

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích Přírodovědecká fakulta

Vliv teplotního gradientu na metabolismus a vývoj larev vážek

Bakalářská práce

Zuzana Lovčí

Školitel: Mgr. Ing. Vojtěch Kolář

Konzultant: doc. MgA. Ing. David Boukal, Ph.D.

České Budějovice 2017

Lovčí Z., (2017): Vliv teplotního gradientu na metabolismus a vývoj larev vážek [The impact of temperature on dragonflies metabolism and ontogenetic development. Bc. Thesis, in Czech.] – 51 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace

Temperature is a crucial environmental factor influencing growth and development of ectotherms, including all species of aquatic insects. The aim of this thesis is to summarize the knowledge about how temperature affects dragonfly larvae. The temperature influences the metabolism and the developmental rate of dragonfly larvae, as well as their behaviour and their distribution. In addition I discussed, how these effects could influence the fitness of individuals. The review is complemented with a pilot experiment where the larvae of the dragonfly *Sympetrum vulgatum* (Libellulidae) were exposed to two different temperatures. During this research project, my aim was to investigate how the larvae's metabolism, survival and growth are changing depending on the temperature.

Prohlášení

Prohlašuji, že svoji bakalářskou 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 bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a 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 dne

.....
Podpis

Poděkování

Chtěla bych poděkovat všem, kteří mi pomáhali při realizaci mé bakalářské práce. Především bych ráda poděkovala mému školiteli Vojtovi Kolářovi za odborné vedení po celou dobu práce, za pomoc při statistickém zpracování dat, pozitivní myšlení a obrovskou trpělivost. Dále děkuji mému konzultantovi Davidu Boukalovi za cenné rady a komentáře k textu. Za pomoc při experimentu bych ráda poděkovala Šárce Otáhalové, Lucce Vebrové a Derya Öztürk. V poslední řadě děkuji své rodině a přátelům, kteří mě při této práci podporovali.

Cíle práce

1. Provést literární rešerši a shrnout, jak teplota ovlivňuje metabolismus a vývoj larev vážek a další aspekty jejich chování a diskutovat její význam pro fitness jedinců.
2. Provést pilotní experiment s larvami vybraného druhu rodu *Sympetrum* ve dvou různých teplotách a zjistit, jak se jejich metabolismus, přežívání a růst mění s teplotou; data analyzovat pomocí základních statistických metod.
3. Provést srovnání získaných dat s dosavadními publikovanými znalostmi.

OBSAH

1.	Úvod.....	1
2.	Rešerše	3
2.1.	Klimatické zmeny.....	3
2.1.1.	Přímé vlivy teploty.....	3
2.1.2.	Nepřímé vlivy teploty	4
2.2.	Metabolická teorie ekologie	5
2.2.1.	Teplotní škálování růstu a vývoje	7
2.2.2.	Růst vážek a jejich adaptace na nízké a vysoké teploty.....	8
2.3.	Teplotní okno.....	9
2.3.1.	Tolerance vážek k vysokým teplotám.....	13
2.3.2.	Teplotní závislost příjmu a zpracování potravy	14
2.4.	Fenotypová plasticita.....	15
2.4.1.	Variabilita prostředí a tolerance k teplotním změnám	16
2.4.2.	Teplota ovlivňující predaci a její rychlost.....	17
2.4.3.	Vliv teploty na respiraci	18
2.5.	Důsledky oteplování na populace a společenstva.....	20
2.5.1.	Posuny areálů a invazní druhy	20
2.5.2.	Vliv klimatických změn na ohrožené druhy	21
2.5.3.	Ochrana	22
3.	Experimentální část.....	23
4.	Materiál a metodika.....	23
4.1.	Pokusní živočichové	23
4.2.	Založení a průběh pokusu.....	23
4.3.	Měření metabolismu	24
4.4.	Statistické zpracování dat	25
5.	Výsledky.....	28
6.	Diskuse.....	32

7.	Závěr.....	37
8.	Zdroje	39
9.	Příloha	49

1. ÚVOD

Teplota zásadním způsobem ovlivňuje veškeré živé organismy na Zemi. Mezi procesy, které jsou z velké části ovlivněné teplotou, patří např. růst, vývoj a reprodukce. U studenokrevných živočichů, mezi které patří i vážky (Odonata), teplota určuje schopnost získání a trávení potravy a aktivitu larev. Tím spoluurčuje dobu a rychlost jejich vývoje, rychlost růstu a finální velikost, které zásadním způsobem ovlivňují jejich fitness spolu s dalšími biotickými faktory, zejména dostupností, množstvím a kvalitou potravy a rizikem predace (Corbet, 1999). Vztah mezi teplotou a velikostí těla jedince a jeho fyziologickými projevy včetně rychlosti metabolismu popisuje tzv. metabolická teorie ekologie (Brown *et al.*, 2004).

Vážky patří mezi hmyz s proměnou nedokonalou. Jejich dospělci žijí mimo vodní prostředí, zatímco larvy (nymfy) žijí ve vodě a během vývoje projdou 10–15 stádií (Corbet, 1999). Jejich vývoj trvá v závislosti na druhu od několika měsíců až po několik let. Obývají různorodou škálu stojatých i tekoucích sladkých vod, jako jsou například rybníky, mokřady, rašeliniště, pískovny, tůňe i tekoucí vody od pramenišť až po velké řeky (Dolný *et al.*, 2016).

Vážky samotné jsou ovlivněny klimatickými změnami v mnoha směrech (Hassall & Thompson, 2008). Jsou závislé na podmínkách habitatu, především na teplotě vody, obsahu kyslíku a množství potravy, polutantů a dalších chemikálií ve vodě (Corbet, 1999). Právě z těchto důvodů jsou považovány za dobré bioindikátory a mohou být využity i jako ukazatelé klimatických změn (Ott, 2010). Larvy jsou lepšími indikátory kvality habitatu než dospělci, protože ti nemusí vždy rozpoznat nevhodný biotop (přítomnost stresorů, změnu teplot na lokalitě v průběhu roku, nedostatek potravy aj.). Takové to lokality se pak mohou stát tzv. ekologickými pastmi např. většina našich rybníků (Šigutová *et al.*, 2015). Stejně jako dospělci jsou i larvy dravé a zejména larvy velkých vážek patří mezi vrcholové predátory v menších tůňích, kde nežijí ryby (McPeck, 1998). Kromě indikace vhodných biotopů, mohou larvy vážek redukovat populace tzv. škodlivého hmyzu (komárů) či mohou sloužit jako zdravotní police, tedy predují slabé či nemocné jedince ve společenstvu. Dospělci jsou dobří lovci a během dne se živí hmyzem, a tak mohou opět redukovat početnost škodlivého hmyzu (mouchy, komáři atd.).

Fenotypová plasticita, která udává schopnost genotypu produkovat odlišný fenotyp v reakci na změnu podmínek prostředí v rámci chování, morfologie nebo životních cyklů (Stearns, 1989), je ovlivňována celou řadou faktorů, zejména predací (Flenner *et al.*, 2009), sezónností (Oostra *et al.*, 2011), fotoperiodou (Stoks *et al.*, 2013), velikostí populace

(Simpson & Sword, 2009), teplotou (Stoks *et al.*, 2012), pH či typem potravy (Blanckenhorn *et al.*, 2009).

Nárůst teplot je v poslední době často diskutovaný a dáváný do souvislosti s globálním oteplováním (Seebacher *et al.*, 2014). Proto jsem se ve své práci zaměřila na toto téma. Shrnula jsem stávající znalosti dané problematiky a literární rešerši doplnila pilotním experimentem, ve kterém jsem zkoumala, jak teplota ovlivňuje vývoj a metabolismus vážky obecné (*Sympetrum vulgatum*).

2. REŠERŠE

2.1. Klimatické změny

Klimatické změny jsou řídicím faktorem, který ovlivňuje všechny druhy organismů (Walther *et al.*, 2005; Hickling *et al.*, 2006; Hitch & Leberg, 2007). Globální oteplování a další aspekty změny klimatu a s ním spjaté hrozby ovlivňují složení společenstev a zásadním způsobem mají vliv na složení společenstev či dokonce i vymření některých druhů (Sánchez-Fernández *et al.*, 2010; Thomas *et al.*, 2012). Globální změny také ovlivňují fenotypy a biotické interakce jednotlivých druhů, což může vést ke kaskádovým účinkům na úrovni celého ekosystému. Změny teplot jsou spojené s posuny v zeměpisném rozšíření (kap. 2. 5. 1) řady terestrických i vodních organismů (Root *et al.*, 2003).

Teplota patří mezi nejdůležitější charakteristiky prostředí, které ovlivňují ektotermní organismy (Angilletta *et al.*, 2002). Většina druhů je adaptována na konkrétní teplotní rozsah (kap. 2. 3) a teplota je často hlavním environmentálním faktorem ovlivňující jejich rychlost růstu (kap. 2. 2. 2; Stoks *et al.*, 2012). Přímé vlivy působí na organismus přímo a zahrnují veškeré důsledky spojené s teplotními změnami, zatímco nepřímé vlivy jsou takové, které organismus ovlivňují nepřímo (Stachowicz *et al.*, 2002).

Předpovídat dopad globálního oteplování a dalších změn související s životním prostředím na společenstva organismů je velmi složité a jejich osud tak závisí na důsledcích změn a na síle intra- a interspecifických interakcí (Petchey *et al.*, 1999; Tylianakis *et al.*, 2008; Gilbert *et al.*, 2014). Při předpovídání dopadu změn klimatu u ekologických společenstev je nutno brát v potaz, jak faktory životního prostředí ovlivňují oba fyziologické procesy a také interakci jednotlivých druhů. Konkrétně se jedná o čistý vliv teploty na strukturu komunity a závisí na relativních odezvách fyziologických energetických nákladů (metabolismu) a energetických zisků (příjmu ze zdrojů), které zprostředkovávají tok energie v celém potravním řetězci.

2.1.1. Přímé vlivy teploty

Přímé vlivy mohou mít pozitivní či negativní efekt. Pozitivním přímým vlivem může být např. zvýšení tělesné teploty, jelikož v určitém teplotním rozsahu umožňuje zrychlování metabolických procesů a tím dochází k rychlejšímu růstu jedinců a zároveň také k rychlejšímu populačnímu růstu (Stachowicz *et al.*, 2002). Negativním vlivem může být přehřátí organismu při vysokých teplotách a jeho následný úhyn, či naopak snížení aktivity při nízkých teplotách nebo kanibalismus (Start *et al.*, 2017).

Negativní přímý vliv teploty vede především k překročení horní teplotní hranice fyziologické tolerance druhu. Zejména druhy s omezenou termoregulací a druhy přisedlé patří mezi nejvíce ohrožené organismy (Deutsch *et al.*, 2008; Huey *et al.*, 2009). Zvýšení teplot u pohyblivých živočichů může způsobit přehřátí organismu, a tím tlumit jejich pohybovou aktivitu. Zároveň dochází ke zvyšování energetických nákladů (kap. 2. 3. 2) a to může vést k vyhladovění organismu a následně i ke smrti např. varan Rosenbergův se zvyšující teplotou zastaví svou aktivitu a při dlouhodobé neaktivitě zemře hladu (Kearney *et al.*, 2009). Zvýšení teploty vody zapříčiňuje u vodních organismů zrychlení metabolismu a s tím spojenou vyšší spotřebu kyslíku (kap. 2. 4. 3), čímž může ohrožovat daného jedince na životě kvůli sníženému obsahu kyslíku ve vodě (např. slimule živorodá; Pörtner & Knust, 2007).

Oteplování působí na škálu biologických procesů v rámci jednoho organismu odlišným způsobem (Zuo *et al.*, 2011). Metabolická teorie ekologie (kap. 2. 2) například popisuje vztah mezi teplotou a velikostí těla a metabolismem, kdy velikost těla roste se zvyšující se teplotou, která zároveň urychluje metabolismus. Mezi nejpodstatnější jev, který také vysvětluje vztah mezi teplotou vývojem a růstem, se řadí tzv. *temperature-size rule* (kap. 2. 2. 1). Jedním z vysvětlení *temperature-size rule* je, že zvýšená teplota u ektotermů urychluje vývoj více než růst (Daufresne *et al.*, 2009; Forster *et al.*, 2012) a daní jedinci tedy poté dorůstají daleko menší velikosti. Především u vodních organismů vystavených vyšším teplotám můžeme pozorovat v dospělosti menší velikosti těla (Daufresne *et al.*, 2009; Forster *et al.*, 2012), zřejmě způsobené snížením množství kyslíku (viz kap. 2. 4. 3) ve vodním prostředí (Atkinson *et al.*, 2006). To neplatí u terestrických organismů, které dosahují různých velikostí těla nezávisle na teplotě.

2.1.2. Nepřímé vlivy teploty

Mezi hlavní nepřímé vlivy teploty patří například ztráta nebo vznik nových vhodných stanovišť či změna interakcí s ostatními druhy ve společenstvu. Nedostatek srážek a následné vysychání vyvolané vyššími teplotami vede u ryb ke ztrátě vhodného prostředí (Trape, 2009). To samé platí i pro jiné organismy, např. pro obojživelníky či vážky (Ott, 2010). Tímto může docházet ke zvýšené pravděpodobnosti rizika vyhynutí úbytkem přirozeného prostředí (kap. 2. 5. 2) a k posunům areálů (kap. 2. 5. 1).

Klimatické změny ohrožují nejen druhy vyšších trofických úrovní, ale také populace nižších trofických úrovní, na kterých jsou závislí jako například predátor na kořisti (kap. 2. 4. 2; Harvey & Moore, 2017) nebo býložravec na rostlině (Schweiger *et al.*, 2008).

Kromě ohrožení mohou být také teplotní změny prospěšné a zvýhodňovat např. kompetitory (Wethey, 2002), predátory (Harley, 2011), patogeny (Pounds *et al.*, 2006) nebo invazivní druhy (kap. 2. 5. 1; Cheng *et al.*, 2016). Tímto způsobem zesiluje zvýšení teploty negativní vliv na daného jedince či na celou populaci druhu (kap. 2. 5).

2.2. Metabolická teorie ekologie

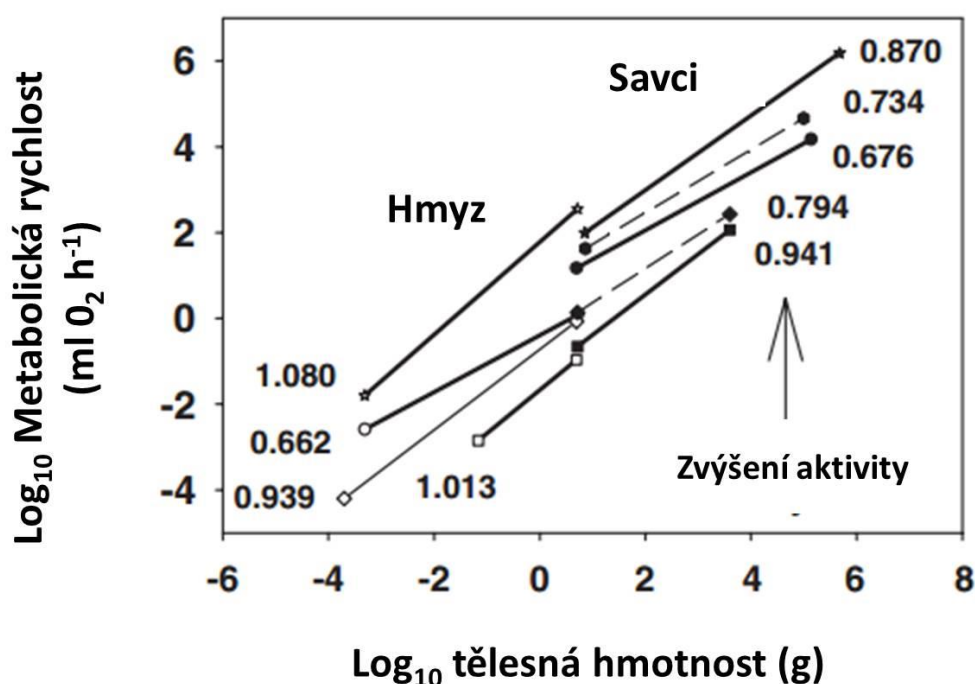
Metabolická teorie ekologie (MTE) popisuje alometrický vztah mezi teplotou a velikostí těla a metabolismem, který následně ovlivňuje celou řadou životně důležitých fyziologických a následně pak i ekologických funkcí či procesů jako je např. spotřeba kyslíku, růst a reprodukce. Metabolismus probíhá rychleji se zvyšující se teplotou a je relativně rychlejší u menších druhů (tzv. Kleiberův zákon; West *et al.*, 1997; Brown *et al.*, 2004). Okolní teplota je určující pro hmyz a ostatní ektotermní organismy, protože jejich metabolické tempo růstu je přímo závislé na tepelných podmínkách (Corkett & McLaren, 1970).

Podle MTE rychlost metabolismu vždy škáluje alometricky se stoupající velikostí těla s exponentem 0,75 (Obr. 1). Tento vztah dobře popisuje data na velkých velikostních a taxonomických škálách (obratlovci, dvouděložné rostliny; West *et al.*, 1997; Sibly *et al.*, 2012), ale v rámci ontogeneze jednoho druhu či u jednotlivých taxonomických skupin se sklon škálování může významně lišit od hodnoty 0,75 (Glazier, 2005, 2010, 2014). Ukazuje se, že MTE nelze přímo aplikovat na všechny organismy (Dodds *et al.*, 2001; White *et al.*, 2006; Downs *et al.*, 2008; Glazier, 2009).

Aktivační energie, která úzce souvisí s MTE, je minimální množství energie, které je nutné pro vznik chemické reakce podle Arrheniovy rovnice (viz kap. 4). Je popsána sklonem přímky alometrie (Nilsson-Örtman *et al.*, 2013), která stoupá se vzrůstající teplotou. Umožňuje určit, jak teplota ovlivňuje biologické systémy např. pomocí měření charakteristických znaků v různých teplotách pro určitý druh (Gillooly *et al.*, 2001). Brown *et al.* (2004) uváděli, že obecná hodnota aktivační energie pro všechny organismy je v průměru 0,65. Dell *et al.* (2011) však uvádí, že se aktivační energie nejčastěji pohybuje okolo $0,66 \pm 0,05$ (95% CI; v rozmezí od 0,2 do 1,2 eV). Nadruhou stranu Nilsson-Örtman *et al.* (2013) zjistili, že aktivační energie je v průměru mnohem vyšší u všech druhů ($0,84 \pm 0,04$ eV; 95% CI).

Rozdíl je také v tom, jakou živočich přijímá potravu (v jaké je potravní guildě), např. masožravci ($0,78 \pm 0,05$ eV; SE), býložravci ($0,84 \pm 0,13$ eV; SE) a všežravci ($0,65 \pm 0,08$ eV; SE; Dell *et al.*, 2013). Aktivační energie je rozdílná i mezi jednotlivými

taxony např. *Agama savignyi* ($0,5 \pm 0,05$ eV, 95% CI; Hertz *et al.*, 1982), mravenec *Pogonomyrmex occidentalis* ($1,52 \pm 0,28$ eV, 95% CI; Crist & MacMahon, 1991) či znakoplavka *Notonecta glauca* ($1,10 \pm 0,46$ eV, 95% CI; Cockrell, 1984) a to i v rámci blízké příbuzných druhů (např. *Coenagrion johanssoni*, *C. puella*; Nilsson-Örtman *et al.*, 2013). Hodnota aktivační energie je tedy významně ovlivněna zeměpisnou šířkou a její hodnota se zvyšuje s vyšší hodnotou zeměpisné šířky. Nilsson-Örtman *et al.* (2013) zjistili, že populace jediného druhu oddělené o 9° zeměpisné šířky se mohou lišit až o 0,20 eV (*C. puella* jižní Francie: $0,57 \pm 0,08$ eV, severní Francie: $0,77 \pm 0,13$ eV; 95% CI).



Obr. 1: Příklady alometrie mezi metabolismem a velikostí těla u různých skupin savců a hmyzu. Převzato z Glazier (2010).

