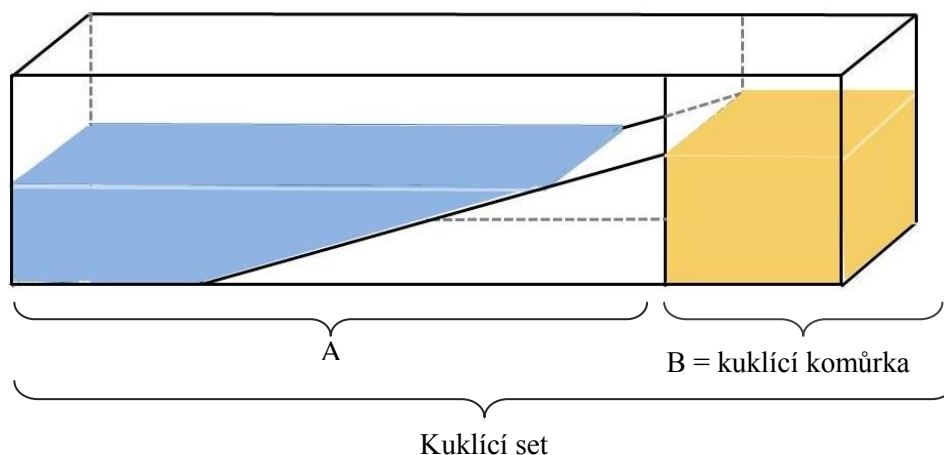


Každý den jsem larvy zkontrolovala, nakrmila, doplnila vodu a nalezené svlečky umístila do mikroskopické Eppendorf Safe-Lock Tube 1,5 ml), opatřila štítkem a fixovala v glycerovaném alkoholu. Voda v kelímcích byla opět kompletně měněna jednou za 4 dny. Do předem připravených formulářů byla zaznamenávána data o svlecích, úmrtnosti a množství zbylé potravy z předchozího dne.

### Chov larev 3. instaru – příprava na zakuklení a líhnutí dospělců

Potápníci se kuklí na souši, kde si vytváří komůrku z písku či rostlinného materiálu. Proto jsem 3. instar přemístila z kelímku do speciálně přizpůsobené nádoby z plexiskla (ve zbytku práce označována jako kuklicí set), složené ze dvou částí (obr. 9, viz Přílohy, obr. 26). Tyto části byly po dobu, kdy se zdržovala larva ve vodě, spojené izolační páskou. První část (viz obr. 9, část A) měla nakloněné dno, jehož povrch byl natřen bílým tmelem a posypán jemným plaveným štěrkem (zrna velikosti: 1–4 mm) zakoupeným v obchodě s akvaristickými potřebami. Takto upravená část A byla po zaschnutí tmelu ponechána dva dny zalitá vodou, aby se odplavily vodou rozpustné chemikálie. Do druhé části, kuklicí komůrky (obr. 9, část B) jsem nasypala štěrk a na něj umístila jemný detrit. Detrit byl získán z téhož odvodňovacího kanálu, kde byly naloveny larvy. Detrit i akvarijní štěrk byly sterilizovány vařící vodou a poté nechány den vysychat, aby mohly být dány do kuklicí komůrky pouze vlhké, ne mokré.

Larvy 3. instaru jsem na základě zkušeností z pilotního pokusu v roce 2012 přemísťovala do kuklicího setu ve fixním věku (larvy ze skupin HF a HR po 5 dnech, MF, MR a LF po 8 dnech a LR po 10 dnech). Jakmile se larva přemístila z vody do detritu, byla kuklicí komůrka oddělena, umístěna zpět do termoskříně a přikryta průhledným plexisklem (viz Přílohy, obr. 25). Volná stěna kuklicí komůrky byla přitom vyplněna přesně vystřižených obdélníčkem plastu a oblepena potravinářskou fólií a izolepou. V průběhu vývoje kukly jsem každý den kontrolovala vlhkost detritu a v případě potřeby buď doplňovala vodu kapátkem na štěrk, případně rosila rozprašovačem anebo naopak plastovým kapátkem odsávala přílišné množství vody ze štěrku.



Obrázek 9: Nádoba z plexiskla sloužící k přesunu třetího larválního stádia. Složena ze dvou částí; A a B, které jsou oddělitelné. Žlutě = akvarijní písek, modře = voda.

Díky pilotního pokusu jsem také věděla, jak dlouho trvá vývoj kukly v jednotlivých teplotách. Kukly ve 14 °C stupních jsem proto kontrolovala po uplynutí 23 dnů od doby, kdy se 3. instar přesunul do detritu. V 17 °C jsem kukly kontrolovala po 14 dnech a ve 20 °C po 11 dnech. Komůrka z detritu byla přitom jemně rozevřena pinzetou, pakliže v něm byla kukla, zkontroloval se jedinec znovu za dva dny. Pokud v ní byl nesklerotizovaný jedinec, zkontroloval se znovu příští den. Mezi vlastním vylíhnutím a sklerotizací (považovanou za datum vylíhnutí dospělce) uběhl vždy nanejvýš jeden den. Vylíhnutý a sklerotizovaný dospělec byl jemně zmáčknut v buničině, aby se zbavil přebytečné vody, následně zvážen na analytických vahách (ABT 120 – 5DM, firma KERN) a zamražen.

### 3.2.3. Zpracování získaného materiálu

Svlečky získané během pokusu jsem zdokumentovala pomocí stereomikroskopu Olympus SZX10 s trinokulární hlavicí a kamerou Infinity. Vybrané rozměry na fotografiích jsem měřila pomocí programu QuickPHOTO CAMERA 2.3 (firma Promicra, www.promicra.cz). U všech tří larválních instarů byly měřeny následující tělní segmenty: délka hlavy, šířka hlavy, délka štítu, poslední zadečkový článek, délka zadního stehna a délka zadní holeně. U dospělců jsem měřila celkovou délku a šířku těla, šířku štítu a délku zadního stehna (viz Přílohy, obr. 27).

### 3.2.4. Statistické zpracování dat

Závislost celkové doby vývoje a délku vývoje jednotlivých vývojových stádií a váhy dospělců na teplotě a potravním režimu s přihlédnutím k pohlaví jedince jsem testovala

pomocí analýzy variance (funkce *Anova* z balíčku *car* v programu R verze 3.0.2; R Development Core Team 2013). Jako výchozí jsem použila model obsahující všechny tři vysvětlující proměnné i jejich interakce. Teplotu jsem přitom považovala za spojitou proměnnou a potravní režim a pohlaví za diskrétní proměnné. Jako vysvětlující proměnnou jsem přitom použila i druhou mocninu teploty v souladu s koncepcí teplotního okna, která připouští nelineární závislost znaku na teplotě. Pomocí postupného výběru (funkce *step*) byl v rámci každé analýzy vybrán model s nejnižší hodnotou Akaikeho informačního kritéria (Burnham & Anderson 2002). Data nebyla před analýzami nijak transformována; na základě základní grafické diagnostiky modelů jsem ověřila normalitu, nulovou střední hodnotu a homoskedasticitu reziduí. Vývojovou izometrii jsem vyhodnocovala pomocí Dirichletovské regrese (funkce *DirichReg* v balíčku *DirichletReg*) v programu R verze 3.0.2. Na rozdíl od předchozích analýz jsem do ní zahrнула pouze skupiny krmené *ad libitum*, abych odstranila možný vliv limitace potravou a její interakce s teplotou (podrobněji viz Diskuze). Jako vysvětlující proměnné jsem proto použila teplotu (opět včetně její druhé mocniny) a zohlednila pohlaví jedince. Model nejlépe popisující zjištěnou závislost jsem opět vybrala na základě nejnižší hodnoty AIC. Výsledky těchto analýz jsem zobrazila pomocí balíčku *ggplot2*.

Poměr pohlaví a analýzu přežívání jsem testovala v programu Statistica (verze 12). Pro testování přežívání v závislosti na teplotě a potravním režimu jsem použila Kaplan-Meierovu metodu. Morfometrická data byla vyhodnocena v programu Canoco (verze 5). Použila jsem parciální RDA analýzu (Partial constrained analysis). Velikosti jednotlivých tělních článků byly centrovány a standardizované a všechny analýzy byly provedeny s 999 permutacemi.

### 3.3. Výsledky

#### 3.3.1. Mortalita

V roce 2012 jsem zaznamenala vysokou mortalitu. Podrobnější informace o přežívání a rychlosti vývoje potápníků v roce 2012 poskytují tabulky 9 a 10 v příloze. Proto jsem mírně pozměnila metodiku chovu v roce 2013 (jedinci nebyli váženi, krmení bylo doplněno o pakomáry). Mortalitu se mi tak podařilo snížit na 32% (tab. 3). Z toho důvodu výsledky z roku 2012 v rámci této diplomové práce nevyhodnocuji, nicméně budou použity v budoucnu pro rekonstrukci velikostně-váhových vztahů. Dále se budu zabývat pouze daty z roku 2013.

Tabulka 3: Srovnání mortality v roce 2012 a 2013; přehled počtu jedinců vstupujících do jednotlivých fází vývoje a úmrtnost v dané fázi. Vysvětlivky: **L2** = druhý instar, **L3** = třetí instar, **KK** = přechod do kuklicí komůrky.

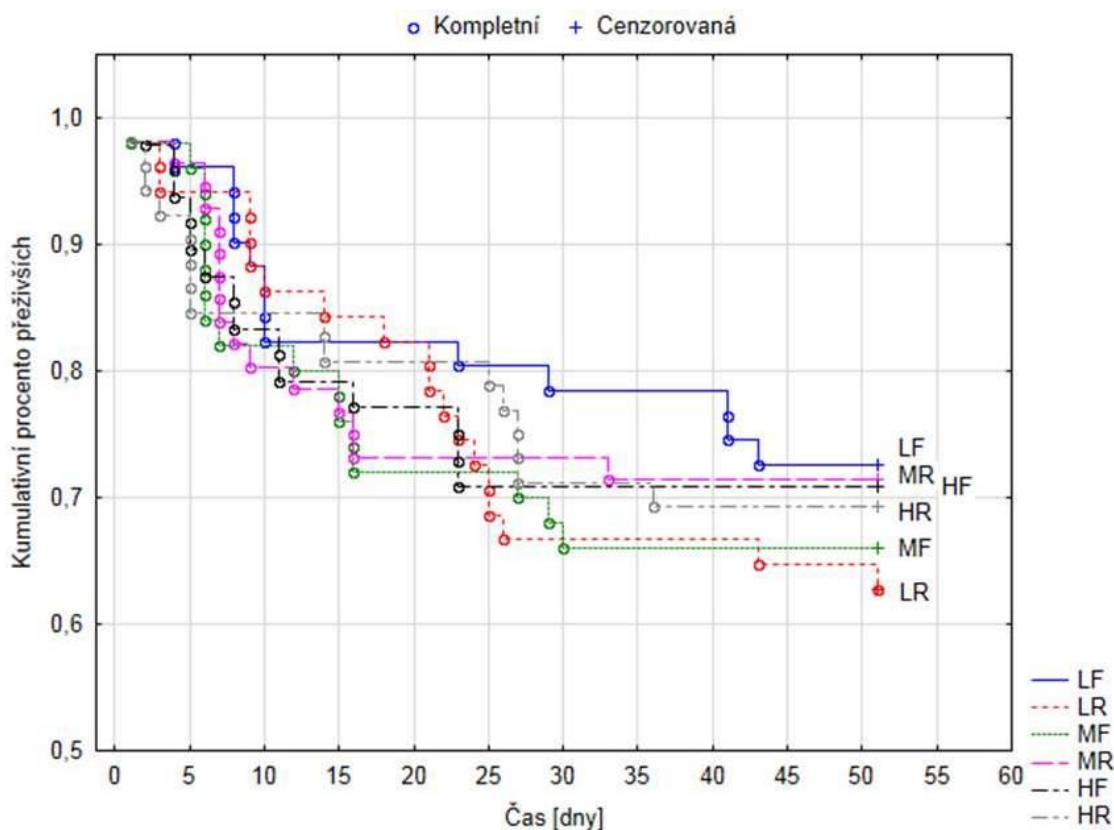
Vývojové stádium	2012		2013	
	<i>N</i>	Úmrtnost	<i>N</i>	Úmrtnost
<b>L2</b>	154	25 %	316	19 %
<b>L3</b>	109	29 %	298	6 %
<b>KK</b>	55	50 %	246	17 %
<b>Dospělo</b>	37	33 %	214	13 %
<b>L2-dospělec</b>	<b>37</b>	<b>66%</b>	<b>214</b>	<b>32 %</b>

Celkem do pokusu v roce 2013 vstoupilo 316 jedinců, dospělo jich 214. Mortalita v jednotlivých skupinách se pohybovala od 27% do 37 %, přičemž nejvyšší mortalitu jsem zaznamenala v nejnižší teplotě s redukováným potravním režimem, naopak nejnižší byla mortalita v nejnižší teplotě s plným potravním režimem (tab. 4).

Tabulka 4: Úmrtnost v jednotlivých skupinách během experimentu v roce 2013. Vysvětlivky: **L** = 14 °C, **M** = 17 °C, **H** = 20 °C, **F** = plný potravní režim, **R** = redukováný potravní režim, **L2** = druhý instar, **L3** = třetí instar, **KK** = přechod do kuklicí komůrky.

