

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie a ornitologická laboratoř



Jakub Horák

DISPERZNÍ SCHOPNOSTI, MIGRACE A POHYBOVÁ
AKTIVITA STŘEVLÍKOVITÝCH BROUKŮ

Bakalářská práce

V oboru Biologie a Ekologie

Vedoucí práce RNDr. Milan Veselý, Ph.D.

Olomouc 2017

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval samostatně pod vedením RNDr. Milana Veselého, Ph.D. a že veškeré citované zdroje uvádím v seznamu literatury.

V Olomouci 10. května 2017

podpis:.....

Poděkování

Děkuji vedoucímu bakalářské práce RNDr. Milanu Veselému, Ph.D. za odborné vedení práce, cenné rady i zapůjčení literatury. Také děkuji Mgr. Janě Růžičkové za konstruktivní kritiku a spoustu cenných rad. Dále bych chtěl poděkovat rodině za podporu při studiu.

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: Jakub Horák

Název práce: Disperzní schopnosti, migrace a pohybová aktivita střevlíkovitých brouků

Typ práce: bakalářská práce

Pracoviště: Katedra zoologie

Vedoucí práce: RNDr. Milan Veselý, Ph.D.

Rok obhajoby práce: 2017

Abstrakt: Tato práce je literární rešerší, která se zabývá pohybovou aktivitou střevlíkovitých brouků (Carabidae) převážně v mírném klimatickém pásu. Pohybová aktivita střevlíků je velmi studovaným tématem, jelikož jde o modelovou skupinu bezobratlých živočichů.

První část práce pojednává o dvou základních typech pohybové aktivity pozorované v přirozeném prostředí s přihlédnutím k méně prozkoumaným pohybovým strategiím. Základními typy jsou *directed movement* a *random walking* definované na konci 70. let, které byly pozorovány v mnoha novějších studiích. Metod studia pohybové aktivity střevlíků je mnoho, nejpoužívanější jsou metody využívající zpětných odchytů označených exemplářů (Capture-mark-recapture). Velmi perspektivní metodou pro studium pohybu je telemetrie.

Ve třetí části práce se zabývám faktory ovlivňující pohybové charakteristiky střevlíků s příklady faktorů málo prozkoumaných (pesticidy), které mohou coby skryté proměnné ovlivňovat výsledky celé řady studií.

Klíčová slova: Carabidae, metody studia pohybu, rychlost pohybu, vliv na aktivitu

Bibliographical identification

Author's first name and surname: Jakub Horák

Title: Dispersal abilities, migratory and movement of carabid beetles

Type of thesis: bachelor thesis

Department: Katedra zoologie

Supervisor: RNDr. Milan Veselý, Ph.D.

The year of presentation: 2017

Abstract: This bachelor thesis is a review of scientific articles, dealing with movement activity of ground beetles (Carabidae). Many scientists have focused on locomotor activity of ground beetles, because of it is good model group of invertebrates.

In the first part of thesis two main types of movement *in situ* are described. There are also discussed other less known movement patterns. Two main types are called *directed movement* and *random walking*, which have been defined in the late 1970's. These types also have been observed in more recent studies.

There are many study methods on locomotor activity of ground dwelling beetles. CMR methods based on recapture marked beetles are commonly used. Telemetry is very perspective, expansive method to quantitative study of movement.

In the last part of thesis I give review of factors, even less known (pesticides), which may have influence on movement patterns of ground beetles. These factors may have crucial impact on research, especially on interpretation of results.

Key words: Carabidae, movement research methods, movement speed, influence on activity

Obsah

Úvod.....	7
Cíle práce.....	7
Charakteristika čeledi střevlíkovití (Carabidae).....	8
Pohybová aktivita.....	8
1. Typy pohybové aktivity.....	9
2. Metody studia pohybové aktivity střevlíků.....	10
2.1. Experimenty in situ.....	11
2.2. Laboratorní experimenty.....	16
3. Faktory ovlivňující pohybovou aktivitu.....	18
3.1. Velikost.....	19
3.2. Potrava.....	19
3.3. Teplota.....	20
3.4. Denní doba (cirkadiánní aktivita).....	21
3.5. Elektromagnetické záření.....	21
3.6. Chemické látky.....	22
3.7. Magnetické pole.....	22
3.8. Radiace.....	23
3.9. Biotop.....	23
Závěr.....	28
Literatura.....	29

Úvod

Znalost pohybové aktivity živočichů a jejich využívání prostoru v čase je zásadní pro pochopení ekologických vztahů v krajině. Výzkum mechanismů pohybové aktivity je jedním z hlavních biologických témat již po celá desetiletí. Díky technickému rozvoji a zvýšené dostupnosti některých výzkumných metod, jakými jsou například rádiová nebo satelitní telemetrie je dnes možno těmito moderními metodami zkoumat pohybové charakteristiky u mnohem širšího spektra živočichů, včetně malých členovců (Kissling *et al.* 2014).

Krajina je zvláště ve vyspělých státech intenzivně průmyslově nebo hospodářsky využívána, je tedy zásadně ovlivněna lidskou činností a nešetrné hospodaření může vést k její degradaci s čímž souvisí ztráta druhové diverzity. Hmyz je kosmopolitně rozšířenou skupinou živočichů s velkým ekologickým i hospodářským významem, proto jsou některé skupiny často využívány jako bioindikátory kvality prostředí (například motýli nebo blanokřídlí). Podobně i střevlíkovití brouci citlivě reagují na změny prostředí, a tak mohou být výsledky získané studiem různých ekologických či biologických aspektů jejich životního cyklu využity na úrovni ochrany jednotlivých druhů, ale také celých společenstev. V ideálním případě by bylo možno výsledky výzkumů aplikovat v ochraně přírody a krajiny, v zemědělství i při rekultivaci nepůvodních, poškozených stanovišť (Nathan *et al.* 2008).

Cíle práce

Cílem této bakalářské práce je vytvořit literární rešerši shrnující dosavadní znalosti o pohybové aktivitě střevlíků, která by měla sloužit jako podklad pro další studium tohoto typu chování u brouků. Nejprve jsou popsány typy pohybové aktivity střevlíků s důrazem na pohyb po zemském povrchu. Následně jsou charakterizovány základní metody studia pohybové aktivity s využitím v konkrétních studiích. Uvedeno je hodnocení jejich účinnosti a základních výhod i úskalí. Nakonec se práce zabývá různými environmentálními faktory, které pohybovou aktivitu střevlíků ovlivňují.

Charakteristika čeledi střevlíkovití (Carabidae)

Čeď střevlíkovití (Carabidae) patří do skupiny masožravých brouků (Adephaga) je kosmopolitně rozšířenou a s více než 40 000 druhy také jednou z nejpočetnějších čeledí brouků na světě (Löwe & Sunderland 1996). Mezi střevlíky patří jak druhy eurytopní s velkoplošným rozšířením obývající různé geografické oblasti s různými biotopy a přírodními podmínkami, tak druhy stenotopní, nepřizpůsobivé, vázané na konkrétní biotopy, jinde se nevyskytující. Na většině stanovišť lze najít druhy stenotopní i eurytopní pohromadě (Rainio & Niemelä 2003). Střevlíci také dobře reagují na změny teplot, vlhkosti, pesticidy a jiné abiotické i biotické proměnné. Z těchto důvodů jsou střevlíkovití velmi často využíváni jako bioindikátory změn prostředí a jako oblíbená modelová skupina v biologických studiích (Farkač 1994; Avgin & Luff 2010; Langraf *et al.* 2016).

Pohybová aktivita

Charakteristiky pohybu epigeických střevlíků (tedy jakou vzdálenost ulezou, rychlost pohybu, zdali a jaký vliv na to má míra nasycení, teplota a mnohé další faktory) zajímají výzkumníky již více než 100 let. Burgess již v roce 1911 publikoval experiment, ve kterém larva krajníka pižmového (*Calosoma sycophanta* Linnaeus, 1758) bezprostředně po vylíhnutí uběhla po rovné úzké dráze 2,7 km během 72 hodin (Burges 1911 ex Thiele 1977). Z toho je patrné, že i při pohybu po zemi mají střevlíci v poměru k tělesné velikosti velký disperzní potenciál. V přirozeném prostředí samozřejmě nedosáhnou takových vzdáleností. Dráha jejich pohybu totiž není rovná a působí na ni mnoho faktorů. Brouci se během pohybu často zastavují, zahrabávají se, hledají potravu, partnera nebo – jedná-li se o samice – kladou vajíčka (např. Baars 1979, Firle *et al.* 1998). Výše uvedené se vztahuje pouze k pohybu po zemi, makropterní druhy jsou však s využitím vzdušných proudů schopny letem migrovat i na vzdálenosti v řádu desítek kilometrů rychlostí okolo **25 km×h⁻¹** (Chapman *et al.* 2005).

Poněvadž se velikost exemplářů v rámci celé čeledi pohybuje od cca 2 mm do přibližně 35 mm, studie se zaměřují na větší druhy, které se dají sledovat přímo pouhým okem, popřípadě je lze velmi snadno označit, ať už barvou, zářezem na krovkách nebo vysílačem.

