



Pedagogická
fakulta
Faculty
of Education

Jihočeská univerzita
v Českých Budějovicích
University of South Bohemia
in České Budějovice

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Pedagogická fakulta
Katedra biologie

Bakalářská práce

Odolnost hmyzu vůči vysychání

Vypracovala: Nikola Krýdová
Vedoucí práce: RNDr. Tomáš Ditrich, Ph.D.

České Budějovice 2020

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

Datum: 17. 5. 2020

Nikola Krýdová

.....

Děkuji RNDr. Tomášovi Ditrichovi Ph.D. za jeho cenné rady, čas, ochotu, veškerou investovanou energii a také za to, že mi byl jako vedoucí práce nápomocen i o víkendech a „mimo jeho pracovní dobu“.

Dále děkuji své rodině a nejbližším za jejich trpělivost a pochopení pro mou izolaci a intenzivní práci v posledních měsících. V neposlední řadě jim děkuji za jejich vytrvalou podporu a vytvoření optimálního tvůrčího prostředí.

Abstrakt:

Krýdová N., 2020: Odolnost hmyzu vůči vysychání. Bakalářská práce. Pedagogická fakulta Jihočeské univerzity. 58 s.

Stále se zhoršující předvídatelnost teplých a suchých období ztěžuje přežívání některých druhů hmyzu. Nebezpečím je zejména ztráta vody v organismu, a tak hmyz využívá behaviorální či fyziologické změny, aby se této hrozbě přizpůsobil, či jí unikl. Využívá k tomu například přelet do jiného habitatu, vlhké úkryty, klidová stádia, odolná vajíčka, urychlený vývoj a jiné. Někteří jedinci navíc dokáží tolerovat větší ztráty vody než jiní. V přírodě se často uplatňují kombinace jednotlivých strategií, které se liší mezi druhy, v rámci jednoho druhu, nebo i mezi jednotlivými stádii. Vysychání organismu se může dít i v jiném prostředí bez přítomnosti vysokých teplot, například ve slaných vodách, či během zimy. Konkrétní metody zmíněné v této práci pak odpovídají těm použitým při výzkumech adaptací na tyto podmínky. Na základě zmapování různých metod byl stanoven návrh na experiment testující odolnost vůči vysychání u semiakvatických ploštic (Heteroptera: Gerromorpha).

Abstract:

Krýdová N., 2020: Dessication tolerance of insects. Bachelor thesis. University of South Bohemia, Faculty of Education, České Budějovice. 58 pp.

The predictability of warm and dry periods, which is still getting worse, makes it difficult for some insect species to survive. The most dangerous is the loss of body water, so the insects use behavioural or physiological changes to adapt to or escape from this threat. It employs e.g. a flight to another habitat, moist refuges, resting stages, resistant eggs, accelerated development and others. Some individuals are even able to tolerate greater water loss than others. In field, combinations of individual strategies are often applied and there are inter- and intraspecific difference, or they also differ between life stages. The desiccation of the organism can also occur in another environment without the presence of high temperatures, for example in salt water or during winter. The specific methods mentioned in this work then correspond to the researches of adaptations to these conditions. By the examination of various methods, an experiment on the desiccation tolerance of semi-aquatic bugs (Heteroptera: Gerromorpha) was suggested.

Obsah

1	Úvod.....	1
2	Sucho	3
2.1	Definice.....	3
2.2	Typy sucha	4
2.3	Některé důsledky klimatických změn	4
3	O hmyzu.....	7
4	Význam vody pro organismy se zaměřením na hmyz	10
5	Jak hmyz ztrácí vodu.....	12
5.1	Počáteční obsah vody v těle	12
5.2	Rychlost ztráty vody	12
5.3	Velikost těla	13
5.4	Kutikulární transpirace	14
5.5	Transpirace respirací	15
5.6	Absorpce.....	16
5.7	Metabolismus.....	17
6	Vysychání za různých podmínek.....	18
6.1	Vysychání a rychlost proudícího vzduchu	18
6.2	Vysychání a zima	18
6.3	Vysychání a salinita.....	19
7	Strategie.....	21
7.1	Tolerance versus rezistence	21
7.2	Rezistence.....	21
7.2.1	Úkryty	21
7.2.2	Klidová stádia.....	24
7.2.3	Odolnost vajíček	31
7.2.4	Zrychlený růst	32
7.2.5	Let.....	32
7.2.6	Další méně časté strategie.....	33
7.3	Tolerance	35
7.4	Kombinace strategií.....	35
8	Metody používané ve výzkumech	38
9	Návrh budoucího výzkumu	42
10	Diskuze a závěr	44
11	Seznam literatury.....	47

1 Úvod

Hmyz si v průběhu evoluce našel cestu do všech částí světa. Tam, kde se jeden druh neuchytil, jelikož se nedokázal vhodně, či rychle adaptovat, přišel jiný, který potřebnými vlastnostmi a schopnostmi již disponoval, nebo se zvládl dodatečně přizpůsobit. Mimo faktory, které mají vliv na biotu jednotlivých stanovišť již delší dobu a jež jsou relativně stabilní (podnebný pás, nadmořská výška, zeměpisná šířka, profil terénu a jiné), jsou zásadními činiteli ovlivňujícími přežívání organismů změny místních podmínek. Jejich značná nepředvídatelnost a rostoucí intenzita se významně podílí na změně geografického rozšíření a abundanci jednotlivých taxonů, přičemž tyto vlivy mají nejčastěji negativní dopady.

Cílem této práce je formou rešerše zpracovat dostupné informace o obranných strategiích proti vysychání způsobeného různými vlivy, jako jsou vysoké teploty, ale i například zamrznutí vody, salinita a mnohé další, a jež jsou nejčastěji využívány hmyzem. Také se snaží o předběžné orientační zmapování používaných metod v souvisejících výzkumech a zároveň si za jeden z dílčích cílů stanovuje návrh metody, jakou by mohla být odolnost vůči vysychání zkoumána u semiakvatických ploštic. Tato konkrétní skupina je zvolena s ohledem na plánovaný experiment, který by měl být v budoucnu předmětem mojí diplomové práce.

Zvolené téma považuji za aktuální vzhledem k narůstající dynamice klimatických změn. Výzkumy zabývající se odolností vůči vysychání obecně u jakýchkoliv organismů umožňují ve svém důsledku lepší a přesnější predikaci jejich budoucího chování ovlivněného globálním oteplováním. Mapování jejich výskytu společně se znalostmi o preferencích habitatu a uplatňovaných obranných strategiích, může také zpětně vypovídat o disturbancích, které působily v dané oblasti v minulosti.

Zároveň je zpracování tohoto tématu pro mě osobně krásným příkladem toho, co bych v budoucnu ráda uplatňovala v učitelské praxi. Především díky terénním kurzů v rámci studia jsem si ke hmyzu našla nakonec cestu, přestože bych tomu před lety stěží věřila. Patřila jsem totiž k lidem, kteří se mu vyhýbali obloukem a chovali k němu značné antipatie. Avšak jeho pozdější studium, setkání se s ním a využití poznatků o něm v praxi, například během běžné procházky přírodou, v kombinaci s faktorem osobnosti přednášejících, kteří své vědomosti dokázali vždy poutavě předávat, mě s nadsázkou

donutilo si jej nakonec oblíbit. A právě vytvoření si kladného vztahu, či dokonce emocionální vazby k látce, je v mých očích jedna z nejpodstatnějších věcí, kterou je potřeba v lidech podněcovat, jelikož pak dále vymezuje okruh jejich zájmů, pohání je a někdy, jako v mém případě, dokonce i určuje téma jejich bakalářské práce.

2 Sucho

Před samotným rozbořením konkrétních adaptací hmyzu na vysychání je třeba si vymezit, co to sucho je, jaké jsou jeho formy a důsledky, případně co si lze představit pod pojmem „vysychání“.

2.1 Definice

Definovat sucho je poměrně problematické, jelikož je výsledkem vzájemného působení mnoha faktorů, například meteorologických, hydrologických, agrotechnických a dalších (Sobíšek B., 1993 in Kožnarová a Klabzuba, 2001). Burroughs (2003) dodává, že se jeho definice různí i mezi státy.

Alespoň o jeho základní definici a charakteristiku se snaží několik různých indexů. Palmerův index závažnosti sucha pracuje s hodnotami množství srážek a vody obsažené v půdě, od nichž následně odečítá úbytek vody způsobený evapotranspirací. Tímto jednoduchým výpočtem lze dojít k číslu, které je buď kladné, či záporné, a jež charakterizuje vodní bilanci v dané oblasti (Burroughs, 2003).

Sucho je také často vnímáno jen jako absence očekávaných srážek (Fry, 2010). Dle této definice by pak nejlépe o jeho úrovni vypovídal standardní srážkový index, který je založen na odchylce spadlých srážek na vymezeném území oproti dosahovaným průměrným hodnotám (Mach, 2016). Kromě množství srážek a evapotranspirace ve svých propočtech zahrnuje navíc i teplotu vzduchu Langův dešťový faktor (Kohut, 2017).

V česky psaných textech si můžeme pod termínem „vysychání“ představit jak úbytek vody z vodních těles, tak i dehydrataci organismů. V anglickém jazyce autoři zvládají lépe jednotlivé významy rozlišovat za použití slov „drying“ pro prvně zmiňovaný jev a „desiccation“ pro ztrátu vody organismem.

Větší upřesnění je v některých případech třeba i při následném popisování sucha vztahujícího se k okolnímu prostředí. Jak Strachan a kol. (2015) uvádí, slovo „suchý“ (v původní verzi „dry“) použité při popisu koryta řeky či dna mokřadu, může označovat kompletně vyschlé podloží stejně tak jako koryto, které je však ještě dostatečně nasáklé zbytkovou vodou. Bližší specifikace je v tomto případě na místě, jelikož slovo „vyschlé“ často označuje jen absenci dostupné a na první pohled viditelné povrchové vody. V důsledku jeho použití nemusí být bráno v potaz, že některá místa poskytují dále významná podpovrchová

útočiště pro vodní hmyz, který nemá vyvinuté potřebné adaptace. Takzvaně vyschlé stanoviště, jež vypadá biologicky neaktivní, tudíž ne vždy nutně znamená i vysychající hmyz (Strachan a kol., 2014).

2.2 Typy sucha

Dle možných faktorů uvedených výše rozlišujeme několik typů sucha: meteorologické, agronomické, hydrologické a ekologické (Němec a kol., 2009). Pro naše účely je nejvhodnější definice posledních dvou zmiňovaných.

Sucho hydrologické je způsobené nedostatkem srážek, ale v některých případech také antropogenně. V případě nedostatku podzemních vod je výsledkem dlouhodobého vývoje v řádu měsíců či let, při deficitu těch povrchových se pak toto sucho formuje v rámci dní až měsíců (Wilhite a Glantz, 1985; Lake, 2011 in Loskotová, 2015).

Ekologické sucho je termínem zavedeným až v posledních letech, který zahrnuje vliv nedostatku vody i na okolní ekosystémy, jelikož působí jako stresor na živočichy i rostliny (Lake, 2011 in Loskotová, 2015).

2.3 Některé důsledky klimatických změn

Již v roce 2015 se na základě dostupných informací odhadovalo, že do roku 2090 dojde k výraznému snížení počtu dní, po které bude pro organismy voda dostupná, především stojatá ve vodních nádržích a vlhká půda obecně (Kundzewicz a kol., 2008). Autoři těchto odhadů předesílají, že nejvíce zasaženými oblastmi mají být jih Austrálie, Mexiko, severovýchodní Brazílie, území jižní Afriky a státy v okolí Středozemního moře (Strachan a kol., 2015). Ve zmíněných regionech nalezneme několik typů dočasných vodních těles různých velikostí od jezer a mokřadů až po efemerní řeky nebo například pouhé výraznější nerovnosti terénu naplněné vodou (Williams, 1996; Schwartz a Jenkins, 2000).

Očekává se, že k těmto zmiňovaným dočasným zdrojům vody přibudou další, vzniklé z těch trvalých, právě budoucími extrémními suchy a že nynější temporální nádrže budou ještě méně dostupné pro osídlení vodními bezobratlými (Strachan a kol., 2015). Tento jev byl pozorován již v jihozápadní Austrálii. Změna hydroperiody zde následkem místního 50 let trvajících suchého klimatu napomohla k přeměně mnoha trvalých mokřadů na dočasné a dočasných na ojedinělé, či zcela vyschlé (Sim a kol., 2013). Omezení dostupnosti trvalých

vod může výrazně ohrozit přežívání druhů, které nedisponují žádnou efektivní únikovou strategií, jelikož nejsou jejich larvy schopny dormance, ani zrychleného růstu, a jsou proto zcela odkázány na celoroční přítomnost vody na jejich stanovišti (Strachan a kol., 2015). Mezi takto znevýhodněné organismy můžeme zařadit například jepice či čeled' peřejníkovitých (Psephenidae) (Boulton a kol., 2014).

Významně jsou klimatickými změnami ovlivněny především regiony, které jsou ohraničené pouští či oceánem a znemožňují tak disperzi do míst s vhodnějšími podmínkami. U prostředí, které nenabízí ani možnost pro přesun do vyšších nadmořských výšek s nižší teplotou, jsou zásadní změny lokálních podmínek a vývoj příslušných adaptací umožňujících hmyzu překonání místních disturbancí (Davies, 2010).