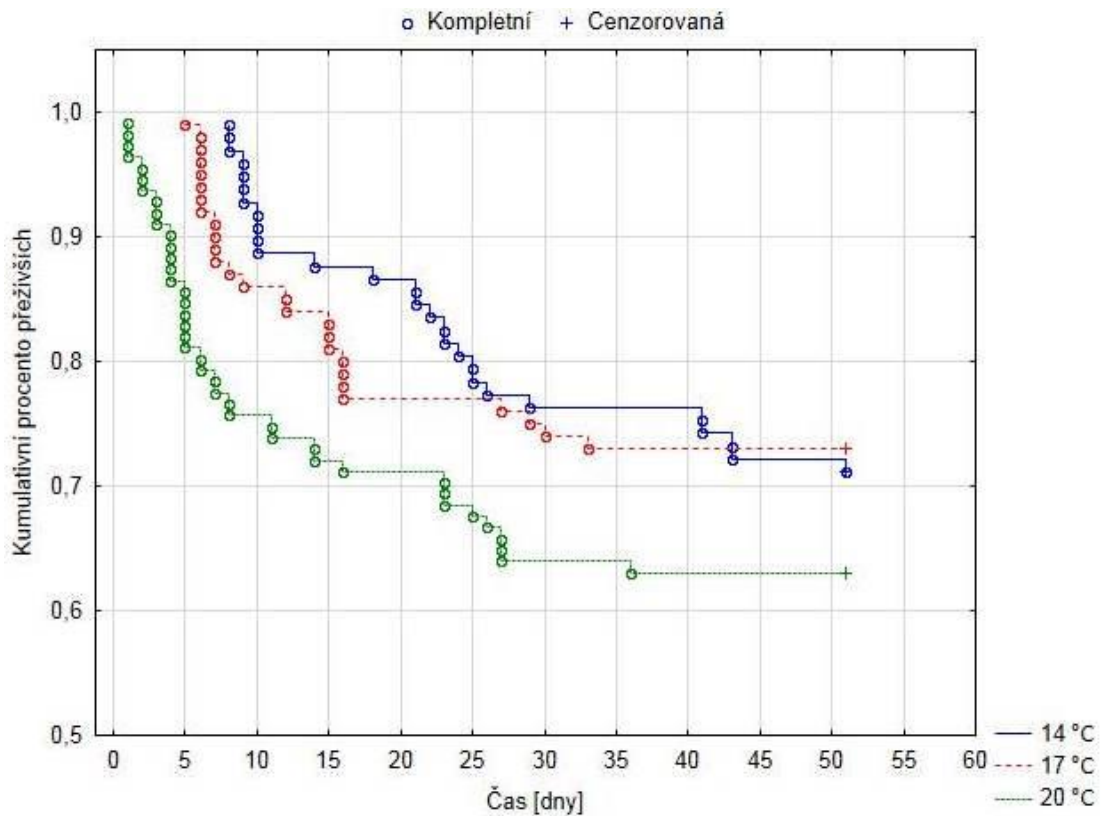
Vývojové stádium	<b>LF</b>	<b>LR</b>	<b>MF</b>	<b>MR</b>	<b>HF</b>	<b>HR</b>
L2	51	51	50	57	52	55
L3	50	48	48	53	49	51
KK	42	37	36	42	44	45
Dospělo	37	32	33	40	36	36
L2-dospělec	<b>27 %</b>	<b>37 %</b>	<b>34 %</b>	<b>30 %</b>	<b>33 %</b>	<b>35 %</b>

V analýze přežívání se jako cenzorovaná označují taková data, která dokládají dobu, kdy experiment skončil. V tomto případě jsem jako cenzorovanou označila dobu přežití jedinců, kteří se úspěšně vylíhli do dospělce, přičemž jsem předpokládala, že dospělci by přežili až do doby vylíhnutí posledního dospělce v pokusu (51 dní). Přežívání se mezi jednotlivými skupinami nelišilo (Gehan's Wilcoxonův test:  $\chi^2 = 1,16$ ;  $df = 5$ ;  $p = 0,95$ ; obr. 10).



Obrázek 10: Kumulativní procento přežívání v jednotlivých skupinách vypočítané Kaplan-Meierovou metodou. Vysvětlivky: **L** = 14 °C, **M** = 17 °C, **H** = 20 °C, **F** = plný potravní režim, **R** = redukovaný potravní režim.

Otestovala jsem odděleně též vliv teploty a potravy. Potrava neměla na průběh přežívání vliv ( $F = 0,29$ ;  $p = 0,77$ ). Mezi teplotami se však průběh přežívání liší ( $\chi^2 = 6,14$ ;  $df = 2$ ;  $p = 0,046$ ). Ve 20 °C poměrné množství přeživších klesá oproti oběma nižším teplotám, zejména v prvních 10 dnech (obr. 11).



Obrázek 11: Kumulativní procento přežívání ve třech teplotách (14, 17, 20 °C) vypočítané Kaplan-Meierovou metodou.

### 3.3.2. Délka vývoje

Celý životní cyklus potápníků trval od 21 do 51 dnů, přičemž s rostoucí teplotou doba vývoje klesala. Doba vývoje v jednotlivých stádiích se pohybovala mezi cca 5–9 dny pro larvy 2. instaru, 8–13 dny pro larvy 3. instaru a 12–24 dny pro kuklu (Tab. 5). Tyto hodnoty se prokazatelně lišily mezi jednotlivými teplotami i mezi potravními režimy s výjimkou délky vývoje kukly, u níž byl prokázán pouze vliv teploty (Tab. 6, obr. 12).

Tabulka 5: Průměrné doby vývoje jednotlivých vývojových stádií [dny] se směrodatnými odchylkami. Vysvětlivky: **L2** = 2. instar, **L3** = 3. instar, **L** = 14 °C, **M** = 17 °C, **H** = 20 °C, **F** = plný potravní režim, **R** = redukovaný potravní režim,

Skupina	L2	L3	Kukla
<b>LF</b>	8,7 ± 0,9	11,5 ± 1,5	24,1 ± 1,7
<b>LR</b>	9,1 ± 1,4	13,3 ± 1,2	24,2 ± 1,5
<b>MF</b>	5,8 ± 0,6	9,3 ± 1,0	16,2 ± 1,0
<b>MR</b>	6,2 ± 0,9	10,6 ± 1,2	16,3 ± 0,7
<b>HF</b>	4,8 ± 0,9	7,8 ± 1,2	11,9 ± 1,0
<b>HR</b>	5,3 ± 1,1	8,8 ± 1,5	12,1 ± 1,1

Pozorovaná data nejlépe popisuje lineární model zahrnující jako vysvětlující proměnné teplotu včetně její druhé mocniny ( $T^2$ ), možnost potrawy a pohlaví. Tento model zároveň neobsahuje žádné interakce těchto proměnných (tab. 6). Na celkovou dobu vývoje měla významný vliv jak teplota ( $F = 227$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0,001$ ), ( $T^2$ :  $F = 141$ ;  $df = 1$ ;  $P < 0,001$ ), tak potravní režim ( $F = 55,1$ ;  $df = 1$ ;  $P < 0,001$ ) a pohlaví jedinců ( $F = 6,2$ ;  $df = 1$ ;  $P < 0,013$ ), přičemž doba vývoje samic trvala kratší dobu.

Teplota měla vliv i na všechna jednotlivá vývojová stádia v pokusu:  
na 2. instar ( $F = 8,49$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0,004$ ), ( $T^2$ :  $F = 3,89$ ;  $df = 1$ ;  $P = 0,050$ ),  
na 3. instar ( $F = 71,68$ ;  $df = 1$ ,  $P < 0,001$ ), ( $T^2$ :  $F = 54,45$ ,  $df = 1$ ,  $P < 10^{-13}$ )  
i na kuklu ( $F = 180$ ;  $df = 1$ ;  $P = 10^{-17}$ ), ( $T^2$ :  $F = 107$ ,  $df = 1$ ,  $P < 10^{-17}$ ).

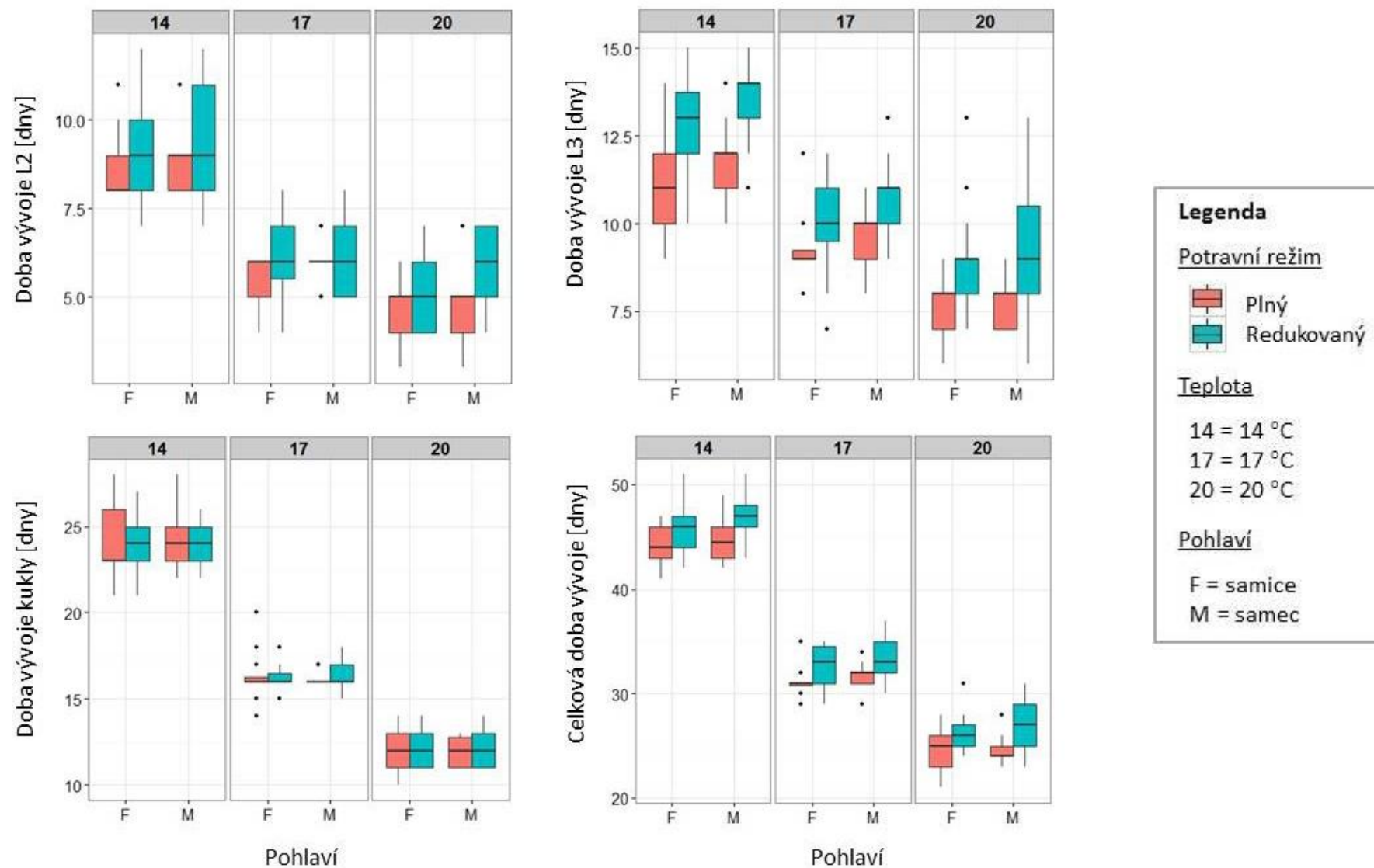
Potravní režim měl významný vliv na délku vývoje 2. instaru ( $F = 56,47$ ,  $df = 1$ ,  $p = P < 0,001$ ) i 3. instaru ( $F = 14,34$ ,  $df = 1$ ,  $P < 0,001$ ), ale neměl vliv na délku vývoje kukly (detaily viz Tab. 6).

Pomocí Dirichletovské regrese jsem zjistila, že závislost relativních dob vývoje v jednotlivých stádiích nejlépe popisuje model zahrnující jako vysvětlující proměnné pohlaví jedince a teplotu včetně její druhé mocniny. O něco hůře popisovaly tato data model zahrnující jen pohlaví jedince a teplotu (hodnota AIC vyšší jen o 0,7 oproti předchozímu nejlepšímu modelu), model zahrnující jen teplotu včetně její druhé mocniny (hodnota AIC vyšší o 1,4 oproti nejlepšímu modelu) a model zahrnující jen teplotu (hodnota AIC vyšší o 2,0 oproti nejlepšímu modelu). Všechny tyto modely přesto představují přijatelný popis pozorovaných dat na rozdíl od modelů, které vliv teploty neobsahovaly (obr. 13). Na základě modelu zahrnujícího jen teplotu jsem odvodila, že maximální míra porušení vývojové izometrie nastává ve 3. instaru a dosahovala  $1,1\% (\text{°C})^{-1}$ , tj. na zkoumaném teplotním gradientu  $6 \text{ °C}$  se relativní doba trvání 3. instaru prodlouží o 6,6% z 26,1% na 32,7% celkové doby vývoje v rámci pokusu.