1. Typy pohybové aktivity

Při sledování pozemního pohybu střevlíka je možné si všimnout, že jedinec střídá dva druhy pohybu. Velmi svižný, téměř přímočarý pohyb je přerušován pohybem s častou změnou směru doprovázenou přestávkami a změnami rychlosti. Baars (1979) studoval pohyb druhů *Poecilus versicolor* (Sturm, 1824) a *Calathus melanocephalus* (Linnaeus, 1758) na nizozemských vřesovištích pomocí radioaktivně značených jedinců. Ve výsledcích uvádí, že byly pozorovány dva základní typy pohybu, které ve studii definuje. První typ se vyznačuje dlouhými periodami pohybu na krátké vzdálenosti v náhodném směru. To znamená, že se jedinec nepohybuje jistým směrem, ale neustále směr pohybu mění, přičemž překonává krátké vzdálenosti mezi jednotlivými zastaveními. Baars (1979) tento pohyb pojmenoval *random walking*, což by se dalo přeložit jako „náhodné potulování“. Druhým typem byly relativně krátké periody, během nichž brouci překonali dlouhé vzdálenosti s menšími změnami směru, tento pohyb nazval *directed movement*, volně přeloženo jako „cílený pohyb“. Dále budu používat anglické názvy, protože z hlediska mé práce se jedná o „terminus technicus“.

Tyto dva pohybové charaktery jsou zmiňovány i v novějších studiích, kdy byly pozorovány u jiných zástupců čeledi (např. Rijnsdorp 1980; Wallin & Ekbohm 1988; Wallin & Ekbohm 1994; Drees *et al.* 2008). Baars (1979) uvádí, že *directed movement* je pravděpodobně výhodnou strategií rozptylu (disperze), případně únikem z nevyhovujícího prostředí. Wallin & Ekbohm (1988) zjistili, že pohyb druhů *Pterostichus melanarius* (Illiger, 1798) a *Pterostichus niger* (Schaller, 1783) lze na poli z větší části charakterizovat termínem *directed movement*, *random walking* byl pozorován v menší míře. V lese sice u *P. niger* stále převládá *directed movement*, avšak oproti poli jsou mezi zastávkami kratší vzdálenosti. *Pterostichus melanarius* se v lese pohybuje převážně dle schématu *random walking*. V tomto případě stejní jedinci projevují jiný charakter pohybové aktivity, v závislosti na biotopu. Může na to mít vliv mnoho faktorů, zejména je diskutovaný vliv abiotických podmínek prostředí, dostupnost potravy, nasycenost a jiné.

Převážná část studií se zabývá pohybem epigeických střevlíků, většina druhů je však makropterních a schopných aktivního letu (Chapman *et al.* 2005). Disperzní schopnosti střevlíků obecně jsou, vzhledem k nedostatku dat o létání makropterních druhů, pravděpodobně podhodnoceny. Studium makropterních druhů se často omezilo pouze na využití nárazové pasti neboli interceptu (Meijer 1974; den Boer 1990). Ten se však instaluje

ve výšce okolo 2 metrů, což má za následek nedostatek dat pro jiné, zejména vyšší, výškové hladiny (Chapman *et al.* 2005).

Feng *et al.* (2007) zkoumal v Číně migraci hmyzu pomocí vertikálního entomologického radaru a zjistil, že druh *Pseudophonus griseus* (Panzer, 1796) migruje běžně na dlouhé vzdálenosti ve výškách až okolo 500 metrů nad zemským povrchem. Spolu s *Harpalus simplicidens* (Schauberger, 1929) při migraci využívá vzdušné proudění. Doba letu byla přibližně 9–10 hodin, rychlost okolo 25 km/h, což naznačuje, že jsou střevlíci schopni migrovat i na vzdálenost větší než 100 kilometrů během jednoho letu (Feng *et al.* 2007). Podobné výsledky zaznamenal také Chapman *et al.* (2005) u druhu *Notiophilus biguttatus* (Fabricius, 1779). Některé druhy jsou tedy schopny migrovat na dlouhé vzdálenosti za spotřeby relativně malého množství energie.

Další poměrně zajímavou možností je migrace za pomoci mořských proudů. Palmén (1944) ex Thiele (1977) uvádí, že je velké množství makropterního hmyzu při migraci vzduchem sraženo vzdušnými proudy na hladinu moře. Jedinci mohou být poté unášeni mořskými proudy na pevniny. Palmén (1944) popisuje tuto pasivní migraci z Baltského moře do Finského zálivu a poté na jihozápadní pobřeží Finska. Bylo identifikováno 112 druhů střevlíků vyplavených na pobřeží. Mnohé z nich čítaly desítky jedinců a velké množství z nich migraci přežilo, což může být způsobeno nízkou salinitou Baltského moře ale také tím, že byli brouci sraženi do vody jen krátkou dobu před vyplavením na břeh, což však autor nezjišťoval. Ačkoliv tento způsob migrace vypadá velmi nepravděpodobný, je s odkazem na citovanou studii reálný.

2. Metody studia pohybové aktivity střevlíků

O charakteru pohybu střevlíků v dlouhodobějším časovém horizontu z běžného pozorování v přírodě mnoho patrné není. Pohybovou aktivitu střevlíků lze studovat mnoha sofistikovanějšími způsoby. Základní rozdělení je na laboratorní experimenty, experimenty na přenesených lokalitách *ex situ* a experimenty v místě výskytu, tedy *in situ*. Dále je možné rozdělit studium aktivity podle použité experimentální metody. Nejčastější metodou je „capture-mark-recapture“ metoda, kdy se využívá zemních pastí k opětovnému odchycení označených jedinců. Další možností je například počítačová analýza videozáznamu pohybu nebo individuální sledování označených jedinců. Tato metoda umožňuje získávat data

v reálném čase a poskytuje tedy oproti „capture-mark-recapture“ velmi podrobný kontinuální záznam pohybové aktivity.

2.1. Experimenty *in situ*

Jak již bylo řečeno, *in situ* experimenty se provádí na lokalitě původního výskytu čili tam, kde byli jedinci odchyceni. Výhodou těchto experimentů je, že získaná data pochází z přirozených podmínek a nejsou tedy ovlivněna částečně umělými podmínkami laboratorního experimentu. Nevýhodou je ovšem obtížná interpretace výsledků, jelikož zde působí větší množství skrytých proměnných, které mohou ovlivnit výsledek a vést ke špatnému pochopení problému.

2.1.1. Přímé pozorování

Přímé (individuální) pozorování jedinců *in situ* je výhodné, jelikož umožňuje sledovat jedince v reálném čase a detailně zaznamenávat jejich přirozenou aktivitu. Za normálních podmínek je však tato metoda bez modifikace téměř neuskutečnitelná, jelikož se střevlíci pohybují po zemi, často v podrostu, v trávě apod. Jednou z možností je přímé pozorování značených nočních druhů pod červeným světlem. Na tělo brouka je připevněna značka, která odráží červené světlo, tedy elektromagnetické záření o vlnové délce 590–680 nm (Drees *et al.* 2008). Pozorování pak probíhá za snížených světelných podmínek pomocí zdroje červeného světla. Výhodou je, že značka jedince nezatěžuje, jako například telemetrický vysílač, ale zároveň umožňuje zachytit velmi podrobně jeho aktivitu. Metodu je však možné použít pouze na epigeické druhy neschopné letu a na lokalitách s řídkou vegetací, kde nejsou brouci kryti listím nebo hustými trsy trávy. Drees *et al.* (2008) dále uvádí, že metoda nikterak neovlivňuje sledované brouky a je tedy možno ji prakticky využívat. Při bližším zkoumání se však ukazuje, že bílé světlo snižuje aktivitu brouků v porovnání s červeným nebo infračerveným světlem (Alema *et al.* 2012).

2.1.2. Zemní pasti

Zemní pasti se primárně využívají pro zjištění druhové diverzity a abundance bezobratlých živočichů dané lokality nebo pouze k odchytu cílových druhů k dalším pokusům. Efektivita odchytu do zemních pastí je závislá na mnoha faktorech. Důležitý je tvar pasti, materiál, umístění a v neposlední řadě také velikost pasti (Hébert *et al.* 2000). Luff (1975) porovnával efektivitu odchytu zemních pastí podle tvaru, velikosti i materiálu

těla pasti. V laboratorním experimentu byla hodnocena situace, kdy se jedinec dostal do bezprostřední blízkosti pasti, poté bylo zaznamenáno, zdali se pasti vyhnul či nikoliv. Tímto způsobem byl zjišťován podíl odchycených jedinců šesti druhů střevlíků do šesti typů pastí odlišného tvaru a velikosti. Bylo vypuštěno 100 brouků každého druhu s každým typem pasti zvlášť, celkový počet pravděpodobných odchyťů byl tedy 3600.

Podíl odchyty druhu do určitého typu pasti se pohyboval od 24 do 90 %. Více než 20 % rozdílů byly také v celkové efektivitě jednotlivých typů pastí. Z výsledků studie je patrné, že efektivita zemní pasti je ovlivněna také tím, jaký druh chceme odchytit. To znamená, že daný druh se do každého typu pasti chytá s jinou pravděpodobností. Také se ukazuje, že pro menší druhy jsou účinnější pasti malých rozměrů a naopak (Luff 1975).

Při studiu populačních charakteristik jako je hustota nebo abundance, je důležitá také pohybová aktivita jedinců v populaci (Greenslade 1964). Míra aktivity má na výsledný počet odchycených jedinců zásadní vliv. Nečekané změny aktivity mají poté vliv na odhady početnosti sledovaného druhu. Zvláště při opakovaném vzorkování lokality může dojít k nesprávné interpretaci výsledků. Je nutné vztáhnout populační hustotu či početnost ke konkrétní zkoumané ploše, jelikož jsou data ovlivněna aktivitou a na tu mají vliv další proměnné typické pro zkoumanou plochu (Ericson 1977). Tuto skutečnost je nutné zohlednit při tvorbě map s populační hustotou založenou na prostorové síti zemních pastí (Bohan *et al.* 2000).

Metoda může být využita i pro studium pohybové aktivity, a to takovým způsobem, že se na lokalitě vytvoří množství zemních pastí, jež se budou vybírat minimálně dvakrát denně. Takto jsme schopni studovat cirkadiální aktivitu, to znamená určit v kterých částech dne je druh neaktivnější a kdy jeho aktivita klesá, případně úplně ustává. Nedozvíme se však prakticky nic o směru a rychlosti pohybu. Vhodné je použití této metody v pilotních studiích, a to k získání základních informací o cirkadiálním rytmu studovaného druhu (Drees *et al.* 2008).