MTE předpovídá rychlost nejrůznějších biologických procesů, ale nikoli veškerou proměnlivost života na Zemi. MTE lze proto do určité míry využít při předpovědích např. vlivu klimatických změn na dynamiku spotřebovaných zdrojů či důsledky rostoucích teplot na obyvatelstvo a dynamiku společenstev (Lemoine & Burkepille, 2012; Sibly *et al.*, 2012).

Škálování rychlosti metabolismu s teplotou a velikostí těla zatím nebylo u larev vážek detailně studováno. Předběžné výsledky laboratorních pokusů na několika rodech podřádu Anisoptera naznačují, že s rostoucí váhou a velikostí těla dochází ke snížení rychlosti metabolismu u aktivních (*Anax*, *Aeshna*) i sedentárních rodů (*Cordulia*, *Libellula*).

Dosavadní výsledky ale zároveň naznačují, že škálovací exponent je u jednotlivých druhů nižší ($0,64 \pm 0,03$; SE) než odpovídá MTE (Kolář & Boukal, 2014).

2.2.1. Teplotní škálování růstu a vývoje

V poslední době byla publikována řada prací rozvíjejících myšlenku škálování fyziologických a biologických procesů s teplotou a velikostí těla, ale vycházející z mírně odlišných předpokladů než MTE a jsou často založené na meta-analýzách velkého množství dat, které klasická MTE nezohledňuje.

Tyto práce zjistily, že se zvyšující se teplotou může u ektotermů dojít postupně k zúžení prostoru pro růst v důsledku odlišného velikostního škálování energetických příjmů a výdajů. Horní hranice teplotního růstu proto u druhů klesají s velikostí těla (Vucic-Pestic *et al.*, 2011; Fussmann *et al.*, 2014). V důsledku toho by se větší jedinci měli vyvíjet relativně pomalu při vyšších teplotách (Hirst *et al.*, 2015). Teplota tedy výrazným způsobem ovlivňuje vývoj a tempo růstu, a to zcela rozdílně u vyšších a nižších teplot. Nižší metabolický rozsah růstu při vyšších teplotách ovlivňuje limitaci růstové rychlosti potravními zdroji u larválních stádií, ale neprojevuje se u nepohyblivých stádií, např. vajíček nebo kukel (Boukal *et al.*, 2015).

Různé teplotní podmínky v suchozemském a vodním prostředí mohou vést ke specifickému růstu a rozvoji a tím i k různým vztahům teploty s velikostí (Hirst *et al.*, 2015). Ve vodním prostředí dochází se zvyšující teplotou k poklesu velikosti těla daleko rychleji než v suchozemském prostředí (Foster *et al.*, 2012). To může být způsobeno tím, že s rostoucí teplotou klesá koncentrace rozpuštěného kyslíku ve vodě, který je pak limitující pro živočichy. Zároveň je řádově vyšší specifický odpor vody příčinou energeticky náročnějšího pohybu v ní v porovnání s pohybem na souši (Blackenhorn, 2009; Zuo *et al.*, 2011). Kvůli tomu jedinci žijící ve vodě se těmto podmínkám potřebovali přizpůsobit např. hydrodynamickým tvarem těla (torpédovitý u vážek či vejčitý a plochý u potápníků), který klade ve vodě menší odpor a tím šetří energii.

Dalším zjevů, který objasňuje závislost teploty na velikosti těla u ektotermních organismů je tzv. *temperature-size rule* (TSR). Tento jev je charakterizován rychlostí vývoje a rychlostí růstu (Sheridan & Bickford, 2011). Se stoupající teplotou se ektotermům urychluje jejich vývoj více než růst, což způsobuje menší tělesnou velikost u dospělců (Sheridan & Bickford, 2011; Zuo *et al.*, 2012).

Jednou z možných vysvětlení je, že hlavní roli by mohla hrát koncentrace kyslíku (Atkinson *et al.*, 2003; Forster *et al.*, 2012), protože s rostoucí teplotou se zrychluje

metabolismus (Brown *et al.*, 2004) a tím rostou požadavky k příjmu kyslíku. Zmenšení velikosti těla umožňuje vypořádat se se zvýšenými nároky metabolismu, čímž se dosáhne relativním zvětšením jeho povrchu (Atkinson *et al.*, 2003).

Rychlost metabolické spotřeby (energetické náklady) má tendenci být více citlivá na teplotu než na energetické zisky z potravy (Iles, 2014). Tak jak se zvyšuje teplota, má metabolická rychlost tendenci růst rychleji vzhledem k příjmu potravy, což způsobuje celkový pokles energetické účinnosti, tj. poměr získané a vydané energie u bezobratlých (Binzer *et al.*, 2012; Sentis *et al.*, 2015).

2.2.2. Růst vážek a jejich adaptace na nízké a vysoké teploty

Růst vážek bývá ovlivněn mnoha faktory, přičemž teplota může v určitém stupni vývoje zastavit, anebo naopak urychlit vývoj a růst (Angilletta *et al.*, 2002). Podobně sezónní změny ve fotoperiodě způsobují vážkám značnou variaci v rychlosti vývoje zahrnující i možné přerušení, například přes zimní měsíce (Lutz, 1968).

Vajíčka vážek se obvykle lépe vyvíjejí ve vyšších teplotách a nevyvíjí se při teplotách pod 10°C (Martens, 1993; Pritchard *et al.*, 1996). Menší variabilita k teplotám během embryonálního vývoje na gradientu zeměpisných šířek poukazuje na jejich původ v tropických oblastech (Pritchard *et al.*, 1996).

Teplota má vliv nejen na vajíčka, ale také na vývoj larev. Letální minimum pro larvy u řady druhů je 0°C (Corbet, 1999). U šidélek *Argia vivida* je růst minimální při teplotách 5–10°C a nedosáhnou při něm starších instarů. Při 15°C sice larva dokáže růst, ale nedosáhne přeměny do finálního instaru (Leggott & Pritchard, 1985). Reakce na teplotu v přírodě může záviset i na změně fotoperiody (prodloužení/zkrácení dne). Na zkrácení dne reagují larvální stádia pomalým růstem či jeho úplným pozastavením, čímž se připravují na přezimování (Lutz, 1974).

Teplota má vliv také na přežívání jednotlivých instarů a na délku vývoje. McCauley *et al.* (2015) chovali larvy vážek *Pachydiplax longipennis* ve třech teplotách. Vážky chované při nejvyšších teplotách měly vyšší mortalitu a proměnily se přibližně o 3 týdny dříve než vážky chované při okolní teplotě 2,5 a 5°C. Zjistili, že zvýšená teplota neměla vliv na celkovou velikost těla, ale na druhou stranu zvýšila úmrtnost vážek v larvální fázi a při proměně v dospělé jedince.

2.3. Teplotní okno

Pro každý druh ektotermů existuje určitý rozsah teplot, tzv. teplotní okno, ve kterém může růst a množit se (Jarošík *et al.*, 2004). Teoretické studie (Gillooly *et al.*, 2002; Charnov & Gillooly, 2003) naznačují, že by šířka teplotního okna měla být pro každý druh okolo 20°C. Optimální teplota v rámci teplotního okna danému organismu umožňuje nejrychlejší růst a vývoj. Teploty, které nedosáhnou optima, vedou k suboptimálnímu růstu a vývoji a snižují fitness jedinců, ale v rozsahu teplotního okna stále postačují k dlouhodobému přežití druhu. Naopak někteří jedinci se mohou i nadále vyvíjet při teplotách mimo rozsah teplotního okna, ale delší vývoj nebo vyšší úmrtnost budou znamenat, že druh při dané teplotě dlouhodobě nepřežije. Teplotní okna mohou pomoci určit sezónní vývoj a distribuci hmyzu (Dixon *et al.*, 2009) a napomáhat při predikci vlivu klimatických změn na rozložení a početnost druhů (Harrington & Stork, 1995; Jarošík *et al.*, 2002) či šíření invazivního hmyzu (Hatherly *et al.*, 2005; Simberloff *et al.*, 2005).

Šířka tepelných oken může být velmi omezená, tzn. jedinci jsou málo přizpůsobiví k proměnlivosti teplot a druh má striktně daný nízký rozsah teplot a špatně se vyrovnává s tím, když jej překročí (stenotermní druhy s úzkou ekologickou valencí). Naopak jedinci eurekních druhů se širokou ekologickou valencí jsou dobře adaptováni k proměnlivým teplotám. Druhy obývající prostředí s extrémně nízkými a zároveň vysokými teplotami musí být buď schopné tolerovat tyto výkyvy, nebo se těmto podmínkám vyhnout, aby přežily např. migrací (tažní ptáci), změnou mikrohabitatu (ryby, hmyz) či tvorbou dormantních stádií (kukly u hmyzu, klidová vajíčka u perlooček; Bale, 2002; Hodkinson, 2005). Náhlé změny teplot totiž zapříčiňují nestálou míru růstu a vývoje, dokonce v zimních měsících mohou způsobit úhyn mladších larev vážek (Jaeschke *et al.*, 2013; Harrington, 2014).

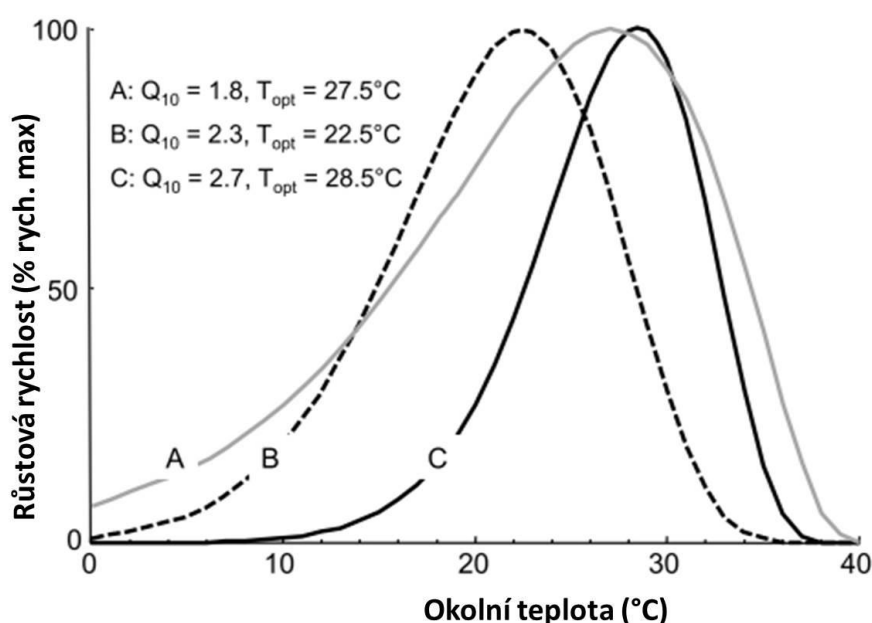
Tepelné okno u vážek dosahuje např. u čeledi Libellulidae optima 21–31°C, minimum 8–12°C a maximum do 44°C (Obr. 3, 4 a 5), ale existuje více specializovaných druhů (např. *Crocothemis erythraea*, viz níže), většina z nich má vyšší optimální teplotu i zřejmě díky svému původu v tropickém pásmu, jiní jsou zase teplotní generalisté (šídlo modré (*Aeshna cyanea*) a vážka rudá (*Sympetrum sangiuneum*); Suhling *et al.*, 2015). Tepelné okno lze vypočítat pomocí O'Neilovi funkce (Rov. 1), k je maximální rychlost růstu, T_{opt} je optimální teplota, při které je nejvyšší k , a maximální a minimální teplota, kde vážka ještě roste (T_{max} a T_{min}), Q_{10} je teplotní zvýšení růstu, T je teplota okolí a $\phi(T)$ je průměrná rychlost růstu z analyzovaných dat.

$$\phi(T) = k \left(\frac{T_{max} - T}{T_{max} - T_{opt}} \right)^p \exp \left(\frac{p(T - T_{opt})}{T_{max} - T_{opt}} \right)$$

$$\text{kde: } p = \frac{1}{400} J^2 \left(1 + \sqrt{1 + \frac{40}{J}}\right)^2 \quad \text{a: } J = (Q_{10} - 1)(T_{max} - T_{opt})$$

(1)

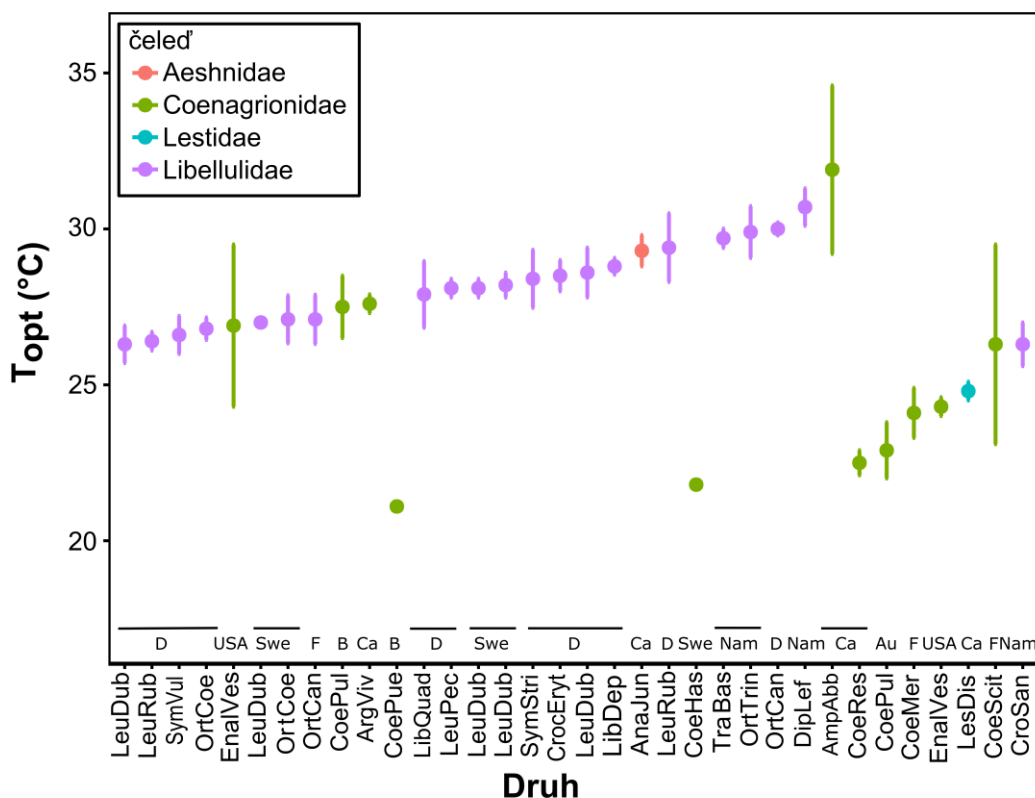
Následující graf (Obr. 2) znázorňuje růstové křivky u tří larev vážek. U *Orthetrum coerulescens* se prokázalo pomalejší teplotní zvýšení růstu (Q_{10}) a poměrně vysoká rychlost růstu v širším rozmezí teplot, což platí i pro *Coenagrion resolutum*, u které ale dochází vyššímu Q_{10} s reálně nízkým teplotním optimem, a to značí vyšší teplotní specializaci než u předchozího druhu. Avšak nejvyšší Q_{10} bylo zaznamenáno u *C. erythraea* společně s vysokým teplotním optimem, díky čemuž patří mezi významné teplotní specialisty (Krishnaraj & Pritchard, 1995; Suhling *et al.*, 2015).



Obr. 2: Růstová závislost na teplotě u různých druhů vážek (A – *Orthetrum coerulescens*, B – *Coenagrion resolutum*, C – *Crocothemis erythraea*), která byla vypočítána pomocí O’Neillovi funkce. Nejvyšší bod křivky vyznačuje teplotní optimum (T_{opt}) a Q_{10} zvýšení rychlosti růstu s teplotou. Převzato z Suhling *et al.* (2015).

Suhling *et al.* (2015) odhadovali teplotní optimum a Q_{10} u 25 druhů vážek. Optimální teplota (T_{opt}) všech těchto druhů vážek, přesahovala výrazně 20°C (Obr. 3 a 4). Některé druhy rodu *Coenagrion* měly nejnížší hodnoty T_{opt} (nad 21°C). Nicméně čeled’ Coenagrionidae je vysoce variabilní v rámci T_{opt} . Nejvyšší hodnota byla zaznamenána u severoamerického druhu *Amphiogrion abbreviatum* 31,9°C a nejnížší pak u belgického šidélka *Coenagrion puella* 21,2°C.

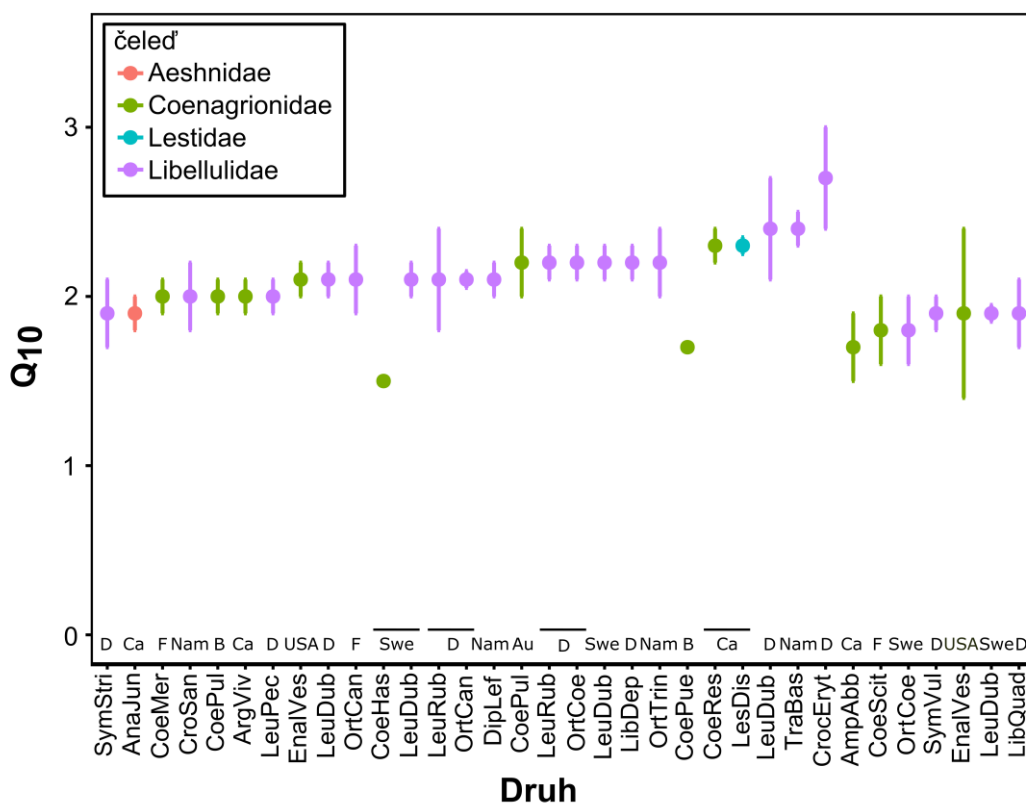
T_{opt} u rodů *Leucorrhinia* a *Sympetrum* se téměř shodovalo, ačkoli druhy rodů *Leucorrhinia* žijí převážně v rašeliništích, zatímco druhy rodu *Sympetrum* se vyskytují na široké škále stanovišť od rybníků přes pískovny až po různé tůně v otevřeném terénu nebo v lese. Překvapivě podobné T_{opt} měli i *Orthetrum cancellatum*, které obývá mělké břehy rybníků či tůní, kde je teplá voda a jemné bahno a *O. coerulescens*, která upřednostňuje tekoucí chladnější vody.