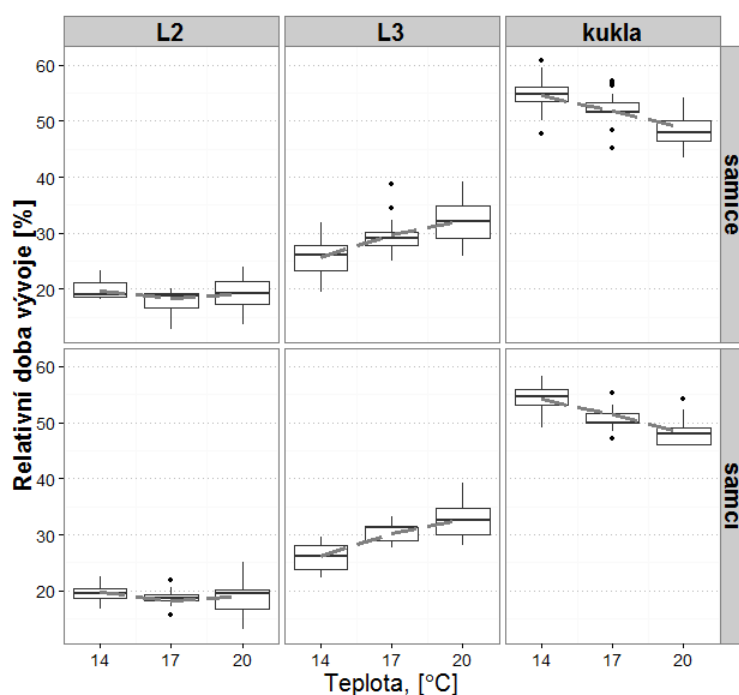
Tabulka 6: Výsledné lineární modely závislosti délky celkové doby vývoje, doby vývoje jednotlivých životních stádií a váhy dospělců *A. canaliculatus* v závislosti na teplotě, potravním režimu s ohledem na pohlaví jedince. Stádium: **L2** = 2. instar, **L3** = 3. instar, **L2 + L3 +kukla** = celková doba vývoje. Struktura modelu: **T** = vliv teploty, **T<sup>2</sup>** = vliv druhé mocniny teploty, **F** = vliv potravního režimu, **S** = vliv pohlaví. Intercept = teoretické hodnoty pro samici chovanou při teplotě 0 °C v plném krmicím režimu; red = rozdíl ve skupině s redukovanou potravou oproti skupině krmené *ad libitum*; M = rozdíl samců oproti samicím. Hladiny významnosti pro jednotlivé koeficienty: \*\*\*, P< 0,001; \*\*, P< 0,01; \*, P< 0,05.

	Stádium	Model	Intercept	Teplota	(Teplota) <sup>2</sup>	Potrava <sup>red</sup>	Pohlaví <sup>M</sup>
Délka vývoje [dny]	L2	T + F + T <sup>2</sup>	51,3 ± 4,7 ***	-4,72 ± 0,56 ***	0,12 ± 0,016 ***	0,53 ± 0,14 ***	-
	L3	T + S + F + T <sup>2</sup>	31,32 ± 5,66 ***	-1,97 ± 0,68 **	0,04 ± 0,012 *	1,28 ± 0,17 ***	0,43 ± 0,17 *
	Kukla	T + T <sup>2</sup>	108,3 ± 5,5 ***	-8,80 ± 0,66 ***	0,20 ± 0,019 ***	-	-
	L2+L3+kukla	T + S + F + T <sup>2</sup>	190,9 ± 8,6 ***	-15,5 ± 1,03 ***	0,36 ± 0,03 ***	1,92 ± 0,26 ***	0,65 ± 0,26 *
Hmotnost [g]	Dospělec	T + S + F	0,22 ± 0,0089 ***	-0,0052 ± 0,00051 ***	-	-0,0084 ± 0,0024 ***	0,0082 ± 0,0025 ***





Obrázek 12: Závislost celkové doby vývoje i jednotlivých vývojových stádií na teplotě a potravním režimu s ohledem na pohlaví jedince.



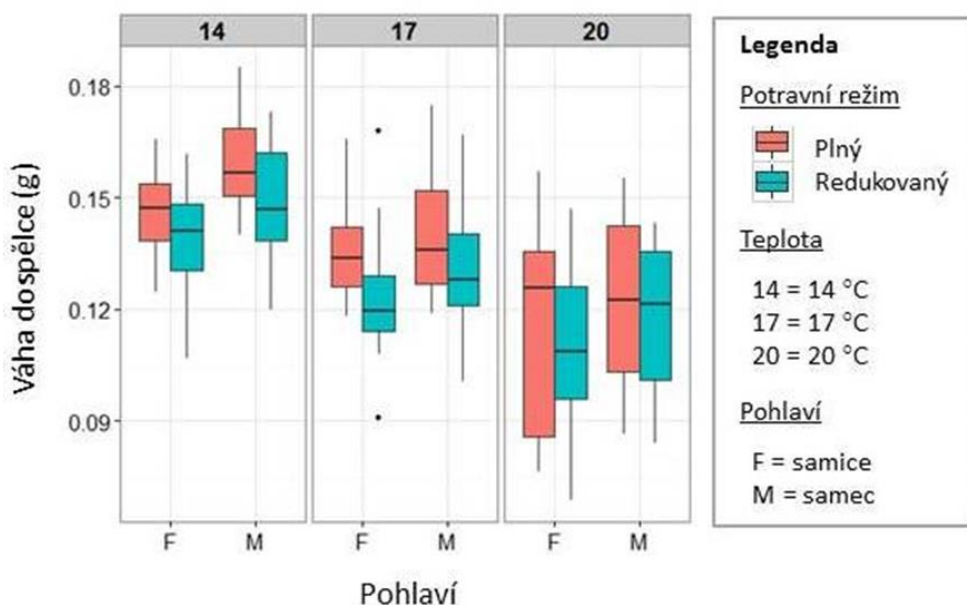
Obrázek 13: Teplotní závislost relativní doby vývoje v jednotlivých stádiích s ohledem na pohlaví jedince. Použita jen data z potravního režimu *ad libitum*. Šedá čárkovaná čára = model popisující nejlépe data na základě Dirichletovské regrese.

### 3.3.3. Hmotnost dospělců

Hmotnost dospělců se pohybovala mezi 0,14 a 0,093 g (tab. 7). Dospělci, kteří svůj vývoj prodělali v nejnižší teplotě, dosahovali nejvyšší hmotnosti, a se zvyšující se teplotou se hmotnost jedinců snižovala (tab. 6, obr. 14). Na hmotnost dospělců měla prokazatelný vliv jak teplota ( $df = 1$ ,  $F = 106,9$ ,  $P < 10^{-17}$ ), tak potravní režim ( $df = 1$ ;  $F = 11,8$ ;  $P < 0,001$ ). Samice navíc dosahovaly nižších hmotností než samci ( $df = 1$ ;  $F=11,8$ ;  $P < 0,001$ ).

Tabulka 7: Průměrné váhy dospělců v jednotlivých skupinách se směrodatnými odchylkami. Vysvětlivky: **L** = 14 °C, **M** = 17 °C, **H** = 20 °C, **F** = plný potravní režim, **R** = redukováný potravní režim,

Skupina	Hmotnost dospělce [g]
<b>LF</b>	0,153 ± 0.013
<b>LR</b>	0,143 ± 0.016
<b>MF</b>	0,137 ± 0.014
<b>MR</b>	0,127 ± 0.016
<b>HF</b>	0,120 ± 0.025
<b>HR</b>	0,114 ± 0.021



Obrázek 14: Graf závislosti hmotnosti dospělé na teplotě a potravním režimu s ohledem na pohlaví jedince.

### 3.3.4. Poměr pohlaví

Poměr pohlaví mezi jednotlivými skupinami se nelišil ( $\chi^2 = 4,2$ ,  $df = 7$ ,  $p = 0,77$ ). Lze tedy říct, že poměr pohlaví nijak nevybočuje z poměru pohlaví 1:1 typického pro většinu organismů.

Skupina	LF		LR		MF		MR		HF		HR	
Pohlaví	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F	M	F
Počet	20	17	13	18	13	20	21	19	18	17	15	21

Tabulka 8: Počty samců a samic v jednotlivých skupinách. Vysvětlivky: F = samice, M = samec.

### 3.3.5. Morfometrie

#### Vliv teploty a potravy na rozměry 2. a 3. instaru

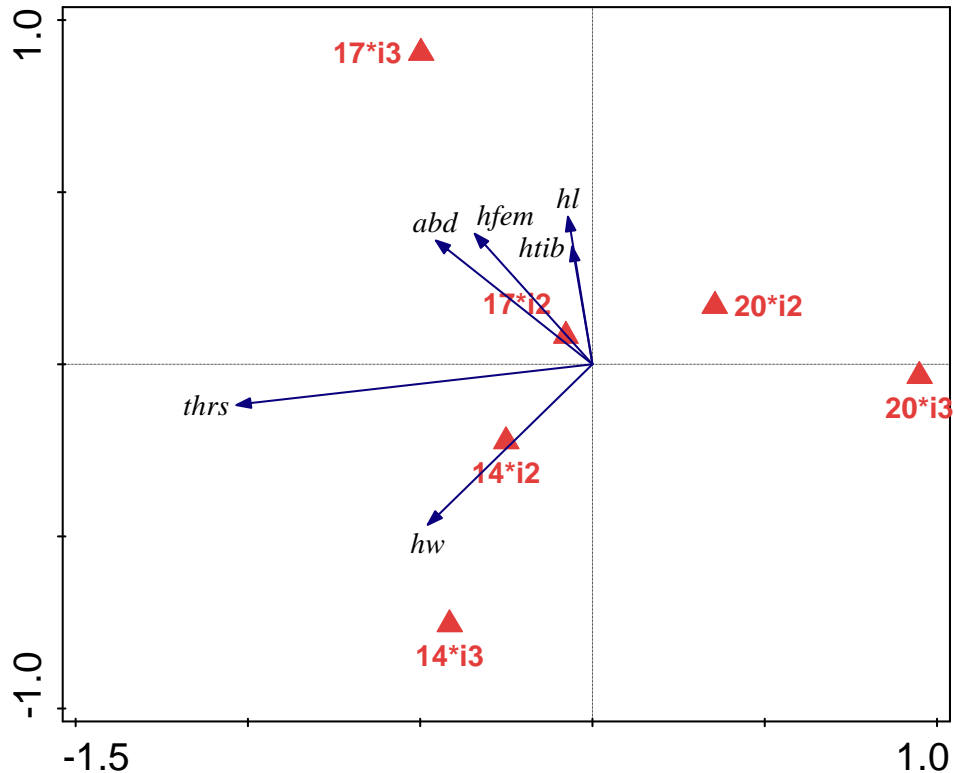
Rozměry 1. instaru nebyly ovlivněny podmínkami v rámci pokusu a představovaly tak variabilitu, která mohla být podmíněna jak geneticky, tak podmínkami prostředí před začátkem pokusu. Nejdříve jsem proto zjistila, který tělní článek 1. instaru svými rozměry nejlépe koreloval s ostatními rozměry ve 2. a 3. instaru. V následných analýzách jsem ho použila jako kovariátu, abych odfiltrovala vliv velikosti jedince na začátku pokusu. Pro tuto analýzu jsem použila omezenou parciální RDA s kovariátami potravní režim a teplota. Jako

rozměr 1. instaru s nejvyšší výpovědní hodnotou se ukázala délka štítu, která vysvětlovala 21,7% variability v 2. instaru (test všech os: pseudo-F = 32,9; P = 0,001). Ve 3. instaru pak vysvětlovala délka štítu 1. instaru 6 % variability (pseudo-F = 7,6; P = 0,001; viz Přílohy obr. 28 a 29).

Poté jsem zjišťovala, zda má na rozměry tělních článků v 2. a 3. instaru vliv pohlaví jedinců. Použila jsem opět omezenou parciální analýzu RDA (kovariáty: teplota, potravní režim, velikost štítu 1. instaru). Vliv pohlaví na 2. instar byl v této analýze neprůkazný a vysvětlená variabilita byla pouze 0,8% (pseudo-F = 0,9; p = 0,40). Vliv pohlaví na 3. instar vyšel taktéž neprůkazný a vysvětlená variabilita byla 2% (pseudo-F = 2,4; p = 0,07; viz Přílohy obr. 30 a 31). Pohlaví jedince jsem proto do dalších analýz jako vysvětlující proměnnou nezahrnula.