Při každém využití zemních pastí ke kvantifikovanému odhadu jakýchkoliv vlastností jedinců a jejich následné extrapolaci na populaci nebo druh, je nutné počítat s ovlivněním výzkumu velkým počtem proměnných. Už design experimentu, rozmístění a úprava pastí má velký vliv na výsledné počty odchycených jedinců (Brunsting 1983). Pro opravdu kvalitní výzkum pohybové aktivity pomocí zemních pastí je vhodné víceleté opakování na stejné lokalitě.

2.1.3. „Capture-mark-recapture“ metody

Dále jen CMR metody se velmi často využívají pro studium populačních charakteristik (abundance, přežívání) nebo pohybových charakteristik střevlíků. Těmito metodami lze při obměnách metodiky sledovat živočichy s rozličnými životními strategiemi napříč systémem. Princip tkví v odchycení, označení a opětovném odchycení jedince (Lettink & Armstrong 2003, Elek *et al.* 2014). Je možno využít různých typů značení od barvení těl hmyzu po telemetrický vysílač. Využití zemních pastí je pro CMR metody zcela zásadní.

Často používaným je vytvoření liniových transektů nebo prostorové sítě zemních pastí opatřených úpravou zajišťující přežití brouků. Pasti jsou kontrolovány v pravidelném časovém intervalu. Čím kratší interval, tím více dat experiment poskytne, avšak narůstá časová i finanční náročnost. Při každé kontrole pastí se nově odchycení jedinci označí přímo v terénu individuálně, například číselným kódem na krovky, u dříve označených se zaznamená poloha. Pasti jsou kontrolovány například jednou týdně (Bérces & Elek 2013) 2x týdně (Yamada *et al.* 2010), každé 2–3 dny (Kagawa & Maeto 2009) nebo dokonce jen jednou za měsíc (Molnar *et al.* 2001).

Celková doba experimentu se ve studiích objevuje v řádu měsíců, často po celé aktivní období cílových druhů. Pro získání kvalitnějších dat se experiment replikuje v několika letech (Bérces & Elek 2013). Vzdálenost mezi jednotlivými pastmi je buďto konstantní nebo v určitých mezích kolísá s minimální vzdáleností kolem 5 metrů (Elek *et al.* 2014), vzdálenost však může být i menší, například 2 metry viz (Molnar *et al.* 2001). Při větší snímané ploše a vyšší hustotě pastí roste výpovědní hodnota studie, zároveň však také náklady.

Jiným typem studie je použití zemních pastí k odchytu velkého množství jedinců, ti se průběžně uměle chovají, dokud není přichystán experiment a získán dostatečný počet jedinců jednoho druhu, například 1000 (Allema *et al.* 2015). Ve druhé fázi se rozmístí velké množství zemních pastí do linií nebo soustředných kružnic v různých vzdálenostech od středu experimentální plochy. Poté jsou označení brouci vypuštěni a v pravidelných intervalech jsou pasti vybírány. Znovu chycení jedinci jsou z dalšího experimentu vyloučeni a data jsou zpracovány pokročilým matematickým modelem. Při správné metodice experimentu, dostatečném počtu dat a kvalitním statistickém zpracování lze metodou studovat charakteristiky populace jako je disperze, biotopové preference, vlivy na

pohyblivost, denní rytmy a jiné proměnné působící na populaci. (Allema *et al.* 2014; Elek *et al.* 2014; Allema *et al.* 2015).

Velmi zajímavou moderní metodou značení brouků je vypálení číselného kódu pomocí laserového paprsku (Griffiths *et al.* 2001). Číselný kód může být vypálen na krovky či jiné sklerotizované tělní struktury. Značka se nesmývá a je čitelná pouhým okem nebo pomocí lupy. Griffiths *et al.* (2001) dále uvádí, že značka brouky neomezuje a je velmi vhodná pro precizní značení velkého množství jedinců.

Další modifikací značení je použití radioaktivních izotopů kovů. Baars (1979) zkoumal střevlíky pomocí umělého izotopu $^{192}\text{Iridia}$ s poločasem rozpadu 74 dní. Izotop Iridia vyzařuje značné množství gama záření, jež je možno detekovat pomocí scintilačního detektoru. Metoda funguje na vzdálenost několika metrů.

2.1.4. Telemetrie

Telemetrie je moderní metoda umožňující kontinuální sledování pohybu živočichů v jejich přirozeném prostředí. Jde v podstatě o typ „CMR“ metody, jen se místo barevné či jiné značky na tělo zvířete upevní vysílač, který je, při použití přijímače s anténou, schopen zpětně odeslat signál o poloze jedince. Hlavní omezení telemetrie pro hmyz spočívá ve hmotnosti vysílače. Potřeba nízké hmotnosti zatím vylučuje využití moderních GPS vysílačů.

- **Harmonický radar**

Vysílač (tag) je pasivní, tedy bez vlastního zdroje energie, neobsahuje baterii, je tvořen pouze diodou a anténou (O'Neal *et al.* 2004). Využívá se signál vysílaný přijímačem, který se od tagu umístěném na zvířeti odráží v přesných vlnových délkách. Tím je umožněno detekovat nejen směr, ale i vzdálenost objektu na kterém se tag nachází. Hlavní výhodou je tedy malá hmotnost. Nejmenší používané tagy mají hmotnost v jednotkách miligramů (Chapman *et al.* 2011; Lee 2016), což je výrazně méně než u vysílačů s vlastní baterií. Nevýhodou je, že odražený signál nenesení identifikační informaci a může být výrazně zkreslen vegetací či jinými překážkami (Chapman *et al.* 2011). To znamená, že podle signálu od sebe jedince nelze odlišit a metodu lze úspěšně využít pouze na plochách s velmi rovným jednotvárným terénem s minimem vegetace.

▪ Radiotelemetrie

Zde se na tělo hmyzu připevní aktivní vysílač s anténou, který obsahuje baterii. Vysílač emituje pulsy s určitou specifickou frekvencí v MHz. Přijímač musí být nastaven na příjem přesné frekvence vysílané vysílačem (Hedin & Ranius 2002). Výhodou této technologie je identifikace jedince podle nastavené frekvence, jelikož má každý vysílač frekvenci specifickou. Nevýhodou je vyšší hmotnost tagu. Při použití kratší antény a menší baterie se sice sníží hmotnost, s tím však souvisí nižší životnost baterie a menší dosah signálu (Kissling *et al.* 2014).

Díky neustálému technickému vývoji je však nyní možno použít nejlehčí komerčně dostupný aktivní vysílač o hmotnosti 0,22g. Uvedený vysílač s označením LB-2X (Holohil Systems Ltd.) má rozměry 8×4×2,8 mm a disponuje výdrží 3 až 7 dní což umožňuje využít radiotelemetrii k sledování pohybové aktivity hmyzu.

Maximální telemetricky detekovatelná vzdálenost u hmyzu v otevřeném terénu byla zaznamenána u šídla královského (*Anax imperator* Leach, 1815) a to 500 metrů, výjimečně víc než kilometr, (Levett & Walls 2011). Kvalita signálu je kromě použité metody a typu vysílače závislá taky na okolním prostředí. Vegetace, zástavba a různé jiné překážky, ale také počasí mohou signál zkreslovat a zeslabovat.

▪ Ovlivnění pohyblivosti jedince

Na rozdíl od obratlovců zatím nebyl publikován žádný výzkum jednoznačně stanovující horní hranici zátěže pro jednotlivé skupiny bezobratlých. Hmotnost vysílače se tedy ve studiích pohybuje od několika procent až po 100 % váhy jedince. Například u dělnice čmeláka zemního (*Bombus terrestris* Linnaeus, 1758), (Hagen *et al.* 2011) to bylo cca 66–100 % živé hmotnosti. Dalším studovaným druhem byl čmelák zahradní (*Bombus hortorum* Linnaeus, 1761), u kterého se hmotnost vysílačky pohybovala mezi 44–66 % tělesné hmotnosti a čmelák humenní (*Bombus ruderatus* Fabricius, 1775) s rozpětím 50–74 %. Bylo zjištěno, že zátěž signifikantně ovlivňuje aktivitu čmeláků, zejména snižuje počet navštívených květů a zvyšuje dobu odpočinku mezi jednotlivými přelety (Hagen *et al.* 2011).

Negro *et al.* (2008) uvádí, že radiotelemetrický vysílač na těle střevlíka *Carabus olympiae* (Sella, 1855) pozorované brouky zřejmě nijak neovlivňuje, jelikož byli pozorováni při požíráání kořisti, a dokonce při rozmnožování. Zároveň však v diskuzi stejné studie uvádí, že vysílač váží okolo 40 % hmotnosti brouka a případné ovlivnění připouští.

Prozatím neexistuje žádná studie, zaměřená na vliv hmotnosti a tvaru vysílačů ve vztahu k aktivitě a přežívání hmyzu.

V některých studiích využívající tuto metodu lze najít zdůvodnění, že vysílač jedince neomezuje, jelikož byli pozorováni při běžných činnostech (Negro *et al.* 2008; Růžičková & Veselý 2016). Absenci vlivu na přežívání, či rychlost pohybu však potvrdit nelze. I když lze mezi druhy obtížně generalizovat výsledky, bylo by vhodné se zaměřit na zkoumání vlivu telemetrické vysílačky na pohyb sledovaných jedinců.