Obr. 3: Přehled hodnot T_{opt} (°C) vypočítaných pomocí O’Neillovi funkce pro jednotlivé druhy vážky na základě údajů o rychlosti růstu larev nejméně při čtyřech různých teplotách. Bod = průměr z nejméně 4 různých hodnot, chybové úsečky ukazují směrodatnou odchylku (SE). Zkratky druhů: AmpAbb = *Amphiagrion abbreviatum*, AnaJun = *Anax junius*, ArgViv = *Argia vivida*, CoeHas = *Coenagrion hastulatum*, CoeMer = *Coenagrion mercuriale*, CoePue = *Coenagrion puella*, CoePul = *Coenagrion pulchellum*, CoeRes = *Coenagrion resolutum*, CoeScit = *Coenagrion scitulum*, CrocEryt = *Crocothemis erythraea*, CroSan = *Crocothemis sanguinolenta*, DipLef = *Diplacodes lefebvrei*, EnalVes = *Enallagma vesperum*, LesDis = *Lestes disjunctus*, LeuDub = *Leucorrhinia dubia*, LeuPec = *Leucorrhinia pectoralis*, LeuRub = *Leucorrhinia rubicunda*, LibDep = *Libellula depressa*, LibQuad = *Libellula quadrimaculata*, OrtCan = *Orthetrum cancellatum*, OrtCoe = *Orthetrum coerulescens*, OrtTrin = *Orthetrum trinacria*, SymStri = *Sympetrum striolatum*, SymVul = *Sympetrum vulgatum*, TraBas = *Tamea basilaris*. V grafu jsou zobrazeny zkratky jednotlivých států, ze kterých pocházejí naměřená data. Vizualizovaná data z Suhling *et al.* (2015).

Suhling *et al.* (2015) tvrdí, že existují rozdíly v maximální rychlosti růstu u druhů, které obývají rozdílné habitáty. Přestože tento závěr nevyplývá z následujícího Obr. 4, tak vysoké rychlosti růstu dosahují v optimální teplotě spíše jedinci žijící v přechodných vodách, jako jsou *C. erythraea*, *Diplacodes lefebvrei* a *Tamea basilaris*, zatímco nižší růst je u druhů,

kteře se vyskytují přednostně ve stálých rybnících a jezerech, stejně jako je tomu u druhů tekoucích vod (např. *O. coerulescens*).

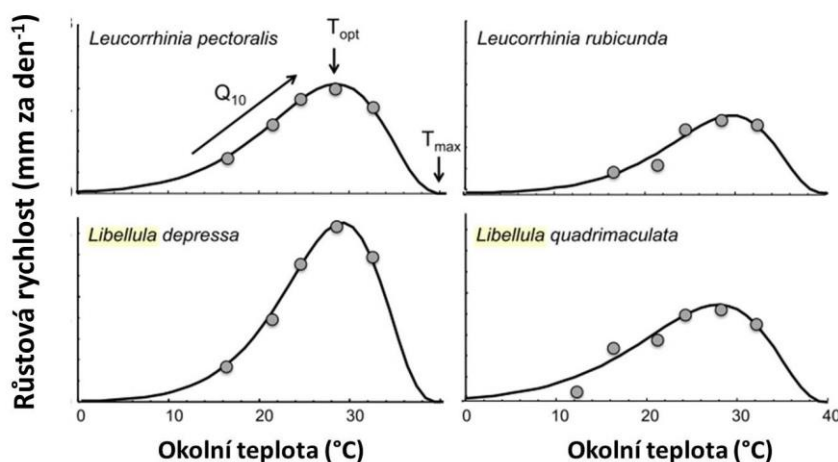


Obr. 4: Přehled hodnot Q_{10} vypočítaných pomocí O’Neillovi funkce pro vážky na základě údajů o rychlosti růstu larev nejméně při čtyřech různých teplotách. Bod = průměr z nejméně 4 různých hodnot, chybové úsečky ukazují směrodatnou odchylku (SE). Zkratky druhů viz. Obr. 3. V grafu jsou zobrazeny zkratky jednotlivých států, ze kterých pocházejí naměřená data. Vizualizovaná data z Suhling *et al.* (2015).

Všichni zástupci čeledi Libellulidae měli T_{opt} nad $26^{\circ}C$, s nejvyššími hodnotami kolem $30^{\circ}C$ (Obr. 3). Tyto druhy vyžadují relativně vysokou teplotu pro maximální růst nezávisle na jejich zeměpisném původu. Některé druhy se liší v T_{opt} v závislosti na zeměpisné šířce např. zástupci čeledi Coenagrionidae. *C. hastulatum* ($63,5^{\circ}S\check{S}$; $21,8^{\circ}C$) a *C. resolutum* ($51,5^{\circ}S\check{S}$; $22,5^{\circ}C$) se nacházejí v nejvyšších zeměpisných šířkách z této čeledi a zároveň mají nejnižší T_{opt} po *C. puella*. Zeměpisná šířka má vliv na T_{opt} i vnitrodruhově např. druh *O. cancelatum* měl nižší naměřené T_{opt} ve Francii než v Německu (Obr. 3).

T_{opt} a Q_{10} dohromady určují růstovou rychlost v dané teplotě. Z výše zmíněného vyplývá, že se hodnoty liší a to i u blízce příbuzných druhů (Obr. 5). Například *L. depressa* má mnohem vyšší T_{opt} i Q_{10} než blízce příbuzná *L. quadrimaculata*, které často obývají

stejné habitaty – mělké tůně, či rybníky, podobný rozdíl najdeme i mezi druhy *L. pectoralis* a *L. rubicunda*.



Obr. 5: Vliv teploty na tělesný růst. Šedé body jsou míry růstu naměřené při různých teplotách, plná křivka = proložená O’Neillova funkce. T_{opt} = optimální teplota, T_{max} = maximální teplota a Q_{10} = zvýšení rychlosti růstu s teplotou. Převzato z Suhling *et al.* (2015).

Díky své vysoké pohyblivosti a schopnosti disperze jsou vážky schopny obsazovat různorodé části biotopů a adaptovat se na neustále se měnící podmínky prostředí. Některé druhy se přizpůsobují lépe (v našich podmínkách např. šídlo modré (*Aeshna cyanea*) a vážka rudá (*Sympetrum sangiuneum*)) a jedná se většinou o generalisty, co se rozmanitostí prostředí či potravy týče (Dolný *et al.*, 2016). Obývají, širokou škálu biotopů od tekoucích po stojaté vody, proto mají větší šanci najít vhodný biotop na rozdíl od specialistů, kteří mají specifické nároky na prostředí, např. na typ vegetace jako *Aeschna viridis* na řezanu *Stratiotes aloides* (Rantala *et al.*, 2004), či v tekoucích vodách (rod *Gomphus*) nebo na rašeliništích, tzv. tyrfobionti (rod *Leucorrhinia*, *Aeshna subarctica*; Suhonen *et al.*, 2014).

2.3.1. Tolerance vážek k vysokým teplotám

Vážky stejně jako ostatní vodní hmyz jsou relativně dobře adaptováni ke snášení vyšších teplot (Kondratieff & Pyott, 1987). Při zvyšující se teplotě se jim zvyšuje teplotní tolerance, tj. schopnost jedince snést po určitý čas nejvyšší možnou teplotu bez zjevných následků či poškození (např. u *Libellula auripennis*, *Macromia illinoensis* a *Plathemis lydia*). Navíc Martin *et al.* (1976) zjistili, že *L. auripennis* preferuje v poledne mělčiny eutrofních rybníků, kde teplota vody dosahuje teplotního maxima. Proto její horní letální

teplota je okolo 45°C, zatímco u tyrfobiontní vážky *Leucorrhinia dubia* je horní letální teplota okolo 35°C (Soeffing, 1986).

Weir (1969) se zabýval mělkými teplými efemerními tůňemi v Zimbabwe. Larvy vážek se tady vyhýbají životu na dně vody nebo blízko dna, protože je příliš vysoká teplota stresuje. Raději se zdržují v blízkosti vegetace, kde jsou větší teplotní rozdíly a mohou si tak vybrat preferovanou teplotu (Gentry *et al.*, 1975, Kondratieff & Pyott, 1987). Vážky tedy mohou zvýšit svou toleranci k teplotám aklimatizací a snížit jejich vystavení vysokým teplotám tím, že vstupují do větších hloubek.

V literatuře se lze setkat i s nálezy naznačujícími, že jsou vážky schopné nalézt vhodná (mikro)stanoviště, kde jsou vhodné podmínky pro přežití i v jinak velmi nehostinném prostředí. Kiauta našel larvu druhu *Polycanthagyna erythromelas paiwan*, která se ukrývala před 50°C (teplota vzduchu) v detritu tůně s malým množstvím vody (Corbet, 1999). V západní části Kimberley v Austrálii našel Thompson (1989) larvu *Gynacantha nourlangiae*, jejíž kompletní vývoj probíhal ve stojaté vodě uvnitř jeskyně, která poskytovala úkryt před vysokými pouštními teplotami a suchem jak pro larvy, tak i pro dospělce.

2.3.2. Teplotní závislost příjmu a zpracování potravy

Vliv teploty na rychlost metabolismu je úzce spjatý s teplotně závislým příjmem a zpracováním potravy a poměrem získané a vydané energie (Binzer *et al.*, 2012; Sentis *et al.*, 2015). Není vždy pravidlem, že rychlost metabolismu a příjem potravy musí na teplotě záviset stejně. V některých případech dochází vlivem oteplování k rychlejšímu metabolismu společně s nižším příjmem potravy predátora. Z tohoto důvodu nemusí predátor pokrýt své energetické požadavky, což následně může u jedince způsobit hladovění a v krajních případech i případné vyhynutí celé populace (Petchey *et al.*, 1999; Vucic-Pestic *et al.*, 2011).

Intenzita predace je omezena manipulací s kořistí a jejím trávením. Ektotermní predátoři zpracovávají a tráví kořist rychleji při vyšších teplotách (Sentis *et al.*, 2013; Iles, 2014). V důsledku toho akutní oteplování zvyšuje krátkodobou sílu trofických interakcí (predační rychlost). Tím pádem je rychlost krmení nižší i krátkodobě při slabších interakcích v nízkých hustotách zdroje u teplomilných predátorů, než u okolních dravců. Tento vztah však neplatí při vysokých hustotách kořisti. Přizpůsobení se změnám teplot může tedy nejen zabránit možnému vyhynutí populací způsobenému oteplováním, ale také zvýšit stabilitu a dlouhodobé zachování potravních sítí (Sentis *et al.*, 2013).

Teplota také ovlivňuje rychlost hledání potravy (*attack rate*) a zpracování kořisti (*handling time*). Rychlost hledání potravy se s teplotou a velikostí predátora zvyšuje,

zatímco doba zpracování kořisti klesá (Vucic-Pestic *et al.*, 2011; Rall *et al.*, 2012; Sentis *et al.*, 2012).

Některé druhy využívají vyšší teploty těla, aby urychlily trávení potravy. Například u měkkýšů *Nucella canaliculata* a *N. ostrina* se rychlost trávení zvyšuje během doby, než přijde další příliv, kdy mohou opět přijímat potravu. Experimenty ukazují, že rychlost krmení následující po teplém odlivu má tendenci být vyšší (Pincebourde *et al.*, 2008), protože zvýšené teploty ve vodních biotopech, způsobují větší teplotní rozdíly a zároveň jsou vyšší teploty schopné urychlovat procesy v tělech organismů. Tím umožní zvířeti metabolizovat rychleji, což vyžaduje patřičné zvýšení množství potravy. Kvůli tomu často dochází ke změně kořisti zvláště u starších instarů pro zisk vyššího množství energie. Záleží přitom na hustotě kořisti (Wissinger, 1989), typu kořisti (Flynn & Moon, 2011) a rychlosti její asimilace (Stoks, 2001; Stoks & McPeck, 2003; Culler *et al.*, 2014). Všechny tyto faktory ovlivňují růstovou rychlost. Obecně platí, že čím vyšší je přijímané množství a kvalita potravy, tím rychlejší je růst jedince (Pickup & Thompson, 1990).

Kvalita a množství potravy spolu s rizikem predace mají významný vliv na to, jakou rychlostí bude daný jedinec růst a vyvíjet se (Brodin & Johansson, 2002). Například klínatky rodu *Gomphus* žijící v proudících chladných vodách chudých na živiny jsou limitovány množstvím potravy a nedosahují proto maximální růstové rychlosti a jejich vývoj trvá i několik let v závislosti na množství potravy (Stearns, 1989).

Tělesná hmotnost a potravní specializace (Honěk, 1996; Dixon *et al.*, 2009) ovlivňují tepelné požadavky u řady hmyzích řádů (Honěk, 1996). Kvalitní potrava také zvyšuje šance přežití kořisti a může i zabránit vyhynutí (Raatz *et al.*, 2017). Kvalitu potravy je však těžké standardizovat zvláště např. při terénních či mesokosmových pokusech, kdy kvalita potravy může ovlivnit výsledky experimentů. Rychlost růstu u vážek stejně jako u jiných taxonů závisí na konkurenci, predaci, kvalitě potravy a teplotě (Anholt, 1990; McPeck, 2004). Zabývat se měřením energetické účinnosti je důležité pro zjištění síly mezidruhových interakcí a jejich důsledků, které vedou ke stabilitě potravních sítí a celého ekosystému (Berlow *et al.*, 2009).

2.4.Fenotypová plasticita

Fenotypová plasticita může hrát klíčovou roli v reakci a adaptaci druhů ke změnám životního prostředí (Chevin *et al.*, 2010; Donelson *et al.*, 2011). Fenotypové odezvy na změny životního prostředí jsou časté (Huey *et al.*, 2012), a mohou být přenášeny i mezi generacemi (Donelson *et al.*, 2011) a modulovat individuální fyziologii, morfologii

a chování k vyrovnání se s těmito změnami (Donelson *et al.*, 2011; Huey *et al.*, 2012; Forster *et al.*, 2013).

2.4.1. Variabilita prostředí a tolerance k teplotním změnám

Schopnost tolerance k teplotním změnám vyžaduje energii k regulaci, udržování a opravám fyziologických systémů. Jaké množství energie se spotřebuje, záleží na konkrétních situacích, s čím se bude muset organismus vypořádat (např. růst či reprodukce aj.; Angilletta, 2009; Stearns, 1992).

Tolerovat teplotní změny, není pro organismus až tak velký problém, protože se vůči těmto změnám postupem času adaptuje zvláště, když jsou změny postupné a pomalé. Existují ale i výjimky. Příkladem je drápkovec *Ophryotrocha labronica* (Polychaeta), který žije v prostředí s velkým kolísáním teplot. Kvůli této nepředvídatelnosti teploty v jeho habitatu, dokáže tolerovat velké teplotní rozdíly během dne (Prevedelli *et al.*, 2005; Simonini *et al.*, 2010). Pravděpodobně kvůli vystavení se těmto extrémním podmínkám dochází u ektotermů k akumulaci škod způsobených změnou teploty a nesouladem mezi spotřebou kyslíku v organismu (Pörtner, 2001; Verberk *et al.*, 2011; Verberk & Calosi, 2012). Za těchto podmínek organismy přecházejí z aerobního do anaerobního metabolismu, který může mít za následek snížení reprodukční funkce a růstu, což může vést až ke smrti (Pörtner & Knust, 2007).

Jedna z možností rozpoznat, zda organismy reagují na změny teplot, (například vlivem globálního oteplování) je, že se organismy mohou fyziologicky přizpůsobit změnám teplot. Tato teplotní adaptace se nazývá aklimace a je obvykle definována jako jakákoli fenotypová odezva na teplotu prostředí, která zlepšuje kondici jedince (Angilletta, 2009; Seebacher *et al.*, 2014). Angilletta (2009) definuje dva typy aklimace: vývojovou a reverzibilní. Vývojová aklimace je stanovená reakcí na určité prostředí, které se během vývoje mění. Reverzibilní aklimace je regulována změnami teplot v průběhu života jednotlivce. Aklimace však není bez nákladů, může to být tedy nevýhodné i pro organismus například produkcí energicky a metabolicky drahých tepelně šokových proteinů (Feder & Hofmann, 1999).

Sentis *et al.* (2015) se zabývali teplotní aklimací u vážky *S. vulgatum*. Z jejich výsledků vyplývá, že predátoři aklimováni ve vyšší teplotě zpracovávali potravu rychleji, ale byli méně efektivní při hledání kořisti než predátoři, kteří byli chováni při nižší teplotě. Změny v rychlosti hledání potravy a metabolismu se promítají do teplotně závislé energetické účinnosti (tj. množství přijaté potravy jednoho jedince v poměru k jeho

metabolismu), které určují dostupnou energii pro růst a reprodukci, a proto jsou rozhodující pro individuální fyzickou kondici a populační dynamiku (Gilbert *et al.*, 2014). Předchozí studie uváděly, že energetická účinnost se může buď zvýšit, nebo snížit s akutním oteplením v závislosti na aktuální teplotě, stupni oteplování a tvaru křivky teplotního rozsahu pro daný organismus (Sentis *et al.*, 2012). Sentis *et al.* (2015) zjistili, že teplotní aklimace může následně ovlivnit energetickou účinnost zvýšením příjmu energie při vysoké hustotě zdrojů: vážky s aklimací v teplém prostředí mají vyšší maximální rychlost hledání potravy než dravci chovaní v chladnějším prostředí.

2.4.2. Teplota ovlivňující predaci a její rychlost

Druhy navzájem interagují v potravních sítích. Síla potravních interakcí popisuje intenzitu predace a tok energie k vyšším trofickým úrovním (Berlow *et al.*, 2004; Wootton & Emmerson, 2005; Rall *et al.*, 2010), která závisí na teplotě a s ní spojené energetické náklady (Sanford, 1999, 2002, Rall *et al.*, 2010, 2012). Příjem potravy nemá vliv pouze na vlastní populační růst konzumenta, ale také na jeho kořist, predátory a potenciálně všechny ostatní druhy v komunitě (Brose *et al.*, 2008).

Někteří jedinci využívají teplotu k zvyšování fitness potomstva při ovipozici. Kurdíková *et al.*, (2011) zkoumali vliv teploty a predace na ovipozici samic čolka horského (*Ichthyosaura alpestris*). Samice přispívají k vlastnostem potomstva nejen sdílenými geny, ale také výběrem okolního prostředí (Mousseau & Fox, 1998). Kurdíková *et al.* (2011) ve své práci zjistili, že samice čolků snižují riziko predace vajíček ovipozicí při teplotách, které jsou pro predátora suboptimální.

Teplota není jediným faktorem, který ovlivňuje intenzitu predace. Řadíme sem také mobilitu (Vucic-Pestic *et al.*, 2011), pohybovou rychlost (Dell *et al.*, 2013) a poměry tělesných velikostí predátora a kořisti (Brose *et al.*, 2008). Například střevlící zvyšují intenzitu útoků s teplotou, ale pouze za předpokladu, že útočí na pohyblivou kořist (Vucic-Pestic *et al.*, 2011). Důvodem, proč si predátoři vybírají spíše větší kořist, může být následný vyšší příjem energie, než když se jedná o menší kořist (Petchev *et al.*, 1999). Oteplování tedy vyvolává u pohyblivých organismů vyšší aktivitu, čímž dochází k častějším setkáním, a tím se zkracuje rychlost nutná k hledání kořisti (Vucic-Pestic *et al.*, 2011; Dell *et al.*, 2013).

Stoks *et al.* (2012) chovali larvy *I. elegans* severní a jižní populace v experimentu manipulujícím s teplotou a rizikem predace (*Aeschna* sp. jako predátor) a kvantifikovanou rychlostí růstu, příjmem potravy a efektivitou růstu. Zrychlení růstu bylo ovlivněno

predátorem a teplotou ve stejné míře, navzdory podstatně rychlejšímu tempu růstu u jižních populací *I. elegans* než u severních. Vyšší míře růstu u jižních populací napomohly vysoké teploty, které vyvolaly zvýšený příjem potravy. Vysoká efektivita růstu působila na zvýšení rizika predace, na které měli také vliv geografické rozdíly (viz teplotní optima výše). Culler *et al.* (2014) dospěli ke stejnému závěru při pokusu, kdy zkoumali vliv rizika predace (predátorem ryba *Lepomis*) na vážku *E. vesperum* chované v pěti teplotách. Při absenci predátora zaznamenali nízkou úmrtnost a zvýšené tempo růstu s oteplováním do 23,5°C, poté se růst zpomalil, což je poblíž hranice T_{opt} (viz výše Suhling *et al.*, 2015). Při riziku predace rostly vážky znatelně méně. Avšak vyšší náklady na metabolismus a také vliv na přežívání vyvolané rizikem predace byly pouze částečně ovlivněny změnami ve spotřebě kyslíku. Z výše zmíněného tedy vyplývá, že teplota má vliv na aktivitu jedince a nepřímo tak zvyšuje riziko predace.