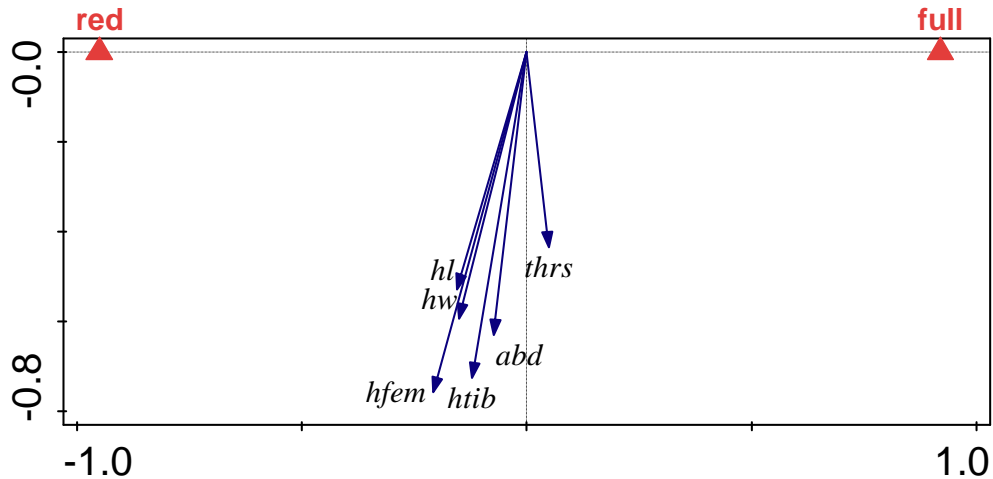
Pro zjištění vlivu teploty na absolutní velikost jednotlivých tělních článků u 2. a 3. instaru jsem použila omezenou parciální analýzu variance (RDA), v níž byla teplota použita jako hlavní efekt a jako kovariáty: potravní režim a délka štítu v 1. instaru. Teplota měla na velikosti jednotlivých tělních článků 2. instaru průkazný vliv a vysvětlovala 4,5% variability (pseudo-F = 2,8; p = 0,007; Přílohy obr. 32). Vliv teploty na 3. instar se ukázal také jako průkazný a vysvětlil 8,4 % celkové variability (pseudo-F = 5,5; p = 0,001; Přílohy obr. 33).

Pro zobrazení vlivu teploty na růst jednotlivých rozměrů mezi 2. a 3. instarem jsem použila redundanční analýzu. Během přechodu z 2. do 3. instaru logicky došlo ke zvětšení velikosti jedinců. Rozdíly ve zvětšení mezi jednotlivými teplotami jsem testovala pomocí omezené parciální analýzy s hierarchickým uspořádáním. Záznamy velikostí jednotlivých tělních článků 2. a 3. instaru byly použity jako split-ploty jednoho whole-plotu, v tomto případě whole plot reprezentuje jedince. Jako vysvětlující proměnná byla použita interakce teploty a instaru a jako kovariáty potravní režim, instar a délka štítu prvního instaru (obr. 15). Teplota měla prokazatelný vliv na diferenciaci velikostí v průběhu růstu mezi 2. a 3. instarem (vysvětlená variabilita: 7%, pseudo-F = 9,1; P = 0,001). Navíc je z grafu na obr. 15 zřetelné, že zatímco rozdíly ve velikosti jednotlivých tělních článků jedinců chovaných v různých teplotách byly ve 2. instaru malé, ve 3. instaru už byly jednotlivé rozměry jedinců chovaných v teplotě 17 °C, případně 14 °C, výrazně větší než u jedinců chovaných ve 20 °C.

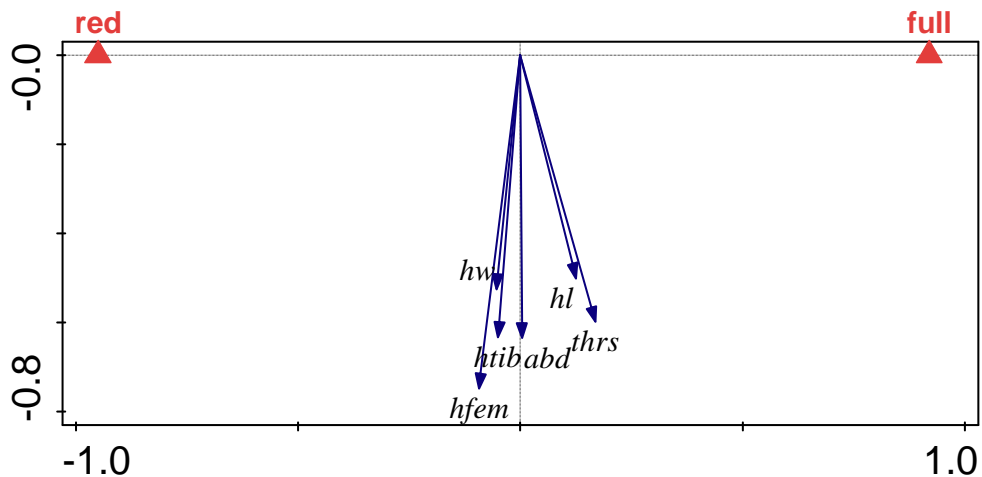


Obrázek 15: Diferenciace průměrných hodnot velikostí jednotlivých tělních článků v průběhu vývoje mezi druhým a třetím instarem v závislosti na teplotě a s ohledem na velikost těla v 1. instaru a potravní režim. Vysvětlivky: thrs = délka štítu, hw = šířka hlavy, hl = délka hlavy, abd = délka posledního zadečkového článku, hfem = délka zadního stehna, htib = délka zadní holeně.

Pro zjištění vlivu potravy na velikost jednotlivých tělních článků u 2. a 3. instaru jsem použila omezenou parciální analýzu variance (RDA), v níž byl potravní režim použit jako hlavní efekt a jako kovariáty teplota a délka štítu 1. instaru. Vliv potravy se ukázal jako průkazný u 2. instaru (obr. 16), a vysvětlující 2,5% variability (pseudo-F = 3,1,  $p = 0,042$ ). Na velikost jednotlivých tělních segmentů 3. instaru potravní režim vliv neměl (potravní režim vysvětluje 1,1% variability; pseudo-F= 1,4;  $p = 0,23$ ; obr. 17). Přehled průměrů jednotlivých rozměrů včetně směrodatných odchylek uvádím v Příloze (tab. 11).



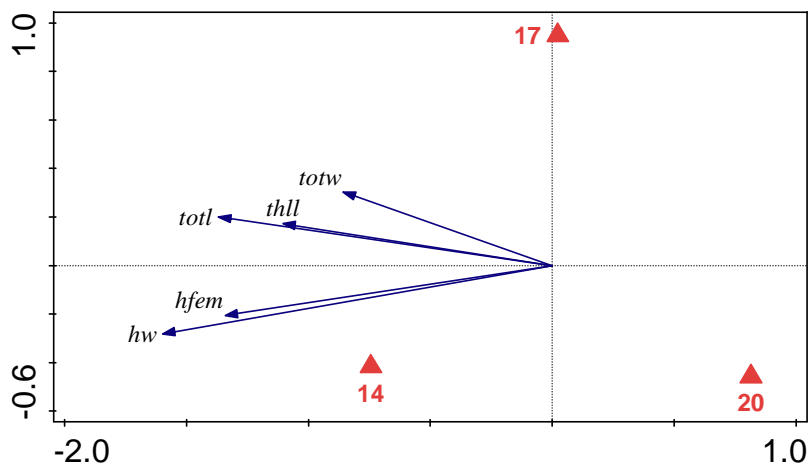
Obrázek 16: Vliv potravního režimu na velikosti jednotlivých tělních článků 2. instaru. Zkratky tělních článků viz obr. 15, red = redukovaný potravní režim, full = plný potravní režim.



Obrázek 17: Vliv potravního režimu na velikosti jednotlivých tělních článků 3. instaru. Zkratky tělních článků viz obr. 15, red = redukovaný potravní režim, full = plný potravní režim.

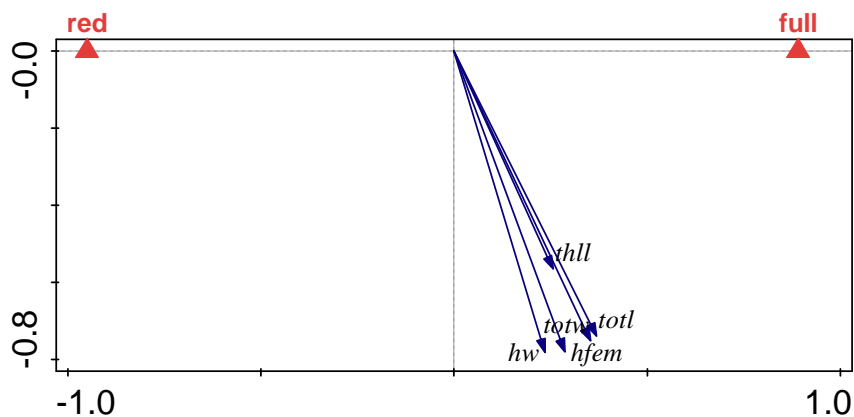
### Vliv teploty a potravy na rozměry dospělců

Pro zjištění vlivu teploty na velikost dospělců jsem použila omezenou parciální analýzu variance (RDA), v níž teplota byla použita jako hlavní efekt a jako kovariáty potravní režim, pohlaví a velikost štítu v 1. instaru. Vliv teploty se ukázal jako průkazný a vysvětlil 13 % pozorované variability (pseudo-F = 8,8; P = 0,001; obr. 17). Jednotlivé rozměry, zejména šířka hlavy a délka stehna, klesají s teplotou.



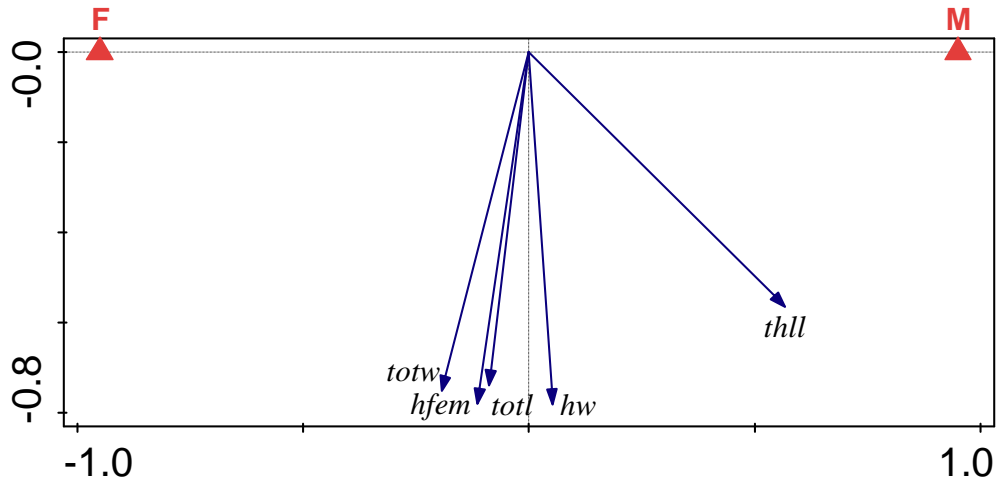
Obrázek 18: Vliv teploty na absolutní rozměry dospělců. Vysvětlivky: totw = celková šířka dospělce, totl = celková délka dospělce, thll = délka štítu, hw = šířka hlavy, hfem = délka zadního stehna , čísla označují experimentální teplotu ve °C.

Vliv potravního režimu na dospělé po odfiltrování vlivu teploty a velikosti štítu 1. instaru se ukázal také jako průkazný (vysvětlená variabilita je 11,6 %, pseudo F = 15,4; P = 0,001). Všechny z měřených rozměrů byly větší u zvířat vyvíjejících se v plném potravním režimu (obr. 18).



Obrázek 19: Vliv potravního režimu na absolutní rozměry dospělců. Zkratky tělních článků viz obr. 17, red = redukovaný potravní režim, full = plný potravní režim.

Pohlaví má na jednotlivé velikosti těla dospělců po odfiltrování vlivu velikosti štítu 1. instaru, potravního režimu a teploty také prokazatelný vliv (vysvětluje 9,7% variability; pseudo-F = 12,7, P = 0,001). Většina rozměrů se ale zdá být obdobně velká jak u samců, tak u samic. Výraznější rozdíl je pouze ve velikosti štítu, který je u samců širší (obr. 19).



Obrázek 20: Rozdíly v absolutních rozměrech mezi dospělci dané pohlavím. Zkratky tělních článků viz obr. 17, F = samice, M = samec.



## 4. DISKUZE

### Vliv teploty a množství potravy na růst a vývoj vodního hmyzu

Většina prací, které zkoumaly růst a vývoj vodního hmyzu v závislosti na teplotě a potravním režimu, se shoduje v tom, že růst a vývoj se s teplotou v naprosté většině případů zrychlují a zároveň tak dochází ke zkrácení doby vývoje. Pokud práce zahrnuje široké teplotní spektrum, ukazuje se, že nejvyšší možné hmotnosti a pravděpodobně tedy i fitness dosahuje vodní hmyz jen v úzkém rozmezí teplot (Sweeney & Vannote 1978). Toto rozmezí pravděpodobně odpovídá optimální teplotě v rámci (ne vždy zjišťovaného) teplotního okna. Pokud žije hmyz v podmínkách s nedostatkem potravy, předpokládá se, že se u něj sníží rychlost vývoje a jedinec buď dosáhne stejné velikosti jako při dostatku potravy, nebo jsou potravní zdroje natolik omezené, že jedinec dospěje při menší velikosti či hmotnosti (Nylin & Gotthard 1998).