2.1.5. Entomologický radar

Převážná většina studií se zaměřuje na střevlíky lezoucí po zemi, i když je většina druhů schopná letu (Chapman *et al.* 2005). Ke studiu létajícího hmyzu obecně je možné využít kromě závěsné síťové pasti také citlivý entomologický radar, vhodné je současné využití obou metod. Letící hmyz byl poprvé radarem zachycen už v první polovině 50. let (Chapman *et al.* 2011). Od té doby technologie výrazně pokročila. V dnešní době lze radarem odhadovat složení skupiny letícího hmyzu podle velikosti jedinců (Chapman *et al.* 2005). Elektronicky řízené vertikální radary s vyhodnocováním pomocí počítačového programu jsou do jisté míry schopné, po zadání hmotnosti, tvaru těla a pohybových charakteristik sledovaného druhu, odfiltrovat daný druh od ostatních letících objektů v dané výškové hladině (Chapman *et al.* 2005; Chapman *et al.* 2011). Samozřejmě lze odlišit jen hmotností, tvarem těla a stylem pohybu zcela odlišné druhy.

2.1.6. Biologické značení

Existuje teoretická možnost sledování migrace živočichů pomocí parazitických plísňí řádu Laboulbeniales. Meijer (1975) zkoumal, zdali je možné pomocí druhu parazitické plísně rozpoznat jedince imigrované z různých lokalit nebo dokonce určit lokalitu, na které se jedinec v minulosti pohyboval. Z výsledků (Meijer 1975) je však patrné, že je tato metoda neúčinná z důvodu vysokého počtu parazitických druhů plísňí s nízkou hostitelskou a ekologickou specifitou.

2.2. Laboratorní experimenty

Hlavní výhodou experimentu v laboratoři je simulace přírodních podmínek s možností přesného nastavení parametrů jako je např. vzdušná vlhkost, teplota nebo světlo. Lze tedy získat data o pohybu během přesně daných podmínek prostředí, které by v terénu

nastaly jen náhodou. V laboratoři lze jednodušeji využívat pokročilejší techniku jako jsou například kamery s infračerveným přísvitom (Allema *et al.* 2012). Údaje o chování v přesně determinovaných podmínkách dává možnost zkoumat reakce brouků a srovnávat výsledky s daty získanými v přirozeném prostředí. Laboratorní experiment také umožňuje přesnější replikaci. U experimentu *in situ* je replikace možná, ale existuje zde větší riziko vlivu skrytých proměnných, které mohou výsledek ovlivnit, aniž bychom to věděli a mohli zahrnout do interpretace výsledků.

Laboratorní experimenty se často využívají ke zjištění aktivity střevlíků, cirkadiálních rytmů nebo rozdílů v pohybu mezi pohlavími (Weseloh 1993). Dále se umělých podmínek využívá k posouzení výzkumných metod a jejich vlivu na chování pokusných jedinců (Allema *et al.* 2012). Pro studium aktivity, zvláště při kvantifikovaném zpracování dat, je však nutné počítat s rozdílnými podmínkami prostředí, příkladem může být dostupnost potravy. Pokud chceme laboratorní výsledky srovnávat s výsledky *in situ* je nutné zajistit co nejpodobnější dostupnost potravy jako je na přirozeném stanovišti. Nasycenost jedince má totiž přímý vliv na jeho pohybovou aktivitu. Podobně je tomu i u jiných, podmínek prostředí, více viz kap. Faktory ovlivňující pohyb.

Bauer & Kredler (1993), zkoumali v laboratorních podmínkách, zdali lze podle morfologie hlavové části, a především podle morfologie složených očí odhadovat životní styl 27 druhů středoevropských střevlíků. Experimentem v laboratoři bylo zjištěno, že druhy lovcí ve dne mají širší hlavu v poměru k délce těla. Taktéž u denních lovců větší část prostoru zobrazují obě oči, oproti druhům lovcím v noci nebo za šera, které zrak při lovu využívají v menší míře. Brunsting (1983) testoval v laboratorních podmínkách vliv teploty na aktivitu druhu *Pterostichus oblongopunctatus* (Fabricius, 1787), více viz kap. Vliv teploty.

2.2.1. Hodinové pasti

Při studiu cirkadiální periodicity pomocí zemních pastí je nutno pasti kontrolovat několikrát denně, což je velmi časově náročné. Řešením je hodinová past neboli automatické odchytné zařízení ke zkoumání epigeických členovců (Novák 1978). Toto zařízení může být používáno jak v přírodních podmínkách, tak v uměle vytvořeném výběhu nebo laboratoři. Funguje na principu automatické výměny odběrových nádob pod nálevkou ústící na povrch půdy jako klasická zemní past. Dle Nováka (1978) jsou odběrové nádoby s výměnným mechanismem uloženy ve vodotěsné unášecí vaně tvaru válce s průměrem

podle počtu nádob. Skrz horní víko vany ústí nálevka s válcovým zakončením, která plní funkci zemní pasti. Past je zakopána, aby byla hrana nálevky ve stejné úrovni jako povrch půdy. Skrze tuto nálevku padá odchycený hmyz dovnitř pasti a je zachycen v odběrové nádobce. Unášecí vana se dá z horní strany otevřít, poté lze celý vnitřní mechanismus vyjmout a chycené exempláře odebrat. Počet odběrových nádob i frekvence výměny lze upravit dle potřeby.

Novák (1978) využil metodu k laboratornímu zkoumání aktivity druhů *Pterostichus oblongopunctatus*, *Abax parallelepipedus* (Piller & Mitterpacher, 1783) a *Abax parallelus* (Duftschmid, 1812). Zjistil, že *A. parallelepipedus* a *A. parallelus* jsou noční druhy s vrcholem aktivity během prvních dvou nočních hodin, *P. oblongopunctatus* je naopak aktivní ve dne s vrcholem okolo poledne.

2.2.2. Aktograf

Zařízení k automatické registraci cirkadiánní periodicity, poprvé použil Park (1937). Funguje na principu zesílení zvuku vydávaného zvířetem při jakékoli aktivitě, zvuk se zároveň zaznamená, výsledný záznam se poté analyzuje (Backlund & Ekeroot 1950). Existuje mnoho typů aktografů ke studiu periodicity různých typů hmyzího chování (Johnson *et al.* 1986).

3. Faktory ovlivňující pohybovou aktivitu

Pohybová aktivita živočichů obecně je ovlivněna mnoha faktory. V první řadě má vliv fyziologie druhu, nasycenost potravou nebo roční období. Podmínky prostředí jako je vlhkost, teplota nebo elektromagnetické záření mají na pohyb také velký vliv a lze je poměrně jednoduše zaznamenat a jejich vliv testovat. Důležitou proměnnou může být také zdravotní stav jedinců, který však většina studií nebere v potaz.

Mascanzoni & Wallin (1986) zkoumali pohyb střevlíků na obilném poli pomocí harmonického radaru. Modelovými druhy byl *Pterostichus melanarius*, *P. niger* a *Harpalus rufipes* (De Geer, 1774). Celková vzdálenost překonaná během osmi dní byla u jednoho jedince bez ohledu na druh průměrně 52 metrů. U samice druhu *P. melanarius* však byla během stejné doby zaznamenána celková překonaná vzdálenost 124 metrů. Daný jedinec uběhl nejvíce 30 metrů za 1 hodinu. Po následné pitvě bylo zjištěno, že je jedinec napaden

parazitickými hlísticemi. Bylo by vhodné se při experimentech zaměřit i na tuto proměnnou, jelikož je reálné, že mohou být výsledky dalších studií také zkresleny.

Z toho vyplývá, že kromě sledovaných proměnných může být chování ovlivněno i jinými faktory, které neznáme nebo předpokládáme jejich stálost, a tedy minimální vliv. Obecné závěry získané při studiu pohybu je velmi těžké interpretovat právě kvůli skrytým proměnným. Je nutné se pokusit vzít v úvahu všechny proměnné které mohou výsledek ovlivnit, abychom mohli posléze rozhodnout o tom, která z nich s výsledkem koreluje náhodně a která má na výsledné chování opravdu vliv.

3.1. Velikost

Při porovnávání pohyblivosti mezi druhy je nutno zohlednit rozdíly ve velikosti těla. Byla provedena analýza pohybu v 5 metrů dlouhé polní brázdě. Výzkum se zabýval druhy *Poecilus cupreus* (Linnaeus, 1758), *Pterostichus melanarius* a *P. niger*. Ve 13:00 při 20 °C bylo vypuštěno 20 jedinců každého druhu v poměru pohlaví 1:1. Zajímavé je, že druh *Poecilus cupreus* dosáhl vyšší rychlosti $4,1 \pm 0,8$ (m×min⁻¹ ± SD) než druh *Pterostichus melanarius* $3,0 \pm 0,5$ (m×min⁻¹ ± SD). *Poecilus cupreus* je přitom s délkou těla okolo 10 mm menšího vzrůstu (Wallin & Ekbohm 1994; Hůrka 1996). U blízké příbuzných druhů *P. cupreus* a *P. versicolor*, byla na poli zaznamenána delší překonaná vzdálenost během studie než u větších druhů *Nebria brevicollis* (Fabricius, 1792) *Carabus nemoralis* (Müller, 1764) *P. melanarius* a *P. niger*, (Ranjha & Irmeler 2014). Jen *Carabus auratus* překonal během trvání experimentu delší vzdálenost. Tyto výsledky ukazují, že velikost střevlíků není hlavní proměnná ovlivňující jimi překonané vzdálenosti.