Bezobratlí, žijící například v řekách, či mokřadech, si již vyvinuli určité obrané mechanismy, které je chrání v dobách sucha. Avšak mění se klimatické podmínky, které tato období prodlužují a zintenzivňují, nutí organismy k dalšímu rozvoji stávajících strategií, případně k vytváření nových a efektivnějších (Strachan a kol., 2015). Vyšší teploty nejen že ovlivňují kvalitu a dostupnost vody, jak již bylo zmíněno, ale mají také dopad na řadu dalších věcí, jako je délka inkubace vajíček, rychlost a úspěšnost líhnutí, délka klidových stádií a načasování jejich začátku a konce (Oliver, 1971; Alekseev a kol., 2007). Dále pak ovlivňují minimální velikost jedinců při zakuklení, jakého budou pohlaví (a případný nepoměr samců a samic zastoupených v populaci), nebo rychlost jejich metabolismu (Terblanche a kol., 2005).

Někdy mohou teploty dosáhnout dokonce takové úrovně, že neumožní hmyzu se dostatečně adaptovat, nebo jednoduše překročí hranici, která není již z fyziologického hlediska slučitelná se životem a dojde tak k vyhynutí zástupců dané lokality (Maxted a kol. 2005; Pörtner a Knust, 2007; Davies, 2010). Brittain (1990) parafrázující poznatky Hynese (1976) a Baumanna (1979) uvádí, že například s pošvatkami se ve vodách nad 25 °C setkáváme poměrně zřídka. Tento fakt doplňují někteří další autoři, kteří za horní limit tolerovaný u různých skupin sladkovodního hmyzu (řádu chrostíků, jepic či zmiňovaných pošvatek) považují teplotu 21 °C (Davies a kol., 2004 in Davies, 2010). Hraniční teplota, v níž dokáže jedinec přežít, je však pro jednotlivé taxony často odlišná. U druhů terestrických jsou snášeny i extrémnější podmínky (velmi nízké, či značně vysoké okolní teploty).

Nezáleží však jen na změně intenzity, jako je zvýšení teploty či nedostatečný objem srážek, ale také na předvídatelnosti (Vanschoenwinkel a kol., 2009) a načasování (Kneitel, 2014) těchto faktorů. Jejich výskyt v jinou dobu může totiž významně ovlivnit včasné dokončení vývoje vodního hmyzu a přežívání i jinak poměrně odolných a na dané podmínky úspěšně adaptovaných populací (Strachan a kol., 2015).

V regionech, kde dochází k pravidelnému výskytu povodní, může dojít změnou v jejich načasování k výraznému oslabení tamních populací. Za normálních okolností záplavy korespondují s ukončením dormance některých druhů, které mají následně dostatek potravních zdrojů. Avšak odlišná doba výskytu povodní vede k desynchronizaci takovýchto dějů a může hmyzu způsobit značné komplikace (Sponseller a kol., 2010).

Stupňující se změny středozevního klimatu mohou navíc ohrozit mnoho endemitických vodních organismů, které osidlují částečně vysychající toky. Jejich už tak mnohdy omezené stanoviště může časem vysychat tak často, případně na tak dlouhou dobu, že jeho obývání nebude pro tyto organismy již nadále možné (Lawrence a kol., 2010; Filipe a kol., 2013).

3 O hmyzu

Třída hmyzu (Insecta) je taxonomicky řazena do podkmenu šestinozí (Hexapoda) spadajícího pod vyšší taxonomickou jednotku, kmen členovci (Arthropoda). Jeho podrobná morfologie, fyziologie, rozšíření, chování a další aspekty nejsou předmětem této práce, přesto je v následujících odstavcích uveden stručný popis (především stavby těla), který by měl posloužit ke zorientování se a pochopení dále uvedených souvislostí i naprostému laikovi.

Podle posledních výzkumů se odhaduje, že na Zemi žije asi 5,5 milionů druhů hmyzu. Přitom 1 milion již objevených a popsanych druhů odpovídá jen necelým 20 % z celkového počtu (Stork, 2018).

Výrazná druhová rozmanitost s sebou přináší i mnoho modifikací a mezidruhových odlišností. Přesto existuje obecný model hmyzího těla, od něhož se jednotlivé změny odvíjí a jenž vypadá následovně:

Tělo je rozlišené na hlavu (caput, cephalon), hrud' (thorax) a zadeček (abdomen). Segmentované jsou i končetiny, jejichž článkování je považováno za typický znak členovců. Analogicky lze nalézt vztah i mezi názvem podkmenu a počtem končetin – šestinozí disponující šesti končetinami. Povrch těla je kryt kutikulou, která je sice často zpevněná minerálními látkami, spoje jednotlivých tělních částí jsou však pružné a umožňují pohyb. Právě pevná kutikula pak tvoří vnější kostru těla (exoskelet) i některé vnitřní struktury sloužící například k upínání svalů. U některých druhů najdeme jeden pár, či dva páry křídel, někdy však mohou být přeměněná, či zakrnělá. Stejně tak v rámci jednotlivých druhů dochází k mnoha modifikacím končetin, ústního ústrojí, či tykadel. Trávicí soustava má podobu trávicí trubice, na jejímž začátku je ústní otvor se zmiňovaným ústním ústrojím. To je často specializované v závislosti na způsobu, jakým se daný druh živí (bodavé, sací, kousací a jiné). Někdy se v jeho blízkosti, či v rámci něj, nachází vyústění žláz obsahujících například látky umožňující mimotělní natrávení kořisti. Dále pokračuje celkem klasicky hltanem, žaludkem, střevem a na svém konci ústí konečníkem s řitním otvorem. Suchozemské druhy a terestrická vývojová stádia dýchají vzdušnicemi (trachejemi). Ty ústí na povrchu kutikuly otvory nazývanými spirákula (či stigmata). Dýchání u larev (například jepic, vážek nebo střechatek či pošvatek) je zajišťováno tracheálními žábrami. Vodní druhy jsou pak přizpůsobeny podle

toho, zda dýchají atmosférický kyslík, nebo ten rozpuštěný ve vodě. Cévní soustava hmyzu je otevřená, tekutina (hemolymfa) vstupuje štěrbinami do trubicovitého srdce a odtud se následně rozlévá přímo do tkáně mezi orgány. Vylučování u hmyzu mají na svědomí malpighické trubice (vychlípeniny koncové části střeva). Rozmnožování u hmyzu je nejčastěji pohlavní a noví jedinci se líhnou z vajíček. Ale jako vždy existují i výjimky, jakou je kupříkladu nepohlavní rozmnožování ve formě partenogeneze u mšic. Vývoj jedince probíhá od larvy, přes kuklu v dospělého jedince u hmyzu s proměnou dokonalou, při proměně nedokonalé stádium kukly chybí. Hmyzí tělo a procesy v něm probíhající jsou řízeny nejen nervově, modifikovanou žebříčkovou soustavou s hlavním mozkovým a podhltanovým gangliem, ale i hormonálně. Jedním z projevů působení hormonů může být ekdyze (svlékání) nebo přerušení produkce juvenilního hormonu, které umožňuje finální přeměnu v dospělé (Zahradník a Severa, 2007; Chobot a Kleisner, 2010).

Výskyt hmyzu lze vyjádřit jeho zastoupením v různých zoogeografických oblastech (Zahradník a Severa, 2007). Tito autoři je rozdělují následovně: na oblast palearktickou, nearktickou, neotropickou, afrotropickou, indomalajskou a australskou. Zároveň dodávají, že místem, kde lze nalézt nejvíce druhů, jsou tropické oblasti.

Přestože je hmyz kosmopolitní skupinou, jen pár druhů, jak zmiňují Chown a Nicolson (2004), je zastoupeno na vícero světadílech, nebo v několika oceánech zároveň. Jeho geografické rozšíření je značně limitováno, o čemž svědčí fakt, že oblast jeho výskytu je ve většině případů menší než celková rozloha zmiňovaného kontinentu. Tato omezení mohou být způsobena mnoha činiteli, jakými jsou například místní klima, činnost člověka, vnitrodruhová či mezidruhová kompetice, dostupnost potravy a mnoho dalších.

Jedním z faktorů je i dostupnost vody a možnost jejího využití v rámci vnitřního prostředí organismu. Danks (2000) odkazuje na údaje, které publikoval Edney (1977), jenž tvrdí, že voda se na váze bezobratlých podílí z přibližně 70 %, přičemž díky relativně malé velikosti molekul oproti ostatním tvoří prý dokonce až 95–99 % jejich celkového počtu. U hmyzu se pak dá hovořit o 65–75 % jejich hmotnosti, i když pochopitelně nalezneme značné rozdíly mezi jednotlivými druhy a vývojovými stádii. Toto rozmezí může být daleko širší, od 17–90 % (Hadley, 1994 in Danks, 2000). Pro hmyz je tedy voda, stejně jako pro

člověka, rostliny a obecně pro živé organismy, naprosto zásadní a její absence v těle i okolí je proto předmětem mnoha studií.

4 Význam vody pro organismy se zaměřením na hmyz

Letní vysychání s sebou přináší mimo jiné změny v pH, koncentraci živin, salinitě, dostupnosti kyslíku (Davies, 2010) a koncentraci oxidu uhličitého ve zbývající vodě, či zvýšené množství UV záření (Alekseev a kol., 2007). Přestože se hmyz na tyto ztížené podmínky v některých případech již dobře adaptoval, nadále zůstává velmi závažným problémem úbytek vody na jeho stanovišti (Robson a kol., 2011). Její absence následně ovlivňuje i obsah vody v organismu samotném.

Nedostatkem vody, významného média pro rozličné chemické a fyziologické reakce v těle, se zabývali již vědci v minulých stoletích (Strachan a kol., 2015). Jaký vliv má dlouhodobá ztráta veškeré vody v buňkách u zvířat, zkoumal na začátku 18. století Leeuwenhoek (Hand a kol., 2007). Baker dále testoval, zda je i několikaletá dehydratace organismu děj zvratný, když se mu o několik desítek let později podařilo oživit takto postižené hlístice (Hall, 1922). Vůči vyschnutí odolná vajíčka byla pozorována již na počátku 18. století u žábbronožek (Anostraca) a listonožek (Notostraca) (Fryer, 1996 in Strachan a kol., 2015).

I navzdory pozorovaným extrémům by jistě tito vědci souhlasili s tvrzením, že voda je pro život naprosto zásadní. Jednou z jejích funkcí je, že vytváří prostředí, v němž se mohou konat důležité reakce mezi rozpuštěnými látkami (Rosypal, 1998) a kde dochází k udržování fyziologické rovnováhy (Chapman, 1998). Až na výjimky, jako jsou různá klidová stádia, tvoří voda převážnou část hmoty tkání, jednotlivých buněk, a tedy celého těla nejen u hmyzu, ale stejně tak u většiny organismů na Zemi (Rosypal, 1998).

K rozpuštění látek (solí, sacharidů a jiných) a jejich dalším možným reakcím dochází díky schopnosti molekul vody vytvářet vodíkové vazby. Ta je zapříčiněna specifickým prostorovým uspořádáním jejích molekul a rozložením parciálních nábojů (Rosypal, 1998).

Voda v prostředí je pro některý vodní hmyz zdrojem rozpuštěného kyslíku. Zároveň vytváří díky svým specifickým fyzikálním a chemickým vlastnostem biotop značně odlišný od suchozemského, přestože mohou být oba mnohdy pod vlivem podobných klimatických podmínek a geografických faktorů.

Vodné prostředí v těle hmyzu má kromě vnitro- a mimobuněčné tekutiny podobu hemolymfy. Hemolymfa (a přeneseně tedy i voda, jelikož hemolymfa je tvořena především právě z ní) je významným zdrojem iontů a prostředkem transportu živin, zplodin metabolismu, stavebních látek, hormonů a mnoha dalšího.

Voda může u jedinců bez zpevněného exoskeletu, jakým je kupříkladu housenka, určovat výsledný tvar těla (Kodrík, 2004).

Ve vodním prostředí se také snáz přenáší elektrické vzruchy, což je výhodné pro přenos informací prostřednictvím nervové soustavy.

Další předností vody je její tepelná kapacita, proto může v některých případech sloužit k udržování teploty organismu, jindy naopak může být v kombinaci se změnou skupenství prostředkem k jeho ochlazení.

Úbytek vody jakožto rozpouštědla mění koncentraci jednotlivých rozpuštěných látek. Následná úprava vzniklých odchylek koncentrací a homeostáza vnitřního prostředí je mimo jiné uskutečňována pomocí osmoregulace, či exkrece (v případě suchozemského hmyzu kyseliny močové). Společným znakem osmoregulace a exkrece je, že skrz ně dochází v různé míře k odvádění vody z těla, v případě osmoregulace ale může být tento děj i opačný (Rosypal, 1998) a vést k absorpci.

Voda je potřebná jak v průběhu života jedince, tak již v jeho počátcích, kdy vytváří prostředí, v němž se vyvíjí zárodek. Z tohoto důvodu je u hmyzu, a nejen u něj, vyvinut vaječný obal bránící vyschnutí vajíčka (Rosypal, 1998).