### Vliv teploty a potravního režimu na délku vývoje jedinců *A. canaliculatus*.

Výsledky mého experimentu ukazují, že teplota měla na dobu vývoje potápníka *Acilius canaliculatus* významný vliv, neboť doba vývoje se zkracovala s rostoucí teplotou. Zároveň jsou mé výsledky v souladu s většinou prací zabývajících se teplotní závislostí vývoje ektotermních živočichů včetně vodního hmyzu (např. De Block & Stoks 2003, Van Doorslaer & Stoks 2005, Ragland & Kingsolver 2007, Jannot 2009). Se zvyšující se teplotou se zároveň zkracovala jak celková doba vývoje jedince, tak doba vývoje jednotlivých stádií (2. a 3. instaru a kukly). Prací zkoumajících délku vývoje jednotlivých vývojových stupňů lze najít poměrně málo, ale například práce Jannota (2009), která zkoumala jak délku vývoje larev, tak dobu vývoje kukly, se kvalitativně shoduje s mými výsledky.

Významný vliv na celkovou dobu vývoje i délku trvání 2. a 3. instaru mělo množství potravy. Celková doba vývoje jedinců chovaných v redukovaném potravním režimu byla průměrně o 2 dny vyšší než u jedinců krmených *ad libitum*. Doba vývoje 2. instaru se v redukovaném režimu oproti délce vývoje jedinců krmených *ad libitum* prodloužila průměrně o půl dne. Vývoj 3. instaru dokonce trval o více než jeden den déle. To naznačuje, že jedinci 3. instaru mohli být menším množstvím potravy limitováni více, protože množství redukované potravy bylo srovnatelné během celé doby vývoje a větší larvy mají vyšší

nároky na pokrytí metablických nároků. Vývoj jedinců v redukovaném potravním režimu vykazoval mnohem vyšší variabilitu, než jaká byla u jedinců krmených *ad libitum* (viz obr. 12). Limitace potravního zdroje může vytvářet selekční tlak na zvýšení variability v délce vývoje, což může být výhodné z hlediska populační dynamiky. V případě zvýšené variability v délce vývoje je teoreticky vyšší pravděpodobnost, že alespoň část populace přežije do doby, kdy potravy bude dostatek. Podporou této hypotézy by mohl být fakt, že průběh přežívání mezi dvěma potravními režimy se nelišil, pouze variabilita v délce vývoje byla vyšší.

Na rozdíl od obou larválních instarů trvání stádia kukly na množství potravy nezáviselo. To znamená, že doba vývoje kukly nebyla ovlivněna množstvím nashromážděných zásob během larválního vývoje a metamorfóza v dospělce trvala určité fixní období, závislé pouze na teplotě. Jannot (2009), který se také zabýval vlivem potravy na délku vývoje, zaznamenal jiný trend. Jedincům, kteří prožili svůj larvální vývoj v prostředí s menším množstvím potravy, trval vývoj kukly kratší dobu. Změna v délce vývoje oproti více krmeným jedincům však byla velmi malá.

Zároveň jsem u potápníka *A. canaliculatus* nepotvrdila koncept vývojové izomorfie (Jarošík *et al.* 2002), protože relativní délka vývoje ve skupinách krmených *ad libitum* ve 3. instaru rostla s teplotou a relativní doba stádia kukly naopak s teplotou klesala. Tento výsledek může souviset s tím, že jedinci ve vyšší teplotě mají rychlejší bazální metabolismus. Protože metabolismus roste s velikostí těla (Brown *et al.* 2004), mohou jím být relativně velké larvy 3. instaru limitovány v růstu ve vyšších teplotách, pokud jsou zároveň dále limitovány v množství potravy, které jsou schopny za jednotku času přijmout a zpracovat. Pozorovaný nárůst relativní doby trvání 3. instaru ( $1,1 \text{ \%} \cdot (\text{°C})^{-1}$ ) je navíc výrazně vyšší než všechny údaje dosud udávané pro vodní hmyz (maximální hodnota  $0,015 \text{ \%} \cdot (\text{°C})^{-1}$  pro druh *Aedes aegypti*, tab. A1 v práci Jarošík *et al.* 2002). Tento nesoulad ale může být způsoben tím, že mnou zjištěné hodnoty jsou odhadnuté přímo z originálních dat, zatímco v případě práce Jarošíka *et al.* (2002) se jedná o hodnoty zpětně přepočítávané z výsledků analýz transformovaných dat a tento postup může výsledný údaj podhodnocovat (T. Ditrich *et al.*, nepublikovaný rukopis).

#### Vliv teploty a potravního režimu na velikost a hmotnost jedinců *A. canaliculatus*

Teplota měla vliv na absolutní velikosti 3. instaru a zároveň na nárůst velikostí jednotlivých tělních článků v průběhu vývoje mezi 2. a 3. instarem. Největší relativní

průměrný nárůst velikostí článků byl zaznamenán ve střední teplotě 17 °C. Většina rozměrů larev 3. instaru vzrostla nejméně v nejvyšší teplotě 20 °C. Potravní režim neměl na velikost jednotlivých tělních článků 3. instaru průkazný vliv.

I přes náhodné řazení jedinců do jednotlivých experimentálních skupin je možné, že do jedné z nich byli zařazeni větší jedinci, což sice nebylo statisticky potvrzeno, nicméně byla pozorována mírně vyšší velikost jednotlivých tělních článků 1. instaru v teplotě 17 °C a redukovaném potravním režimu. Proto považuji průkazný vliv teploty a potravního režimu u 2. instaru spíše za artefakt prvotního rozřazení jedinců do pokusu. Jedinci 2. instaru teprve vstupovali do pokusu a lze předpokládat, že stanovenými podmínkami nebyli ovlivněni. Možnou výjimku představuje intra-instarový růst, během něhož se zvětšují rozměry kutikuly (Gilbert 2007). Pro možnost, že se jedná o artefakt svědčí, alespoň v případě potravy, fakt, že vliv potravy se ukázal u 3. instaru jako neprůkazný. Protože každý jedinec má jen omezené množství zdrojů, které může využít, zdá se, že larvy *A. canaliculatus* alokují nashromážděné zdroje do energetických zásob a nikoli do růstu kutikuly. Nashromážděné zásoby nelze rozpoznat měřením chitinizovaných částí kutikuly, ale můžeme je detekovat prostřednictvím vážení jednotlivých instarů v průběhu času. Předpokládám, že tuto hypotézu bude možné ověřit na datech z roku 2012, které jsem v rámci této práce neanalyzovala.

Na rozměry dospělců měla zásadní vliv teplota i potravní režim, přičemž všechny měřené rozměry (celková délka a šířka těla, šířka štítu a délka stehna) byly nejmenší v nejvyšší teplotě 20 °C. Navíc všechny měřené rozměry byly větší u jedinců krmených *ad libitum*. Jedinci, kteří se vyvíjeli ve vyšších teplotách, zároveň dosahovali nižších hmotností.

To znamená, že výsledky experimentu potvrzují hypotézu, že doba vývoje se bude s rostoucí teplotou snižovat a jedinci budou dospívat rychleji, zároveň však budou dosahovat menší velikosti a hmotnosti v souladu s konceptem *temperature-size rule* (Forster et al 2012). Dospělci v redukovaném potravním režimu zároveň dosahovali nižších hmotností, průměrně o 0,0084 g méně než jedinci krmení *ad libitum*. Výsledky pokusu jsou tedy v souladu s druhou hypotézou, že limitované množství potravy bude mít za následek pomalejší vývoj a nižší hmotnost těla jedinců. V literatuře však najdeme i případy obráceného TSR u vodního hmyzu. Atkinson (1995) ve své metaanalýze zjistil, že jepice *Caenis simulans*, *Isonychia bicolor*, *Tricorythodes atratus* a *Eurylophella funeralis* s rostoucí teplotou zvyšují svou hmotnost. Pro tuto skutečnost se mu však nepodařilo najít vhodné vysvětlení.

## Pohlavní dimorfismus

O problematice pohlavního dimorfismu potápníků zatím neexistuje mnoho prací, přestože by mohli být vzhledem ke svému rozmnožovacímu chování a morfologii vhodnou modelovou skupinou pro studium pohlavního výběru a koevolučních závodů ve zbrojení mezi pohlavími (Bergsten & Miller 2007, Fairn *et al.* 2007). Tato otázka si proto заслужuje další a podrobnější výzkum.

V rámci svého pokusu jsem zjistila, že u potápníka *A. canaliculatus* se kromě dimorfismu ve vnější morfologii objevuje i pohlavní dimorfismus ve velikosti těla, přičemž samci jsou těžší než samice. Průměrná váha dospělců byla 0,132 g, přičemž a samci byli za jinak stejných podmínek (teplota a potravní režim) průměrně o 0,0082 g těžší než samice. Z výsledků tak vyplývá, že málo krmený samec má stejnou hmotnost jako samice, která se vyvíjela v redukováném potravním režimu.

Většina měřených rozměrů se mezi pohlavími nelišila. Nápadným výsledkem proto je, že samci měli bez ohledu na teplotu a potravní režim širší štít. Tato skutečnost by mohla souviset s jejich způsobem rozmnožování. To probíhá tak, že samec se přichytí samici ze shora za krovky (Bergsten & Miller 2007) a obě pohlaví pak plavou v tandemu. Širší štít u samců znamená větší plochu štítu, která zvyšuje vztlak, což by mohlo usnadňovat společný pohyb (Fairn *et al.* 2007). Alternativní vysvětlení by mohla poskytnout intrasexuální kompetice, širší štít by během kopulace mohl pomoci odrazit případné soky (Jan Sychra, ústní sdělení). Širší štít samců by také mohl být jednoduše důsledkem sexuálního výběru nebo tlaku na rozdělení si potravních nik. Z mé studie tak plyne, že rozdíly mezi pohlavími potápníků nemusí být jen v celkové velikosti či hmotnosti, ale že můžeme nalézt rozdíly ve velikostech jednotlivých tělních článků. Kvalitativně podobné výsledky zaznamenali Fairn *et al.* (2007) pro severoamerického potápníka *Laccophilus maculosus*. Uvádí však zejména velmi výrazné rozdíly mezi délkou jednotlivých článků předních a středních nohou, které mohou být u samců až o 30-40% delší než u samic. V mé studii jsem z časových důvodů délky předních a středních nohou dospělců nezjišťovala.

## Přežívání

Na základě zjištěných výsledků se domnívám, že teplota 17 °C je pro potápníka *A. canaliculatus* nejbližší jeho teplotního optima. Největší diference velikostí jednotlivých tělních článků mezi 2. a 3. instarem proběhla v teplotě 17 °C a rozptyl doby vývoje je v této

teplotě nejmenší. Naopak teplota 20 °C je buď na hranici, nebo dokonce za optimem teplotního okna pro tento druh. Pro tuto domněnku mluví fakt, že nejstrmější křivka přežívání byla zaznamenána právě v teplotě 20 °C. Tyto výsledky by tak napovídaly, že s pozicí teplotního okna se nedá příliš hýbat a že potápník *A. canaliculatus* má relativně úzkou teplotní valenci stejně jako mnohé jiné druhy vodního hmyzu (Sweeney & Vannote 1978). Práce Janota (2009) také ukazuje, že průběh přežívání souvisí s biogeografií: druhy z nižších zeměpisných šířek mají vyšší mortalitu při nižších teplotách, zatímco u druhů z vyšších zeměpisných šířek mortalita stoupá s teplotou (Van Doorslaer & Stoks 2005). Mé výsledky jsou s tímto závěrem v souladu, protože *A. canaliculatus* je druh vyskytující se v severním Palearktu s centrem výskytu ve vyšších zeměpisných šířkách (Boukal *et al.* 2007).

Vzhledem k charakteristice životního cyklu potápníka *A. canaliculatus* je možné, že jednotlivá vývojová stádia jsou různě náchylná vůči teplotním extrémům, případně že by u nich mohlo docházet k posunu teplotního okna během ontogeneze. V době, kdy jsem larvy 1. instaru odchytila v terénu (v průběhu 9 dnů v květnu 2013), dosahovala průměrná teplota na lokalitě přibližně 15 °C. V laboratorních podmínkách se začali první dospělci líhnout v polovině června 2013, v tu dobu (18. června 2013) bylo na místě jejich odlovu naměřeno 22 °C. Z toho plyne, že průměrná teplota vody v místě jejich přirozeného výskytu během jejich vývoje roste postupně. Při přenosu larev 1. instaru do 20 °C tak mohlo dojít k teplotnímu šoku, což by vysvětlovalo jejich vysokou mortalitu během prvních 10 dnů experimentu. Na druhou stranu byly larvy chovány před umístěním do pokusu při teplotě 17,5 °C, takže lze předpokládat, že došlo k jejich aklimatizaci a přesun do nejvyšší teploty nebyl úplně náhlý.