3.2. Potrava

Nasyčenost jedince je důležitou proměnnou, která ovlivňuje aktivitu zvířat a lze ji z jejich chování také vypočítat. Nejinak je tomu i u střevlíků. Byl zkoumán vliv nasyčenosti a dostupnosti potravy na aktivitu střevlíků rodů *Pterostichus* a *Poecilus* pomocí harmonického radaru (Wallin & Ekbohm 1994). Vyhladovělí jedinci druhu *Poecilus cupreus* měli zvýšenou motivaci k hledání a lovu mšic, pokud byli na lokalitě s vysokou početností této kořisti. *Pterostichus melanarius* a *P. niger* však zvýšené úsilí v takové míře neprojevovali. Výsledky jsou však nejednoznačné. Hladoví brouci dále překonávají kratší vzdálenosti v jednom směru mezi zastaveními. (Wallin & Ekbohm 1988).

Fournier & Loreau (2002) uvádí, že hladoví jedinci druhu *P. melanarius* se chytali do zemních pastí dříve než jedinci, kteří byli při vypuštění plně nasycení. To naznačuje, že hladoví jedinci jsou pohyblivější. Výsledky jiné studie jsou však s tímto tvrzením v rozporu. Analýza laboratorního experimentu pohybu druhu *P. melanarius* prokázala signifikantní vliv nasycenosti jedinců na jejich chování v prostoru. Pohyblivost, rychlost pohybu, překonaná vzdálenost i doba pohybu byla signifikantně vyšší pro nasycené jedince než pro ty, kteří hladověli (Allema *et al.* 2014).

Důvodů k tak rozdílným výsledkům pohybových analýz stejného druhu může být několik. Jednou z možností je variabilita chování střevlíků z různých lokalit. Je pravděpodobné, že se jedinci stejného druhu v různých populacích budou chovat odlišně. Zvláště, jde-li o eurytopní druhy vyskytující se v různých biotopech. Další možností je vliv skrytých proměnných a nedokonalost metodiky experimentů.

Fournier & Loreau (2002) prováděli experiment pomocí CMR metody, která je obecně velmi těžká na statistické zpracování výsledků. Druhá studie (Allema *et al.* 2014) byl laboratorní experiment se simulací přirozených podmínek stanoviště a analýzou videozáznamu pohybu. Z metodologického hlediska vypadá jako relevantnější výsledek druhé studie. Úroveň nasycení jedince je každopádně důležitým aspektem, který je vhodné zohlednit při přípravě i vyhodnocování pohybových studií.

3.3. Teplota

Aktivita střevlíků, jako i ostatních poikilotermních živočichů, je přímo ovlivněna teplotou prostředí, přičemž není ovlivněna jen rychlost pohybu, ale také snaha o hledání a příjem potravy (Chiverton 1988). Baars (1979) uvádí, že aktivita brouků pozitivně koreluje s teplotou, i když připouští velký rozsah aktivity mezi jedinci. Brunsting (1983) v laboratorním experimentu zkoumal pohyb lesního střevlíka druhu *P. oblongopunctatus*. Z výsledků je patrné, že rychlost pohybu je pozitivně korelovaná s okolní teplotou, přestože procento aktivních brouků je teplotně nezávislé. To znamená, že s narůstající teplotou roste rychlost pohybujících se střevlíků. Během chladných dní s teplotou okolo 15 °C je druh aktivní zejména během první poloviny noci, zatímco během dní s teplotou přes 20 °C, má druh diurnální i noční aktivitu (Brunsting 1983). Aktivita druhu *Carabus ullrichii* (Germar, 1824) vyskytujícího se jak v lesním, tak i v čistě nelesních biotopech střední a východní Evropy má teplotní optimum okolo 15° C. Při vyšší nebo naopak nižší teplotě

se aktivita druhu snižuje (Růžičková & Veselý 2016). Z uvedených studií vyplývá, že okolní teplota má na aktivitu střevlíků zásadní vliv.

3.4. Denní doba (cirkadiánní aktivita)

Aktivita střevlíků periodicky kolísá podle denní doby. Známý jsou druhy se striktně noční aktivitou, druhy aktivní pouze během dne (Thiele 1977), ale také druhy, které jsou aktivní ve dne i v noci v závislosti na vnějších faktorech (Brunsting 1983, Riecken & Raths 1996). Na cirkadiánní aktivitu mají vliv endogenní i exogenní faktory. Endogenní ovlivnění je dáno fyziologií druhu. Exogenní faktory upravují například délku nebo načasování aktivity, kdy nejdůležitější roli hraje světlo (Thiele *et al.* 1977).

Aktivita střevlíků je ovlivněna prostředím, ve kterém se vyskytují. Zatímco lesní druhy bývají převážně noční, druhy otevřených biotopů mají spíše denní aktivitu (Thiele 1977). Obecná pravidla však nemusí platit vždy. Dříve se předpokládalo, že typicky lesní střevlík *Carabus coriaceus* (Linnaeus, 1758) je druhem s noční aktivitou, radiotelemetrie však tuto skutečnost nepotvrdila (Riecken & Raths 1996). Tuf *et al.* (2012) studoval pomocí zemních pastí aktivitu střevlíků v lužním lese a na lesních mýtinách. Bylo odchyceno 820 exemplářů 35 druhů střevlíků. Jedinci v lesním prostředí byli nejaktivnější večer a v noci s vrcholem aktivity mezi 9 a 12 hodinou večerní, zatímco jedinci z lesních mýtin byli nejaktivnější po poledni. U některých sledovaných druhů (seznam druhů) byl zaznamenán vliv teploty, a to jak v jarních, tak i podzimních měsících. Navíc se reakce na teplotu u některých druhů prokazatelně lišila mezi biotopy, například *Abax parallelus* byl na mýtinách aktivnější za nižších teplot než v lese, naopak *Pterostichus melanarius* byl na mýtinách více aktivní za vyšších teplot než v lese

3.5. Elektromagnetické záření

Byl zjištěn signifikantní rozdíl v aktivitě druhu *P. melanarius* při sledování pod bílým, červeným a infračerveným světlem (Allema *et al.* 2012). Mezi pohlavími se sice ukázala rozdílná citlivost na různé vlnové délky elektromagnetického záření, obě pohlaví však byla méně aktivní při vystavení bílému světlu (320–780nm) oproti červenému světlu (620,5–645nm) nebo infračervenému záření (880nm). Po vystavení červenému světlu byla míra aktivity brouků někde mezi hodnotami bílého a infračerveného záření, kde byla nejvyšší (Allema *et al.* 2012). Je to důležité zjištění zvláště z metodologického hlediska,

kdy je při přímém nočním sledování střevlíků nutno počítat s ovlivněním chování, dle použitého světelného zdroje. Vhodným, i když velmi časově náročným, řešením ve studiích využívajících tuto metodu je replikace experimentu s různými světelnými zdroji.

3.6. Chemické látky

Bylo zjištěno, že chemické látky, například insekticidy, mohou aktivitu střevlíků překvapivě zvyšovat (Prasifka *et al.* 2008). Při pokusu na druhu *Scarites quadriceps* (Chaudoir 1843), byl zaznamenán skokový nárůst aktivity po expozici jedinců subletální koncentrací insekticidů Lambda-cyhalothrin nebo Tefluthrin. Krátké vystavení půdě obsahující granule Tefluthrinu mělo za následek signifikantní zvýšení rychlosti pohybu, uběhnuté vzdálenosti a prodloužení doby pohybu (Prasifka *et al.* 2008). Podobné účinky měl i insekticid Lambda-cyhalothrin. Po opakovaném měření aktivity několik hodin po expozici touto látkou bylo zjištěno opětovné snížení aktivity. Po druhé expozici však aktivita znovu vzrostla.

Toto zjištění je velmi důležité, jelikož může mít přítomnost insekticidu vliv i na odhady početnosti společenstev střevlíků v zemědělské krajině. Pokud je totiž studie prováděna pomocí zemních pastí, má větší aktivita brouků za následek zvýšenou pravděpodobnost, že se jedinec chytí. Odhad početnosti může být tudíž nadhodnocen. Problémy mohou nastat i při porovnávání laboratorních pokusů s pokusy *in situ*. V tomto případě dojde pravděpodobně k nadhodnocení aktivity *in situ*. Ve skutečnosti je však způsobena neznámou proměnnou, kterou je ošetření pole pomocí insekticidů.

Aktivita střevlíků může být chemickými látkami ovlivněna i nepřímo. V případě aplikace herbicidních přípravků na zemědělské kultury dojde k razantnímu snížení hustoty pokryvu plevelných rostlin, což výrazně ovlivní potravní nabídku i ostatní podmínky prostředí (vlhkost, hustota vegetace, teplota). V souvislosti s tím může být ovlivněna i pohybová aktivita živočichů (Purvis & Curry 1984). Podobné účinky může mít i aplikace průmyslových i přírodních hnojiv.

3.7. Magnetické pole

Pavlović *et al.* (2016) zkoumal vliv stacionárního magnetického pole v laboratorních podmínkách za použití permanentního magnetu. Analýza videozáznamu jedinců druhu *Laemostenus punctatus* (Dejean, 1828) vystavených magnetickému poli

ukázala signifikantní vliv homogenního magnetického pole na aktivitu brouků. Vliv byl však signifikantní pouze pro první 4 minuty experimentu. Mechanismus působení magnetismu na členovce není prozatím zcela objasněn.

3.8. *Radiace*

Existuje vliv radioaktivního záření na pohyblivost brouků při značení pomocí radioaktivních prvků? Baars (1979) tuto otázku testoval CMR metodou uvnitř kruhových ohrad o průměru okolo 30 metrů. Okolo vnitřního obvodu ohrad byly umístěny zemní pasti a radioaktivně značení brouci byli spolu s kontrolní skupinou brouků vypuštěni ve středu experimentální plochy. Mezi aktivitou radioaktivních brouků a kontrolní skupinou nebyl zjištěn signifikantní rozdíl.