5 Jak hmyz ztrácí vodu

Ztrátu vody ovlivňuje mnoho faktorů (více jsou rozvedeny v následujících podkapitolách), některé z nich často vyplývají ze samotné hmyzí fyziologie. Někdy mohou pomáhat v boji proti vyschnutí snahou o zvýšení obsahu vody v těle, jindy mohou úpravou některých vnitřních mechanismů umožnit přežití ztráty značného množství vody. K výslednému deficitu může dojít jejím úbytkem přímo z tkání či z hemolymfy, záleží vždy na konkrétním zkoumaném organismu (Edney, 1977 in Taylor a Greenaway, 1994).

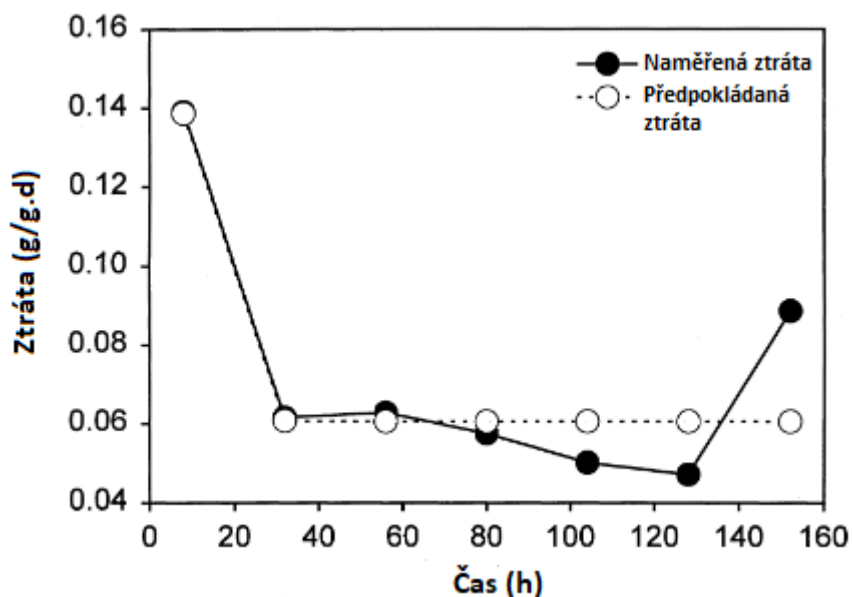
5.1 Počáteční obsah vody v těle

V rámci jednoho z výzkumů bylo pozorováno, že počáteční obsah vody v těle pozitivně koreluje pouze s rychlostí, jakou dochází k následným ztrátám při vysychání, tedy čím vyšší je obsah vody v těle, tím rychleji je následně tato voda z těla odváděna (Pallarés a kol., 2016). Sledovaní brouci, kteří na počátku tohoto experimentu obsahovali více vody, ji pak ztráceli rychleji než ti s jejím nižším počátečním obsahem. Autoři Pallarés a kol. (2016) se tento jev snaží částečně vysvětlit tím, že může existovat určitý mechanismus hospodařící s vodou v těle, který není aktivován (nebo ne do takové míry), pokud je v těle vody dostatek. Při jejím nedostatku a poklesu pod kritickou úroveň se pak snaží dalšímu úbytku zabránit zpomalením ztrát například změnou v propustnosti kutikuly.

5.2 Rychlost ztráty vody

Největší ztráty vody se odehrávají během prvních hodin po vystavení vysychání. Pomocí vnitřních regulačních mechanismů poté dochází k poklesu rychlosti ztrát, přičemž rychlost ztráty vody pozitivně koreluje se snižujícím se obsahem vody v těle jedince (Pallarés a kol., 2016).

Jeden z častých scénářů vývoje úbytku vody je zobrazen na obr. 1. Ten dokládá počáteční prudký úbytek vody následovaný zpomalením a takřka ustálením rychlosti ztrát. Na konci je pozorovatelný opětovný nárůst, který je přisuzován stavu blížícímu se smrti organismu, při němž nejspíše vlivem překročení hranice minimálního obsahu vody v těle dochází k selhání regulačních mechanismů (Oswalt a kol., 1997).



Obr. 1: Ztráta vody z těla hmyzu v průběhu času (originál převzat z Oswalt a kol., 1997).

Naopak ke zpomalení dochází u druhů, které mají na svém povrchu šupiny či chlupy (Greenslade, 1981 in Danks, 2000).

Rychlost, jakou dochází k úbytku vody, ovlivňuje také předešlá dehydratace (v některých případech pak naopak nadmíra vody přijatá během rehydratace a označovaná v angličtině jako „over-hydration“). Při testování odolnosti několika druhů švábů Pallarés a kol. (2016) pozorovali úmrtnost až 44 % jedinců u jednoho z druhů až při následné rehydrataci po ukončení experimentu. Pokud je však rehydratace provedena prostřednictvím téměř 100% relativní vzdušné rychlosti místo ponoření do vody, zvyšuje se počet přeživších (Hayward a kol., 2007).

Pozvolné vysychání, myšleno za vyšších hodnot relativní vzdušné vlhkosti, zvyšuje pravděpodobnost přežití ztrát až 75 % tělesné vody u některých jedinců, konkrétně se v pokusech Haywarda a kol. (2007) jednalo o larvy antarktického druhu pakomára.

5.3 Velikost těla

Zachování určité minimální úrovně vody dostupné v těle je důležité takřka pro vše živé a takzvaně dvojnásob to platí především u organismů menších rozměrů (Pallarés a kol., 2016). Ty jsou díky většímu relativnímu poměru povrchu těla ku jeho objemu náchylnější k dehydrataci (Chown a kol., 1998). Mají tak k dispozici omezené možnosti úschovy vody

a neúměrně velkou plochou povrchu ji naopak ztrácí (Chown a Nicolson, 2004). Toto pravidlo platí při porovnávání větších a menších druhů hmyzu (například švábi versus komáři) (Chown a Klok, 2003 in Pallarés a kol., 2016), stejně tak při srovnávání jedinců rozdílných velikostí, kteří jsou však stejného druhu (Renault a Coray, 2004), či u různých vývojových stádií (Chown a Nicolson, 2004).

Lighton a kol. (1994) či Prange a Pinshow (1994) dále přisuzují větším tělesným rozměrům i následný výhodnější větší podíl vody a tuků. Lipidy mohou být následně uplatněny při tvorbě kutikuly (viz následující kapitola) nebo mohou za určitých okolností sloužit jako zdroj vody (viz kapitola „Metabolismus“) (Pallarés a kol., 2016).

5.4 Kutikulární transpirace

Kutikula hmyzu je hlavním činitelem regulace ztrát vody (Chown a Nicolson, 2004). K dalšímu úbytku, ne však tak významnému jako skrz kutikulu, může docházet i prostřednictvím orálního a análního otvoru, případně skrz spirákula (vyústění trachejí na povrch těla) (Oswalt a kol., 1997). Míru propustnosti kutikuly je možno ovlivňovat množstvím a složením lipidů na jejím povrchu, v epikutikule (Hadley a Quinlan, 1993). Pallarés a kol. (2016) zároveň předpokládají, že podobné přestavby by mohly vznikat jako reakce na vysychání při vystavení proudícímu vzduchu obdobně jako při působení hyperosmotického prostředí. Oswalt a kol. (1997) společně například s Beamentem (1955) či Ramsayem (1935) přisuzují zvýšený průchod kutikulou vystavení vysokým teplotám, nízké relativní vzdušné vlhkosti či kontaktu s insekticidy. Poslední zmiňované ovlivňují ztrátu vody nepřímo skrze zvýšené dýchání, a tím i rychlejší odvod vody z těla respiračním systémem (Kestler, 1991 in Oswalt a kol., 1997).

Vysoké teploty mohou kromě narušení vnitřních struktur organismu, buněk, případně organel, také způsobit i tání lipidů. Změna jejich uspořádání následně sehrává svou roli ve ztrátách vody kutikulou, pakliže je teplota, při níž lipidy tají, nižší než kritická (letální) pro celý organismus. Existují ale i případy, kde se vliv změny ve složení kutikulárních lipidů neprojevil (Gibbs a kol., 1998 in Chown a Nicolson, 2004).

Práce Crowsona (1981) a Eliase (2010) spojují vyšší odolnost vůči vysychání s větší tloušťkou kutikuly u hmyzu obývajícího aridní oblasti. Výsledky pokusů s rodem *Enochrus* vedené Pallarésem a kol. (2016) však souvislost mezi těmito dvěma faktory neprokazují,

stejně jako studie Reidenbacha a kol. (2014) zaměřená na vliv tloušťky kutikuly u dospělých komárů. Ne vždy je proto vhodné považovat tloušťku kutikuly jako adekvátní náhradu za míru její propustnosti (Pallarés a kol., 2016).

Nezanedbatelným faktorem jsou i změny v relativní vzdušné vlhkosti (Noble-Nesbitt a kol., 1995), přičemž její souvislost se ztrátami vody je zmiňována i v pracích Appela a kol. (1983) a Appela a Sponslera (1989). Ti zjistili, že švábi žijící v sušším prostředí propouští kutikulou méně vody než ti z vlhčích oblastí (Oswalt a kol., 1997).

Existuje řada dalších faktorů, které mohou mít nepřímo vliv na výsledný obsah vody v těle. Příkladem může být neopatrnost při zacházení s jednotlivci během pokusu a mechanické poškození nejen kutikuly, ale i končetin a těla celkově. Dále je celkem diskutovaný i vliv hormonů řídících propustnost kutikuly (Chown a Nicolson, 2004). Zkoumali jej Treherne a Willmer (1975), když měřili ztráty vody u švábů *Periplaneta americana* s hlavou oddělenou od těla a následně je porovnávali s hodnotami získanými po vstříknutí hormonů, z nichž jsou některé produkovány právě díky mozkovému gangliu. V tomto případě se zjištěné hodnoty od sebe lišily a naznačovaly tak určitý vliv hormonů na hospodaření s vodou, avšak názory jiných autorů nejsou vždy ve shodě s tímto zjištěním. Chown a Nicolson (2004) dokonce nepokládají počet pokusů zkoumajících tuto možnou kauzalitu za dostačující.

5.5 Transpirace respirací

Některé nedávné studie přišly s další proměnnou mající vliv na ztrátu vody: respirační transpirací (Addo-Bediako a kol., 2001). Sledováním a analyzováním koncentrace CO₂ a vznikající vodní páry, oboje způsobené respirací hmyzu, došlo k oddělení dvou dějů. Jedním je transpirace probíhající při otevřených spirákulech (Lighton, 1996; 1998), která je zprostředkována únikem skrz kutikulu i spirákula. Druhý děj probíhá, pakliže jsou spirákula zavřená, tedy jen respirací prostřednictvím kutikuly (Hadley a Quinlan, 1993). Ve zmiňovaných studiích, jejichž výsledky jsou shrnuty a dohledatelné i v práci Bosche a kol. (2000), autoři získali u testovaných jedinců hodnoty, které ukazovaly na 5–10% podíl na výsledné ztrátě vody v důsledku respirace (Addo-Bediako a kol., 2001).

Zachariassen (1991) se však od výsledné míry, jakou se má podle Bosche a kol. (2000) na ztrátě vody podílet respirace, mírně odklání, jelikož předpokládá u druhů ze suchých

oblastí potlačení kutikulární transpirace (v souvislosti s výskytem subelytrální komory), a tím pádem znatelně větší podíl transpirace vlivem dýchání. O podobném vlivu prostoru vzniklého pod krovkami (elytrami) píše i Chown a Nicolson (2004).

Danks (2000) zmiňuje, že u dormantních jedinců jsou obvykle spirákula zavřená, dýchání je omezené na periodické uvolnění oxidu uhličitého, jako je tomu například u některých much (Denlinger, 1979), a ztráty vody jsou při takto přerušovaném režimu omezené.

Vysoké hodnoty úbytku vody prostřednictvím respirace byly naměřeny během letu, při němž ale zároveň dochází i ke vzniku metabolické vody, především z glykogenu (viz dále) (Harrison a Roberts, 2000 in Chown a Nicolson, 2004). Udržování rovnováhy mezi její ztrátou a produkcí metabolismem je předpokladem pro možnost dlouhotrvajících letů (Weis-Fogh, 1967 in Chown a Nicolson, 2004). V některých případech, například u velkých včel či čmeláků, je produkce vody v organismu během letu naopak nadbytečná a musí proto být z těla vylučována (Chown a Nicolson, 2004).

5.6 Absorpce

Některé skupiny hmyzu, jako například šupinušky (Thysanura), saranče (Caelifera), švábi (Blattidae), vši a všenky (Phthiraptera), blechy (Siphonaptera), brouci (Coleoptera) nebo mouchy, se snaží kompenzovat ztráty vody jejím aktivním vstřebáváním. Dotyčný hmyz má z tohoto důvodu často strukturálně odlišný orální či anální otvor (Chown a Nicolson, 2004). Některým z nich může absorpce pomoci snížit deficit vznikající při vysychání i během dormance, kdy nepřijímají potravu, jež by sloužila jako jeden ze zdrojů vody (Danks, 2000). Obvykle se absorpce odehrává v rozmezí 70–95% relativní vzdušné vlhkosti, přičemž nejnižší hodnota, při níž může u jmenovaných taxonů k absorpci docházet, je dle Danks (2000) v některých případech 43 % (pozorováno u řádu Phthiraptera). U vajíček strašilky australské, která setrvávají ve stádiu diapauzy, je to dokonce i 30% relativní vzdušná vlhkost (Yoder a Denlinger, 1992 in Danks, 2000). Bylo pozorováno, že hmyz také často přijímá vodu pitím, a to i ten, jehož značný příjem je současně zprostředkováván potravou (Edney, 1977 in Chown a Nicolson, 2004).