## 5. ZÁVĚR

Růst a vývoj ektotermů silně závisí na vnějších podmínkách, zejména na kvantitě a kvalitě potravy (Anderson *et al.* 1979, Inoda 2009) a teplotě (Angilletta *et al.* 1994, Forster *et al.* 2012). Velké množství prací zkoumalo vliv těchto základních faktorů, poměrně málo z nich se však zabývalo vodním hmyzem a prakticky žádná z nich se nevěnovala vodním broukům. Sledování vývoje, přežívání či reprodukce vodního hmyzu v závislosti na teplotě totiž přináší mnohé praktické překážky. Většina druhů hmyzu se vyznačuje poměrně vysokou vnitrodruhovou variabilitou ve velikosti těla (Stoks *et al.* 2013), z čehož plyne, že při měření jednotlivých charakteristik jedinců daného druhu mohou být výsledky zkresleny individuálnímu rozdíly mezi jedinci. Nadto vodní hmyz nepatří k často chovaným modelovým organismům a v průběhu experimentů často dochází k vysoké mortalitě jedinců v důsledku chovu v suboptimálních podmínkách.

Pokud jde o potápníky, jejich chov a získávání rozmnožujících se jedinců jsou poměrně náročné (Inoda *et al.* 2007). V rámci mé diplomové práce se podařilo chovat jedince *A. canaliculatus* od 1. larválního instaru a poskytnout jim vhodné podmínky, při kterých jsou schopni dokončit vývoj v různých podmínkách prostředí. Metodika této práce tak může být využita v budoucím výzkumu ekologie a fenotypové plasticity vodních brouků. Tato práce přináší první ucelené experimentální výsledky o tom, jak teplota a množství potravy ovlivňují jejich růst a vývoj. Zjištěné výsledky jsou z velké části v souladu s hlavními koncepty popisujícími vliv teploty a množství potravy na růst a vývoj vodního hmyzu a dalších ektotermních živočichů. Hlavní přínos mé práce spočívá především v tom, že jsem vliv obou faktorů zkoumala zároveň a sledovala jsem fenotypovou plasticitu většího počtu potenciálně významných znaků. Mé výsledky tak přispívají k poznání zákonitostí spojených s růstem a vývojem vodního hmyzu. Tyto poznatky mohou být cenné pro další studium významu fenotypové plasticity při odpovědích organismů na změny prostředí ve vodních ekosystémech.

## 6. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Åbjörnsson, K., B. M. Wagner, A. Axelsson, R. Bjerselius, and K. H. Olsén. 1997. Responses of *Acilius sulcatus* (Coleoptera: Dytiscidae) to chemical cues from perch (*Perca fluviatilis*). *Oecologia* **111**:166-171.
- Agrawal, A. A. 2001. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science* **294**:321-326.
- Anderson, N., and K. W. Cummins. 1979. Influences of diet on the life histories of aquatic insects. *Journal of the Fisheries Board of Canada* **36**:335-342.
- Applebaum, S., and Y. Heifetz. 1999. Density-dependent physiological phase in insects. *Annual Review of Entomology* **44**:317-341.
- Atkinson, D. (1995). Effects of temperature on the size of aquatic ectotherms: exceptions to the general rule. *Journal of Thermal Biology*, **20**:(1), 61-74.
- Atkinson, D., B. J. Ciotti, and D. J. Montagnes. 2003. Protists decrease in size linearly with temperature: ca. 2.5% C<sup>-1</sup>. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **270**:2605-2611.
- Azam, K., and N. Anderson. 1969. Life history and habits of *Sialis rotunda* and *S. californica* in western Oregon. *Annals of the entomological Society of America* **62**:549-558.
- Bayoh, M. N., and S. W. Lindsay. 2004. Temperature-related duration of aquatic stages of the Afrotropical malaria vector mosquito *Anopheles gambiae* in the laboratory. *Medical and veterinary entomology* **18**:174-179.
- Benard, M. F. 2004. Predator-induced phenotypic plasticity in organisms with complex life histories. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **35**:651-673.
- Blanckenhorn, W. U., D. Whitman, and T. Ananthakrishnan. 2009. Causes and consequences of phenotypic plasticity in body size: the case of the yellow dung fly *Scathophaga stercoraria* (Diptera: Scathophagidae). Pages 369-422 in D. Whitman and T. Ananthakrishnan, editors. *Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanisms and Consequences*. Science Publishers, Einfield.
- Boukal, D. S., M. Boukal, M. Fikáček, J. Hájek, J. Klečka, S. Skalický, J. Štátný, D. Trávníček. 2007. Katalog vodních brouků České republiky / Catalogue of water beetles of the Czech Republic. *Klapalekiana* **43**, Supplementum:1-289.
- Brakefield, P., W. Frankino, D. Whitman, and T. Ananthakrishnan. 2009. Polyphenisms in Lepidoptera: multidisciplinary approaches to studies of evolution and development. Pages 337-368 in D. Whitman and T. Ananthakrishnan, editors. *Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanisms and Consequences*. Science Publishers, Einfield.
- Brönmark, C., and L.-A. Hansson. 2005. *The biology of lakes and ponds*. Oxford University Press, New York.

- Brown, J. H., J. F. Gillooly, J. F. A. P. Allen, V. M. A. P., Savage, and G. B. V. M., & West, G. B. (2004). Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, **85**(7), 1771-1789.
- Burnham, K. P., and D. R. Anderson. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: a Practical Information-Theoretic Approach*. Springer Verlag, New York.
- Chick, H. 1910. On the "heat coagulation" of proteins. *The Journal of physiology* **40**:404-430.
- Crews, D. 2003. Sex determination: where environment and genetics meet. *Evolution & development* **5**:50-55.
- Dahl, J., and B. L. Peckarsky. 2002. Induced morphological defenses in the wild: predator effects on a mayfly, *Drunella coloradensis*. *Ecology* **83**:1620-1634.
- David, J., P. Gibert, and B. Moreteau. 2003. Evolution of reaction norms. Pages 50-63 in T. DeWitt and S. Scheiner, editors. *Phenotypic Plasticity: Functional and Conceptual Approaches*. Oxford University Press, New York.
- Davidowitz, G., L. J. D'Amico, and H. F. Nijhout. 2004. The effects of environmental variation on a mechanism that controls insect body size. *Evolutionary Ecology Research* **6**:49-62.
- De Jong, G. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: patterns of plasticity and the emergence of ecotypes. *New phytologist* **166**:101-118.
- Ditrich, T., and M. Papáček (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**(4):579-587.
- Dixon, A. F., A. Honěk, P. Keil, M. A. A. Kotela, A. L. Šizling, and V. Jarošík. 2009. Relationship between the minimum and maximum temperature thresholds for development in insects. *Functional Ecology* **23**:257-264.
- Dmitriew, C., and L. Rowe. 2005. Resource limitation, predation risk and compensatory growth in a damselfly. *Oecologia* **142**:150-154.
- Doorslaer, W., and R. Stoks. 2005. Thermal reaction norms in two *Coenagrion* damselfly species: contrasting embryonic and larval life-history traits. *Freshwater Biology* **50**:1982-1990.
- Elliott, J. 1987. Temperature-induced changes in the life cycle of *Leuctra nigra* (Plecoptera: Leuctridae) from a Lake District stream. *Freshwater Biology* **18**:177-184.
- Fleener, I., K. Olne, F. Suhling, and G. Sahlén. 2009. Predator-induced spine length and exocuticle thickness in *Leucorrhinia dubia* (Insecta: Odonata): a simple physiological trade-off? *Ecological Entomology* **34**:735-740.
- Formanowicz, D. R. (1982). Foraging tactics of larvae of *Dytiscus verticalis* (Coleoptera: Dytiscidae): the assessment of prey density. *The Journal of Animal Ecology* **51**., 757-767.



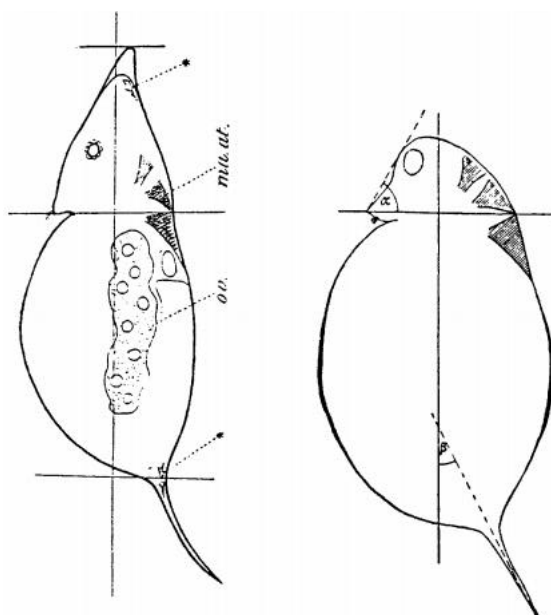
- Forster, J., A. G. Hirst, and D. Atkinson. 2012. Warming-induced reductions in body size are greater in aquatic than terrestrial species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **109**:19310-19314.
- Frazier, M., R. B. Huey, and D. Berrigan. 2006. Thermodynamics constrains the evolution of insect population growth rates: "warmer is better". *The American Naturalist* **168**:512-520.
- Frouz, J., A. Ali, and R. J. Lobinske. 2002. Influence of temperature on developmental rate, wing length, and larval head capsule size of pestiferous midge *Chironomus crassicaudatus* (Diptera: Chironomidae). *Journal of Economic Entomology* **95**:699-705.
- Fusco, G., and A. Minelli. 2010. Phenotypic plasticity in development and evolution: facts and concepts. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **365**:547-556.
- Ghalambor, C. K., J. K. McKay, S. P. Carroll, and D. N. Reznick. 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology* **21**:394-407.
- Gilbert, L., editor. 2009. *Insect Development: Morphogenesis, Molting and Metamorphosis*. Academic Press, London.
- Gillooly, J. F., and S. I. Dodson. 2000. The relationship of egg size and incubation temperature to embryonic development time in univoltine and multivoltine aquatic insects. *Freshwater Biology* **44**:595-604.
- Gillooly, J. F., E. L. Charnov, G. B. West, V. M. Savage, and J. H. Brown. 2002. Effects of size and temperature on developmental time. *Nature* **417**:70-73.
- Godin, C., and G. Boivin. 1998. Seasonal occurrence of lepidopterous pests of cruciferous crops in southwestern Quebec in relation to degree-day accumulations. *The Canadian Entomologist* **130**:173-185.
- Greene, E. 1989. A diet-induced developmental polymorphism in a caterpillar. *Science* **243**:643-646.
- Honěk, A. 1996. Geographical variation in thermal requirements for insect development. *European Journal of Entomology* **93**:303-312.
- Inoda, T., F. Tajima, H. Taniguchi, M. Saeki, K. Numakura, M. Hasegawa, and S. Kamimura. 2007. Temperature-dependent regulation of reproduction in the diving beetle *Dytiscus sharpi* (Coleoptera: Dytiscidae). *Zoological science* **24**:1115-1121.
- Jannot, J. E. 2009. Life history plasticity and fitness in a caddisfly in response to proximate cues of pond-drying. *Oecologia* **161**:267-277.
- Jarošík, V., A. Honěk, and A. F. Dixon. 2002. Developmental rate isomorphy in insects and mites. *The American Naturalist* **160**:497-510.
- Jarošík, V., L. Kratochvíl, A. Honěk, and A. F. Dixon. 2004. A general rule for the dependence of developmental rate on temperature in ectothermic animals.

- Johnson, D. M. 1973. Predation by damselfly naiads on cladoceran populations: fluctuating intensity. *Ecology* **54**:251-268.
- Jong, G. d., T. M. van der Have, D. Whitman, and T. Ananthkrishnan. 2009. Temperature dependence of development rate, growth rate and size: from biophysics to adaptation. Pages 523-588 in D. Whitman and T. Ananthkrishnan, editors. *Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanisms and Consequences*. Science Publishers, Einfield.
- Klecka, J., and D. S. & Boukal, D. S. (2012). Who eats whom in a pool? A comparative study of prey selectivity by predatory aquatic insects. *PloS one* **7**:e37741.
- Klečka, J., and D. S. & Boukal., D. S. (2011). Lazy ecologist's guide to water beetle diversity: Which sampling methods are the best?. *Ecological Indicators*, **11**(2):, 500-508.
- Kuang, X. J., M. N. Parajulee, P. J. Shi, F. Ge, and F. S. Xue. 2012. Testing the rate isomorphy hypothesis using five statistical methods. *Insect Science* **19**:121-128.
- Langerhans, R. B., and T. J. DeWitt. 2002. Plasticity constrained: over-generalized induction cues cause maladaptive phenotypes. *Evolutionary Ecology Research* **4**:857-870.
- Lima, S. L. 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *Bioscience* **48**:25-34.
- Loehr, V. J., M. D. Hofmeyr, and B. T. Henen. 2007. Growing and shrinking in the smallest tortoise, *Homopus signatus signatus*: the importance of rain. *Oecologia* **153**:479-488.
- Marty, L., U. Dieckmann, M.-J. Rochet, and B. Ernande. 2011. Impact of environmental covariation in growth and mortality on evolving maturation reaction norms. *The American Naturalist* **177**:E98-E118.
- Mikolajewski, D. J., and F. Johansson., F. (2004). Morphological and behavioral defenses in dragonfly larvae: trait compensation and cospecialization. *Behavioral Ecology*, **155**:614-620.
- Mousseau, T. A., and D. A. Roff. 1987. Natural selection and the heritability of fitness components. *Heredity* **59**:181-197.
- Nijhout, H. F. 2003. Development and evolution of adaptive polyphenisms. *Evolution & development* **5**:9-18.
- Nijhout, H., G. Davidowitz, and D. Roff. 2006. A quantitative analysis of the mechanism that controls body size in *Manduca sexta*. *Journal of Biology* **5**:16.
- Nijhout, H., G. Davidowitz, D. Whitman, and T. Ananthkrishnan. 2009. The developmental-physiological basis of phenotypic plasticity. Pages 589-608 in D. Whitman and T. Ananthkrishnan, editors. *Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanisms and Consequences*. Science Publishers, Einfield.
- Nylin, S., and K. Gotthard. 1998. Plasticity in life-history traits. *Annual review of entomology* **43**:63-83.