V tomto případě to tedy znamená, že alespoň po relativně krátkou dobu (pár týdnů), neměla radiace na pohybovou aktivitu brouků vliv. Využití metody v dlouhodobějším časovém horizontu (měsíce) je však nevhodné, jelikož radioaktivita zapříčiňuje vyšší úmrtnost brouků (Baars 1979). Vliv na aktivitu při dlouhodobé expozici radiaci nebyl testován.

3.9. *Biotop*

Pohybovou aktivitu střevlíků lze sledovat v různých biotopech, které představují kombinace výše zmíněných základních faktorů. Jelikož se přírodní podmínky napříč biotopy liší, je i pohybová aktivita živočichů v nich žijících těmito podmínkami ovlivněna. Přestože se zástupci střevlíků nachází v podstatě na všech biotopech planety, budu se zabývat zejména vybranými biotopy typickými pro střední Evropu. Členění dle stanovišť je pouze orientační, jelikož se řada eurytopních druhů vyskytuje současně na rozdílných stanovištích. Velká část evropských lesních druhů střevlíků je zároveň řazena mezi běžné druhy polních společenstev (Thiele 1977).

3.9.1. Les

Ekosystém s významným hospodářským potenciálem. Z toho důvodu je poměrně malá rozloha lesů ponechána přirozenému vývoji. V Evropě od roku 2000 do roku 2011 přibýlo 0,7 % lesa (Plesník & Pelc 2011), avšak většinu z toho tvoří monokultury. Jelikož je většina rozlohy lesa hospodářsky využívána, je také pozměněna zásahy těžké

techniky. Zvláště hluboké koleje mohou v určitých případech vytvářet migrační bariéry, ale i příhodné mikrobioty nebo migrační trasy (Koivula 2005).

Právě lesní cesty jsou velmi diskutovaným tématem. Jejich vliv na lesní porost je významný. Zapříčiňují zvýšenou fragmentaci biotopů, upravují vodní režim a zvyšují erozi (Koivula 2005). Dále je zde samozřejmě zvýšené nebezpečí úhynu brouků vyskytujících se na cestách při těžbě dřeva. Odkrytím půdního povrchu a vytvořením prohlubní však lesní cesty vytvářejí nové mikrobioty pro rostliny i živočichy. Koivula (2005) uvádí, že lesní cesty mohou být vhodným biotopem pro druhy vyžadující otevřenější stanoviště, navíc okraje cest jsou často porostlé vegetací, která se ve zbytku lesa nevyskytuje, což pozitivně přispívá k diverzitě stanovišť. V případě lesních mýtin tomu může být obdobně. Disturbance i velkého rozsahu jsou pro společenstva střevlíků pravděpodobně příhodný jev. Mýtiny vzniklé po silných poryvech větru mají signifikantně vyšší druhovou diverzitu i bohatost jak střevlíků, tak jiných skupin organismů (Lee *et al.* 2017).

Brouwers & Newton (2009), v metaanalýze zjistili silnou pozitivní korelaci mezi velikostí těla a průměrnou vzdáleností uběhnutou během časového intervalu. Do studie bylo zahrnuto 13 druhů střevlíků z lesního prostředí, například *Abax parallelepipedus*, *Carabus problematicus* (Herbst, 1786), *C. nemoralis* a jiné. Obecně to znamená, že u lesních druhů se s velikostí těla zvětšuje vzdálenost, kterou je schopen druh urazit, nemusí to však platit vždy.

Carabus problematicus je v severozápadní Evropě druhem suchých lesů. Rijnsdorp (1980) testoval jeho schopnost vracet se zpět do lesa, tedy do původního prostředí. Brouci byli vypuštěni na louce 15 metrů od okraje lesa a označení jedinci byli zpětně odchyťováni pomocí zemních pastí rozmístěných okolo místa vypuštění. V tomto případě z výsledků vyplývá, že jsou střevlíci schopni záměrné migrace k tmavé siluete lesa (Rijnsdorp 1980). Tuto orientační schopnost velkých střevlíků dokládají také například Riecken & Raths (1996) u druhu *Carabus coriaceus* nebo Niehues *et al.* (1996) u *C. auronitens*. *Pterostichus oblongopunctatus* je lesní druh střevlíka, preferující suché podmínky (Thiele 1977; Hůrka 1996). Brunsting (1983) v laboratorním experimentu uvádí, že se výše zmíněný druh při teplotě 20 °C pohybuje průměrnou rychlostí **0,93–2,22 m×h⁻¹**.

3.9.2. Pobřežní biotop, vlhké louky a les

Říční nebo potoční ekosystém nezahrnuje jen samotný tok, ale v okolí se často vyskytují vlhkomilná společenstva organismů vázaná na dostatek vody. Ve střední Evropě

jsou vodní toky pozměněny lidskou činností. Výstavba přehrad, nepřiměřená technická úprava a regulace koryt potoků i řek má za následek výrazné zmenšení rozlohy říčních ekosystémů. V důsledku antropogenního vlivu je omezeno periodické zaplavování okolí vodních toků a tím zmenšení stanovišť na něž jsou často vázány ohrožené druhy organismů včetně střevlíků. V dnešní době je velká část vlhkých luk a lužních lesů již vyschlá, což má za následek úbytek druhů na tyto plochy vázaných (Günther & Assmann 2005).

Některé druhy střevlíků, např. *Carabus variolosus* (Fabricius, 1787), *C. clathratus* (Linnaeus, 1761), *C. alysidotus* (Illiger, 1798), jsou dokonce schopné se pohybovat pod vodou a pod vodou dokonce lovit malé rybky, jiné členovce či vodní měkkýše (Thiele 1977). *Carabus variolosus* je velký, apterní, stenotopní druh střevlíka vázaný na vlhké lesní, pobřežní ekosystémy (Drees *et al.* 2008). Zřejmě i z důvodu již zmíněných antropogenních změn je druh v České republice a v Červeném seznamu ohrožených druhů klasifikován jako zranitelný (Veselý *et al.* 2005). I v rámci Evropy se jedná o ohrožený druh, jehož úbytek je vážnou otázkou ochrany přírody, jelikož je považován za indikátor nepoškozených lesních potoků (Matern *et al.* 2008)

Drees *et al.* (2008) popisuje 6 základních aktivit druhu *C. variolosus*, mezi něž patří i plavání a potápění. Jako nejaktivnější denní doba se ukázala první polovina noci. Aktivita brouků byla sledována individuálně pomocí zdroje červeného světla (590–680nm). Průměrná rychlost pohybu střevlíka hrbolatého byla **6,9 cm×min⁻¹ (n=28)**.

Omophron limbatum (Fabricius, 1776) je stenotopním makropterním druhem vázaným na písčité břehy vod s řídkým porostem (Hůrka 1996; Drees *et al.* 2008). Průměrná rychlost epigeického pohybu u obou pohlaví byla zjištěna **7,6 cm×min⁻¹ (n=13)** (Drees *et al.* 2008). Drees *et al.* (2008) dále popisuje, že *O. limbatum* vykazoval oba typy pohybu, *directed movement* i *random walking*, ve smyslu, který popsal Baars (1979).

Bembidion atrocaeruleum (Stephens, 1828) žije na odrytých říčních náplavech s minimem vegetace a častými záplavami (Bates *et al.* 2006). Jelikož je to druh stenotopní, vázaný na specifická stanoviště, znalost jeho disperzních schopností může ochraně druhu výrazně pomoci. Bates *et al.* (2006) zkoumal pohybovou aktivitu CMR metodou. Zjistil, že emigrace druhu z vhodných stanovišť signifikantně pozitivně koreluje s ušlapáváním původního biotopu dobyt看em. Dále signifikantně negativně koreluje s velikostí místní populace. Disperze je také ovlivněna pravidelnými záplavami, jelikož byla zjištěna vyšší

míra migrace při velkých květnových záplavách lokalit, avšak pozdější krátkodobé záplavy migraci brouků nijak výrazně neovlivnily (Bates *et al.* 2006).

3.9.3. Pole, louky, sekundární trávníky, vřesoviště

Zemědělsky obdělávaná půda tvoří v Evropě významnou složku antropogenní krajiny. Společenstva střevlíků jsou velmi důležitou složkou těchto nepřírodných biotopů. Některé druhy střevlíků zřejmě dokonce preferují zemědělské monokultury, avšak biotopové preference například pro běžný druh *P. melanarius* by bylo potřeba podrobit dalšímu výzkumu (Cárdamo & Spence 1994). Bioindikační a hospodářská role střevlíků v zemědělské krajině je významná., proto je výzkumu střevlíků na zemědělských plochách věnována značná pozornost.

Již zmiňovaný *P. melanarius* je modelovým druhem řady studií. Modelovým se stal zejména proto, jelikož jde o druh eurytopní, velmi početný. Vyskytuje se v zemědělské krajině, běžný je v monokulturách s intenzivním velkoplošným hospodařením, ale také na loukách nebo v lese (Thiele 1977). Rozdíly mezi pohlavími v rychlosti pohybu, uběhnuté vzdálenosti a disperzních schopnostech zřejmě neexistují (Allema *et al.* 2014)

Wallin & Ekblom (1988) zkoumali za použití harmonického radaru pohybové charakteristiky polních společenstev střevlíků. Modelovými druhy byly opět mimo jiné *Pterostichus melanarius* a *P. niger*. Výzkumníky zajímalo, zda existují rozdíly v charakteru pohybové aktivity mezi různými druhy střevlíků. Další obecnou otázkou byla pohybová aktivita eurytopních druhů v rozdílných biotopech. *Pterostichus niger* překonává větší vzdálenosti a běhá vyšší průměrnou rychlostí než *P. melanarius*. Je však třeba vzít do úvahy velikost druhů, kdy *P. niger* měří na délku průměrně 18,5 mm a *P. melanarius* 15 mm (Hůrka 1996).