Podstatnou roli má i zpětná reabsorpce vody z výkalů. Absorpce se může také odehrávat pasivně (podrobnější vysvětlení je dohledatelné v Chown a Nicolson, 2004).

5.7 Metabolismus

Addo-Bediako a kol. (2001) uvádí, že s myšlenkou existujícího vztahu mezi rychlostí metabolismu a rychlostí ztráty vody pracovali již Klok a Chown (1998). Oba autoři zároveň předpokládali, že se tento vztah liší v závislosti na prostředí a mohl by pomoci k přesnější předpovědi budoucího výskytu hmyzu.

Metabolismus hraje důležitou roli při získávání takzvané metabolické vody a pomáhá pokrývat energetické nároky dýchání u dehydratovaných organismů (Danks, 2000).

Metabolická přeměna sacharidů také přímo slouží jako zdroj energie pro let (Chown a Nicolson, 2004). Pakliže je jejím výsledkem vznik vody, může být tato voda používána, jako tomu je u čmeláků, i k ochlazení organismu během látání (Louw a Hadley, 1985 in Chown a Nicolson, 2004).

Při metabolismu tuků dochází k zisku většího množství vody a energie než ze sacharidů o stejné váze. Vzhledem k těmto skutečnostem stačí k pokrytí energetických nároků metabolizovat menší množství tuků než sacharidů, a proto je výsledné množství vody získané z lipidů paradoxně menší (Hadley, 1994 in Danks, 2000). Djawdan a kol. (1996) při pokusech s dospělci octomilky *Drosophila melanogaster* prokázali výskyt preferencí při využívání těchto zásob, přičemž lipidy jsou metabolizovány nejvíce při hladovění a sacharidy při vysychání. Dále se v některých pracích udává, že při letu mšic dochází prvně k využívání metabolismu glykogenu a následně lipidů (Cockbain, 1961).

I přes benefity možnosti vytvářet vodu pomocí metabolismu uložených rezerv jedinci často volí výhodnější variantu, kterou je hospodaření s již existující vodou dostupnou v těle (Hadley, 1994 in Danks, 2000).

6 Vysychání za různých podmínek

V této kapitole jsou uvedeny příklady vysychání, které nastává i za jiných podmínek, než jsou jen vysoké teploty a s nimi související úbytek dostupné vody.

6.1 Vysychání a rychlost proudícího vzduchu

Autoři Oswald a kol. (1997) zkoumali ztrátu vody u rusa domácího (*Blattella germanica* L.) při jeho vystavení proudícímu vzduchu. Ztráty vody jsou u organismů podobné velikosti (menší 15 milimetrů), a tím pádem i vysokého relativního poměru povrchu těla ku jeho objemu, poměrně významné (Oswald a kol., 1997).

Ramsay (1935) při svých pokusech na amerických družích švábů (*Periplaneta americana* L.) došel k závěru, že při určité rychlosti proudění vzduchu nejsou kutikulární ztráty tolik významné jako ty zprostředkované trachejemi. Pozdější výzkumy upřesnily, že u některých skupin hmyzu při nízkém proudění vzduchu dochází ke ztrátám až do 10 % z celkového objemu vody v těle (Oswald a kol., 1997).

6.2 Vysychání a zima

Přestože je vysychání, odvozené od slova „sucho“, vnímáno především jako následek vysokých teplot, objevuje se stejně tak jako ve vyšších nadmořských výškách (Lencioni, 2004) i v zeměpisných šířkách vzdálenějších od rovníku. Zde je zapříčiněno zamrznáním vody v zimním období, a tím pádem nedostatkem její volné, v ledu nevázané, formy (Strachan a kol., 2015). Úhyn hmyzu vlivem nízkých teplot může být tedy způsoben nejen vytvořením ledových krystalů narušujících buněčné struktury (Rosypal, 1998), ale taktéž nedostupným vodním prostředím, v němž se za normálních podmínek odehrávají důležité chemické pochody.

Lencioni (2004) již v úvodu svého článku naznačuje, že přestože jsou jeho hlavním tématem strategie, které používá sladkovodní hmyz, aby přežil v chladném prostředí, nelze opomíjet ani další, často vzájemně propojené, limitující faktory, jako jsou vysychání a absence kyslíku. Procesy, s jejichž pomocí organismus těmto hrozbám čelí, totiž podle Lencioniho (2004) vykazují značnou podobnost na fyziologické a biochemické úrovni, obdobně jako například i rezistence vůči pesticidům. Lencioni (2004) své tvrzení o propojenosti několika typů odolností dokládá odkazováním na studie dalších autorů. Jejich konkrétní výčet je dohledatelný v práci, kterou publikoval v roce Sømme (1986). Tito autoři

se domnívají, že hmyz, který dokáže úspěšně čelit nízké relativní vlhkosti, má předpoklady pro následnou snazší adaptaci na chlad (Sømme, 1986). Taktéž Block (1980) při popisu adaptací na nízké teploty zmiňuje i potřebu odolnosti vůči vysychání.

Hayward a kol. (2007) pozorovali zvýšení odolnosti vůči mrazu o 5 °C u pozvolna vysychajících jedinců pakomára *Belgica antartica*.

Lencioni (2004) pak označil jako společný jev všech těchto obranných reakcí produkci a nahromadění takzvaných stresových proteinů (v originále „stress“ nebo „shock proteins“), avšak Hayward a kol. (2007) nedošli k závěru, že by se na vyšší odolnosti vůči vysychání v rámci jejich experimentu měly podobné proteiny podílet.

Vyschnutí organismu může být v případě obrany proti promrznutí (a vytvoření zmiňovaných ledových krystalů) u některých druhů hmyzu dokonce záměrné (Danks, 2000). Pozoruhodnou schopnost zvládat vysoký stupeň podobné dehydratace projevíli pakomáři vyskytující se v dočasných vodách v polárních oblastech, kteří ztratili dokonce více než 90 % vody obsažené v těle (Oswood a kol., 1991 in Lencioni, 2004).

Částečné vyschnutí se projevilo jako bezproblémové i pro larvu (konkrétně její čtvrtý instar) *Diamesa zernyi* nalezenou v severovýchodní Itálii v částečně zamrzlé ledovcové řece, která se v laboratoři po vložení do vody vrátila za třičtvrtě hodiny z dehydratovaného do původního stavu (Lencioni, 2004).

6.3 Vysychání a salinita

Arribas a kol. (2014) přišli ve své práci s teorií, že tolerance vůči salinitě může být výsledkem přizpůsobení původní rezistence vůči vysychání. Tuto teorii podporuje studie Pallarése a kol. (2016), při níž byla předmětem bádání odolnost čtyř příbuzných druhů vodních brouků rodu *Enochrus* z čeledi vodomilovití (Hydrophilidae) měnící se v závislosti na habitatu, ve kterém se vyskytují. Jednalo se jak o stojaté, tak tekoucí vody různé míry salinity (přehled množství rozpuštěných solí v jednotlivých typech vod je v následující tabulce I).

Tab. I: Rozdělení vod dle obsahu solí v nich rozpuštěných (převzato z Hammer, 1986).

Původní anglický název	Český ekvivalent	Obsah rozpuštěných solí
Freshwater	Sladká voda	0 – 0,5 g/l
Subsaline water	Subsalinní voda	0,5 – 3 g/l
Hyposaline water	Hyposalinní voda	3 – 20 g/l
Mesosaline water	Mezosalinní voda	20 – 50 g/l
Hypersaline water	Hypersalinní voda	> 50 g/l

Výsledky prokázaly větší odolnost vůči vysychání u mezo- a hypersalinních druhů, u nichž docházelo k pomalejším ztrátám vody a jež si byly schopny zachovat větší množství tělesné vody než druhy z méně slaných toků (Pallarés a kol., 2016). Druhy sladkovodní se zdají být k vysychání náchylnější. Předpokládáme-li, že druhy testované ve studii Pallarése a kol. (2016) dokáží tolerovat podobnou úroveň dehydratace, pak hmyz žijící ve slaných vodách vykazuje efektivnější mechanismy, pomocí kterých se jeho tělo vypořádává se ztrátou vody, a to jak ve slaném, tak i suchém prostředí.

Jedinci slaných vod se musí podobně jako u vysychání vypořádávat s nutností udržovat rovnováhu vnitřního prostředí organismu (po stránce vyrovnávání osmotických tlaků i zachování dostatečného množství vody) (Bradley, 2009 in Pallarés a kol., 2016). Předpokládá se tedy, jak již bylo zmíněno, že hmyz disponující dobrou úrovní snášenlivosti vyšší salinity bude projevovat i větší rezistenci vůči vysychání (Arribas a kol., 2014).

7 Strategie

Hmyz se snaží měnícím se podmínkám přizpůsobit prostřednictvím různých adaptací. V této kapitole jsou jejich strategie přehledně rozděleny a u některých jsou uvedeni i konkrétní zástupci, či skupiny organismů, kteří zmiňovanou taktiku uplatňují.

7.1 Tolerance versus rezistence

Obecně můžeme rozdělit reakce na nepříznivé podmínky, ať už se jedná o námi sledované riziko vyschnutí, či například nedostatek potravy, přemíru predátorů a podobně, do dvou hlavních kategorií. První z nich, rezistence, je charakterizována snahou o vyhnutí se vyschnutí a o omezení ztrát vody, případně snahou o zvýšení jejího obsahu v těle (Chown a Nicolson, 2004). Druhou skupinu, tolerance, charakterizuje schopnost vyschnutí do takové míry, která je v rovnováze s relativní vzdušnou vlhkostí, jež se může pohybovat v rozmezí od mírně suchého po extrémně suchý vzduch, a následného obnovení normálních funkcí po rehydrataci (Pallarés a kol., 2016). Množina reakcí, které dle tohotoustru rozřazujeme, zahrnuje jak změny chování (behaviorální adaptace), tak úpravy fyziologických mechanismů a odpovědí (Strachan a kol. 2015).

Jak již bylo zmíněno, podobné rozdělení je možné najít u reakcí nejen na sucho, ale i na další nepříznivé vlivy. Lencioni (2004) používá u skupin fyziologických a biochemických adaptací na zimu při jejich dělení pojmy jako „freezing tolerance“ pro druhy tolerující promrznutí a „freezing avoidance“ pro hmyz, jež nepřežije promrznutí tělních tekutin.

Strachan a kol. (2015) pak při obdobném členění jednotlivé strategie navíc přiřazují i k vývojovým fázím, ve kterých se často uplatňují. Dospělého stadia se dle jejich dělení týká snaha o přesun do jiného vhodného habitatu a stádia larvy pak tendence ukrývání se do vrstev, které si zvládly nadále udržet vlhkost (například bahno na dně rybníku).

7.2 Rezistence

7.2.1 Úkryty

Mezi rezistentní strategie patří například využití úkrytů a mikrohabitátů, kde zůstala voda dostupná (Strachan a kol., 2015). Kapacita pro vznik takovýchto úkrytů se odvíjí od lokální geologie dna (stratifikace vrstev a jiné) (Stubbington, 2012). Období sucha jsou nejvíce kritická pro malá mělká vodní tělesa, která mohou zůstat kompletně vysušená po

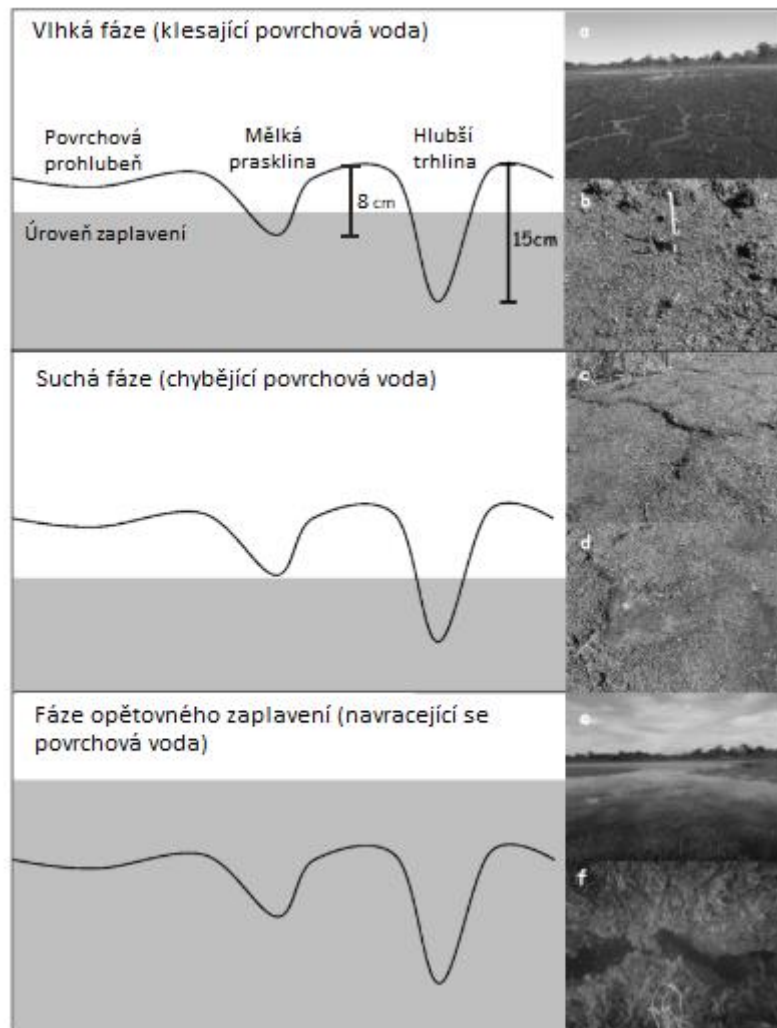
dobu i několika měsíců (Pallarés a kol., 2016). Zde je přítomnost úkrytů pro organismy nemající jinou možnost obrany o to zásadnější.