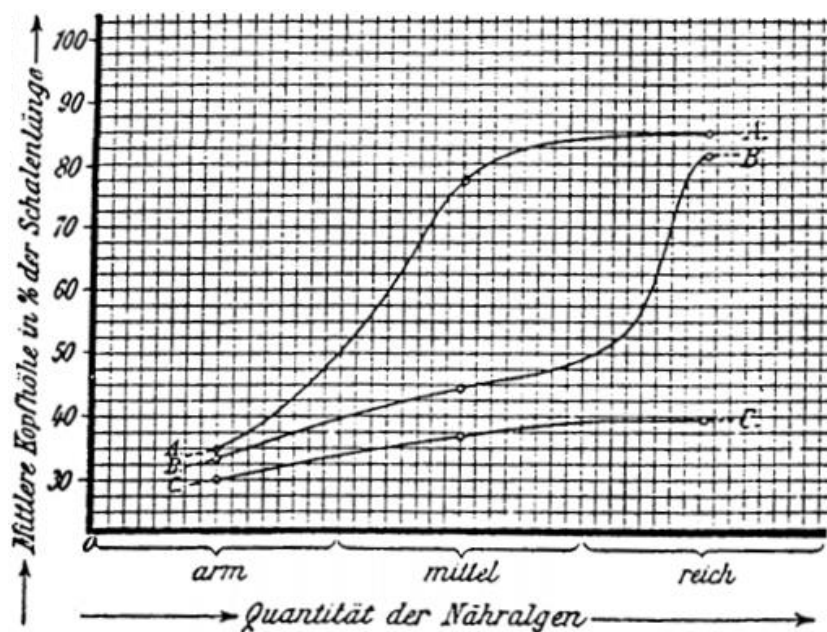
- Oostra, V., M. A. de Jong, B. M. Invergo, F. Kesbeke, F. Wende, P. M. Brakefield, and B. J. Zwaan. 2011. Translating environmental gradients into discontinuous reaction norms via hormone signalling in a polyphenic butterfly. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **278**:789-797.
- Parker, J., and L. A. Johnston. 2006. The proximate determinants of insect size. *Journal of Biology* **5**:15.
- Peckarsky, B. L., C. A. Cowan, M. A. Penton, and C. Anderson. 1993. Sublethal consequences of stream-dwelling predatory stoneflies on mayfly growth and fecundity. *Ecology* **74**:1836-1846.
- Peirson, B. 2012. Richard Woltereck's Concept of Reaktionsnorm. *Embryo Project Encyclopedia*. <http://embryo.asu.edu/>
- R Core Team (2013). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>
- Ragland, G. J., and J. G. Kingsolver 2007. Influence of seasonal timing on thermal ecology and thermal reaction norm evolution in *Wyeomyia smithii*. *Journal of Evolutionary Biology* **20**:2144-2153.
- Rebora, M., S. Piersanti, and E. Gaino. 2004. Visual and mechanical cues used for prey detection by the larva of *Libellula depressa* (Odonata Libellulidae). *Ethology Ecology & Evolution* **16**:133-144.
- Rozkošný, R. 1980. *Klíč vodních larev hmyzu*. Academia, Praha.
- Schlichting, C. D., and H. Smith. 2002. Phenotypic plasticity: linking molecular mechanisms with evolutionary outcomes. *Evolutionary Ecology* **16**:189-211.
- Sharpe, P. J., and D. W. DeMichele. 1977. Reaction kinetics of poikilotherm development. *Journal of Theoretical Biology* **64**:649-670.
- Sheridan, J. A., and D. Bickford. 2011. Shrinking body size as an ecological response to climate change. *Nature climate change* **1**:401-406.
- Sih, A. 1992. Prey uncertainty and the balancing of antipredator and feeding needs. *The American Naturalist* **139**:1052-1069.
- Simpson, S. J., G. A. Sword, D. Whitman, and T. Ananthakrishnan. 2009. Phase polyphenism in locusts: mechanisms, population consequences, adaptive significance and evolution. Pages 147-189 in D. Whitman and T. Ananthakrishnan, editors. *Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanisms and Consequences*. Science Publishers, Einfield.
- Šmilauer, P., and J. Lepš. 2014. *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO 5*. Cambridge University Press.
- STATISTICA, V.12StatSoft (2013).
- Stearns, S. C. 1989. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *Bioscience* **39**:436-445.

- Stevenson, R. 1985. Body size and limits to the daily range of body temperature in terrestrial ectotherms. *The American Naturalist* **125**:102-117.
- Stoks, R., A. N. Geerts, and L. De Meester. 2014. Evolutionary and plastic responses of freshwater invertebrates to climate change: realized patterns and future potential. *Evolutionary applications* **7**:42-55.
- Sweeney, B. W., and R. L. Vannote. 1978. Size variation and the distribution of hemimetabolous aquatic insects: two thermal equilibrium hypotheses. *Science* **200**:444-446.
- Trudgill, D., A. Honěk, D. Li, and N. Straalen. 2005. Thermal time—concepts and utility. *Annals of Applied Biology* **146**:1-14.
- Van Doorslaer, W., and R. Stoks. 2005. Thermal reaction norms in two Coenagrion damselfly species: contrasting embryonic and larval life-history traits. *Freshwater biology* **50**:1982-1990.
- Whitman, D. W., and A. A. Agrawal. 2009. What is phenotypic plasticity and why is it important. Pages 1-63 *in* D. Whitman and T. Ananthakrishnan, editors. *Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanisms and Consequences*. Science Publishers, Einfield.
- Wilson, E. O. 1971. *The Insect Societies*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts.
- Woltereck, R. 1909. Weitere experimentelle untersuchungen über Artänderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. *Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft* **19**:110-173.
- Yom-Tov, Y. 2003. Body sizes of carnivores commensal with humans have increased over the past 50 years. *Functional Ecology* **17**:323-327.
- Zera, A., D. Whitman, and T. Ananthakrishnan. 2009. Wing polymorphism in *Gryllus* (Orthoptera: Gryllidae): proximate endocrine, energetic and biochemical mechanisms underlying morph specialization for flight vs. reproduction. Pages 609-653 *in* D. Whitman and T. Ananthakrishnan, editors. *Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanisms and Consequences*. Science Publishers, Einfield.
- Zuo, W., M. E. Moses, G. B. West, C. Hou, and J. H. Brown. 2012. A general model for effects of temperature on ectotherm ontogenetic growth and development. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **279**:1840-1846.

## 7. PŘÍLOHA



Obrázek 21: Samice *Daphnia cucullata* (vlevo) and *Daphnia longispina* (vpravo) (Woltereck, 1909: s. 114 in Sarkar, 1999)



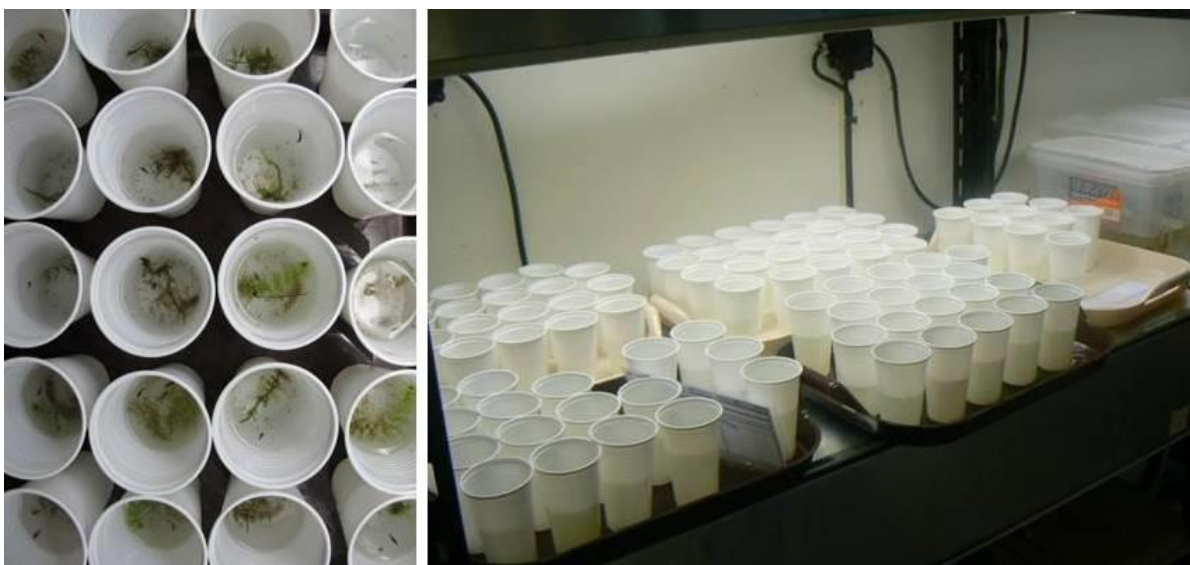
Obrázek 22: Reakční norma tří čistých linií samic *Daphnia cucullata*. Měřena byla relativní výška hlavy. (Woltereck, 1909: s. 139 in Sarkar, 1999)



Obrázek 23: Samice (vlevo) a samec (vpravo) potápníka *Acilius canaliculatus* (autor: Eduard Berlov).



Obr. 24: Životní cyklus potápníka *Acilius canaliculatus*; A = larva 1. instaru, B = larva 2. instaru, C = larva 3. instaru, D = kukla (vlastní fotografie).



Obrázek 25: Chov 1. instarů potápníka *A. canaliculatus* v insektáriu.



Obrázek 26: Chov 2. a 3. instarů *A. canaliculatus* během vlastního pokusu v termoskříních. Vlevo: 2. instary. Vpravo: 2. a 3. instary.



Obrázek 27: Larvy *A. canaliculatus* 3. instaru ve dvou kuklicích setech.



Obrázek 28: Způsob měření jednotlivých tělních úseků larev a dospělců *A. canaliculatus* (viz červené úsečky). Horní a prostřední řada = 2. instar, spodní řada = dospělec. Horní řada zleva doprava: délka hlavy, šířka hlavy, délka štítu; prostřední řada: délka stehna, délka holeně, délka posledního zadečkového článku; spodní řada: délka a šířka těla a šířka štítu (vše v jednom snímku), šířka hlavy a délka stehna.



Tabulka 9: Mortalita v jednotlivých skupinách v roce 2012. Vysvětlivky zkratk skupin: **L** = 14 °C, **M** = 17 °C, **H** = 20 °C, **F** = plná potrava, **R** = redukováná potrava

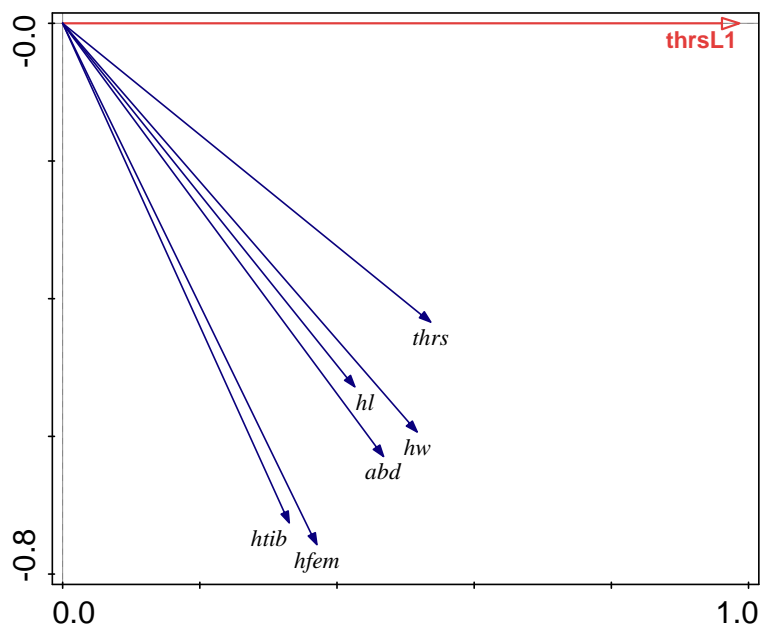
Vývojová stádia	Skupiny					
	<b>LR</b>	<b>LF</b>	<b>MR</b>	<b>MF</b>	<b>HF</b>	<b>HF</b>
L2	24	22	27	27	27	27
L3	17	16	15	19	17	25
KK	11	12	4	8	5	16
Dospělo	9	7	3	4	4	10
Mortalita	<b>62 %</b>	<b>68 %</b>	<b>89 %</b>	<b>85 %</b>	<b>85 %</b>	<b>63 %</b>

Tabulka 10: Průměrné doby vývoje jednotlivých vývojových stádií v roce 2012 ve dnech se směrodatnou odchylkou. **L2** = 2. instar, **L3** = 3. instar. Vysvětlivky zkratk skupin viz Tabulka 9.