Další výzkum potvrdil, že druh *P. niger* dosahuje vyšší rychlosti než *P. melanarius*. Výzkum byl proveden v 5 metrů dlouhé polní brázdě. Ve 13:00 při 20 °C bylo vypuštěno 20 jedinců každého druhu v poměru pohlaví 1:1. *Pterostichus melanarius* dosáhl průměrné rychlosti $3,0 \pm 0,5$ ($\text{m} \times \text{min}^{-1} \pm \text{SD}$), přičemž *P. niger* dosáhl $6,0 \pm 1,2$ ($\text{m} \times \text{min}^{-1} \pm \text{SD}$) (Wallin & Ekblom 1994). Různé druhy stejného rodu se tedy mohou pohybovat jinou rychlostí.

3.9.4. Pohyb v lese vs. na otevřeném stanovišti – pole, louka

Jak již bylo uvedeno, mnoho druhů střevlíků je eurytopních. Pro tyto druhy je zajímavou otázkou, zda se liší pohybová aktivita druhu v rozdílných biotopech. *Pterostichus niger* i *P. melanarius* se na poli pohybují rychleji a překonávají delší vzdálenosti, v lese jsou pak pomalejší a uběhnou kratší vzdálenost (Wallin & Ekblom 1988). Toto potvrzuje metaanalýza na rychlost pohybu střevlíků v různém prostředí, kde koeficient motility (pohyblivosti), tedy schopnosti pohybovat se aktivně za spotřeby energie, vyšel signifikantně 5,6 x vyšší při měření pohybu na obdělávané půdě, oproti měření v lese (Allema *et al.* 2015). Ke stejnému závěru dospělo více studií (Thiele 1977, Brunsting 1983). Lesní druhy střevlíků měly koeficient pohyblivosti signifikantně více než dvakrát vyšší, než druhy jejichž preferovaným biotopem je pole (Allema *et al.* 2015). To znamená, že alespoň některé lesní druhy střevlíků se pohybují rychleji než druhy vázané na pole.

CMR studie pohybu střevlíků uvnitř celků porostlých pšenicí setou (*Triticum aestivum* Linnaeus), jetelem (*Trifolium pratense* Linnaeus), tykví velkoplodou (*Cucurbita maxima* Duchesne, 1786) a v remízcích lemujících tyto zemědělské plochy prokázala signifikantně větší překonané vzdálenosti na poli, než v remízcích (Ranjha & Irmeler 2014). Remízky byly porostlé například jíllem vytrvalým (*Lolium perenne* Linnaeus), lipnicí obecnou (*Poa trivialis* Linnaeus) a pýrem plazivým (*Elymus repens* Linnaeus). Studie byla zaměřena na druhy *Pterostichus melanarius*, *P. niger*, *Poecilus cupreus*, *P. versicolor*, *Carabus nemoralis*, *C. auratus* (Linnaeus, 1761) a *Nebria brevicollis* v letech 2010 a 2011 přičemž *P. melanarius* byl v obou letech přibližně desetkrát početnější než ostatní druhy. Signifikantně nižší uběhnuté vzdálenosti v remízcích byly zaznamenány u pěti z celkových šesti zkoumaných druhů. Podobně na tom byl i *P. niger*, avšak kvůli nízkému počtu znovu odchycených jedinců nebyl výsledek průkazný (Ranjha & Irmeler 2014).

Ukázalo se, že *P. melanarius* se na poli, tedy v relativně otevřeném terénu pohybuje rychleji, než v lese nebo v porostech bylin a keřů lemujících polní celky, (Wallin & Ekblom 1988; Ranjha & Irmeler 2014; Allema *et al.* 2015). Důvodem může být menší potravní nabídka nebo nižší hustota kořisti, proto jsou při lovu brouci nuceni urazit větší vzdálenosti (Ranjha & Irmeler 2014). V mnohem hustším travním porostu remízků může být naopak pomalejší pohyb způsoben obtížnější prostupností vegetace nebo lepší dostupností potravy a tím omezenou potřebou ji aktivně vyhledávat.

Až šestkrát vyšší rychlost na louce oproti lesním porostům uvádí (Charrier *et al.* 1997). Studie zaměřená na pohyb druhu *Abax parallelepipedus* se zabývala otázkou, zda se liší pohyb střevlíků v různých typech biotopů (les, pole, louka, remízek). Průměrná vzdálenost překonaná sledovanými jedinci během 48 hodin se průkazně lišila mezi biotopy. Aktivita negativně korelovala s hustotou porostu. To znamená, že čím hustší byl porost, tím menší průměrnou vzdálenost jedinci urazili. Může to být způsobeno opět lepší dostupností potravy nebo ztíženou prostupností porostu, podobně jako v (Ranjha & Irmeler 2014).

Závěr

Tato práce se zabývá pohybovou aktivitou střevlíkovitých brouků (Carabidae). Cílem práce bylo poskytnout přehled o typech pohybové aktivity, výzkumných metodách zaměřených na sběr dat a samotnou pohybovou aktivitu ovlivněnou různými faktory.

V první části jsou popsány typy pohybové aktivity s definicí dvou základních stylů pohybu, které jsou pozorovány napříč druhy a studii s různými výzkumnými metodami. Dále jsou uvedeny klasické i moderní výzkumné metody zaměřené na sběr dat s příklady použití v konkrétních studiích. V poslední části jsou diskutovány faktory ovlivňující pohyb střevlíků s členěním dle těchto faktorů a biotopů.

Pohybem střevlíků se zabývá mnoho výzkumníků po celém světě. Studií a informací je poměrně dost, je však pravděpodobné, že mnoho výsledků může být zkresleno neznámými proměnnými. Skutečnou výzvou v tomto oboru je interpretace výsledků a nalezení konsekvencí využitelných v ochraně přírody. Pohybová aktivita živočichů obecně je velmi zajímavým biologickým tématem s velkými potencionálními přínosy pro ochranu druhů i krajiny. Jelikož jsou střevlíci modelová skupina s velkým bioindikačním potenciálem, rád bych se v mé budoucí diplomové práci zaměřil na výzkum cirkadiální aktivity střevlíka ullrichova (*Carabus ullrichii*).

Literatura

- Allema AB, Rossing WAH, van der Werf W, Heusinkveld BG, Bukovinszky T, Steingröver E, van Lenteren JC, 2012. Effect of light quality on movement of *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae). J. Appl. Entomol. 136, 793–800.
- Allema AB, van der Werf W, Groot JCJ, Hemerik L, Gort G, Rossing WAH, van Lenteren JC, 2015. Quantification of motility of carabid beetles in farmland. B. Entomol. Res. 105, 234–244.
- Allema B, van der Werf W, van Lenteren JC, Hemerik L, Rossing WAH, 2014. Movement behaviour of the carabid beetle *Pterostichus melanarius* in crops and at a habitat interface explains patterns of population redistribution in the field. PLoS ONE 9, e115751.
- Avgin SS, Luff ML, 2010. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators of human impact. Munis Entomol. Zool. 5, 209–215.
- Baars MA, 1979. Patterns of movement of radioactive carabid beetles. Oecologia 44, 125–140.
- Backlund HO, Ekeroot S, 1950. An actograph for small terrestrial animals. Oikos 2, 213–216.
- Bates AJ, Sadler JP, Fowles AP, 2006. Condition-dependent dispersal of a patchily distributed riparian ground beetle in response to disturbance. Oecologia 150, 50–60.
- Bauer T, Kredler M, 1993. Morphology of the compound eyes as an indicator of life-style in carabid beetles. Can. J. Zool. 71, 799–810.
- Bérces S, Elek Z, 2013. Overlapping generations can balance the fluctuations in the activity patterns of an endangered ground beetle species: Long-term monitoring of *Carabus hungaricus* in Hungary. Insect Conserv. Diver. 6, 290–299.
- Bohan D a, Bohan AC, Glen DM, Symondson WOC, Wiltshire CW, Hughes L, 2000. Spatial dynamics of predation by carabid beetles on slugs. J. Anim. Ecol. 69, 367–379.
- Brouwers NC, Newton AC, 2009. Movement rates of woodland invertebrates: A systematic review of empirical evidence. Insect Conserv. Diver. 2, 10–22.
- Brunsting AMH, 1983. The locomotor activity of *Pterostichus oblongopunctatus* F. (Col., Carabidae). Neth. J. Zool. 33, 189–210.
- Burgess AF, 1911. *Calosoma sycophanta*: its life history, behavior, and successful colonization in New England. Bull. Bur. Entomol. U. S. Dept. Agr. 101, 1–94.
- Cárcamo HA, Spence JR, 1994. Crop Type effects on the activity and distribution of ground