Podobně, jako Lencioni (2004) vysvětluje, že menší rozměry těla znamenají větší pravděpodobnost nalezení chráněného mikrohabitatu, který často umožňuje úspěšné přečkání zimy, by se dalo uvažovat i o jedincích snažících se uniknout vysokým teplotám na slunci a pokoušejících se najít vlhčí prostředí například v hlubších vrstvách půdy.

Přestože známe i případy ukrytých organismů zároveň setrvávajících v klidovém stádiu, často se snaží volit taktiku vyhledávání skrýše druhu méně odolné a ty, které upřednostňují zachování vnitřních fyziologických procesů před jejich pozastavením (Strachan a kol., 2015). Larvy různých zástupců si vybírají rozličné úkryty. Daborn (1971) či Gooderham a Tsyrlin (2002) uvádí příklady preferencí některých konkrétních druhů. Larvy vážek *Telephlebia* a *Antipodophlebia* by při hledání v přírodě bylo pravděpodobně možné nalézt ve vlhkém listovém opadu. Larvy z čeledi Archipetaliidae a Austropetaliidae si často vybírají své dočasné útočiště na souši, například vlhkou půdu pod kmeny. Kdežto larvy čeledi Petaluridae se radši stále drží vodního prostředí, jelikož nejsou jako předchozí dvě čeledi semiterestrické, ale naopak semiakvatické (Strachan a kol., 2015). Zahrabávají a ukrývají se v račích norách a různých štěrbinách, které jim umožňují přístup k podzemní vodě (Strachan a kol., 2014).

Hlubší trhliny jsou stále dostatečným zdrojem vody i v situacích, kdy mělčí praskliny a povrchové prohlubně dávno vyschly, jak je možno vidět na obr. 2. Strachan a kol. (2014) také doplňuje, že v rámci jejich experimentu byla v hlubokých trhlínách naměřená teplota v průměru zhruba o 10 °C nižší než v mělčích úkrytech. Navíc tato místa zůstávají chladnější

i při opětovném zaplavení. Dále bylo zjištěno, že obsahují-li usazené větší množství organické hmoty, daleko lépe a déle zvládají udržovat potřebnou vlhkost.



Obr. 2: Úrovně zaplavení úkrytů na dně vodního tělesa při různých fázích vodního režimu (originál převzat z Strachan a kol., 2014).

Jako jedny z nejčastěji vyhledávaných útočišť ve sladkých vodách, která nezamrzají a nevysychají, uvádí Lencioni (2004) prameny, hlubší oblasti jezer a hyporeál. Poslední zmiňovaný je pokládán i dalšími autory za jeden z významných úkrytů nejen při horkých létech, ale i proti mrazivým zimám.

V oblastech, kde se vyskytují ledovce, které následně tají, naplňují koryta jimi dříve vytvořená, a dávají tak vzniknout ledovcovým řekám, mohou některé druhy dočasně využít těchto habitatů jako náhrady za vyschlé původní letní habitaty (Lencioni, 2004).

Přestože jsou dokládány mnohé záznamy o druzích úmyslně vyhledávajících konkrétní úkryt (Lytle a kol., 2008; Strachan a kol., 2014), není možné ve všech případech určit, zda jedinci přežili jen díky náhodě, či nikoliv. Mohli se totiž shodou okolností nacházet v daný čas na vhodném místě, jež jim poskytlo ideální útočiště. Nelze však ani vyloučit variantu, že byl únik před suchem naopak výsledkem schopností záměrně vyhledávat vhodné úkryty (Robson a kol., 2013 in Strachan a kol., 2015).

Schovávat se mohou jedinci nejen do substrátu, či jiných vhodných míst, které jim okolní prostředí nabízí. Efektivní skrýší může být i jimi vytvořená struktura jako je kokon, kukla (případně pupárium) (Yoder a kol., 1994 in Danks, 2000), či rosolovitý obal vajíček (Convey, 1992). Goto a kol. (1997) uvádí, že i když v některých případech nemusí být kokon dostatečně efektivní v zamezování průchodu vody, chrání před oděrem a tím snížením voděodolnosti kutikuly.

7.2.2 Klidová stádia

Dá se předpokládat, že obdobně po vzoru hrotnatek (Altermatt a kol., 2009) může zvyšující se nepředvídatelnost režimů vodních nádrží a toků poskytovat značnou výhodu druhům, které nepříznivé podmínky přečkávají v klidových stádiích (dormanci). Po jejich ukončení mohou tyto druhy často jako první využít potenciál habitatu bez výraznější kompetice, jelikož velká část původních kompetitorů vyhyne v důsledku neúčinné, či chybějící strategie přežívání vyschnutí. Kromě dostupných zdrojů potravy tím mohou současně získat i výhodu při jeho rekolonizaci. Je ovšem potřeba brát v úvahu rozdílnou délku životních cyklů, která se někdy mezi druhy liší díky působení různých teplot. Nejvýhodnější jsou kratší cykly, při nichž je větší pravděpodobnost, že jsou jedinci v určitém kritickém období ve fázi umožňující sucho přežít. Naproti tomu u hmyzu s delším vývojem se jeho další osud odvíjí od stádia, v němž je suchem zasažen (Strachan a kol., 2015).

Řešení zhoršených podmínek dormancí však nelze chápat jen jako jediný předem daný scénář, jak se každý jedinec vystavený disturbanci zachová. Jedná se spíše o zastřešující název pro skupinu jednotlivých reakcí a fyziologických stavů, které se mohou lišit v závislosti na druhu, stádiu, či kontextu prostředí, ve kterém se jedinec pohybuje (Cáceres, 1997 in Strachan a kol., 2015). Dále je třeba si uvědomit, že klidové stádium (s výjimkou anhydrobiózy) není úplným pozastavením vnitřních procesů probíhajících v organismu.

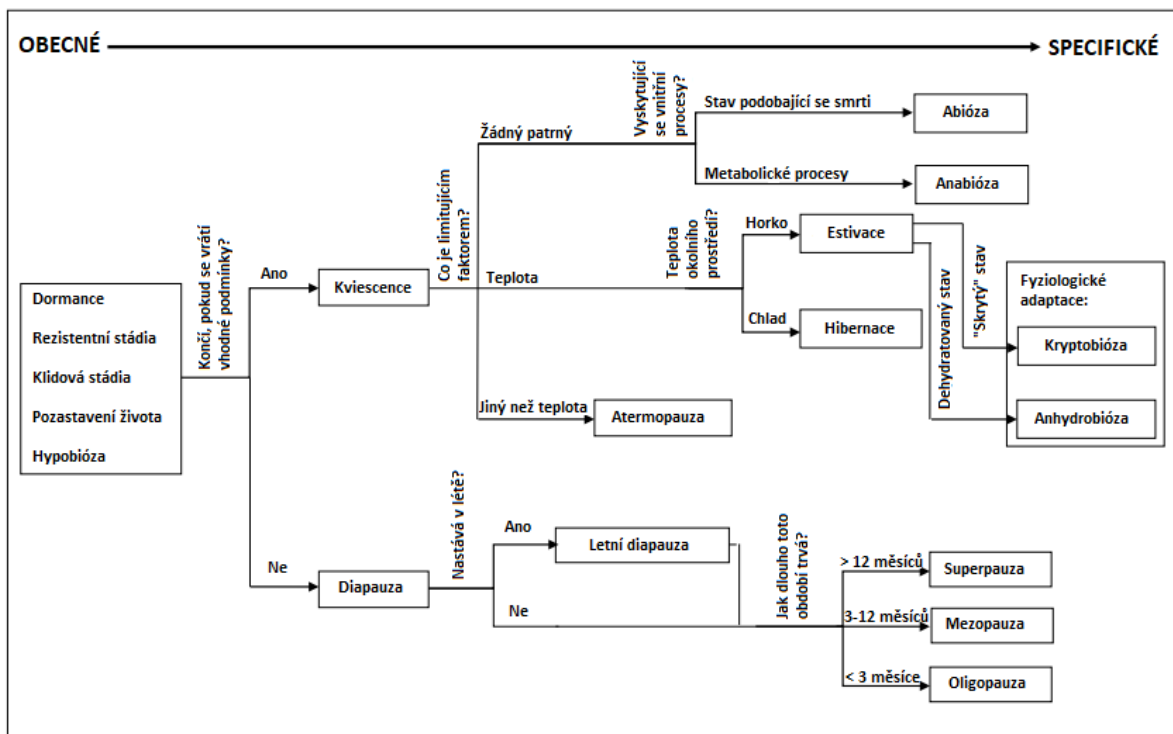
A také, že pro fungování obranných mechanismů podporujících odolnost vůči vyschnutí je potřeba dodávání energie. Z čehož vyplývá, že i v dormantních jedincích stále funguje metabolismus (Danks, 2000).

Hmyz v klidovém stádiu nelétá, nepáří se, nepřijímá potravu a často ani nevylučuje látky exkrecí. Snaží se proto o udržení určité bilance vody v těle způsoby, které se do jisté míry liší od těch již zmiňovaných, jež probíhají u aktivních jedinců. Pro připomenutí jsou jimi například redukování obsahu vody v těle, tolerance její nízké hladiny, úprava propustnosti kutikuly, či zisk vody z vodní páry (blíže jsou tyto faktory sloužící k hospodaření s vodou probírány v kapitole 5).

Ztráta vody u dormantních jedinců je dokonce mnohdy preferována a následně kompenzována vyšším obsahem lipidů, které pak dále slouží při metabolických dějích. Avšak ne všechna voda je při vysychání obětována. Existuje i takzvaná osmoticky neaktivní voda, někdy označovaná jako vázaná, která je součástí buněčných struktur, a je tedy pro obdobné děje obtížně dostupná (Danks, 2000).

Strachan a kol. (2015) vyzdvihují důležitost užívání správných termínů pro označování podobných jevů souvisejících s dormancí. Jejich vhodné použití má totiž velkou výpovědní hodnotu o účastnících se fyziologických mechanismech. Upozorňují také na častou chybu, kdy autoři místo termínu „dormance“ požívají nesprávně pojem „diapauza“. Upravený přehled používaných termínů je uveden v následující tabulce II. V originální verzi výčet obsahoval i jiné než hmyzí taxony, ale vzhledem k zaměření této práce jsou zde nahrazeny pouze slovem „jiné“. Dále původní verze obsahovala i četnost pojmů použitých v pracích dohledatelných na Web of science k datu 6. 11. 2012. Tato data vypovídala o častějším používání obecnějších pojmů než těch specifických (Strachan a kol., 2015). Pro naše účely byla však irelevantní, proto nebyla do tabulky zanesena. Taktéž byla vynechána strategie „cyclomorphosis“, která se u hmyzu nevyskytuje.

Zmiňování kolektiv autorů navíc také vytvořil klíč, který má sloužit k usnadnění práce při identifikaci některých jevů vyskytujících se v tabulce I a jejich správné pojmenování (přeložený do češtiny je přiložen jako obr. 3). Přestože byla původní verze určena pro všechny vodní bezobratlé, je stejně tak dobře použitelná i pro hmyz samotný.



Obr. 3: Klíč k určování odlišných forem klidových stádií a použití správné terminologie (originál převzat z Strachan a kol., 2015).

Tab. II: Terminologie a definice pro různá klidová stádia vznikající jako rekce na vysychající habitat přiřazená pro konkrétní skupiny hmyzu (originál převzat z Strachan a kol., 2015).