2.4.3. Vliv teploty na respiraci

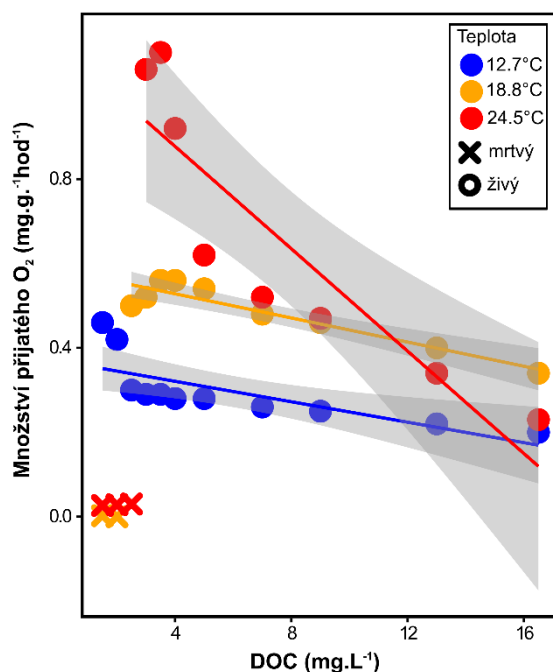
Jedním ze zásadních metabolických pochodů je aerobní respirace, která ve vodě v porovnání se vzduchem daleko častěji hraje roli limitujícího faktoru. Nižší rozpustnost a difúze kyslíku ve vodě zvyšuje energetické náklady na dýchání a způsobuje proměnlivou úroveň okysličení vodního prostředí (Verberk & Bilton, 2015). Vodní a terestrický hmyz má proto rozdílné teplotní tolerance, které jsou nastaveny také kyslíkovým omezením (Verberk & Bilton, 2013). Se zvyšující se teplotou okolního prostředí se totiž zvyšuje u terestrických organismů spotřeba kyslíku exponenciálně, zatímco přívod rozpuštěného kyslíku se ve vodě zvyšuje pouze lineárně (Pörtner, 2010).

Ukázalo se, že dostupnost kyslíku je nižší ve studených vodách, a to navzdory jeho větší rozpustnosti. Větší velikosti těla vodních organismů při nízkých teplotách nemohou tedy být způsobeny zvýšenou dodávkou kyslíku, jak se dříve myslelo (Verberk & Bilton, 2013). Nižší teploty ale zvyšují relativní přívod kyslíku díky snížení metabolismu. Poměr rychlosti přísunu a spotřeby kyslíku vysvětluje, proč je zvýšení velikosti těla spojené s nízkými teplotami ve vysokých zeměpisných šířkách (Vamosi *et al.*, 2007), ale ne ve vysokých nadmořských výškách, kdy naopak koncentrace kyslíku klesá (Jacobsen *et al.*, 2003).

Nedostatek kyslíku má vliv na fyziologické pochody uvnitř organismu, což následně ovlivňuje i další procesy jako je růst, reprodukce a i samotné přežití organismu (Verberk & Atkinson, 2013). Organismy se tak musí s nedostatkem kyslíku vypořádat.

Výměna plynů se zrychluje s teplotou (Pörtner, 2010; Verberk & Bilton, 2015). Změny teploty vyvolávají stres u ektotermních živočichů, kdy jsou teplotní limity stanovovány omezením příjmu kyslíku na stupni celého organismu. Se vzrůstající teplotou dochází k postupnému nesouladu mezi spotřebou a zásobou kyslíku (Verberk & Bilton, 2011). Nedostatek kyslíku zpočátku vede k nižšímu výkonu a aktivitě živočichů při extrémně vysokých teplotách, proto již nemůže být udržován aerobní metabolismus, což poté vede k tepelné stuhlosti (tzv. *heat coma*) a zahynutí organismu (Pörtner, 2010).

Podřád Zygoptera (a několik výjimek z podřádu Anisoptera) má na konci zadečku vyvinuté žaberní lupínky tzv. vnější žábra. V nich se nachází hustá síť vzdušnic (tracheí), kde pomocí difúze dochází k výměně kyslíku s vodním prostředím. Na příjmu kyslíku se normálně podílejí z 20–30% (Eriksen, 1986).



Obr. 6: Závislost příjmu rozpuštěného kyslíku pomocí žaberních lupínek ($\text{mg.g}^{-1}.\text{hr}^{-1}$) při různých teplotách a nasycenosti u šídélka *Lestes disjunctus*, proložené přímkami ukazují lineární regresi a šedě je vyznačen 95% konfidenční interval spolehlivosti. Vizualizovaná data z Eriksen (1986).

Šídélka *Lestes disjunctus* jsou během měsíce července vystavena vyšším teplotním rozdílům a výrazným změnám v množství rozpuštěného kyslíku. Příjem kyslíku klesá v závislosti na teplotě o 15–27% od normálního vysokého množství kyslíku k nízkému kritickému množství kyslíku, např. při koncentraci $2,5 \text{ mg.l}^{-1}$ umírají v prostředí s $24,5^\circ\text{C}$, ale v 18°C nikoli (Obr. 6; Eriksen, 1986). Avšak příjem velkého množství kyslíku a následně velká tolerance rozpuštěného kyslíku pod jeho kritickými body se doplňují, a tím umožňují *L. disjunctus* přežít v krátkých obdobích, kdy je nedostatek kyslíku (Eriksen, 1984). Žádný takový pokus, ale nebyl proveden na vážkách podřádu Anisoptera u kterých je tolerance k anoxii zatím neznámá.

2.5. Důsledky oteplování na populaci a společenstva

Lidská činnost vyvolává rychlé změny v životním prostředí a představuje závažnou hrozbu pro globální biodiverzitu a funkci ekosystému (Pereira *et al.*, 2011). Zásadním úkolem je proto pochopit podmínky a mechanismy, které umožňují zachovat druhy a kompletní biotu a možnost přizpůsobit se těmto novým změnám.

Hmyz spolu s mnoha dalšími skupinami ektotermů může být ovlivněn i změnami klimatu (Smith *et al.*, 2007; Deutsch *et al.*, 2008; Seebacher *et al.*, 2014; McCauley *et al.*, 2015). Obecně platí, že zranitelnost druhu vlivem globálního oteplování bude záviset na jeho schopnosti udržet přítomné populace stabilní, aby mohlo dojít ke geografickému posunu do vhodného prostředí v budoucnosti (Williams *et al.*, 2008). Oteplování může také stabilizovat i destabilizovat dynamiku populací, což souvisí s rychlostí metabolismu a množstvím přijaté potravy (Binzer *et al.*, 2012; Gilbert *et al.*, 2014).

2.5.1. Posuny areálů a invazní druhy

Zvyšování teploty ovlivňuje rozšíření jednotlivých druhů a může posouvat jejich areály rozšíření. Rozšiřování druhů může mít dvojí efekt. Za prvé může podpořit populace dříve ohrožených teplomilných druhů (Thomas *et al.*, 2006) a dojde tak k jejich rozšíření, např. klínatka západní *Gomphus pullchelus* (Vlašánek *et al.*, 2016) za druhé chladnomilné druhy se mohou stáhnout více na sever (Ott, 2010). Někdy může dojít k příchodu nových druhů, které byly dříve pouze náhodnými migranty (Thomas *et al.*, 2006).

Současné rozložení vážek odráží miliony let geografické izolace a rozptýlení, spolu s následnou adaptací na změny klimatu (přes 300 milionů let). Toto všechno přispělo ke značné speciaci (Grant & Samways, 2007) zvláště v tropech (Brown *et al.*, 2000). Názorným příkladem pro rozšíření vážek může být *Crocothemis erythraea* (Johansson & Suhling, 2004). V Německu a dalších zemích severně od Alp byl tento druh označován jako středomořský a v severních zemích bylo nalezeno pouze několik jedinců. Před přibližně 30 lety došlo k rozšíření tohoto druhu zpočátku pouze ve střední Evropě a to především v nížinách (Ott, 1988). V následujících letech se *C. erythraera* rozšířila na severní hranici Dánska a byla zaznamenána i ve vyšších nadmořských výškách (Ott, 2007, 2010). Podobně jsou na tom i druhy jako *Anax parthenope*, *Aeshna affinis*, nebo *Boyeria irene*. Jejich expanzi zřejmě zapříčinilo zvyšování teploty, i když stále není jisté, které faktory jsou rozhodující (např. maximální teplota, střední teplota, trvání slunečního svitu).

Vlivem oteplování se dnešní biogeografie vážek nepochybně změní. Požadavky na stanoviště taxonů vysokých nadmořských výšek mohou vést ke ztrátě prostředí některých horských druhů (Samways, 1992; Stevens & Bailowitz, 2009), zatímco teplomilné druhy se mohou rozšířit i do vyšších zeměpisných šířek. Vzrůstající izolace populací ve vlhkém tropickém prostředí pak může vést ke ztrátě druhů v důsledku odlesňování, regulace toků a jejich vysychání (Smith *et al.*, 2007).

Se vzrůstající teplotou dochází také k nárůstu invazních druhů (Penk *et al.*, 2016). To může společně působit na celé společenstvo. Tito vetřelci interagují s původními druhy a mohou na ně mít silné negativní dopady (Strayer *et al.*, 2006; Tylianakis *et al.*, 2008) včetně změn v potravních sítích (Woodward & Hildrew, 2001) a vyhynutí původních druhů prostřednictvím predace nebo kompetice (Mack *et al.*, 2000).

Změny klimatu mohou také ovlivňovat fenologii druhů včetně počtu generací během roku (McCauley *et al.*, 2015). Fenologie vážek se odvíjí od závislosti vývoje na teplotě, ale také bývá ovlivněna délkou dne (Corbet, 1999). Původní druhy rostou relativně pomaleji než invazní druhy vystavené vyšším teplotám.

Kombinace vlivu invazních druhů a teplotních změn u vážek není dostatečně prozkoumána. Hassall & Thompson (2008); Suhling & Suhling (2013) zjistili, že u původní vážky *L. dubia* dochází ke zvýšené úmrtnosti a zároveň k nižšímu růstu při interakci s invazivní *Crocothemis erythraea*, přičemž tento vliv se zvyšoval s teplotou, nicméně by bylo vhodné tyto studie provést i na dalších druzích.

2.5.2. Vliv klimatických změn na ohrožené druhy

Pokračující globální změny klimatu představují vážné problémy v oblasti ochrany přírody a nutí nás přehodnotit předchozí názory založené na tom, jak může druh reagovat na nové klimatické podmínky. Změna klimatu stojí za jedním z největších celosvětových ztrát biologické rozmanitosti (Sala *et al.*, 2000; Thomas *et al.*, 2004) s dopadem na rozšíření druhů a jejich fenologii a fyziologii (Parmesan, 2006).

Ott (2010) se zabýval expanzí vážek v posledních desetiletích v Německu a Evropě. Zjistil, že populace téměř ohrožené *Coenagrion hastulatum* čelí silnému poklesu ve Falcku, protože je tento druh velmi citlivý na snížení vodní hladiny. Některé jiné druhy se dokonce blíží vyhynutí, protože jejich populace jsou velmi malé, kvalita biotopů je špatná a vzdálenosti mezi zbývajícími biotopy jsou velmi dlouhé. Jedná se např. o lesklíci severskou (*Somatochlora arctica*; Ott, 2006), která ve střední Evropě obývá především vysokohorská rašeliniště a populace mezi sebou téměř nekomunikují. U dalších druhů není

situace tak tristní, ale jsou tam podobné trendy (např. tyrfobionti *A. juncea*, *L. pectoralis*). Kvůli nedostatku vody v extrémních teplých letech mnohá stanoviště ztratila na své kvalitě (Corbet, 1999). Porovnání recentních a starších dat ukázalo snížení počtu druhů. Zatímco před dvěma desetiletími byly typické druhy stále přítomné, v posledních letech se vyskytovaly výrazně méně nebo dokonce nebyly nalezeny vůbec (Ott, 2007).

Negativní vlivy mohou způsobit vyhubení některých druhů rostlin a živočichů, čímž může následně docházet k poklesu biodiverzity. Změny jsou obvykle nejvíce patrné u specializovaných druhů obývajících různé typy refugií. Tyto druhy jsou často zranitelné vůči teplotním výkyvům, např. u rašeliništních druhů přizpůsobených životu v chladné vodě může dojít vlivem oteplení k jejich vymizení (Schlumprecht *et al.*, 2010). Na druhou stranu změny klimatu mohou působit i pozitivně. Mezi pozitivní vlivy změny klimatu patří např. vyšší primární produktivita zapříčiněná nárůstem oxidu uhličitého (Tylianakis *et al.*, 2008).

2.5.3. Ochrana

Ochranná opatření by měla být zvláště zaměřena na lokality v nízkých zeměpisných šířkách, ve kterých dochází k intenzivnějším změnám klimatu způsobených antropogenní činností (například zvyšování živin ve sladkých vodách Millán *et al.* (2011) a může to mít za následek i lokální vymírání. Podobně přizpůsobování se změně klimatu a opatření ke zmírnění změn na stanovišti by mohlo být základem pro zlepšení přežívání populací v současných lokalitách v rámci klimatického oteplování. Je také důležité brát v úvahu jednotlivé mikrohabitaty na lokalitě. Například zastínění nádrže, které má za následek chladnější vodu i když to, jestli živočichové tento mikrohabitat využívají, není přesně známo (Gentry *et al.*, 1975; Kondratieff & Pyott, 1987; Wilby *et al.*, 2010). Druhy se sníženou schopností vypořádat se se zvyšující teplotou, je tedy potřeba více chránit *in situ*, tedy v místě původního výskytu druhu (např. *Ochetellus glaber* a *Nesticus baeticus*).

3. EXPERIMENTÁLNÍ ČÁST

Cílem experimentu bylo otestovat vliv teplotního gradientu na metabolismus a vývoj larev vážek. Mým účelem bylo změřit individuální variability metabolismu v posledních dvou instarech nymf vážek rodu *Sympetrum* během ontogenetického vývoje v závislosti na nižší (17°C) a vyšší (24°C) teplotě.

4. MATERIÁL A METODIKA

4.1. Pokusní živočichové

Jako pokusná zvířata mi sloužily larvy vážky obecné, *Sympetrum vulgatum* (Odonata: Libellulidae), které se hojně vyskytují především ve střední a severo-východní Evropě. Jejich rozšíření zasahuje západně až k Pyrenejím, poté jižně do severní Itálie a na východ pak putuje přes Ural a Sibiř až do Číny. Aktivita dospělců je v období od přelomu května a června až do října, někdy výjimečně až do listopadu (Dolný *et al.*, 2016). Larvy se nejčastěji vyskytují v mělkých vodách, obvykle v místech bohatých na vodní rostliny, které jim slouží jako opora při lovu kořisti (Klecka & Boukal, 2014).

4.2. Založení a průběh pokusu

Experiment jsem provedla v klimaboxech na Entomologickém ústavu Biologického centra Akademie věd České republiky, v.v.i., od května do července 2016. Larvy vážek byly odchyceny 7. 5. 2016 pomocí cedníku v litorálním porostu ostřic (*Carex* sp.) v rybníku Nad remízem (49.1305097°N, 15.0987106°E) u obce Hospřiz na Jindřichohradecku. Celkem jsem ulovila ca. 300 larev, z nichž jsem do pokusu náhodně vybrala 206 jedinců přibližně stejné velikosti.

Larvy jsem náhodně rozdělila do dvou pokusných teplot a umístila jednotlivě v plastových bílých kelímcích o objemu 0,2 l v odstáté vodovodní vodě s kouskem rašeliníku (*Sphagnum* sp.) do dvou termostatů (Lovibond BSK ET 650, fotoperioda 17L:7D), ve kterých jsem je chovala při dvou teplotách $24,2 \pm 0,4$ °C a $17,1 \pm 0,4$ °C (průměr \pm SD v celém textu není-li uvedeno jinak). Uhynulé larvy jsem během prvních 29 dní (do 10. 6. 2016) experimentu nahrazovala novými jedinci (17°C: n = 27, 24°C: n = 34).

V každém termostatu bylo 6 boxů, ve kterých se nacházelo 12 kelímků označených individuálními kódy s larvami (příloha Obr. 4). Do každého boxu jsem mezi kelímky umístila akvarijní vzduchování, aby docházelo k cirkulaci a prokysličování vody. Pro kontrolu teplot jsem do každého termostatu umístila dva teploměry (Ebro © EBI 20 TE)

v horním pravém a spodním levém rohu. Kvůli potenciálnímu kolísání teploty v termostatech jsem boxy při každé manipulaci posouvala vždy o jedno místo doprava a poslední spodní box pak nahoru. Tím jsem zajistila, že všechna zvířata byla přibližně ve stejných podmínkách.

Pro krmení a kontrolu svleček jsem vždy celý box s kelímky vyndala z termostatu a odpojila od vzduchování a umístila v klimatizované místnosti s teplotou 20 ± 1 °C. Larvy jsem krmila *ad libitum* třikrát týdně (vždy v pondělí, středu a pátek) perloočkami *Daphnia magna* z rybníku Domin (49.0042017°N, 14.4431572°E) u Českých Budějovic. Kapátkem jsem před každým krmením nejprve odstranila nečistoty z kelímku (např. zbytky potravy či trus) a pak přidala novou potravu. Vodu v boxu jsem měnila 1–2x týdně (ve středu a v pátek). Uhynulé larvy a svlečky jsem ukládala do mikroskopavek s glycerovaným lihem (30% glycerol, 70% technický líh) s kódem jedince a datem úhynu, resp. datem svleku.

4.3. Měření metabolismu

Měření metabolismu larev vážek probíhalo od 13. 5. do 24. 6. 2016. Zjišťovala jsem přitom, jaký vliv má teplota (17°C a 24°C) na rychlost metabolismu v podobě spotřeby kyslíku. Larvy, které se svlékly, byly před měřením metabolismu ponechány vždy 2–4 dny po svleku kvůli ztuhnutí kutikuly (Corbet, 1999). Spotřebu kyslíku jsem měřila ve skleněných uzavíratelných nádobkách o dvou velikostech (objem $56,5 \pm 1,8$ ml pro menší jedince a $288,7 \pm 1,9$ ml pro větší jedince) kvůli nadměrnému vyčerpání kyslíku během měření.

Zhruba hodinu před měřením jsem skleněné nádoby, uzávěr a magnet na míchání opláchnula vařící vodou a ponechala okapat a vychladnout. Do nádob jsem pak umístila magnety na míchání a nalila destilovanou vodu o dané teplotě. Do vody byla přidána akvarijní sůl (Sera©, $0,14 \text{ g.l}^{-1}$), aby bylo dosaženo konduktivity $200 \mu\text{S.cm}^{-1}$, což je hodnota v rámci rozsahu zjištěném na stanovišti, kde se druh vyskytuje (Sentis *et al.*, 2015). Vodu jsem dolila až po okraj a nádobu uzavřela skleněným zabroušeným víčkem. Poté jsem nádoby umístila do termostatu k vytemperování. Voda v nádobce byla míchána na míchací podložce (Příloha Obr. 5; IKA© RO 5 Power) po dobu ca. 30 s.

Před vložením larvy jsem v jednotlivých nádobkách změřila počáteční koncentraci kyslíku pomocí kyslíkové sondy (Příloha Obr. 5; Unisense© MicroOptode) a programu SensorTrace Basic v 3.2.3 (Unisense©) a teplotu pomocí teplotní sondy Ebro-© EBI 20 TE. Následně jsem do nádobky vložila larvu vážky, nádobu dolila vytemperovanou vodou až po

okraj a uzavřela. Po změření dvou larev jsem vždy nádoby vrátila zpět do termostatu s danou teplotou.