- beetles (Coleoptera: Carabidae). *Environ. Entomol.* 23, 684–692.
- den Boer PJ, 1990. The survival value of dispersal in terrestrial arthropods. *Biol. Conserv.* 54, 175–192.
- Drees C, Matern A, Assmann T, 2008. Behavioural patterns of nocturnal carabid beetles determined by direct observations under red-light conditions. Penev I., Erwin T. & Assmann T. (eds): *Back to the roots and back to the future* 20–24.
- Elek Z, Drag L, Pokluda P, Čížek L, Bérces S, 2014. Dispersal of individuals of the flightless grassland ground beetle, *Carabus hungaricus* (Coleoptera: Carabidae), in three populations and what they tell us about mobility estimates based on mark-recapture. *Eur. J. Entomol.* 111, 663–668.
- Ericson D, 1977. Estimating population parameters of *Pterostichus cupreus* and *Pterostichus melanarius* (Carabidae) in arable fields by means of capture-recapture. *Oikos* 29, 407–417.
- Farkač J, 1994. Využití střevlíkovitých v bioindikaci [WWW document]. URL <http://casopis.vesmir.cz/clanek/vyuziti-strevlikovitych-v-bioindikaci>
- Feng HQ, Zhang YH, Wu KM, Cheng DF, Guo YY, 2007. Nocturnal windborne migration of ground beetles, particularly *Pseudoophonus griseus* (Coleoptera: Carabidae), in China. *Agr. Forest Entomol.* 9, 103–113.
- Firle S, Bommarco R, Ekbom B, Natiello M, 1998. The influence of movement and resting behavior on the range of three carabid beetles. *Ecology* 79, 2113–2122.
- Fournier E, Loreau M, 2002. Foraging activity of the carabid beetle *Pterostichus melanarius* Ill. in field margin habitats. *Agr. Ecosys. Environ.* 89, 253–259.
- Greenslade PJM, 1964. Pitfall trapping as a method for studying populations of Carabidae (Coleoptera). *J. Anim. Ecol.* 33, 301–310.
- Griffiths GJK, Winder L, Bean D, Preston R, Moate R, Neal R, Williams E, Holland JM, Thomas G, 2001. Laser marking the carabid *Pterostichus melanarius* for mark-release-recapture. *Ecol. Entomol.* 26, 662–663.
- Günther J, Assmann T, 2005. Restoration ecology meets carabidology: Effects of floodplain restitution on ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Biodivers. Conserv.* 14, 1583–1606.
- Hagen M, Wikelski M, Kissling WD, 2011. Space use of bumblebees (*Bombus* spp.) revealed by radio-tracking. *PLoS ONE* 6, e19997.
- Hedin J, Ranius T, 2002. Using radio telemetry to study dispersal of the beetle *Osmoderma eremita*, an inhabitant of tree hollows. *Comput. Electron. Agr.* 35, 171–180.

- Hůrka K, 1996. Střevlíkovití České a Slovenské republiky. Zlín: Kabourek, 565 pp.
- Chapman JW, Drake VA, Reynolds DR, 2011. Recent insights from radar studies of insect flight. *Annu. Rev. Entomol.* 56, 337–356.
- Chapman JW, Reynolds DR, Smith AD, Riley JR, Telfer MG, Woiwod IP, 2005. Mass aerial migration in the carabid beetle *Notiophilus biguttatus*. *Ecol. Entomol.* 30, 264–272.
- Charrier S, Petit S, Burel F, 1997. Movements of *Abax parallelepipedus* (Coleoptera, Carabidae) in woody habitats of a hedgerow network landscape: a radio-tracing study. *Agr. Ecosyst. Environ.* 61, 133–144.
- Chiverton PA, 1988. Searching behaviour and cereal aphid consumption by *Bembidion lampros* and *Pterostichus cupreus*, in relation to temperature and prey density. *Entomol. Exp. Appl.* 47, 173–182.
- Johnson MW, Toscano NC, JONES VP, Bailey JB, 1986. Modified ultrasonic actograph for monitoring activity of Lepidopterous larvae. *Proceedings, Hawaiian Entomological Society* 27, 141–146.
- Kagawa Y, Maeto K, 2009. Spatial population structure of the predatory ground beetle *Carabus yaconinus* (Coleoptera: Carabidae) in the mixed farmland-woodland satoyama landscape of Japan. *Eur. J. Entomol.* 106, 385–391.
- Kissling DW, Pattemore DE, Hagen M, 2013. Challenges and prospects in the telemetry of insects. *Biol. Rev.* 89, 511–530.
- Langraf V, Petrovičová K, David S, Schlarmannová J, 2016. The bioindication importance of the carabidae communities of Veporské vrchy and Juhoslovanská kotlina. *Ekol. Bratislava* 35, 126–135.
- Lee CM, Kwon TS, Cheon K, 2017. Response of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) to forest gaps formed by a typhoon in a red pine forest at Gwangneung Forest, Republic of Korea. *J. Forestry Res.* 28, 1–9.
- Lee D-H, 2016. Evaluating effects of harmonic radar tag attachment on the survivorship and dispersal capacity of *Riptortus pedestris* (Hemiptera: Alydidae). *Fla. Entomol.* 99, 110–112.
- Lettink M, Armstrong DP, 2003. An introduction to using mark-recapture analysis for monitoring threatened species. Department of Conservation Technical Series 28A, 5–32.
- Levett S, Walls SS, 2011. Tracking the elusive life of the Emperor Dragonfly *Anax imperator* Leach. *J. Br. Dragonfly Society* 27, 59–68.
- Lövei GL, Sunderland KD, 1996. Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera:

- Carabidae). Annual Review of Entomology 41, 231–256.
- Luff ML, 1975. Some features influencing the efficiency pitfall traps. Oecologia 19, 345–357.
- Mascanzoni D, Wallin H, 1986. The harmonic radar: a new method of tracing insects in the field. Ecol. Entomol. 11, 387–390.
- Matern A, Drees C, Meyer H, Assmann T, 2008. Population ecology of the rare carabid beetle *Carabus variolosus* (Coleoptera: Carabidae) in north-west Germany. J. Insect Conserv. 12, 591–601.
- Matti J . Koivula, 2005. Effects of forest roads on spatial distribution of boreal carabid beetles (Coleoptera : Carabidae). The Coleopterists Bulletin 59, 465–487.
- Meijer J, 1974. A Comparative study of the immigration of carabids (Coleoptera, Carabidae) into a new polder. Oecologia (Berlin) 16, 185–208.
- Meijer J, 1975. Carabid (Coleoptera: Carabidae) migration studied with Laboulbeniales (Ascomycetes) as biological tags. Oecologia (Berlin) 19, 99–103.
- Molnár T, Magura T, Tóthmérész B, Elek Z, 2001. Ground beetles (Carabidae) and edge effect in oak - hornbeam forest and grassland transects. Eur. J. Soil Biol. 37, 297–300.
- Nathan R, Getz WM, Revilla E, Holyoak M, Kadmon R, Saltz D, Smouse PE, 2008. A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. Proceedings of the National Academy of Sciences 105, 19052–19059.
- Negro M, Casale A, Migliore L, Palestrini C, Rolando A, 2008. Habitat use and movement patterns in the endangered ground beetle species, *Carabus olympiae* (Coleoptera: Carabidae). Eur. J. Entomol. 105, 105–112.
- Novák B, 1978. Periodičnosti v diurnální aktivitě populací střevlíkovitých za laboratorních podmínek. (Periodicities in diel activity of carabid populations under laboratory conditions). II. part of dissertation. Acta Univ. Palack. Olomuc. F.R. N. 55, 123–165. (in Czech).
- O’Neal ME, Landis DA, Rothwell E, Kempel L, Reinhard D, 2004. Tracking Insects with Harmonic Radar: a Case Study. American Entomologist 50, 212–218.
- Palmén E, 1944. Die anemohydrochore ausbreitung der insekten als zoogeographischer Faktor. Zool. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo 10, 1–262.
- Park O, 1937. Studies in nocturnal ecology, further analysis of activity in the beetle, *Passalus cornutus*, and description of audio-frequency recording apparatus. J. Anim. Ecology 6, 239–253.
- Pavlović, D., Petković, B., Čurčić, S., Todorović, D., Vesović, N., Pantelić, D., & Perić-

- Mataruga V, 2016. Increased motor activity of the beetle *Laemostenus punctatus* caused by a static magnetic field of 110 mT. *Entomol. Exp. Appl.* 160, 188–194.
- Plesník J, Pelc F, 2011. Současný stav a výhled lesů ve světě a v Evropě. *Ochrana přírody* 4, 28–32.
- Prasifka JR, Lopez MD, Hellmich RL, Prasifka PL, 2008. Effects of insecticide exposure on movement and population size estimates of predatory ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Pest Manag. Sci.* 36, 30–36.
- Purvis G, Curry JP, 1984. The influence of weeds and farmyard manure on the activity of carabidae and other ground-dwelling arthropods in a sugar beet crop. *J. Appl. Ecol.* 21, 271–283.
- Rainio J, Niemela J, 2003. Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodivers. Conserv.* 12, 487–506.
- Ranjha MH, Irmeler U, 2014. Movement of carabids from grassy strips to crop land in organic agriculture. *J. Insect Conserv.* 18, 457–467.
- Rijnsdorp AD, 1980. Pattern of movement in and dispersal from a Dutch forest of *Carabus problematicus* Hbst. (Coleoptera, Carabidae). *Oecologia (Berlin)* 281, 274–281.
- Růžičková J, Veselý M, 2016. Using radio telemetry to track ground beetles: Movement of *Carabus ullrichii*. *Biologia* 71, 924–930.
- Thiele HU, 1977. *Carabid Beetles in their environments*. Springer Verlag. Berlin. 369 pp.
- Veselý P, Moravec P, Stanovský J, 2005. Carabidae (střevlíkovití), In: Farkač J, Král D, Škorpík M (Ed.), (pp. 406–411). Červený seznam ohrožených druhů České Republiky Bezobratlí. List of threatened species in the Czech Republic. Invertebrates. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha.
- Wallin H, Ekbom BS, 1988. Movements of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) inhabiting cereal fields: a field tracing study. *Oecologia* 77, 39–43.
- Wallin H, Ekbom BS, 1994. Influence of hunger level and prey densities on movement patterns in three species of *Pterostichus* beetles (Coleoptera: Carabidae). *Environ. Entomol.* 23, 1171–1181.
- Weseloh RM, 1993. Behavior of the gypsy moth predator, *Calosoma sycophanta* L. (Carabidae: Coleoptera), as influenced by time of day and reproductive status. *Can. Entomol.* 125, 887–894.
- Yamada Y, Sasaki H, Harauchi Y, 2010. Effects of narrow roads on the movement of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in Nopporo Forest Park, Hokkaido. *J. Insect Conserv.* 14, 151–157.