Termín	Původní anglický název	Překlad citovaného významu	Definice podle Strachana a kol. (2015)	Taxony využívající tuto strategii
Klidová stádia	Resting stages		Obecný souhrnný termín pro různé typy dormance a diapauzy; vhodné pro použití, pokud nejsou známy konkrétnější procesy	
Rezistentní stádia	Resistant stages		Obecný souhrnný termín pro různé typy dormance a diapauzy; vhodné pro použití, pokud nejsou známy konkrétnější procesy	
Pozastavení života	Suspension of life		Obecný souhrnný termín pro různé typy dormance a diapauzy; vhodné pro použití, pokud nejsou známy konkrétnější procesy	
Dormance	Dormancy	Je pozastavení životních funkcí v organismu po určité, někdy velmi dlouhou, dobu za účelem překonání nepříznivých podmínek prostředí; s dlouhodobým zastavením vývoje, růstu a rozmnožování. U hmyzu se může vyskytovat v embryonálním, nedospělém nebo dospělém stádiu	Zpomalení metabolismu za účelem překonání nepříznivých podmínek	
Hypobióza	Hypobiosis	Dormance	Jiný výraz pro dormanci	
Diapauza	Diapause	Je typ dormance; je určena prediktivními mechanismy kombinující signály z okolního prostředí a biologickými hodinami, je řízená hormony a vyvolaná jak signály, tak vitálními faktory (například larvy motýlic nebo vajíčka uložená v ephippiu). Vývoj nepokračuje, ani poté co začnou být podmínky opět příznivé, dokud nedojde k přerušení diapauzy. Považuje se za jev přízřivý a zvyšuje pravděpodobnost přežití během nepříznivých podmínek prostředí.	Zpomalení metabolismu na základě sezónních impulzů a biologických hodin, řízené hormony, kdy k obnovení metabolismu nedochází po obnovení příznivých podmínek, ale až s koncem diapauzy	Chironomidae, Diptera, Culicidae, Ephemeroptera, Odonata, Plecoptera, Trichoptera, jiné
Kviescence	Quiescence	Kviescence je okamžitá odpověď na limitující faktory, kdy metabolismus a vývoj opět pokračují, jakmile to okolní podmínky dovolí	Období zpomaleného metabolismu za účelem přežití doby působení limitujících faktorů, kdy k obnovení metabolismu dochází, jakmile jsou podmínky opět příznivé	Plecoptera, Trichoptera, jiné

Tab. II (pokračování): Terminologie a definice pro různá klidová stádia vznikající jako rekce na vysychající habitat přiřazená pro konkrétní skupiny hmyzu (originál převzat z Strachan a kol., 2015).

Termín	Původní anglický název	Překlad citovaného významu	Definice podle Strachana a kol. (2015)	Taxony využívající tuto strategii
Estivace	Aestivation	Je fyzický stav, během něhož je organismus metabolicky neaktivní nebo fyzicky nečinný probíhající během léta nebo období přetrvávajících vysokých teplot v temperátních oblastech nebo během období sucha v tropických oblastech	Doba zpomaleného metabolismu obvykle během léta za účelem přežití horkého a suchého období	Odonata, Trichoptera, jiné
Hibernace	Hibernation	Zimní dormance, období pozastaveného vývoje organismu, které nastává během sezónních nízkých teplot	Doba zpomaleného metabolismu obvykle během zimy za účelem přežití chladného období	Trichoptera, jiné
Atermopauza	Athermopause	Je fyziologický stav nebo projev dormance, která je ovlivněná jedním nebo více faktory, které nejsou termálního charakteru	Období zpomaleného metabolismu ovlivněné faktory, které nejsou termálního charakteru (například nedostatek potravy)	
Letní diapauza	Summer diapause	Může být aktivována povinně či dobrovolně takovými sezónními podněty, jako je délka dne a teplota, liší se od zimní diapauzy odlišností fyziologických procesů	Diapauza nastávající v letních měsících, která je aktivována podněty jako například délka dne a teplota	
Abióza	Abiosis	Je pozastavení života, způsob žití, vitality		
Anabióza	Anabiosis	Stav zdánlivé smrti, nebo zpomalení životních funkcí, kdy produktivní metabolický proces prostřednictvím biochemických reakcí uvnitř těla zvířete vytváří bílkoviny, tuky a sacharidy z potravy		
Superpauza	Superpause	Je diapauza po dobu víc jak jednoho roku	Diapauza trvající déle než rok	
Mezopauza	Mesopause	Je diapauza po dobu mezi 3 a 12 měsíci	Diapauza trvající 3-12 měsíců	
Oligopauza	Oligopause	Je diapauza po dobu méně jak 3 měsíce	Diapauza trvající méně než 3 měsíce	
Kryptobióza	Cryptobiosis	Je skrytý život pokračující při nízké metabolické úrovni, bez viditelných známek aktivity (například Collembola)	Fyziologická adaptace, při které se zvířata maskují a také období snížených metabolických funkcí	
Anhydrobióza	Anhydrobiosis	Je zachování života při absenci vody vyvolané nízkou vlhkostí nebo vysycháním	Fyziologická adaptace umožňující dehydrataci, poté rehydrataci a přežití těchto procesů	Trichoptera, jiné

Takzvanými sezónními impulsy navozující stav diapauzy, zmíněnými v tabulce I, může být jak vysychání, tak i mrznutí. Taktéž může nastat i bez přítomnosti jakékoliv disturbance jako součást životního cyklu (Strachan a kol., 2015).

Tabulka III přináší podobné údaje jako tabulka I, avšak s doplněním o strategie, jakými jsou rozdělení kohorty a ukrývání se v račích norách, či přemístění díky létajícímu dospělci. Slouží především k lepší přehlednosti, zajímáme-li se o jednu konkrétní skupinu a její možné odpovědi na vysychání. V původní tabulce byly navíc zmíněny i kategorie „anhydrobióza“ a „hibernace“, jež byly zastoupeny pouze skupinou Trichoptera.

Tab. III: Přehled skupin a jimi uplatňované strategie (originál převzat z Strachan a kol., 2015).

Skupina	Estivace	Diapauza	Kviescence	Rozdělení kohort	Zrychlený růst	Nora	Létající dospělec
Coleoptera						X	
Chironomidae		X					X
Diptera		X	X				X
Culicidae		X					
Ephemeroptera		X		X			X
Hemiptera							X
Odonata	X	X	X	X	X		X
Plecoptera		X	X				X
Trichoptera	X	X	X	X		X	X

Tabulka IV je doplňkem k předešlé tabulce. V prvních dvou sloupcích znázorňuje, která životní stádia (mimo dospělce) jsou schopna dormance. Následně doplňuje výčet možných úkrytů, přestože tento seznam není zdaleka vyčerpávající, případně možnost obývání trvalých vod. V posledním sloupci je u některých skupin možno nalézt údaj o době, po kterou dokáží jedinci setrvat v klidovém stádiu. Dodatečně byl z originální verze vyřazen sloupec, pojmenovaný v angličtině jako „fragment“, který označoval možnost rozmnožování dělením. A následně dva typy úkrytů, které hmyz nevyužívá. Ignorována je pro nedostatek zástupců i kategorie „dospělec“.

Tab. IV: Doplnující informace o jednotlivých skupinách z tabulky II (originál převzat z Strachan a kol., 2015).

Skupina	Vajíčko	Larva/ Juvenil	Kukla	Vlhké dno	Vlhká listová opadanka	Hedvábí/ sliz/ kokony	Trvalá vodní tělesa	Doba přežití v dormantním stádiu
Coleoptera				X	X		X	
Chironomidae	X	X				X		17 let
Diptera	X	X	X					6–8 měsíců
Culicidae	X				X			
Ephemeroptera	X			X			X	
Hemiptera							X	
Odonata	X	X			X		X	
Plecoptera	X	X					X	
Trichoptera	X		X	X				4 měsíce

7.2.2.1 *Estivace*

Ačkoliv není estivace u hmyzu tak běžná jako u korýšů, jsou zaznamenány případy vážek (Chester a Robson, 2011) a chrostíků (Williams, 1996), kteří si tuto strategii osvojili. Čeleď Leptoceridae uzavírá vchod do své schránky hedvábím (Wiggins, 2004 in Wickson a kol., 2012), larvy vážek čeledi Telephlebiidae se zase zahrabávají pod kameny na dně koryt různých toků. Není však dostatečně prozkoumáno, jak se energie vložená do této obranné strategie projevuje na jejich fitness a zvládají-li vstoupit a vystoupit z tohoto stavu opakovaně, případně za jakou cenu (Strachan a kol., 2015).

Schopnost hmyzu aplikovat tuto strategii je v určitém ohledu omezená. V důsledku silných ojedinělých dešťů, které na chvíli naplní vyschlá koryta a dna nádrží, ale nezabrání jejich následnému opětovnému vyschnutí před dokončením životního cyklu zasažených jedinců, dochází k opakovanému budování nových úkrytů. Náklady na vybudování těchto ochranných struktur (schránek, nor) jsou proto často několikanásobné. Jak se ukázalo u experimentu s chrostíky, nejsou dokonce při vyšší míře vyschnutí habitatu mnohdy ani využitelné (Wickson a kol., 2012).

7.2.2.2 *Diapauza*

Výše zmiňovaná čeleď chrostíků Leptoceridae má stejně jako čeleď Limnephilidae vajíčka schopná diapauzy (Wiggins, 1973 in Strachan a kol., 2015). U jiných chrostíků, konkrétně čeledí Glossosomatidae (Anderson a Bourne, 1974 in Strachan a kol., 2015), Sericostomatidae (Elliott, 1969 in Strachan a kol., 2015) a Calamoceratidae (Anderson

a Cummins, 1979 in Strachan a kol., 2015) vstupují do diapauzy larvální stádia (Colburn, 1984 in Strachan a kol., 2015).

I Brittain (1990) hovoří o diapauze nymf jako o jedné ze strategií, jak lépe odolávat změnám okolních podmínek, díky níž mohou svůj další vývoj odložit a pokračovat v něm po obnovení příznivějších podmínek. Jak zmiňují Hanski (1988) a Danks (2001), je nejen pokračování ve vývoji, ale také uskutečnění reprodukce ve vhodnější dobu, výhodou, kterou diapauza umožňuje (Lencioni, 2004).

Jsou však známy i případy, kdy k ukončení diapauzy může dojít již před zmírněním nepříznivých vlivů. Konkrétně v případě, kdy dojde k vyčerpání zásob organismu a k takové míře ztráty vody, že by organismus již déle v diapauze pokračovat nezvládl (Danks, 1994).

7.2.3 Odolnost vajíček

Další formou odolnosti jsou rezistentní formy vajíček. Jsou typické pro mnoho dvoukřídlech (Diptera) a některé brouky (Coleoptera) (Strachan a kol., 2015). Například Adams (1983) zaznamenal vajíčka pakomára *Polypedilum vanderplanki* (čeleď Chironomidae), která dokázala díky své rezistenci přežít 17 let trvající vyschnutí (Rebecchi a kol., 2007).

Svým způsobem oddálené líhnutí projevují vajíčka muchničků (Simuliidae) a komárů (Culicidae). Jak Hawley (1988) zjistil, aktivují se až po opětovném výskytu vody (Alto a Juliano, 2001). Podobnou taktiku opožděného líhnutí jakožto formy dormance volí i některé čeledi pošvatek (Perlidae, Perlodidae, Pteronarcyidae) (Marten a Zwick, 1989). Dle názoru Strachana a kol. (2015) není však dostatečně probádán vztah mezi spouštěcí líhnutí a pozměněným vodním režimem.

U některých zástupců, jako je komár tropický (*Aedes Aegypti*) a komár tygrovaný (*Aedes albopictus*), se odolnost vajíček objevuje až se zpožděním, přibližně po jednom až dvou dnech od jejich naklazení (Christophers, 1960).

Samotné místo pro naklazení vajíček, ať již jsou rezistentní, či nikoliv, je také důležitým faktorem pro budoucí přežívání druhu. Některé druhy začaly umisťovat svá vajíčka na souš, aby předešly takzvanému falešnému startu (z anglického „false start“) způsobeného deštěm, který předčasně obnovuje aktivitu vajíček a vystavuje je tak zbytečně riziku

následného vyschnutí (Wissinger a kol., 2003). Zajímavou skrýš si našly motýlice, které vajíčka umísťují dovnitř stvolů mokřadních rostlin a ta zde během kviescence čekají na opětovné zaplavení vyschlých mokřadů (Silsby, 2001 in Strachan a kol., 2015).

7.2.4 Zrychlený růst

Jakmile se hmyz vylíhne, snaží se o dokončení vodních fází životního cyklu ještě před vyschnutím povrchové vody (Strachan a kol., 2015). Strachan a kol. (2015) však dodávají, že míra přizpůsobivosti rychlosti růstu a cena takového urychlení na úkor fitness, není, kromě některých vážek, dobře prostudována. Komáři využívají malých dočasných nádrží, aby se rozmnožili, rychle dokončili jejich životní cyklus a stali se letuschopnými dospělci (Strachan a kol., 2015). Také vážky se v důsledku sucha vyvíjejí rychleji (Murdoch, 1971 in Strachan a kol., 2015), avšak následkem zmenšení výsledné velikosti těla v posledním instaru může být negativně ovlivněna plodnost samic (Rowe a Ludwig, 1991).

Aby i při dostupnosti vody některé druhy neriskovaly špatné načasování dalších fází životního cyklu, řídí se podle délky fotoperiody, která je pro různá roční období typická. Například při dlouhých fotoperiodách prodělá poslední instar nymfy vážky rodu *Anax* během pár dní metamorfózu. Pakliže ale není fotoperioda dostatečně dlouhá, vstoupí larva do mesopauzy (definice viz tabulka I), v níž setrvá minimálně dalších 105 dní (Corbet, 1956).