Po uplynutí 24 hodin ($\pm 0,5$ hod) jsem vyjmula nádobku z termostatu a přibližně minutu nechala k promíchání na míchací podložce. Poté jsem změřila teplotu a obsah rozpuštěného kyslíku stejně jako na počátku měření. Po změření jsem larvu vrátila zpět do chovné nádoby. Kontrolní měření bez vážky sloužila ke zjištění možného kolísání koncentrace kyslíku (např. vlivem bakteriální respirace atp.). Spotřeba kyslíku měřená v $\mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}$ byla pro účely analýzy převedena na $\text{J}\cdot\text{hod}^{-1}$ podle (Weiss, 1970).

Během celého pokusu jsem náhodně vybranou polovinu larev opakovaně vážila po měření metabolismu kvůli zjištění vlivu teploty na délkových vztahy v různých teplotách. Před vážením jsem larvu opatrně osušila buničinou a poté zvažila na analytických vahách (KERN© ABT 120-5DM) s přesností na 0,0001g. Po zvážení jsem larvu opět vrátila do kelímku s daným kódem. Druhá polovina larev nebyla vážena, což mi umožnilo zjistit, zda manipulace s larvami měla vliv na jejich přežívání.

4.4. Statistické zpracování dat

Vliv teploty a vážení na přežívání jedinců jsem testovala pomocí analýzy přežívání pomocí Coxova modelu a Kaplan-Meierovy funkce (Šmilauer, 2012). Jako data jsem použila počet dní, kdy byla vážka v experimentu až po dobu, kdy uhynula nebo přežila a proměnila se v dospělce. Jako vysvětlující proměnné jsem nejprve použila obě proměnné tedy teplotu i vážení za pomoci Coxova modelu a tzv. cenzorovaných dat (tzn. jestliže jedinec zemřel během měření metabolismu v důsledku extrémního snížení koncentrace kyslíku, bylo to bráno jako kdyby přežil). Nejlepší model jsem vybrala podle AIC (Akaike information criterion – odhad relativní kvality statistických modelů pro daný soubor dat) pomocí funkce *stepAIC*. Poté jsem analyzovala každou proměnnou zvlášť pomocí Kaplan-Meierovy funkce, abych zjistila, jaký mají na přežívání vliv odděleně.

Vliv teploty na spotřebu kyslíku jsem analyzovala pomocí lineární regrese pouze na polovině vážek, které byly váženy. Test kontrol (t. j. měření úbytku kyslíku v nádobách bez vážky) ukázal pouze rozdíl mezi teplotami ($F_{1,75} = 70$; $p < 0,0001$), zatímco den experimentu neměl na výsledek vliv a nezahrnula jsem jej proto do modelu teplotně a váhově závislé spotřeby kyslíku u larev vážek. Průměrný úbytek kyslíku v kontrolách byl ale odlišný od nuly (17°C : $2,9 \pm 3,1\%$, 24°C : $5,9 \pm 5,1\%$), a proto jsem jej před analýzou odečetla od spotřeby kyslíku jednotlivých vážek v dané teplotě a v daný den.

Pro zjištění vlivu teploty na rychlost metabolismu jsem použila logaritmičticky upravenou rovnici MTE (Brown *et al.*, 2004, Rov. 2), kde I (J.hod⁻¹) je intenzita metabolismu, závislá na váze organismu M (g) a teplotě prostředí T (°C), jako:

$$I = i_0 * M^b * e^{\frac{-E}{k * (T + 273,15)}} \quad (2)$$

kde i_0 je normalizovaná konstanta nezávislá na velikosti těla a teplotě, b je alometrický exponent a tzv. Van't Hoffovo-Arrheniova rovnice aktivační energie (Rov. 3):

$$E_a = \frac{1}{k * (T + 273,15)} \quad (3)$$

kde E_a je aktivační energie (eV), k je Boltzmannova konstanta ($8.62 \cdot 10^{-5}$ eV.K⁻¹) a T je teplota prostředí (°C). Po zlogaritmování rovnice MTE dostaneme rovnici (Rov. 4), kterou jsem použila ve svých analýzách:

$$\ln(IM^{-b}) = -E \left(\frac{1}{k * (T + 273,15)} \right) + \ln(i_0) \quad (4)$$

Tedy logaritmičticky transformovanou spotřebu kyslíku jsem použila jako vysvětlovanou proměnnou a jako prediktory jsem použila instar, logaritmičticky transformovanou váhu a teplotu, zahrnutou v aktivační energii a všechny jejich interakce. Model byl následně zjednodušován pomocí funkce *drop1*.

Pomocí lineární regrese jsem také analyzovala, jak teplota ovlivňuje váhu u třech posledních instarů. V modelu jsem použila interakci teploty a instaru a jako vysvětlovanou proměnnou váhu. Model jsem opět zjednodušovala pomocí funkce *drop1*.

Nakonec jsem pomocí lineární regrese analyzovala, zda se v jednotlivých teplotách liší růstová rychlost (Rov. 5; Stoks *et al.*, 2005), vypočítaná jako logaritmovaná počáteční váha (m_0) odečtená od koncové váhy (m_t) vydělená časem mezi vážením (t).

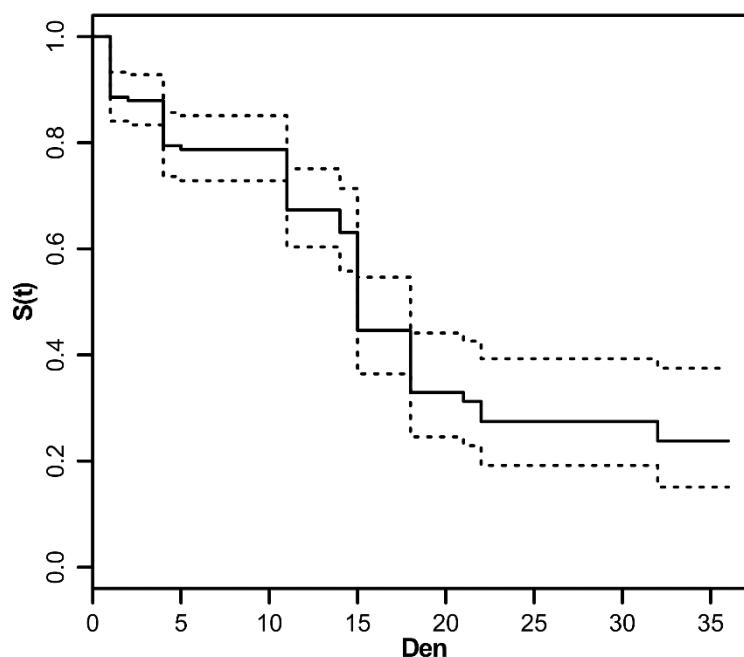
$$\text{Růstová rychlost} = \frac{\log(m_t) - \log(m_0)}{t} \quad (5)$$

Nejprve jsem analyzovala dostupná data mezi instarem F-2 a F-1 ($n = 9$) a poté mezi instarem F-1 a F-0 ($n = 10$) a nakonec celkovou rychlost růstu mezi instary F-2 až F-0 ($n = 7$). Stejným způsobem jsem analyzovala dobu trvání instaru (tj. počet dní mezi jednotlivými svleky) v jednotlivých teplotách pro poslední dva instary F-2 ($n = 40$), F-1 ($n = 21$) a F-2 až F-0 ($n = 7$).

Data byla statisticky zpracována v programu R verze 3.3 (R Core Team, 2016), pro analýzu přežívání byla použita knihovna *survival* v. 1. 1 (Therneau & Grambsch, 2000; Therneau, 2015) a pro znázornění konečného modelu byla použita knihovna *effects* v. 3.1-1 (Fox, 2003).

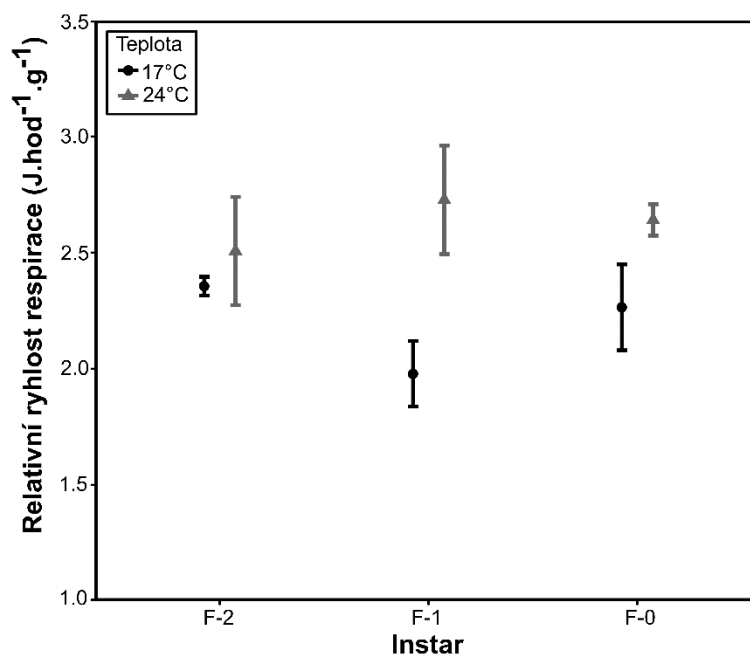
5. VÝSLEDKY

Z 206 jedinců přežilo 85 (41,3% z celkového počtu). V teplotě 17°C se 48 jedinců (48,5 %) a v 24°C 37 (34,9 %) přeměnilo v dospělé. Výsledky Coxova modelu ukázaly, že vážení ani teplota neměly vliv na přežívání (Obr. 7). Obě tyto proměnné byly na základě AIC vyloučeny z modelu. Dílčí testy ukázaly, že vážení ($\chi^2 = 0,1$; $df = 1$; $p = 0,808$) ani teplota ($\chi^2 = 0,2$; $df = 1$; $p = 0,655$) neměly vliv na přežívání (příloha Obr. 1 a 2).



Obr. 7: Přežívání larev v experimentu podle výsledného Coxova modelu. $S(t)$ = pravděpodobnost přežití do daného dne. Plná čára = křivka přežívání, čárkované čáry = 95% konfidenční interval spolehlivosti.

Relativní rychlost metabolismu (tj. rychlost respirace standardizovaná jako spotřeba kyslíku za hodinu na gram váhy jedince) se mezi jednotlivými instary a teplotami lišila (Obr. 8).

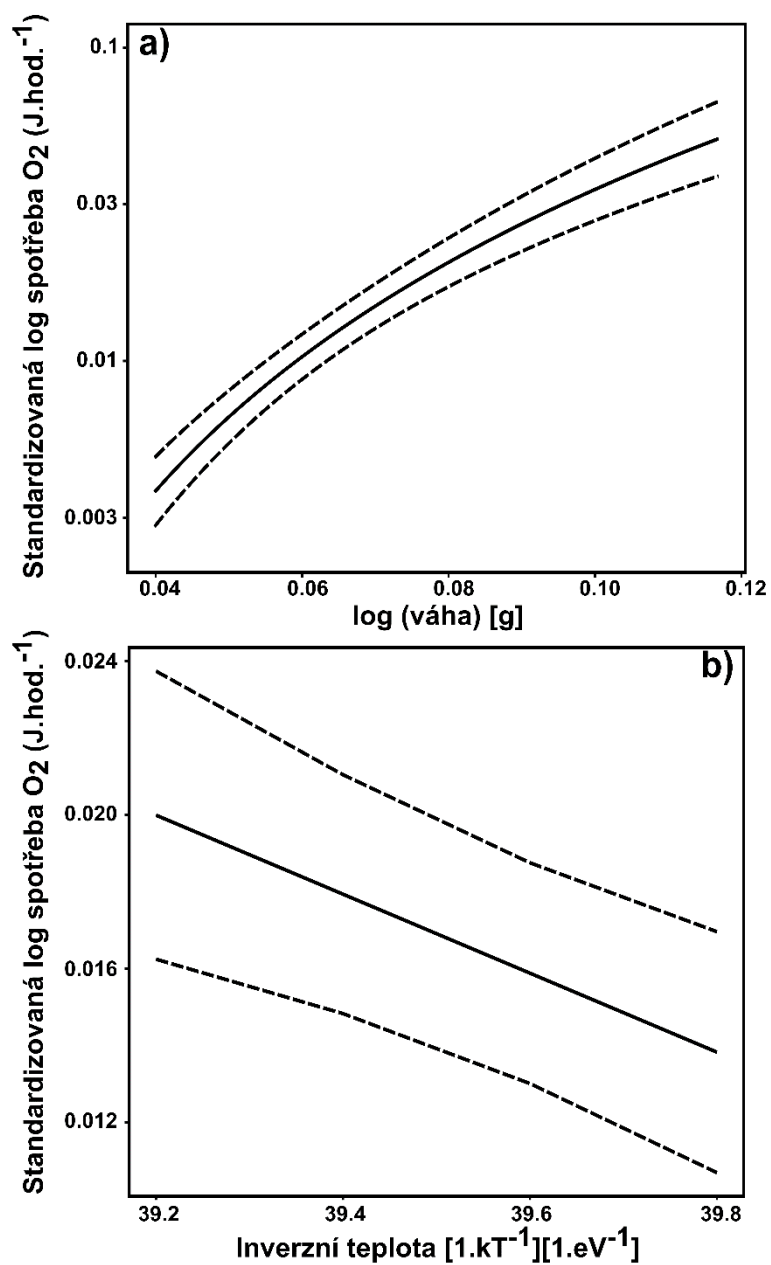


Obr. 8: Relativní rychlost respirace ($\text{J.hod}^{-1}.\text{g}^{-1}$) v jednotlivých instarech a teplotách. Chybové úsečky ukazují směrodatnou chybu odhadu průměru (SE).

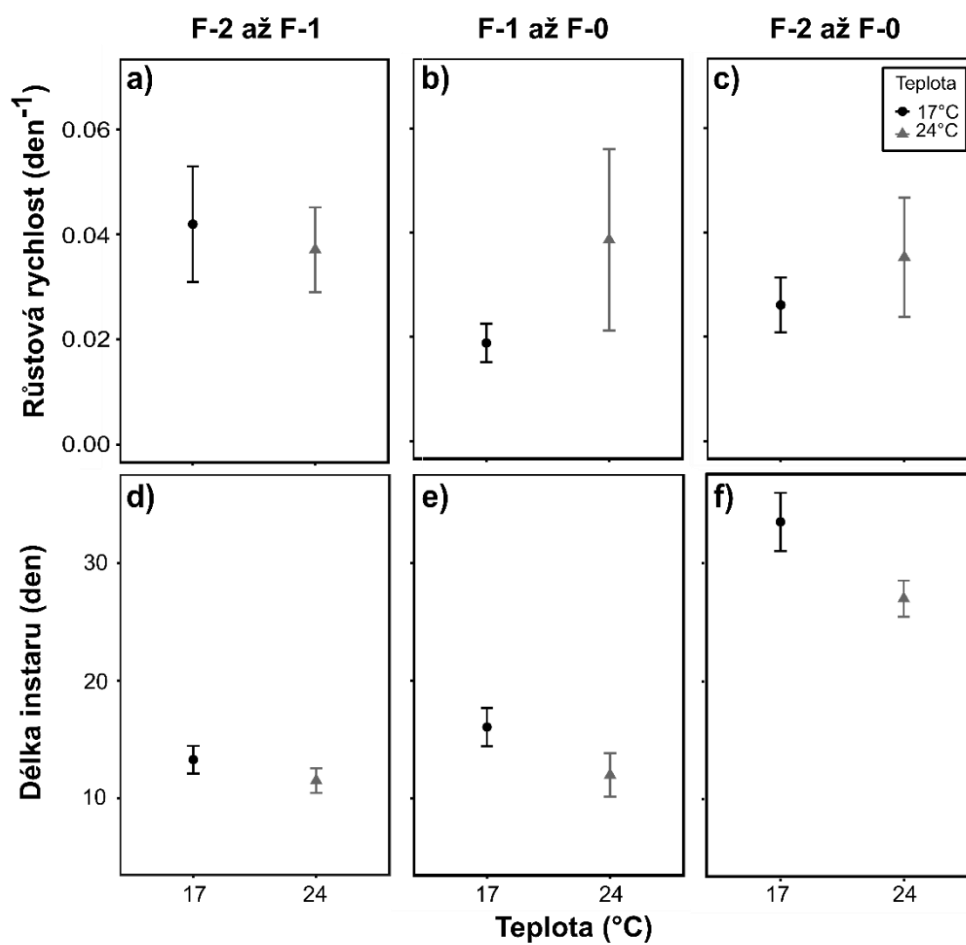
Výsledky popisuje nejlépe model, kde spotřeba kyslíku roste s váhou jedince ($F_{1,60} = 155,661$; $p < 0,0001$) i teplotou, i když výsledná hodnota aktivační energie $E_a = 0,26 \pm 0,08$ eV není signifikantně odlišná od nuly ($F_{1,60} = 1,206$; $p = 0,277$, Obr. 9 a, b) a nezávisí na daném instaru. Na základě tohoto modelu dále vychází, že spotřeba kyslíku škáluje s váhou vážky s alometrickým exponentem $1,03 \pm 0,08$. I když hrubá data naznačují, že se spotřeba kyslíku mezi instary liší, interakce instaru a teploty a instar byly z modelu vyloučeny.

Růstová rychlost byla průměrně vyšší ve 24°C (Obr. 10), ale teplota neměla na rychlost růstu průkazný vliv mezi instary F-2 a F-1 (Obr. 10a; $F_{1,7} = 0,083$; $p = 0,782$), F-1 a F-0 (Obr. 10b; $F_{1,8} = 2,754$; $p = 0,136$) ani celkově mezi sledovanými instary F-2 až F-0 (Obr. 10c; $F_{1,5} = 0,642$; $p = 0,459$). Teplota neměla také průkazný vliv na dobu trvání instaru, tj. počet dní mezi jednotlivými svleky u instaru F-2 (Obr. 10e; $F_{1,38} = 1,277$; $p = 0,266$), F-1 (Obr. 10f; $F_{1,19} = 2,069$; $p = 0,167$) a celkový sledovaný vývoj mezi instary F-2 až F-0 (Obr. 10g; $F_{1,5} = 4,1626$; $p = 0,0968$).

Larvy všech tří posledních instarů vážily méně ve vyšší teplotě ($F_{1,59} = 12,2$; $p = 0,0009$), (příloha Obr 3).



Obr. 9: Vizualizace závislosti rychlosti spotřeby kyslíku na váze (a) a teplotě (b). Plná čára = predikce výsledného modelu, čárkované čáry = 95% konfidenční interval spolehlivosti.



Obr. 10: Závislost růstové rychlosti vážek (a, b, c) a doby vývoje (d, e, f) F-2 instaru (a, d) a F-1 instaru (b, e) a celkově mezi sledovanými instary (c, f) na teplotě. Chybové úsečky ukazují směrodatnou odchylku (SE).

6. DISKUSE

Teplota ovlivňuje téměř všechny organismy na Zemi. Může na ně působit pozitivně i negativně, např. zvýšením tělesné teploty a s tím souvisejícím zrychlováním metabolických procesů, rychlejším růstem jedinců a zvýšenou spotřebou kyslíku (Gillooly *et al.*, 2001; Stachowicz *et al.*, 2002; Brown *et al.*, 2004; Pörtner, 2010). Teplota dále ovlivňuje rychlost predace, příjem a zpracování potravy (Binzer *et al.*, 2012; Sentis *et al.*, 2015). V krajním případě může při vysokých teplotách dojít i k přehřátí organismu a jeho následnému úhynu, či naopak může dojít ke snížení aktivity při nízkých teplotách (Kearney *et al.*, 2009).