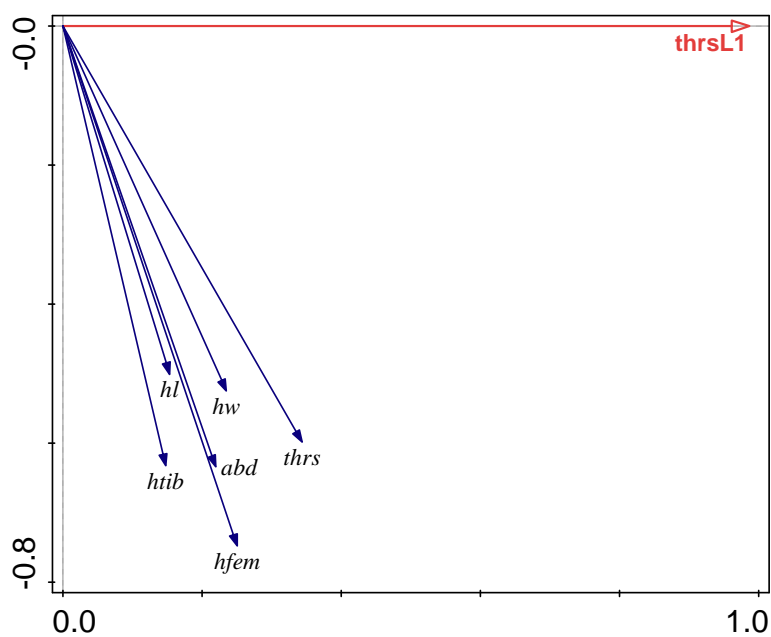
Skupiny	Vývojová stádia		
	<b>L2</b>	<b>L3</b>	<b>Kukla</b>
<b>LF</b>	8,6 ± 0,5	12,8 ± 1,9	28,3 ± 1,4
<b>LR</b>	10,8 ± 2,7	18,4 ± 1,9	27,9 ± 1,5
<b>MF</b>	6,8 ± 0,5	11,8 ± 1,6	18,3 ± 1,0
<b>MR</b>	7,9 ± 2,1	15,0 ± 3,2	18,0 ± 1,0
<b>HF</b>	4,6 ± 0,5	10,7 ± 1,8	14,7 ± 0,5
<b>HR</b>	5,8 ± 1,9	11,6 ± 3,0	15,3 ± 0,5

Tabulka 11: Přehled průměrných velikostí a směrodatných odchylek jednotlivých tělních článků [ $\mu\text{m}$ ] z experimentu v roce 2013. Vysvětlivky: **L1** = 1. instar, **L2** = 2. instar, **L3** = 3. instar. Vysvětlivky zkratk skupin viz Tabulka 9.

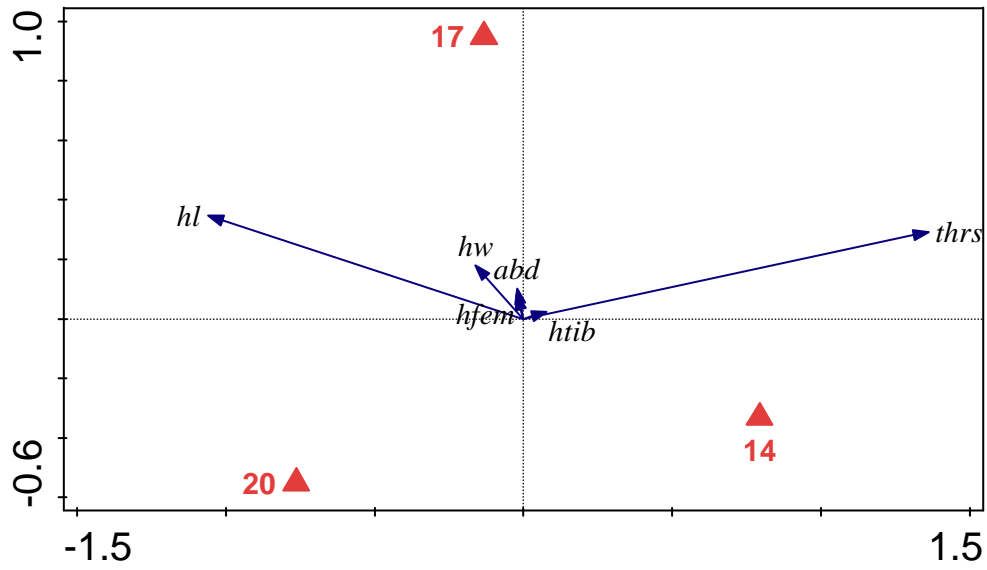
Měřený tělní článek u jednotlivých instarů		Skupiny					
		LF	LR	MF	MR	HF	HR
Šířka hlavy	L1	1184 ± 20	1176 ± 14	1189 ± 22	1192 ± 29	1181 ± 29	1186 ± 24
	L2	1705 ± 35	1716 ± 22	1713 ± 42	1723 ± 33	1702 ± 39	1729 ± 23
	L3	2391 ± 47	2438 ± 135	2362 ± 84	2365 ± 70	2339 ± 76	2354 ± 53
Délka hlavy	L1	1443 ± 35	1458 ± 35	1461 ± 34	1470 ± 26	1440 ± 42	1459 ± 28
	L2	2138 ± 67	2171 ± 36	2178 ± 51	2198 ± 51	2181 ± 58	2208 ± 45
	L3	3122 ± 87	3060 ± 95	3118 ± 51	3149 ± 97	3103 ± 81	3089 ± 83
Délka protohraxu	L1	1515 ± 40	1540 ± 49	1536 ± 53	1531 ± 41	1522 ± 48	1541 ± 42
	L2	2442 ± 67	2454 ± 74	2438 ± 68	2416 ± 71	2376 ± 90	2398 ± 69
	L3	3356 ± 75	3349 ± 83	3358 ± 74	3354 ± 86	3303 ± 110	3245 ± 83
Délka zadečkového článku	L1	1798 ± 38	1792 ± 56	1792 ± 43	1800 ± 44	1777 ± 61	1800 ± 32
	L2	2599 ± 50	2597 ± 85	2604 ± 76	2610 ± 61	2572 ± 96	2633 ± 55
	L3	3672 ± 93	3608 ± 109	3669 ± 110	3708 ± 121	3584 ± 138	3641 ± 107
Délka stehna	L1	843 ± 20	843 ± 22	848 ± 21	845 ± 13	838 ± 18	842 ± 14
	L2	1317 ± 36	1327 ± 37	1318 ± 43	1334 ± 33	1306 ± 43	1341 ± 25
	L3	2017 ± 91	2052 ± 41	2057 ± 68	2080 ± 54	2027 ± 76	2024 ± 61
Délka holeně	L1	683 ± 16	680 ± 22	686 ± 17	684 ± 11	675 ± 17	683 ± 13
	L2	1023 ± 51	1025 ± 30	1020 ± 30	1030 ± 27	1012 ± 34	1037 ± 21
	L3	1512 ± 111	1512 ± 57	1511 ± 61	1520 ± 42	1519 ± 54	1486 ± 56



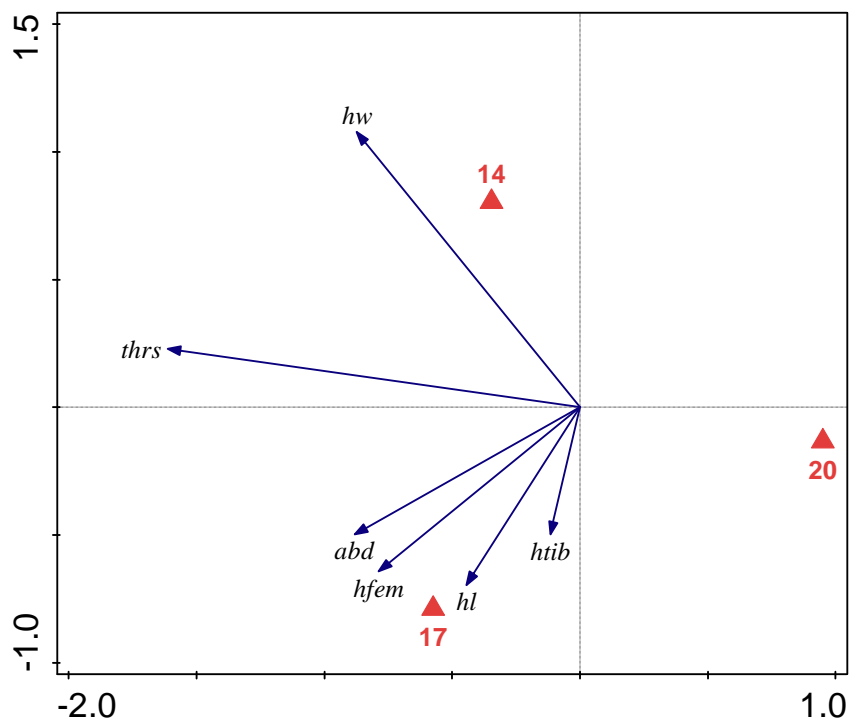
Obrázek 29: Korelace délky štítu 1. instaru (thrsL1) s velikostmi tělních článků 2. instaru. Vysvětlivky: thrs = délka štítu, hw = šířka hlavy, hl = délka hlavy, abd = délka posledního zadečkového článku, hfem = délka zadního stehna, htib = délka zadní holeně.



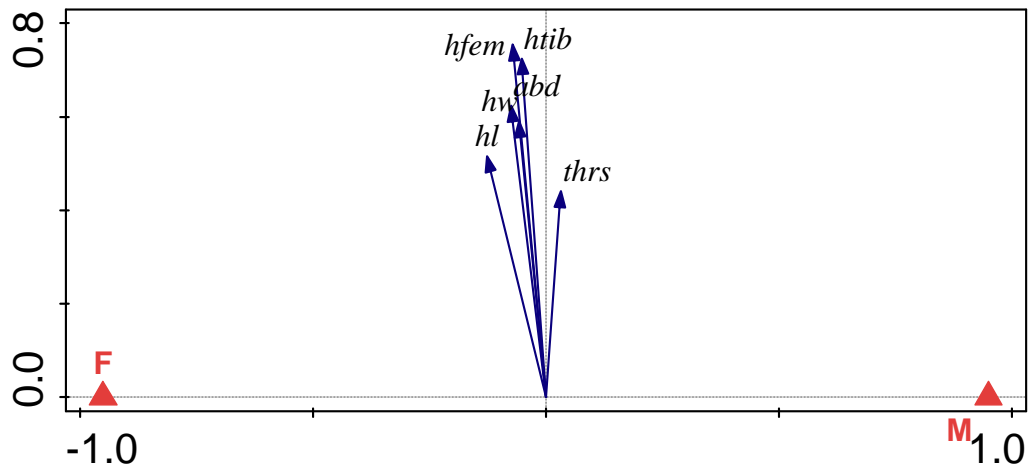
Obrázek 30: Korelace délky štítu 1. instaru (thrsL1) s velikostmi tělních článků 3. instaru. Zkratky viz obr. 28.



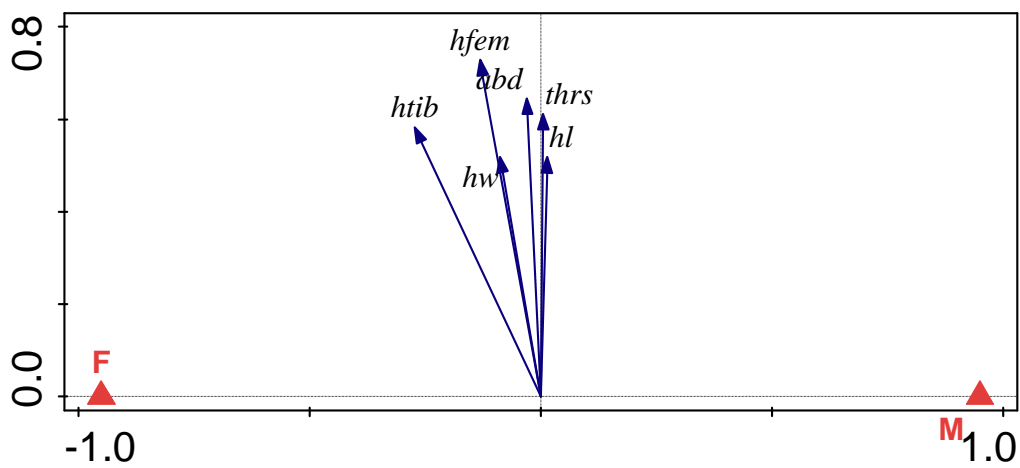
Obrázek 31: Vliv teploty na velikosti tělních článků 2. instaru. Zkratky viz obr. 28. Čísla označují jednotlivé experimentální teploty ve °C.



Obrázek 32: Vliv teploty na velikosti tělních článků 3. instaru. Zkratky viz obr. 28. Čísla označují jednotlivé experimentální teploty ve °C.



Obrázek 33: Závislost velikosti tělních článků 2. instaru na pohlaví. Zkratky viz obr. 28. F = samice, M = samec.



Obrázek 34: Závislost velikosti tělních článků 3. instaru na pohlaví. Zkratky viz obr. 28 a 33.