7.2.5 Let

Příkladem behaviorálního způsobu, označovaným v angličtině jako „desiccation-avoidance“ nebo také „drought-avoidance“, díky němuž se hmyz snaží vypořádat s nadměrným suchem, je migrace pomocí létajících dospělců (Strachan a kol., 2015).

Let je skvělý prostředek rekolonizace, a proto na něj spoléhají jak vodní brouci (Coleoptera), tak i vodní polokřídílí (Hemiptera). Jedinec se může přesouvat buď v rámci jedné vodní nádrže, pakliže je členitá, nebo mezi jinými, jsou-li nějaké v dosahu (Larned a kol., 2010; Datry a kol., 2016).

Na disperzi pomocí letu spoléhají i jepice (Ephemeroptera), které tuto strategii spolu s následnou rekolonizací dočasných vod upřednostňují před snahou o překonání sucha pomocí rezistentních vajíček (viz například Robson a kol., 2011). Také ji hojně využívají pošvatky (Plecoptera), kdy například ty rodu *Ironquia sp.* (Limnephiloidea) migrují krátce

před vyschnutím habitatu. Podobně je tomu i u larev *Ironquia plattenis* migrujících v jejich pátém instaru, které následně, před jejich konečným zakuklením, přečkávají pět měsíců ve stavu estivace (Strachan a kol., 2015).

Větší pravděpodobnost zdárné disperze do nového vhodného habitatu mají druhy s delšími křídly, které jsou pak i viditelně úspěšnější a v přírodě více zastoupené. Druhy s kratšími křídly nejsou tak dobrými letci, a patří mezi ně tudíž druhy vzácnější (Malmqvist, 2000).

Přes nespočet výhod výše jmenované strategie existují i její limity. Létající hmyz může mít ztížený pohyb při nedostatku dostupné vegetace v okolní krajině (Collier a Smith, 2000 in Strachan a kol., 2015) a jeho doletová vzdálenost, a tím i možnost nalezení vhodného habitatu, může být omezena délkou jeho života ve fázi dospělce (Strachan a kol., 2015). Přestože je disperze jedním z hlavních strategií vodního hmyzu, některé studie vypovídají o chabých disperzních schopnostech této skupiny (Hughes a kol., 2013 in Strachan a kol., 2015). Strachan a kol. (2015) i přesto považují let, podobně jako urychlený růst larev, za jeden z neúspěšnějších způsobů ochrany hmyzu před vyschnutím.

Známy jsou taktéž druhy, které naopak místo přeletu na jiné místo volí setrvání na tom stávajícím. Dospělci vodních brouků dýchající vzdušný kyslík jsou lépe přizpůsobeni přežití nedostatku kyslíku rozpuštěného ve vodě (Anderson, 1976). Dravé druhy navíc této skutečnosti využívají ve svůj prospěch tak, že zůstávají ve vysychajících nádržích, tůňkách a kalužích, kde se živí uvízlými organismy (Strachan a kol., 2015).

Jiným způsobem, jakým se dá uniknout z nevyhovujícího prostředí, je kromě letu i drift. Ten může být pasivní, a tedy částečně náhodný, při němž jsou jedinci unášeni po proudu, či aktivní umožňující migraci do hlavních toků s dostupnějšími zdroji vody (Robson a kol., 2011).

7.2.6 Další méně časté strategie

7.2.6.1 *Polyplodie*

Výše zmiňované strategie jsou již určitou dobu pod drobnohledem mnoha vědců, v přírodě se však objevují i další, mnohdy ne tak časté, adaptace. Například Downes (1965) přichází s výhodami plynoucími z polyplodie, u níž se na první pohled nemusí zdát, že by

mohla souviset s obranou vůči vysychání. Umožňuje organismu zachování výhodného genotypu, a tedy potencionálně i fenotypu, který je sice za krátkodobých nepříznivých podmínek možná nevýhodný, ale mimo ně je v daném prostředí vhodnou adaptací (Downes, 1965). Jako příklad bychom mohli uvést hypotetického pakomára, který přežil nečekané ochlazení, jež je pro jeho habitat nepřírozené. Došlo u něj tedy nejspíš k náhodné změně genotypu, který mu umožnil v nově vzniklých chladných podmínkách přežít. Mohlo se tak stát za cenu toho, že současně ztratil adaptaci na naopak vysoké teploty, které se v jeho habitatu objevují běžně. Pakliže by byl ale tento jedinec polyploidní, zvýšil by šanci na uchování si i onoho genotypu (a fenotypu), který mu umožňuje přežití za běžných podmínek (vysokých teplot) a jenž je pro něj dlouhodobě evolučně výhodnější. Přestože je zde použit příklad, v němž byly za nečekaný limitující faktor považovány nízké teploty, dá se předpokládat, že podobný princip lze uplatnit i opačně při náhodných výrazných otepleních.

7.2.6.2 *Redukce stádia*

Brittain (1990) se zmiňuje i o další netradiční adaptaci, o redukci, či dokonce eliminaci jednoho vývojového stadia. Ta se vyvinula u některých zástupců hmyzu, kteří žijí především ve vodním prostředí a jsou vystaveni extrémním podmínkám. Často je tato restrikce zaměřena na fázi dospělce, který je relativně křehký a více náchylný k vysychání. Navíc jej může snadněji zasáhnout nedobrovolná disperze větrem, jež by mohla v určitých případech výrazně znesnadnit další rozmnožování (Lencioni, 2004).

Pro hmyz, který po určitou dobu žije ve vodním prostředí a následně se jako dospělý přesouvá na souš, je obtížnější než pro hmyz striktně vodní, případně suchozemský, čelit rozdílným neblahým vlivům. Ty jsou totiž v některých případech pro jedno, či druhé prostředí značně specifické (Brittain, 1990). Tento fakt tudíž může v některých případech přispět k uplatnění popisované strategie. Zástupci podobných úprav mohou být řády Ephemeroptera a Plecoptera (Brittain, 1990).

7.2.6.3 *Rozdělení kohorty*

Rozdělení kohorty (v angličtině „cohort splitting“) je jev, kdy se jedna generace díky odlišné době, po kterou jedinci (nejčastěji vajíčka) setrvávají ve stádiu diapauzy, rozdělí na vícero „podskupin“ (Robson a kol., 2011). Jak Strachan a kol. (2015) podotýkají, k rozdělení může dojít nejen v důsledku různých disturbancí, jako je sucho, ale i bez ovlivnění

nepříznivými podmínkami. Dodávají taktéž, že jej lze nejspíše nalézt u mnoha skupin bezobratlých, ale je těžké ho u nich odhalit, pokud se na něj dotyčný nezaměří přímo (Strachan a kol., 2015).

V některých případech může rozdělení populace a odlišné načasování líhnutí vajíček zabránit lokálnímu vymření druhu. Extinkci může způsobit nedostatečně dlouhá doba hydroperiody, která časně vylíhnutým jedincům neposkytuje potřebný prostor pro transformaci v odolnější stádium (Strachan a kol., 2015).

7.2.6.4 Shlukování

V mnoha výzkumech bylo prokázáno, že organismy sdružující se ve větší skupiny, ztrácí vodu pomaleji, ať už jsou aktivní, či se nachází v klidovém stádiu (Danks, 2000).

7.3 Tolerance

Jak Hadley (1994) uvádí, většina hmyzu toleruje maximální dehydrataci na úrovni 20–30 % celkového obsahu vody v těle (Pallarés a kol., 2016), přičemž snášenlivost ztrát se odvíjí od jejího počátečního obsahu v organismu (Danks, 2000).

Pozoruhodnou schopnost přežívání vysoké míry působícího vysychání je možné zaznamenat u některých druhů brouků žijících v extrémních podmínkách pouští a polopouští (Pallarés a kol., 2016). Skoro zanedbatelné ztráty vody, kolem 0,3 % denně, a schopnost přežít bez jídla a vody až tři měsíce, to jsou vlastnosti, kterými disponuje terestrický brouk *Mezium affine* (Benoit a kol., 2005 in Pallarés a kol., 2016).

Poměrně překvapivých čísel týkajících se maximální ztráty vody, kterou dokáže jedinec tolerovat, paradoxně dosahuje zcela vodní brouk z čeledi plavčíkovitých (Halipilidae) *Pelodytes muticus*, který je schopen ztráty až 89 % obsahu vody v těle (Arlian a Staiger, 1979 in Pallarés a kol., 2016).

7.4 Kombinace strategií

Organismus není takřka nikdy limitován jen jedním izolovaným faktorem, který by navíc ani neprojevoval žádnou dynamiku, co se délky působení či intenzity týče. Vzhledem k tomuto faktu a obecné složitosti života na Zemi, tudíž i hmyzího organismu, si většina druhů osvojila kombinaci různých strategií, které jim pomáhají lépe na nepříznivé

a nepředvídatelné podmínky reagovat. I ony se liší mezi vodními a terestrickými druhy (Irons a kol., 1993 in Lencioni, 2004).

Rozdílné odpovědi na ztížené podmínky může jedinec vykazovat i v průběhu životního cyklu, kdy se snaha o překonání sucha dospělci bude lišit od strategie uplatňované larvami téhož druhu a populace (Robson a kol., 2011).

Dále se výběr osvojených strategií odlišuje i mezi jednotlivými druhy v závislosti na tom, jakou část života tvoří vodní stádia a jak dlouho žijí na souši (Lencioni, 2004). Rozdíly tak budou patrné například mezi řádem jepic (Ephemeroptera), které za běžných podmínek většinu života stráví jako larvy vázané na vodu a jen malou část zaujímá přežívání, a především rozmnožování se, na souši (Brittain, 1990), a řádem chrostíků (Trichoptera).

Strachan a kol. (2015) poukazují i na rozdílné reakce mezi populacemi stejného druhu, které reagují různě právě v důsledku odlišné preference výsledné převládající strategie, či specifické kombinace několika z nich.

Příkladem uplatnění kombinace může být chrostík *Smicrophylax australis*. Vylíhnutý na přelomu podzimu a zimy se po urychleném jarním růstu objevil jako dospělec v teplém mělkém nevysychajícím toku koncem léta. Oproti tomu larvální vývoj v nedalekých hlubších a chladnějších vodách probíhal mnohem pomaleji a v jeho důsledku nestihly larvy vylíhly na přelomu podzimu a zimy dokončit vývoj již následující léto. Proto se jejich dospělá stádia objevila až následující rok na přelomu jara a začínajícího léta (Strachan a kol., 2015).

Daný příklad kromě změn rychlosti růstu popisuje zároveň i rozdělení kohorty. Z jedné původní populace vznikly v důsledku obývání blízkých stanovišť, na které však působily odlišné okolní podmínky, dvě nové s rozdílnými dobami dokončení životních cyklů a různým načasováním přeměny v dospělé. Rozdíly mezi populacemi mohly být zapříčiněny teplotou jednotlivých toků, kdy teplejší voda nejspíš usnadnila rychlejší růst larev. Také je možné, že byla v kombinaci s mělkým prostředím toku spouštěčem pro urychlený růst organismu jakožto obranné reakce před jeho potencionálním vyschnutím, na něž nejsou tyto larvy jinak připravené (Strachan a kol., 2015).

Dalšími příklady organismů kombinujících vícero strategií jsou vážky (Odonata) a chrostíci (Trichoptera). Prvně zmiňovaní disponují vajíčky schopnými diapauzy, navíc

umístěnými do rosolovitého obalu zabraňujícího vysychání, dále pak poměrně odolnými nymfami, a nakonec i dospělci, kteří plní funkci rekolonizátorů. U chrostíků je situace obdobná, akorát se s tím rozdílem, že si v určité fázi vytváří terestrickou kuklu. Obě zmiňované skupiny se navíc snaží získat výhodu urychlením růstu, či zavrtáním se hluboko do vlhkého substrátu (Strachan a kol., 2015).

Zdá se, že jsou dostupné jen omezené informace o tom, do jaké míry jsou adaptace přizpůsobivé i za prodloužených či častěji se vyskytujících suchých období a zda i poté nadále dostačují jako obrana vůči vysychání. Není ani jasné, jak snadné je přejít z jedné adaptace na druhou, pokud hmyz ovládá jejich kombinaci, případně nakolik má k dalším strategiím zděděné predispozice (Strachan a kol., 2015).

V důsledku všech skutečností zmíněných v této kapitole je proto často obtížné stanovit podíl vlivu jednotlivých faktorů na přežívání jedince (Rajpurohit a kol., 2016). Strachan a kol. (2015) také upozorňují, že strategie jako například přelet na vhodnější stanoviště, či urychlený růst, případně umožnění rozmnožování v časnějších fázích vývoje (oba posledně zmiňované jevy vedou ke zrychlení reprodukce), mohou být vyvolané i jinými podněty než jen vysycháním, tudíž může být následné přežití z části výsledkem shody okolností.