Škálování váhy s rychlostí metabolismu (MTE)

Metabolická teorie ekologie pomocí alometrických vztahů závisících na teplotě a velikosti těla charakterizuje rychlost metabolismu a dalších fyziologických pochodů na úrovni jedinců i procesy na úrovni populací. Tato teorie tvrdí, že je průběh metabolismu rychlejší při vyšších teplotách a výrazněji se projevuje u menších druhů (West *et al.*, 1997; Brown *et al.*, 2004).

Můj výsledný exponent škálující spotřebu kyslíku s váhou vážky druhu *S. vulgatum* vyšel $1,03 \pm 0,08$ (SE). Tento sklon není v souladu s MTE podle Brown *et al.*, (2004), kterým vyšla alometrie spotřeby kyslíku v závislosti na váze 0,75. Na velké škále platí tento exponent obecně pro všechny organismy, na menších škálách se však může sklon alometrie lišit, stejně jako v mém případě. Recentní studie ukazují, že MTE nelze aplikovat na všechny organismy, např. Glazier (2005, 2010, 2014) zjistil, že se sklon škálování může významně lišit od uváděné hodnoty 0,75, v rozmezí od 0,70 do 0,80, protože záleží na mnoha faktorech jako je např. druh organismu, jeho stáří, velikost či aktivita. Další z možných vysvětlení by mohl být vliv vnitrodruhový, což může souviset s rozdílnými ekologickými nároky či variabilitou mezi populacemi.

Glazier (2005, 2010) zjistil, že sklon přímky je u hmyzu $0,830 \pm 0,036$ (95% CI). Konkrétně létající hmyz má sklon přímky $0,717 \pm 0,048$ (95% CI), zatímco nelétající hmyz $0,821 \pm 0,065$ (95% CI). Kolář *et al.* (2014) analyzovali klidový metabolismus u larválních stádií vážek, mezi nimi byl i druh z rodu *Sympetrum*, který se účastnil našich pokusů. Sklon alometrie pro všechny larvy vážek dohromady (*Anax*, *Aeschna*, *Sympetrum*, *Libellula* a *Cordulia* atd.) i jednotlivě byl nižší a to $0,64 \pm 0,03$ (SE) než teoretická hodnota 0,75. Domnívají se, že vysvětlením by mohla být velká vnitrodruhová variabilita v naměřených datech související s variabilitou mezi populacemi. Určité ovlivnění metabolismu mohl také způsobit různý stupeň vývoje jedinců v rámci instaru. Epp & Lewis (1980) zjistili, že se

sklon přímky liší během ontogeneze. U nauplií klanonožců druhu *Mesocyclops brasiliensis* byl sklon přímky roven $1,08 \pm 0,20$ (95% CI), zatímco u starších a dospělých jedinců byl $0,56 \pm 0,08$ (95% CI). Vnitrodruhová variabilita ve sklonu přímky může být také způsobena dalšími vlivy jako např. přítomností predátora. Glazier *et al.* (2011) zjistil, že jedinci populace blešivce *Gammarus minus* žijící na lokalitě s predátorem mají nižší sklon alometrie ($0,54 \pm 0,62$; 95% CI) než na lokalitě bez predátora ($0,76 \pm 0,77$; 95% CI). Vysokou variabilitu sklonů alometrie MTE u organismů může být tedy díky odlišným abiotickým a biotickým podmínkám na daném místě (Dell *et al.*, 2013; Glazier, 2014).

Aktivační energie je součástí MTE. Je to množství potřebné energie pro umožnění chemické reakce (Nilsson-Örtman *et al.*, 2013). Hodnota aktivační energie u respirace larev *S. vulgatum* v mém experimentu vyšla $0,26 \pm 0,08$ eV. Toto číslo se liší od zjištěné průměrné hodnoty pro predátory, u nichž má hodnotu $0,78 \pm 0,05$ eV (95% CI; Dell *et al.*, 2011), a liší se také od hodnoty uváděné pro vodní hmyz $1,1 \pm 0,46$ eV (95% CI; Cockrell, 1984). Vážky jako predátoři by měly mít aktivační energii přibližně $0,78 \pm 0,05$ eV (SE). Variabilita dat uvnitř potravní guildy je však od 0,2 do 1,3, kam spadá i můj výsledek (Dell *et al.*, 2011, 2013). Nilsson-Örtman *et al.* (2013) si relativně velkou variabilitu vysvětlují rozdílnou zeměpisnou šířkou, kde organismy žijí. To by mohlo naznačovat místní adaptaci k prostředí. Nachytáním druhů šidélek přes celou zeměpisnou šířku Evropy dokázaly charakterizovat změnu v aktivační energii v altitudinálním gradientu 3600 km. Zjistili, že aktivační energie je v průměru výrazně vyšší u většiny sledovaných druhů šidélek (*Coenagrion armatum*, *C. johanssoni*, *C. puella*, *C. pulchellum*, *C. mercuriale*, *C. scitulum*) $0,84 \pm 0,04$ eV (95% CI) než uváděná průměrná hodnota 0,65 eV (95% CI). Aktivační energie se tak zvyšuje se zeměpisnou šířkou, a to jak mezi- tak i vnitrodruhově.

Většina prací (např. Glazier, 2005, 2010, 2014; Sibly *et al.*, 2012; Nilsson-Örtman *et al.*, 2013), která se zabývala MTE, se doposud spíše zaměřovala na obratlovce a z malé části na bezobratlé organismy jako byli raci, dafnie či terestrický hmyz. Kromě práce Kolář & Boukal (2014) jsem nenašla žádnou jinou práci, která by se zabývala MTE u vážek. Také vodnímu hmyzu je u této teorie věnována jen malá pozornost (např. vodní plošnice: Corkrey *et al.*, 2012), proto by bylo přínosné získat informace o těchto organismech, a tím zároveň přidat další data, která napomohou k poznání trendů ať už mezi- či vnitrodruhové variability vyskytující se ve většině současných prací. Nakonec by bylo vhodné ověřit vliv rizika predace na sklon alometrie, jelikož je zatím známa pouze jedna studie a to pouze na blešivcích. Práce o aktivační energii u vážek jsou častější včetně porovnávání jednoho i více druhů v pokusech s různým zásahem (např. teplota, přítomnost predátora). Další pokusy tak

umožní zpřesnit alometrii i na nižších škálách či vysvětlit variabilitu v zatím známých datech.

Vliv teploty a příjmu potravy na metabolismus, růst a vývoj

O tom jak teplota ovlivňuje růst a vývoj u vážek a jiných vodních organismů existuje řada prací (např. Johansson & Suhling, 2004; Hassall & Thompson, 2008; Flenner *et al.*, 2010). Většina z nich se shoduje v tom, že se růst a vývoj zrychluje se zvyšující teplotou, a tím se zkracuje doba vývoje. Podle již zmíněné MTE je intenzita metabolismu ovlivněna teplotou, ale také velikostí jedince.

Růstová rychlost jedinců se v mém experimentu průkazně nelišila mezi jednotlivými teplotami, a to jak mezi instary F-2 až F-1 a F-1 až F-0, tak celkově mezi instary F-2 až F-0, přestože byla růstová rychlost průměrně vyšší ve 24°C. Podobné výsledky jsem dostala i v době trvání jednotlivých instarů. Ke stejnému výsledku došli McCauley *et al.* (2015), kteří ve svých dlouhodobých pokusech zjistili, že teplota neměla vliv na velikost těla u vážky druhu *Pachydiplax longipennis*. Můj výsledek mohl být ovlivněn malým množstvím analyzovaných dat nebo limitací potravou, kdy v průběhu experimentu docházelo ve vyšší teplotě (24°C) ke spotřebování veškeré potravy už po dvou dnech. To mohlo vážky zpomalit ve vývoji. Boukal *et al.* (2015) zjistili, že vliv na vývoj jedince během ontogenze může mít právě limitace potravou. V mém experimentu jsem nesledovala závislost růstové rychlosti na příjmu potravy (vážky byly krmeny *ad libitum*, a nebylo počítáno kolik potravy přijaly), ale délka trvání instaru byla v průměru vyšší v 17°C a naopak v průměru byla vyšší růstová rychlost ve 24°C. Vucic-Pestic *et al.* (2011); Rall *et al.* (2012); Sentis *et al.* (2012) prokázali ve svých experimentech, že vyšší teplota zvyšuje predátorovu rychlost hledání potravy tím, že zvyšuje jeho aktivitu, čímž dochází k častějšímu lovu kořisti. Čím více potravy pak přijmou, tím dosahují vyšší rychlosti růstu a kratší doby vývoje.

Vyšší teploty urychlují především u vodních organismů metabolismus a zvyšují spotřebu kyslíku (Vamosi *et al.*, 2007; Pörtner, 2010). V průběhu mého experimentu se ukázalo, že s vyšší teplotou dochází k zrychlení respirace. Zároveň se na hrubých datech ukázal trend ve spotřebě kyslíku mezi jednotlivými instary v nižší i vyšší teplotě. Nejvyšší spotřeba kyslíku byla zaznamenána v instarech F-1 v 24°C, naopak nejnižší spotřeba kyslíku byla v tomtéž instaru v 17°C.

Našla jsem pouze jednu studii zabývající se rozdíly v mechanismech dýchání při různých koncentracích kyslíku u Zygopter (Eriksen, 1986), ale u Anisopter jsem žádnou takovou studii nenašla. Nic se tedy neví o jejich adaptacích k anoxickým podmínkám. Mohla

by se např. lišit spotřeba kyslíku mezi jedinci stejného druhu v biotopech s jeho dostatkem (např. rychle proudící vody) či nedostatkem (např. rybníky, stojaté vody). Dále by mohlo dojít k ovlivnění populací obývajících prostředí s velkým množstvím detritu, který rozkládají bakterie, a ty tak mohou způsobit krátkodobou anoxii. Těmto odlišným abiotickým podmínkám se mohou jednotlivé populace přizpůsobovat (např. zvětšením žaberních lupínek v prostředí s nízkým obsahem rozpuštěného kyslíku u Zygopter). Bylo by tedy vhodné experimentálně otestovat toto tvrzení.

Teplotní okno u vážek

Teplotní okna, tj. rozsah teplot, při kterých se organismus může množit a růst, jsou u vážek velmi variabilní. Suhling *et al.* (2015) uvádí u 23 druhů vážek rozmezí optimálních teplot 21–31°C, přičemž teploty se lišily i u stejných druhů v závislosti na zeměpisné šířce. Nejvyšší optimální teplota byla zaznamenána u *Amphiagrion abbreviatum*, která žila v Kanadě (31,9°C), zatímco nejnižší optimální teplotu měla *Coenagrion puella* žijící v Belgii (21,1°C).

Teplotní okna jsou u hmyzu včetně vážek často studována. Získaná data se však v různých pracích často liší v teplotách a to i u stejných (či blízké příbuzných) druhů. Možným vysvětlením by mohl být vliv zeměpisné šířky či rozdílné mikrohabitaty na jednotlivých lokalitách (přítomnost vegetace, zastíněné nádrže, hloubka atd.). Doposud nejsou příliš známy teplotní okna u tropických druhů vážek (kromě Nambie, Suhling *et al.* 2015), a neví se, jak budou tyto druhy reagovat na postupné oteplování.

Přežívání vážek

Opakované vážení jedinců v pokusu i v ranějších instarech může přispět k získání podrobnějších výsledků za předpokladu, že nevede ke zvýšení úmrtnosti jedinců, což může ovlivnit získané výsledky. U vážek zatím studie vlivu vážení na přežívání nebyla k dispozici na rozdíl od jiných skupin vodních ektotermů. Vážení v mém pokusu nemělo vliv na přežívání vážek i přes poměrně vysokou celkovou mortalitu (77,9%). Krejszeff *et al.* (2013) zjišťovali vliv vážení (včetně osušení jedinců buničinou stejně jako jsem to prováděla já) na přežívání a růst plůdku jelce *Leuciscus idus*. Ukázali, že manipulace při vážení nesnižuje jejich přežívání.

Během experimentu jsem mohla spolu s potravou kontaminovat vodu např. bakteriální či virovou infekcí (kořist vážek byla chytána v chovném rybníku), protože začaly larvy více umírat až zhruba v polovině trvání experimentu. Dalším možným

vysvětlením vysoké mortality by mohlo být nedostatečné krmení a nízká energetická hodnota potravy v poměru k energetickým nákladům larev. Tomu by odpovídala vyšší celková úmrtnost a neschopnost larev dokončit vývoj ve vyšší teplotě. Levi *et al.* (2014) se zabývali růstem a vývojem larev komárů *Aedes aegypti* při různých koncentracích potravy. U starších instarů se postupně zvyšovaly potravní nároky kvůli větší potřebě energie pro proměnu v dospělce. U vážek je také známo, že ve starších instarech preferují větší kořisti (Corbet, 1999). Velikost mnou chytané kořisti se, ale mohla v průběhu experimentu snižovat (nebyla standardizována přes sítko) vlivem predančního tlaku větších ryb v chovném rybníku Domin, což mohlo mít za následek zmenšení velikosti těla zooplanktonu (Hrbáček *et al.*, 1961; Nieoczym & Kloskowski, 2014). To mohl být spolu s možnou kontaminací vody důvod vyšší úmrtnosti během mého experimentu zvláště v posledních instarech.

V neposlední řadě mohla mít vliv na růstovou rychlost, dobu trvání instaru a samotné přežívání vážek nízká energetická hodnota perlooček, ačkoli Sentis *et al.* (2015) nezaznamenali, že by daphnie měly v jejich experimentu se stejným druhem *S. vulgatum* vyšší úmrtnost (krmeny dlouhodobě *ad libitum* jen perloočkami střední velikosti). Flynn & Moon (2011) zjistili, že druh kořisti významně ovlivňuje mortalitu a natalitu organismů společně s jejich délkou a hmotností. Při experimentu s larvami vážek *Sympetrum vicinum* a šidélky *Enallagma civile*. Typ kořisti významně ovlivňoval mortalitu a natalitu šidélek stejně tak jako jejich délku a hmotnost. Průměrná délka *S. vicinum* se mezi jednotlivými typy kořisti průkazně lišila. Hmotnost a délka vážek byla větší, když si vybíraly jako kořist blešivce (*Gammarus* sp.), než když predovaly žížalice *Lumbriculus variegatus*. Larvy krmené blešivci dosáhly o 10% větší průměrné délky a jejich hmotnost byla o 21% větší než u žížalic.

V dalších experimentech by proto možná bylo lepší u posledního instaru zkusit kombinovat potravu perlooček a komerčně dostupných larev pakomárů či mladší stádia žábřonožek pro zvýšení energetické hodnoty přijmané potravy, zvláště pak ve vyšší teplotě.

7. ZÁVĚR

V této bakalářské práci jsem shrnula informace o vlivu teploty na rychlost metabolismu, růstu a vývoje jedince u larev vážek. Teplota ovlivňuje základní životně důležité biologické pochody a procesy jako je např. růst, vývoj a reprodukce zejména díky teplotně závislé rychlosti metabolismu. Významu teploty pro životní cykly vážek a obecně jejich roli v ekosystému je zvláště v poslední době věnována velká pozornost díky probíhajícím změnám klimatu.

Pro vyjádření alometrického vztahu mezi teplotou a velikostí těla a metabolismem se používá tzv. Metabolická teorie ekologie, která popisuje, jak velikost těla roste se zvyšující se teplotou a zrychlujícím se metabolismem. Tato přímka má exponent 0,75, který podle této teorie platí pro všechny organismy obecně, avšak řada současných studií tuto teorii vyvrací a ukazuje, že sklon přímky je na malých škálách rozdílný a často variabilní a to i v rámci druhu.

Každý ektoterm dokáže růst a množit se jen v určitém rozsahu teplot tzv. teplotním okně. O tom, jestli teplotní okno bude u daného organismu širší nebo užší rozhoduje jeho původ, habitat, zeměpisná šířka či fenotypová plasticita. U jednotlivých druhů i taxonů vážek jsou teplotní okna velice variabilní, a to může být způsobené již zmíněnou zeměpisnou šířkou, habitatem či fenotypovou plasticitou daného druhu.

Jedinci mají několik možností, jak se se zvyšující teplotou vyrovnat: mohou pro ně nepříznivé podmínky přečkat v klidových stádiích, mohou jim uniknout, a nakonec se jim přizpůsobit. K přizpůsobení jim slouží fenotypová plasticita, tj. schopnost genotypu produkovat odlišný fenotyp v reakci na změnu podmínek prostředí. Může se tak kupříkladu urychlovat či zpomalovat růst či vývoj jedinců, který závisí na jejich teplotním optimu a teplotním okně. Teplotní optima jsou u jednotlivých skupin, a dokonce i příbuzných druhů značně rozdílná. Teplota také ovlivňuje vodní organismy nepřímo přes množství rozpuštěného kyslíku ve vodě, které je přímo závislé na teplotě. Organismy se tak musí vyrovnat nejen s vyšší teplotou, ale také s nižší koncentrací kyslíku buď zpomalením vývoje jako odpovědi na snížení příjmu energie či jeho urychlením, aby z pro ně nehostinného prostředí unikly.

V praktické části své práce jsem experimentálně sledovala vliv teploty na metabolismus, růst a vývoj larev vážek druhu *Sympetrum vulgatum*. Měřila jsem spotřebu kyslíku různě starých larev (tři poslední instary) ve dvou teplotách (17°C a 24°C). V pokusu jsem kvalitativně potvrdila známá tvrzení vyplývající z literatury: se vzrůstající teplotou se zrychluje metabolismus a tím pádem i zvyšuje spotřeba kyslíku a při vyšší teplotě rostly

larvy v průměru rychleji (vlivem nízkého počtu dat vyšlo neprůkazně), ale nakonec dosáhly menší velikosti než larvy vystavené nižší teplotě. Zjistila jsem také, že spotřeba kyslíku v závislosti na váze škálovala s exponentem $1,03 \pm 0,08$, což je více, než předpovídá MTE (0,75), ale zároveň to je v souladu s dalšími recentními výsledky uváděnými v literatuře u jiných bezobratlých živočichů včetně hmyzu.

Nakonec jsem také zjistila, že vážení nemá vliv na přežívání larev v experimentu. Tento výsledek je důležitý pro budoucí experimenty, kdy bude potřeba vážit všechny jedince. V rámci magisterské práce proto plánuji zopakovat podobný experiment s vyšším počtem jedinců a instarů, jelikož z mých zjištění vyplývá, že v mladších instarech nemusí hrát teplota tak významnou roli. Dále bych chtěla provést měření na větším rozsahu teplot a zjistit tak hodnoty hraničních teplot a teplotní okna u rozdílných druhů vážek a zjistit, jak se liší teplotní závislost metabolismu u aktivních a neaktivních druhů, případně u druhů z různých stanovišť.

8. ZDROJE

- Angilletta, M.J. (2009) *Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis*. Oxford University Press.
- Angilletta, M.J., Niewiarowski, P.H. & Navas, C.A. (2002) The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology*, **27**, 249–268.
- Anholt, B.R. (1990) An experimental separation of interference and exploitative competition in larval damselfly. *Ecology*, **71**, 1483–1493.
- Atkinson, D., Ciotti, B.J. & Montagnes, D.J.S. (2003) Protists decrease in size linearly with temperature: ca. $2.5\% \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$. *The Royal Society*, **270**, 2605–2611.
- Atkinson, D., Morley, S.A. & Hughes, R.N. (2006) From cells to colonies: at what levels of body organization does the temperature-size rule apply? *Evolution & Development*, **214**, 202–214.
- Baker, R.L. (1982) Effects of food abundance on growth, survival, and use of space by nymphs of *Coenagrion resolutum* (Zygoptera). *Oikos*, **38**, 47–51.
- Bale, J.S. (2002) Insects and low temperatures: from molecular biology to distributions and abundance. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, **357**, 849–862.
- Berlow, E.L., Dunne, J.A., Martinez, N.D., Stark, P.B., Williams, R.J. & Brose, U. (2009) Simple prediction of interaction strengths in complex food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 187–191.
- Berlow, E.L., Neutel, A., Cohen, J.E., Ruiters, P.C.D.E., Ebenman, B.O., Emmerson, M., *et al.* (2004) Interaction strengths in food webs: issues and opportunities. *Journal of Animal Ecology*, **73**, 585–598.
- Binzer, A., Guill, C., Brose, U. & Rall, B.C. (2012) The dynamics of food chains under climate change and nutrient enrichment. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, **367**, 2935–2944.
- Blanckenhorn, W.U., Whitman, D. & Ananthakrishnan, T. (2009) Causes and consequences of phenotypic plasticity in body size: the case of the yellow dung fly *Scathophaga stercoraria* (Diptera: Scathophagidae). *Phenotypic Plasticity of Insects*, 369–422.
- Boukal, D.S., Ditrich, T., Kutcherov, D., Sroka, P., Dudová, P. & Papáček, M. (2015) Analyses of developmental rate isomorphy in ectotherms: introducing the Dirichlet regression. *Plos ONE*, **10**, e0129341.
- Brodin, T. & Johansson, F. (2002) Effects of predator-induced thinning and activity changes on life history in a damselfly. *Behavioural Ecology*, **132**, 316–322.
- Brose, U., Ehnes, R.B., Rall, B.C., Vucic-Pestic, O., Berlow, E.L. & Scheu, S. (2008) Foraging theory predicts predator-prey energy fluxes. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 1072–1078.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M. & West, G.B. (2004) Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, **85**, 1771–1789.
- Brown, J.M., McPeck, M.A. & May, M.L. (2000) A phylogenetic perspective on habitat shifts and diversity in the north american *Enallagma* damselflies. *Systematic Biology*, **49**, 697–712.
- Cockrell, B.J. (1984) Effects of temperature and oxygenation on predator-prey overlap and prey choice of *Notonecta glauca*. *Journal of Animal Ecology*, **53**, 519–532.
- Corbet, P.S. (1999) *Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata*. Martins, G. Harley Books, Colchester, England.

- Corkett, C.J. & McLaren, I.A. (1970) Relationships between development rate of eggs and older stages of copepods. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **50**, 161–168.
- Corkrey, R., Olley, J., Ratkowsky, D., McMeekin, T. & Ross, T. (2012) Universality of thermodynamic constants governing biological growth rates. *PLoS ONE*, **7**, e32003.
- Crist, T.O. & MacMahon, J.A. (1991) Foraging patterns of *Pogonomyrmex occidentalis* (Hymenoptera: Formicidae) in a shrubsteppe ecosystem: the roles of temperature, trunk trails, and seed resources. *Environmental Entomology*, **20**, 265–275.
- Culler, L.E., Mcpeek, M.A. & Ayres, M.P. (2014) Predation risk shapes thermal physiology of a predaceous damselfly. *Oecologia*, **176**, 653–660.
- Daufresne, M., Lengfellner, K. & Sommer, U. (2009) Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *PNAS*, **106**, 12788–12793.
- Dell, A.I., Pawar, S. & Savage, V.M. (2011) Systematic variation in the temperature dependence of physiological and ecological traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **108**, 10591–10596.
- Dell, A.I., Pawar, S. & Savage, V.M. (2013) Temperature dependence of trophic interactions are driven by asymmetry of species responses and foraging strategy. *Journal of Animal Ecology*, **83**, 70–84.
- Deutsch, C.A., Tewksbury, J.J., Huey, R.B., Sheldon, K.S., Ghalambor, C.K., Haak, D.C., *et al.* (2008) Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *PNAS*, **105**, 6668–6672.
- Dixon, A.F.G., Honěk, A., Keil, P., Kotela, M.A.A., Šizling, A.L. & Jarošík, V. (2009) Relationship between the minimum and maximum temperature thresholds for development in insects. *Functional Ecology*, **23**, 257–264.
- Dodds, P.S., Rothman, D.H. & Weitz, J. S. (2001) Re-examination of the 3/4-law of metabolism. *Journal of Theoretical Biology*, **209**, 9–27.
- Dolný, A., Harabiš, F. & Bárta, D. (2016) *Vážky (Insecta: Odonata) České republiky*. Academia, Praha.
- Donelson, J.M., Munday, P.L., McCormick, M.I. & Pitcher, C.R. (2011) Rapid transgenerational acclimation of a tropical reef fish to climate change. *Nature Climate Change*, **2**, 30–32.
- Downs, C.J., Hayes, J.P. & Tracy, C.R. (2008) Scaling metabolic rate with body mass and inverse body temperature: a test of the Arrhenius fractal supply model. *Functional Ecology*, **22**, 239–244.
- Epp, R.W. & Lewis, W.M. (1980) The nature and ecological significance of metabolic changes during the life history of copepods. *Ecology*, **61**, 259–264.
- Eriksen, C. (1986) Respiratory roles of caudal lamellae (gills) in a lestad damselfly (Odonata: Zygoptera). *Journal of the North American Benthological Society*, **5**, 16–27.
- Eriksen, C.H. (1984) The physiological ecology of larval *Lestes disjunctus* Selys (Zygoptera: Odonata). *Freshwater Invertebrate Biology*, **3**, 105–117.
- Feder, M.E. & Hofmann, G.E. (1999) Heat-shock proteins, molecular chaperones, and the stress response: evolutionary and ecological physiology. *Annual Review of Physiology*, **61**, 243–82.
- Flenner, I., Olne, K., Suhling, F. & Sahlén, G. (2009) Predator-induced spine length and exocuticle thickness in *Leucorrhinia dubia* (Insecta: Odonata): a simple physiological trade-off? *Ecological Entomology*, **34**, 735–740.

- Fleener, I., Richter, O. & Suhling, F. (2010) Rising temperature and development in dragonfly populations at different latitudes. *Freshwater Biology*, **55**, 397–410.
- Flynn, K.E. & Moon, D.C. (2011) Effects of habitat complexity, prey type, and abundance on intraguild predation between larval odonates. *Hydrobiologia*, **675**, 97–104.
- Forster, J., Hirst, A.G. & Atkinson, D. (2012) Warming-induced reductions in body size are greater in aquatic than terrestrial species. *PNAS*, **109**, 19310–19314.
- Forster, P.M., Andrews, T., Good, P., Gregory, J.M., Jackson, L.S. & Zelinka, M. (2013) Evaluating adjusted forcing and model spread for historical and future scenarios in the CMIP5 generation of climate models. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, **118**, 1139–1150.
- Foster, E.A., Franks, D.W., Morrell, L.J., Balcomb, K.C., Parsons, K.M., Ginneken, A. van, *et al.* (2012) Social network correlates of food availability in an endangered population of killer whales, *Orcinus orca*. *Animal Behaviour*, **83**, 731–736.
- Fox, J. (2003) Effect displays in R for generalised linear models. *Journal of Statistical Software*, 1–27.
- Fussmann, K.E., Schwarzmüller, F., Brose, U., Jousset, A. & Rall, B.C. (2014) Ecological stability in response to warming. *Nature Climate Change*, **4**, 1–5.
- Gentry, J.B., Howell, F.G. & Smith, M.H. (1975) Thermal ecology of dragonflies in habitats receiving reactor effluent. *International Atomic Energy Agency*, 563–574.
- Gilbert, B., Tunney, T.D., McCann, K.S., DeLong, J.P., Vasseur, D.A., Savage, V., *et al.* (2014) A bioenergetic framework for the temperature dependence of trophic interactions.
- Gillooly, J.F., Brown, J.H., West, G.B., Savage, V.M. & Charnov, L. (2001) Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, **293**, 2248–2251.
- Gillooly, J.F., Charnov, E.L., West, G.B., Savage, V.M. & Brown, J.H. (2002) Effects of size and temperature on developmental time. *Nature*, **417**, 70–73.
- Glazier, D.S. (2005) Beyond the 3/4-power law: variation in the intra- and interspecific scaling of metabolic rate in animals. *Biological review*, **80**, 611–662.
- Glazier, D.S. (2009) Metabolic level and size scaling of rates of respiration and growth in unicellular organisms. *Functional Ecology*, **23**, 963–968.
- Glazier, D.S. (2010) A unifying explanation for diverse metabolic scaling in animals and plants. *Biological reviews*, **85**, 111–138.
- Glazier, D.S. (2014) Is metabolic rate a universal pacemaker for biological processes? *Biological reviews*, 000–000.
- Glazier, D.S., Butler, E.M., Lombardi, S.A., Deptola, T.J., Reese, J. & Satterthwaite, E. V. (2011) Ecological effects on metabolic scaling: amphipod responses to fish predators in freshwater springs. *Ecological Monographs*, **81**, 599–618.
- Grant, P.B.C. & Samways, M.J. (2007) Montane refugia for endemic and red listed dragonflies in the cape floristic region biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation*, **16**, 787–805.
- Harley, C.D.G. (2011) Climate change, keystone predation, and biodiversity loss. *Science*, **334**, 1124–1127.
- Harrington, L.A. (2014) International commercial trade in live carnivores and primates 2006 – 2012: response to Bush *et al.* 2014. *Conservation Biology*, **29**, 293–296.

- Harrington, L.A. & Stork, N.E. (1995) *Insects in a changing environment*. Academic press.
- Harvey, M.B. & Moore, P.J. (2017) Ocean warming and acidification prevent compensatory response in a predator to reduced prey quality. *Marine Ecology Progress Series*, **563**, 111–122.
- Hassall, C. & Thompson, D.J. (2008) The effects of environmental warming on Odonata: a review. *International Journal of Odonatology*, **11**, 131–153.
- Hatherly, I.A.N.S., Bale, J.S. & Walters, K.F.A. (2005) Intraguild predation and feeding preferences in three species of phytoseiid mite used for biological control. *Experimental and Applied Acarology*, **37**, 43–55.
- Hertz, P.E., Huey, R.B. & Nevo, E. (1982) Fight versus flight: body temperature influences defensive responses of lizards. *Animal Behaviour*, **30**, 676–679.
- Hickling, R., Roy, D.B., Hill, J.K., Fox, R. & Thomas, C.D. (2006) The distributions of a wide range of taxonomic groups are expanding polewards. *Global Change Biology*, **12**, 450–455.
- Hirst, A.G., Horne, C.R., Atkinson, D. & Hirst, A.G. (2015) Equal temperature – size responses of the sexes are widespread within arthropod species. *Proceedings of the Royal Society*, **282**, 1–9.
- Hitch, A.T. & Leberg, P.L. (2007) Breeding distributions of north american bird species moving north as a result of climate change. *Conservation Biology*, **21**, 534–539.
- Hodkinson, I.D. (2005) Adaptations of invertebrates to terrestrial arctic environments. *Transactions of the Royal Norwegian Society of Science and Letters*, **2**, 1–45.
- Honěk, A. (1996) Geographical variation in thermal requirements for insect development. *European Journal of Entomology*, **93**, 303–312.
- Hrbáček, J., Dvořáková, M., Kořánek, V. & Procházková, L. (1961) Demonstration of the effect of the fish stock on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton association. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, **14**, 192–195.
- Huey, R.B., Deutsch, C.A., Tewksbury, J.J., Vitt, L.J., Paul, E., Pérez, H.J.Á., *et al.* (2009) Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *The Royal Society*, **276**, 1939–1948.
- Huey, R.B., Kearney, M.R., Krockenberger, A., Joseph, A.M., Jess, M., Williams, S.E., *et al.* (2012) Predicting organismal vulnerability to climate warming: roles of behaviour, physiology and adaptation. *Philosophical Transactions of Royal the Society*, **367**, 1665–1679.
- Charnov, E.L. & Gillooly, J.F. (2003) Thermal time: body size, food quality and the 10°C rule. *Evolutionary Ecology Research*, **5**, 43–51.
- Cheng, B.S., Komoroske, L.M. & Grosholz, E.D. (2016) Trophic sensitivity of invasive predator and native prey interactions: integrating environmental context and climate change. *Functional Ecology*, **31**, 642–652.
- Chevin, L., Lande, R. & Mace, G.M. (2010) Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. *PloS Biology*, **8**, e1000357.
- Iles, A.C. (2014) Toward predicting community level effects of climate: relative temperature scaling of metabolic and ingestion rates. *Ecology*, **95**, 2657–2668.
- Jacobsen, D., Rostgaard, S. & Jose, J. (2003) Are macroinvertebrates in high altitude streams affected by oxygen deficiency?. *Freshwater Biology*, **48**, 2025–2032.
- Jaeschke, A., Bittner, T., Reineking, B. & Beierkuhnlein, C. (2013) Can they keep up with climate change? Integrating specific dispersal abilities of protected Odonata in species distribution modelling. *Insect Conservation and Diversity*, **6**, 93–103.

- Jarošík, V., Honěk, A. & Dixon, A.F.G. (2002) Developmental rate isomorphy in insects and mites. *The American Naturalist*, **160**, 497–510.
- Jarošík, V., Kratochvíl, L., Honěk, A. & Dixon, F.G. (2004) A general rule for the dependence of developmental rate on temperature in ectothermic. *Biology letters*, 1–3.
- Johansson, F. & Suhling, F. (2004) Behaviour and growth of dragonfly larvae along a permanent to temporary water habitat gradient. *Ecological Entomology*, **29**, 196–202.
- Kearney, M., Shine, R., Porter, W.P., Wake, D.B., Shineb, R., Porter, W.P., *et al.* (2009) The potential thermoregulation to buffer cold-blooded animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 3835–3840.
- Klecka, J. & Boukal, D.S. (2014) The effect of habitat structure on prey mortality depends on predator and prey microhabitat use. *Oecologia*, **176**, 183–191.
- Kolář, V., Okrouhlík, J., Bojková, J. & Boukal, D. (2014) Vědí vážky o existenci metabolické teorii ekologie? In *Sborník abstraktů z konference Zoodny Ostrava 2014*.
- Kondratieff, B.C. & Pyott, C.J. (1987) The Anisoptera of the Savannah river plant. *Odonatologica*, **16**, 9–23.
- Krejszeff, S., Zarski, D., Palińska-Zarska, K., Trabska, I., Kupren, K., Targońska, K., *et al.* (2013) Procedure for harmless estimation of fish larvae weight. *Italian Journal of Animal Science*, **12**, 270–274.
- Krishnaraj, R. & Pritchard, G. (1995) The influence of larval size, temperature, and components of the functional response to prey density on growth rates of the dragonflies *Lestes disjunctus* and *Coenagrion resolutum* (Insecta: Odonata). *Canadian Journal of Zoology*, **73**, 1672–1680.
- Kurdíková, V., Smolinský, R. & Gvoždík, L. (2011) Mothers matter too: benefits of temperature oviposition preferences in newts. *PLoS ONE*, **6**, e23842.
- Leggott, M. & Pritchard, G. (1985) The life cycle of *Argia vivida* hagen: developmental types, growth ratios and instar identification (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, **14**, 201–210.
- Lemoine, N.P. & Burkepile, D.E. (2012) Temperature-induced mismatches between consumption and metabolism reduce consumer fitness. *Ecology*, **93**, 2483–2489.
- Levi, T., Ben-dov, E., Shahi, P., Borovsky, D. & Zaritsky, A. (2014) Growth and development of *Aedes aegypti* larvae at limiting food concentrations. *Acta Tropica*, **133**, 42–44.
- Lutz, P.E. (1968) Life-history studies on *Lestes Eurinus* Say (Odonata). *Ecology*, **49**, 576–579.
- Lutz, P.E. (1974) Effects of temperature and photoperiod on larval development in *Tetragoneuria cynosura* (Odonata: Libellulidae). *Ecology*, **55**, 370–377.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F.A. (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, **10**, 689–710.
- Martens, A. (1993) Influence of conspecifics and plant structures on oviposition site selection in *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, **22**, 487–494.
- Martin, W.J., Jr. Garten, C.T. & Gentry, J.B. (1976) Thermal tolerances of dragonfly nymphs. I. sources of variation in estimating critical thermal maximum. *Physiological Zoology*, **49**, 200–205.
- McCauley, S.J., Hammond, J.I., Frances, D.N. & Mabry, K.E. (2015) Effects of experimental warming on survival, phenology, and morphology of an aquatic insect (Odonata). *Ecological Entomology*, **40**, 211–220.

- McPeck, M.A. (1998) The consequences of changing the top predator in a food web: a comparative experimental approach. *Ecological Monographs*, **68**, 1–23.
- McPeck, M.A. (2004) The growth/predation risk trade-off: so what is the mechanism? *The American Naturalist*, **163**, 88–111.
- Millán, A., Velasco, J., Gutiérrez-Cánovas, C., Arribas, P., Picazo, F., Sánchez-Fernández, D., *et al.* (2011) Mediterranean saline streams in southeast Spain: what do we know? *Journal of Arid Environments*, **75**, 1352–1359.
- Mousseau, T.A. & Fox, C.W. (1998) *Maternal effects as adaptations*. Oxford University Press.
- Nieoczym, M. & Kloskowski, J. (2014) The role of body size in the impact of common carp *Cyprinus carpio* on water quality, zooplankton, and macrobenthos in ponds. *International Review of Hydrobiology*, **99**, 212–221.
- Nilsson-Örtman, V., Stoks, R., Block, M. De, Johansson, H. & Johansson, F. (2013) Latitudinally structured variation in the temperature dependence of damselfly growth rates. *Ecology Letters*, **16**, 64–71.
- Oostra, V., Jong, M.A. De, Invergo, B.M., Kesbeke, F., Wende, F., Brakefield, P.M., *et al.* (2011) Translating environmental gradients into discontinuous reaction norms via hormone signalling in a polyphenic butterfly. *Proceedings of the Royal Society*, **278**, 789–797.
- Ott, J. (1988) Beiträge zur Biologie und zum Status von *Crocothemis erythraea* (Brülle, 1832). *Libellula*, **7**, 1–25.
- Ott, J. (2007) The expansion of *Crocothemis erythraea* (Brülle, 1832) in Germany – an indicator of climatic changes. *Biology of dragonflies- Odonata*, 201–222.
- Ott, J. (2010) Dragonflies and climatic change - recent trends in Germany and Europe. *BioRisk*, **5**, 253–286.
- Ott, V.J. (2006) Die Arktische Smaragdlibelle - *Somatochlora arctica* (ZETTERSTEDT, 1840) - in der Pfalz: übersehen oder kurz vor dem Aussterben? (Insecta: Odonata: Corduliidae). *Fauna und Flora in Rheinland-Pfalz*, **10**, 1323–1338.
- Parmesan, C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **37**, 637–671.
- Penk, M.R., Jeschke, J.M., Minchin, D. & Donohue, I. (2016) Warming can enhance invasion success through asymmetries in energetic performance. *Journal of Animal Ecology*, **85**, 419–426.
- Pereira, H.M., Leadley, P.W., Proença, V., Alkemade, R., Scharlemann, J.P.W., Fernandez-manjarrés, J.F., *et al.* (2011) Scenarios for global biodiversity. *Science*, **1496**.
- Petchey, O.L., McPhearson, P.T., Casey, T.M. & Morin, P.J. (1999) Environmental warming alters food-web structure and ecosystem function. *Nature*, **402**, 69–72.
- Pickup, J. & Thompson, D.J. (1990) The effects of temperature and prey density on the development rates and growth of damselfly larvae (Odonata: Zygoptera). *Ecological Entomology*, **15**, 187–200.
- Pincebourde, S., Sanford, E. & Helmuth, B. (2008) Body temperature during low tide alters the feeding performance of a top intertidal predator. *Limnology and Oceanography*, **53**, 1562–1573.
- Pörtner, H.-O. (2010) Oxygen and capacity limitation of thermal tolerance: a matrix for integrating climate related stressor effects in marine ecosystems. *The Journal of Experimental Biology*, **213**, 881–893.
- Pörtner, H.O. (2001) Climate change and temperature-dependent biogeography: oxygen limitation of

thermal tolerance in animals. *Naturwissenschaften*, **88**, 137–146.

Pörtner, H.O. & Knust, R. (2007) Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. *Science*, **315**, 95–97.

Pounds, J.A., Bustamante, R., Coloma, L.A., Consuegra, J.A., Fogden, M.P.L., Puschendorf, R., *et al.* (2006) Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature*, **439**, 161–167.

Prevedelli, D., Massamba-N'Siala, G. & Simonini, R. (2005) The seasonal dynamics of six species of Dorvilleidae (Polychaeta) in the harbour of La Spezia (Italy). *Marine Ecology*, **26**, 286–293.

Pritchard, G., Harder, L.D. & Robert, A. (1996) Development of aquatic insect eggs in relation to temperature and strategies for dealing with different thermal environments. *Biological Journal of the Linnean Society*, **58**, 221–244.

R Development Core Team, R a Language and Environment for Statistical Computing (2016) *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna. v. 3.3.

Raatz, M., Gaedke, U. & Wacker, A. (2017) High food quality of prey lowers its risk of extinction. *Oikos*, **126**, 1501–1510.

Rall, B.C., Brose, U., Hartvig, M., Kalinkat, G., Schwarzmuller, F., Vucic-Pestic, O., *et al.* (2012) Universal temperature and body-mass scaling of feeding rates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **367**, 2923–2934.

Rall, B.C., Vucic-Pestic, O., Ehnes, R.B., Emmerson, M. & Brose, U. (2010) Temperature, predator – prey interaction strength and population stability. *Global Change Biology*, **16**, 2145–2157.

Rantala, M.J., Ilmonen, J., Koskimäki, J., Suhonen, J. & Tynkkynen., K. (2004) The macrophyte, *Stratiotes aloides*, protects larvae of dragonfly *Aeshna viridis* against fish predation. *Aquatic Ecology*, **38**, 77–82.

Root, T.L., Price, J.T., Hall, K.R. & Schneider, S.H. (2003) Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, **421**, 57–60.

Sala, O.E., Iii, F.S.C., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., *et al.* (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, **287**, 1770–1774.

Samways, M.J. (1992) Dragonfly conservation in South Africa: a biogeographical perspective. *Odonatologica*, **21**, 165–180.

Sánchez-Fernández, D., Calosi, P., Atfield, A., Arribas, P., Velasco, J., Spicer, J.I., *et al.* (2010) Reduced salinities compromise the thermal tolerance of hypersaline specialist diving beetles. *Physiological Entomology*, **35**, 265–273.

Seebacher, F., White, C.R. & Franklin, C.E. (2014) Physiological plasticity increases resilience of ectothermic animals to climate change. *Nature Climate Change*, **5**, 61–66.

Sentis, A., Hemptinne, J.-L. & Brodeur, J. (2013) Parsing handling time into its components: implications for responses to a temperature gradient. *Ecology*, **94**, 1675–1680.

Sentis, A., Hemptinne, J. & Brodeur, J. (2012) Using functional response modeling to investigate the effect of temperature on predator feeding rate and energetic efficiency. *Oecologia*, **169**, 1117–1125.

Sentis, A., Morisson, J. & Boukal, D.S. (2015) Thermal acclimation modulates the impacts of temperature and enrichment on trophic interaction strengths and population dynamics. *Global Change Biology*, **21**, 3290–3298.

Sheridan, J.A. & Bickford, D. (2011) Shrinking body size as an ecological response to climate

change. *Nature Climate Change*, **1**, 401–406.

Schlumprecht, H., Bittner, T., Jentsch, A., Reineking, B. & Beierkuhnlein, C. (2010) Risk assessment of animal species of the EU habitats directive in view of climate change. *FFH-Arten im Klimawandel*, **42**, 293–303.

Schweiger, O., Settele, J., Kudrna, O., Klotz, S. & Ingolf, K. (2008) Climate change can cause spatial mismatch of trophically interacting species. *Ecology*, **89**, 3472–3479.

Sibly, R.M., Brown, J.H. & Kodric-Brown, A. (2012) *Metabolic ecology: a scaling approach*. Wiley-Blackwell.

Simberloff, D., Parker, I.M. & Windle, P.N. (2005) Introduced species policy, management, and future research needs. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **3**, 12–20.

Simonini, R., Grandi, V., Massamba-N´Siala, G., Martino, M.P., Castelli, A. & Prevedelli, D. (2010) Diversity, habitat affinities and diet of *Ophryotrocha* species (Polychaeta, Dorvilleidae) living in mediterranean harbour habitats. *Life and Environment*, **60**, 27–38.

Simpson, S.J. & Sword, G.A. (2009) Phase polyphenism in locusts: mechanisms, population consequences, adaptive significance and evolution. *Phenotypic Plasticity of Insects*, 147–190.

Smith, J., Samways, M.J. & Taylor, S. (2007) Assessing riparian quality using two complementary sets of bioindicators. *Biodiversity and Conservation*, **16**, 2695–2713.

Soeffing, K. (1986) Ecological studies on eggs and larvae of *Leucorrhinia rubicunda* (Odonata, Libellulidae), 234–237.

Stachowicz, J.J., Terwin, J.R., Whitlatch, R.B., Richard, W., Stachowicz, J.J., Terwin, J.R., *et al.* (2002) Linking climate change and biological invasions: ocean warming facilitates nonindigenous species invasions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **99**, 15497–15500.

Start, D., Kirk, D., Shea, D. & Gilbert, B. (2017) Cannibalism by damselflies increases with rising temperature. *Biology Letters*, **13**, 20170175.

Stearns, S.C. (1989) Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology*, **3**, 259–268.

Stearns, S.C. (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press, New York.

Stevens, L.E. & Bailowitz, R.A. (2009) Odonata biogeography in the Grand Canyon ecoregion, southwestern USA. *Annals of the Entomological Society of America*, **102**, 261–274.

Stoks, R. (2001) Food stress and predator-induced stress shape developmental performance in a damselfly. *Oecologia*, **127**, 222–229.

Stoks, R., Block, M. De & McPeck, M.A. (2005) Alternative growth and energy storage responses to mortality threats in damselflies. *Ecology Letters*, **8**, 1307–1316.

Stoks, R., Geerts, A.N. & Meester, L. De. (2013) Evolutionary and plastic responses of freshwater invertebrates to climate change: realized patterns and future potential.

Stoks, R. & McPeck, M.A. (2003) Antipredator behavior and physiology determine *Lestes* species turnover along the pond-permanence gradient. *Ecology*, **84**, 3327–3338.

Stoks, R., Swillen, I. & Block, M. De. (2012) Behaviour and physiology shape the growth accelerations associated with predation risk, high temperatures and southern latitudes in *Ischnura* damselfly larvae. *Journal of Animal Ecology*, **81**, 1034–1040.

Strayer, D.L., Eviner, V.T., Jeschke, J.M. & Pace, M.L. (2006) Understanding the long-term effects

- of species invasions. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 645–651.
- Suhling, F., Suhling, I. & Richter, O. (2015) Temperature response of growth of larval dragonflies – an overview. *International Journal of Odonatology*, **18**, 15–30.
- Suhling, I. & Suhling, F. (2013) Thermal adaptation affects interactions between a range- expanding and a native odonate species. *Freshwater Biology*, **58**, 705–714.
- Suhonen, J., Korkeamäki, E., Salmela, J. & Kuitunen, M. (2014) Risk of local extinction of Odonata freshwater habitat generalists and specialists. *Conservation Biology*, **0**, 1–7.
- Šigutová, H., Šigut, M. & Dolný, A. (2015) Intensive fish ponds as ecological traps for dragonflies: an imminent threat to the endangered species *Sympetrum depressiusculum* (Odonata: Libellulidae). *Journal of Insect Conservation*, **19**, 961–974.
- Šmilauer, P. (2012) *Úvod k jazyku S (s užitím R)*. Skripta JU v Českých Budějovicích.
- Therneau, T. (2015) A Package for Survival Analysis in S. version 2.38.
- Therneau, T.M. & Grambsch, P.M. (2000) Modeling survival data: extending the Cox model.
- Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., *et al.* (2004) Extinction risk from climate change. *Nature*, **427**, 145–148.
- Thomas, C.D., Franco, A.M.A. & Hill, J.K. (2006) Range retractions and extinction in the face of climate warming. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 7–8.
- Thomas, J.A., Trueman, J.W.H., Rambaut, A. & Welch, J.J. (2012) Relaxed phylogenetics and the Palaeoptera problem: resolving deep ancestral splits in the insect phylogeny. *Systematic Biology*, **62**, 285–297.
- Thompson, D.J. (1989) A species of *Gynacantha* that breeds in caves (Anisoptera: Aeshnidae). *Notulae odonatologicae*, **3**, 41–43.
- Trape, S. (2009) Impact of climate change on the relict tropical fish fauna of central Sahara: threat for the survival of Adrar mountains fishes, Mauritania. *Plos ONE*, **4**, 1–10.
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J. & Wardle, D.A. (2008) Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, **11**, 1351–1363.
- Vamosi, S.M., Naydani, C.J. & Vamosi, J.C. (2007) Body size and species richness along geographical gradients in Albertan diving beetle (Coleoptera: Dytiscidae) communities. *Canadian Journal Zoology*, **85**, 443–449.
- Verberk, W.C.E.P. & Atkinson, D. (2013) Why polar gigantism and Palaeozoic gigantism are not equivalent: effects of oxygen and temperature on the body size of ectotherms. *Animal Physiological Ecology*.
- Verberk, W.C.E.P. & Bilton, D.T. (2011) Can Oxygen set thermal limits in an insect and drive gigantism? *PLoS ONE*, **6**, e22610.
- Verberk, W.C.E.P. & Bilton, D.T. (2013) Respiratory control in aquatic insects dictates their vulnerability to global warming. *Biology letters*, **9**, 20130473.
- Verberk, W.C.E.P. & Bilton, D.T. (2015) Oxygen-limited thermal tolerance is seen in a plastron-breathing insect and can be induced in a bimodal gas exchanger. *The Journal of Experimental Biology*, **218**, 2083–8.
- Verberk, W.C.E.P., Bilton, D.T., Calosi, P. & Spicer, J.I. (2011) Oxygen supply in aquatic ectotherms: partial pressure and solubility together explain biodiversity and size patterns. *Ecology*,

92, 1565–1572.

Verberk, W.C.E.P. & Calosi, P. (2012) Oxygen limits heat tolerance and drives heat hardening in the aquatic nymphs of the gill breathing damselfly *Calopteryx virgo* (Linnaeus, 1758). *Journal of Thermal Biology*, **37**, 224–229.

Vlašánek, P., Kolář, V. & Tájková, P. (2016) New records of *Gomphus pulchellus* on the eastern edge of its range in the Czech Republic (Odonata: Gomphidae). *Libellula*, **35**, 93–98.

Vucic-Pestic, O., Ehnes, R.B., Rall, B.C. & Brose, U. (2011) Warming up the system: higher predator feeding rates but lower energetic efficiencies. *Global Change Biology*, **17**, 1301–1310.

Walther, A.G., Beißner, S., Burga, C.A. & Conradin, A. (2005) Trends in the upward shift of alpine plants trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 541–548.

Weir, J.S. (1969) Studies on central African pans III fauna and physico-chemical environment of some ephemeral pools. *Hydrobiologia*, **33**, 93–116.

Weiss, R.F. (1970) The solubility of nitrogen, oxygen and argon in water and seawater. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*, **17**, 721–735.

West, J.W., Hill, G.M., Gates, R.N. & Mullinix, B.G. (1997) Effects of dietary forage source and amount of forage addition on intake, milk yield, and digestion for lactating dairy cows. *Journal of Dairy Science*, **80**, 1656–1665.

Wethey, D.S. (2002) Biogeography, competition, and microclimate: the barnacle *Chthamalus fragilis* in new England. *Integrative and Comparative Biology*, **42**, 872–880.

White, C.R., Phillips, N.F. & Seymour, R.S. (2006) The scaling and temperature dependence of vertebrate metabolism. *Biology letters*, **2**, 125–127.

Wilby, R., Orr, H.G., Watts, G. & Wood, P.J. (2010) Evidence needed to manage freshwater ecosystems in a changing climate: turning adaptation principles into practice. *Science of The Total Environment*, **408**, 4150–64.

Williams, S.E., Shoo, L.P., Issac, J.L., Hoffmann, A.A. & Langham, G. (2008) Towards an integrated framework for assessing the vulnerability of species to climate change. *PloS Biology*, **6**, 2621–2626.

Wissinger, S.A. (1989) Comparative population ecology of the dragonflies *Libellula lydia* and *Libellula luctuosa* (Odonata: Libellulidae). *Canadian Journal Zoology*, **67**, 931–936.

Woodward, G.U.Y. & Hildrew, A.G. (2001) Invasion of a stream food web by a new top predator. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 273–288.

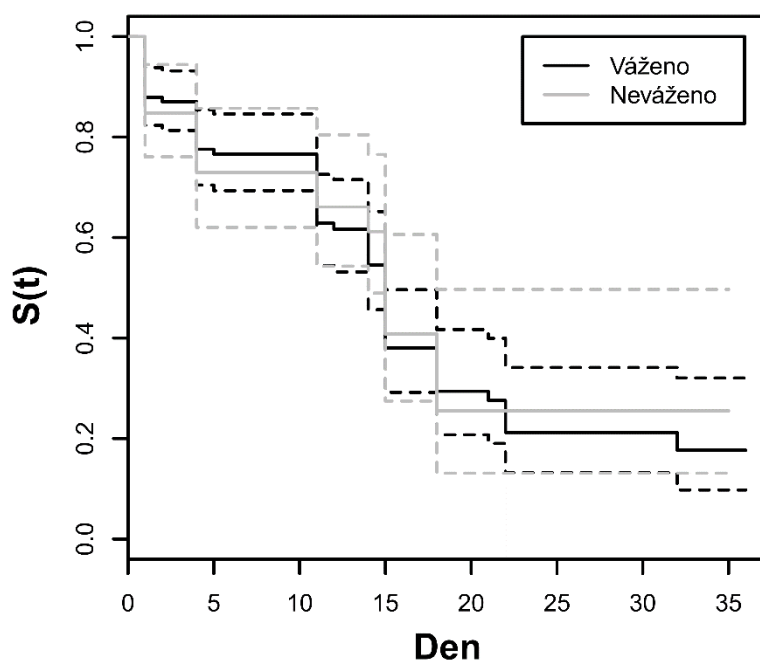
Wootton, J.T. & Emmerson, M. (2005) Measurement of interaction strength in nature. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **36**, 419–444.

Zuo, W., Moses, M.E., West, G.B., Hou, C. & Brown, J.H. (2011) A general model for effects of temperature on ectotherm ontogenetic growth and development. *Proceedings of the Royal Society*.

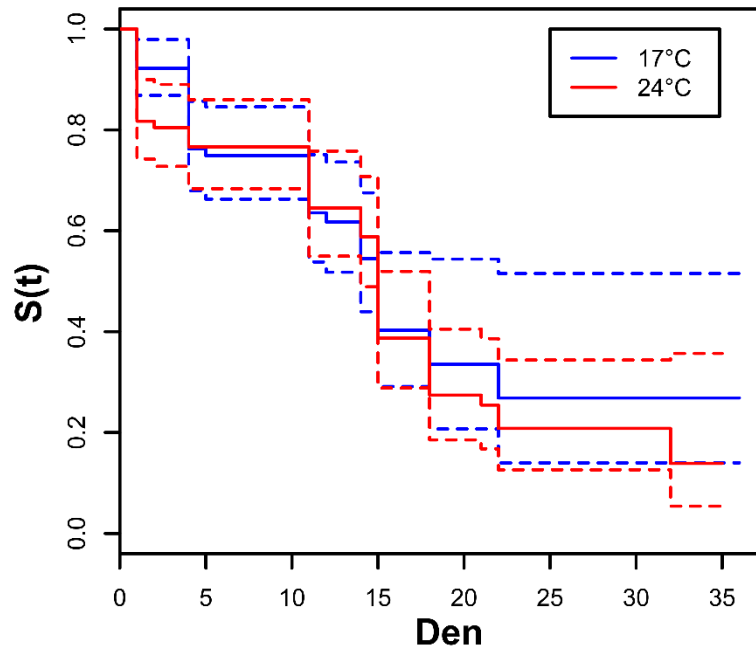
9. PŘÍLOHA

Příloha Tab. 1: Ukazuje počet replikací v konečných analýzách v jednotlivých instarech.

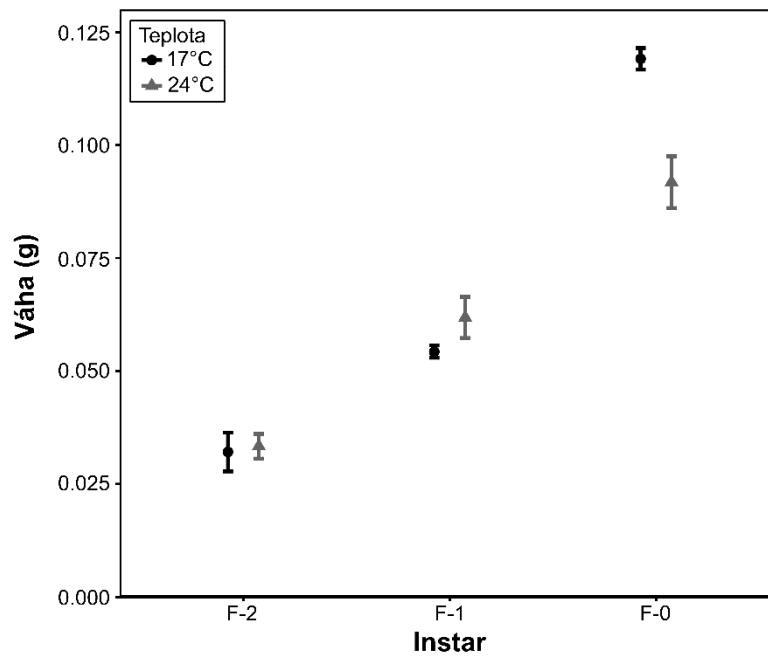
Instar	Teplota	
	17°C	24°C
F-0	14	9
F-1	19	14
F-2	2	5



Příloha Obr. 1: Ukazuje výsledky analýzy přežívání, tedy pravděpodobnost přežití ($S(t)$) v daný den v jednotlivých treatmentech pokusu. Plná čára = křivka přežívání, čárkované čáry = 95% konfidenční interval spolehlivosti.



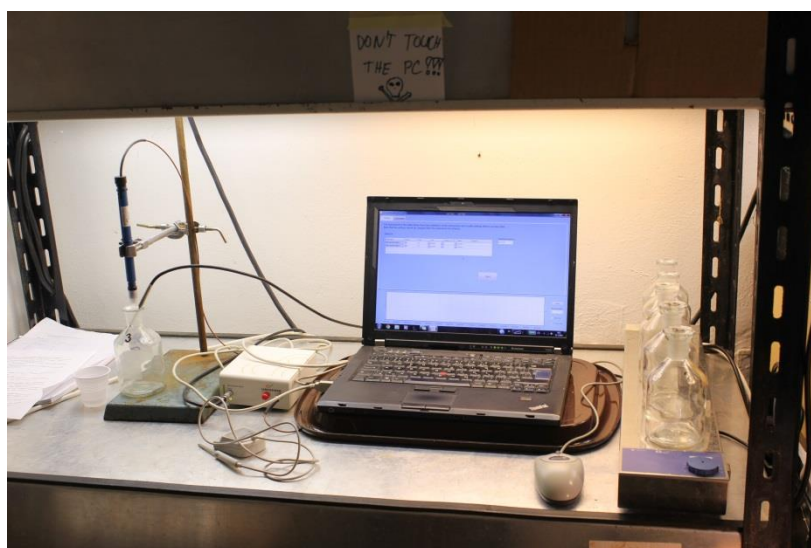
Příloha Obr. 2: Ukazuje výsledky analýzy přežívání, tedy pravděpodobnost přežití ($S(t)$) v daný den v jednotlivých treatmentech pokusu. Plná čára = křivka přežívání, čárkované čáry = 95% konfidenční interval spolehlivosti.



Příloha Obr. 3: Váha larev v jednotlivých instarech a teplotách. Chybové úsečky ukazují na směrodatnou chybu odhadu průměru (SE).



Příloha Obr. 4: Termostat s 6 boxy a 12 označenými kelímký s individuálními kódy s larvami v 24°C.



Příloha Obr. 5: Měření metabolismu.