8 Metody používané ve výzkumech

Pro experimenty s vysychajícími jedinci je zásadní navození patřičné vlhkosti vzduchu. Ve většině případů se dané procento relativní vzdušné vlhkosti udržuje uvnitř uzavřené nádoby, boxu, případně komory (v mnohých anglických zdrojích je vše často obecně označováno jako „chamber“). Vlhkost by měla být po celou dobu víceméně konstantní. Nelze však očekávat, že se bude držet na úrovni přesně daného procenta. Je tudíž vhodné její udržování v rámci tolerovatelného rozmezí vlhkosti. Její úroveň je měřena pomocí vlhkoměru a stejně tak jako ona, je udržována i stálá teplota uvnitř boxu. Vnitřní teplota může odpovídat té běžné, okolní, případně je přizpůsobena podmínkám, v nichž se zkoumaný druh přirozeně vyskytuje. Udržování konkrétních podmínek je důležité pro možnost reprodukovatelnosti pokusů (Young, 1967).

K dosažení potřebné relativní vlhkosti se v laboratořích využívá mnoha různých chemických sloučenin. Princip vytváření určité relativní vzdušné vlhkosti spočívá v tom, že u jakéhokoliv vodného roztoku dochází (v případě netěkavých látek) při stanovené teplotě k rovnovážnému stavu mezi vodní fází a vodní párou (Young, 1967). Volba konkrétní látky se odvíjí od povahy testovaného vzorku. Zda se jedná kupříkladu o kov a chceme se vyvarovat jeho rezivění, nebo jsou předmětem zkoumání živé organismy, a tudíž musíme brát v potaz, zda pro ně není některá z látek toxická. Dalším kritériem při výběru chemikálií je i jejich stabilita v závislosti na teplotě a jaké konkrétní vlhkosti jsou za daných podmínek vůbec schopné vytvořit. Inspirovat se lze v přehledných tabulkách Winstona a Batese (1960), Younga (1967), Greenspana (1977) či Wexlera a Hasegawa (1954).

Může se jednat o nasycené, či nenasycené roztoky solí, zředěnou kyselinu sírovou a jiné. Avšak s ohledem na nízké náklady a jednoduchost jejich výroby a používání volí autoři nejčastěji nasycené roztoky solí (Young, 1967). Podobně i Young (1967) upřednostňuje použití solných roztoků před látkami, jako je H_2SO_4 či KOH , u nichž vnímá jako značnou nevýhodu tendenci ke změně úrovně vlhkosti v důsledku uvolnění, či pohlcení vody testovaným jedincem. U nasycených solných roztoků oceňuje jejich stálost za kolísavých teplot a možnost jejich dalšího použití při nutnosti opakování, či prodloužení pokusu (Young, 1967). Například Hayward a kol. (2007) při zkoumání antarktických larev pakomárů použili, s ohledem na udržovanou teplotu 4 °C, vodný roztok $NaCl$ ve dvou různých koncentracích,

jehož prostřednictvím dosáhli 75% a 98,2% vlhkosti. Výhodu NaCl je, že je jednou z oněch látek stálých i při změně teplot (Winston a Bates, 1960).

Winston a Bates (1960) doporučují následující opatření při vytváření požadovaných vlhkostí: u nádob majících objem nad jeden litr je třeba zajistit pohyb vzduchu uvnitř a dále je vhodné umožnit roztoku umístěnému uvnitř nádoby, aby zaujímal co největší část její plochy. I Rockland (1960) považuje mísení vzduchu za vhodný způsob, jak podpořit rychlejší vytvoření rovnováhy a dosažení požadované vlhkosti. Upozorňuje však, že neustálé mísení způsobuje mírný nárůst teploty, proto je vhodnější přerušovaná cirkulace vzduchu. Wexler a Hasegawa (1954) dodávají, že materiál nádoby by neměl pohlcovat vlhkost a samotná nádoba by měla dobře těsnit.

Jak již bylo zmíněno, v některých případech je třeba, aby použitá látka nezpůsobila svou přítomností předčasný úhyn jedinců. Hayward a kol. (2007) při svém pokusu s larvami zabránili jejich kontaktu s látkou tím, že je umístili na prodyšnou gázu, jež zavěsili nad roztok.

Jedinci ve většině pokusů nejsou krmeni a ti uhynulí jsou v dostatečných intervalech odstraňováni, aby se předešlo kanibalismu u některých dravých druhů, jako tomu může být například u bruslařek (Janda, 2014).

Vyhodnocování přeživších vyžaduje znalost projevů úhynu u zkoumaných organismů. Někdy se může jednat o rozkládající se měkké tkáně u bezobratlých nemajících pevnější struktury na svém povrchu (Loskotová, 2015), nebo může být jejich smrt stanovena například na základě specifické pozice končetin a strnulosti těla (Ditrich, ústní sdělení). Někteří autoři také množství přeživších určují pozorováním výskytu známek života následujících po rehydrataci testovaných jedinců (Hayward a kol., 2007).

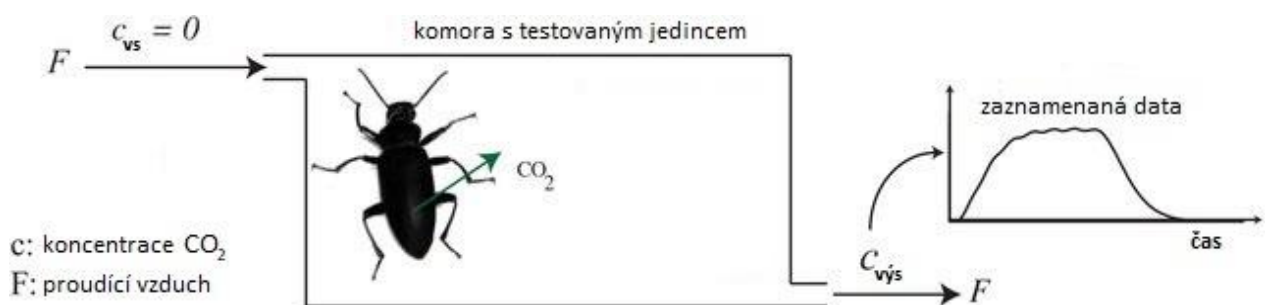
Ne vždy je hlavním cílem stanovení, zda organismus i po skončení pokusu žije. Často je výzkum zaměřen na zjišťování úbytku vody v těle pomocí jeho vážení a na následné stanovení mnoha proměnných jako například míry tolerance k těmto ztrátám, průměrného počátečního obsahu vody či jejího procentuálního úbytku. Váha zjištěná před pokusem je často v angličtině označována jako „fresh mass“, po pokusu a následném vysoušení za vyšších teplot jako „dry mass“ (Hayward a kol., 2007). Někdy také dochází i k průběžnému

vážení během pokusu (Oswalt a kol.,1997). Váha může být zjišťována i nepřerušovaným vážením, které je považováno za přesnější (Chown a Nicolson, 2004).

V závislosti na zaměření výzkumu může být upravována nejen úroveň vlhkosti, ale i teplota, salinita, rychlost vzduchu a mnohé další (viz předchozí kapitola 6). Kupříkladu při zkoumání, jak ovlivňuje rychlost vysychání proudící vzduch, byli jedinci vystaveni ve speciálně upraveném boxu rychlostem od 0 do 4,75 m/s. Jelikož se jednalo o pokus se šváby, konkrétní rychlosti byly vybrány tak, aby odpovídaly těm, se kterými se může tento hmyz setkat v domácnostech vybavených klimatizacemi (Oswalt a kol.,1997).

Dalším poněkud odlišným způsobem, jakým někteří autoři zkoumali ovlivnění odolnosti konkrétním faktorem, je nejen změna okolních podmínek (teploty, salinity a jiných), ale také selekce jedinců disponujících znakem, u něhož je předpokládán negativní, či pozitivní vliv na schopnost přežít nepříznivých podmínek. Případem této studie je zkoumání rozdílné odolnosti u tmavých a světlých jedinců *Drosophila melanogaster* vedené Rajpurohitem a kol. (2016).

Často se ve výzkumech lze setkat s metodou zvanou „flow-through respirometry“, z jejíhož anglického názvu (doslovný překlad by byl „proudit-skrz“) je možné i celkem logicky vyvodit, v čem spočívá. Vzduch bez obsahu CO_2 je vpuštěn do komory s testovaným jedincem (či několika jedinci) a následně je pomocí senzoru analyzováno množství oxidu uhličitého a vodní páry uvolněné organismem v průběhu měření (viz obr. 4). Z těchto získaných dat je dále dopočítána rychlost ztrát vody a rychlost metabolismu (Rajpurohit a kol., 2016).



Obr. 4: Flow-through respirometrie. Rozdílná výstupní koncentrace c_{vys} CO_2 oproti vstupní c_{vs} je zaznamenána křivkou v pravém grafu (originál převzat z Pendar a Socha, 2015).

Při šetření, zda disponují určité druhy některou z obranných reakcí na vysychání, je zároveň třeba si uvědomit, za jakých podmínek byl pokus prováděn a nakolik se blížily

reálným podmínkám prostředí. Jak předesílají Hayward a kol. (2007), v některých případech se může jednat o organismy, které při relativní vlhkosti 98,2 % nemusí žádné takovéto známky odolnosti vykazovat, avšak při té téměř 100%, jež se více podobá například prostředí vlhké půdy, se projevit mohou.

9 Návrh budoucího výzkumu

Tato kapitola je věnována popisu postupu, podmínek a ostatních náležitostí možného budoucího výzkumu. Ten by měl spočívat ve vystavení několika druhů semiakvatických ploštic prostředí s různou relativní vzdušnou vlhkostí a sledování jejich přežívání.

Po konzultaci s vedoucím práce byla diskutována možná příprava a předběžná představa o průběhu testování, obě rozepsány v následujících odstavcích.

V měsících květnu, případně červenci či srpnu, v závislosti na počasí, by mělo dojít k odchytu dostatečného počtu jedinců několika druhů, především různých druhů bruslařek. Je předpokládána dostatečná znalost jednotlivých druhů a schopnost jejich determinace. Taktéž se lze domnívat, že jedinci budou přibližně stejné velikosti, aby se předešlo možnému ovlivnění rychlosti vysychání díky rozdílným hodnotám relativních poměrů jejich povrchu a objemu těla.

Proměnou, s jejíž hladinou se během tohoto experimentu bude manipulovat, je v tomto případě relativní vzdušná vlhkost. Bude zvoleno několik úrovní vlhkosti (respektive jejich úzké rozmezí) v takovém rozestupu, aby byly vytvořeny dostatečně odlišné podmínky (například 10 %, 30 % a 60 %). Konkrétněji však budou určeny s ohledem na vybrané chemické látky a jejich stabilitu za běžných laboratorních podmínek – kolem 20 °C (Ditrich, ústní sdělení). Jejich stálost a doba nastolení rovnováhy uvnitř nádoby budou testovány před vlastním experimentem. Stejně tak je vyžadováno předchozí ustálení odchycených jedinců, aby došlo k odfiltrování úmrtí způsobeného sběrem a manipulací s nimi.

Jedinci budou po převezení do laboratoře a následného ustálení umístěni do uzavřených boxů společně s roztoky vytvářejícími potřebné vnitřní prostředí. Plošticím bude zamezen přístup k chemické látce. Dále je plánována kontrolní skupina s přístupem k vodě. Pokus by měl probíhat za stejných podmínek – totožné boxy, teplota, světelný režim a podobně.

V průběhu samotného testování budou jedinci sledováni dvakrát denně a počítání přeživších. Získaná data budou zapsána a následně analyzována pomocí statistických metod. Mrtví jedinci budou odstraněni, aby se předešlo možnému kanibalismu a tím ovlivnění výsledků v důsledku příjmu potravy (a tekutin v ní).

Dílčím cílem práce by mohlo být ověření, zda se bude odolnost lišit mezi jednotlivými druhy, či zda se některá vzdušná vlhkost projeví jako kritičtější pro přežití. Výsledky budoucího výzkumu by pak měly přispět k získání nových poznatků o semiakvatických plošticích, případně ověřit již vyslovené hypotézy.

Detaily pokusu jsou zatím jen hrubým nastíněním a jeho výsledná podoba se může v budoucnu lišit. Je zde ponechán prostor pro další detailní bádání v oblasti používaných metod a fyziologie semiakvatických ploštic v navazující magisterské práci.

10 Diskuze a závěr

Třída hmyzu je natolik rozsáhlou skupinou s rozmanitými způsoby, jakými čelí suchu, že kompletně obsáhnout uplatňované strategie u každého jednotlivého druhu je úkol přesahující rozsah bakalářské práce. Jedním z cílů proto bylo poukázat především na ty nejčastěji se vyskytující strategie a na některé obecné trendy.

Je otázkou, zda je obrovská druhová rozmanitost hmyzu důsledkem jeho schopnosti se snadno přizpůsobit různým podmínkám, či je vznik adaptací naopak podmíněn právě velkým množstvím rozličných druhů, a tudíž větší pravděpodobností, že se u některého z nich kýžená adaptace vyvine. Odolnost vůči vysychání může mnohdy současně přinášet i lepší obranné mechanismy proti dalším stresorům. Těmi mohou být například vysoké koncentrace solí v okolním prostředí či riziko promrznutí. Nízká úroveň vody, která je pro organismus dostupná, ztěžuje, či dokonce znemožňuje průběh důležitých životních reakcí, transport živin, odpadních látek a dalších. Její absencí v okolním prostředí mizí dočasně, či trvale mnohé významné vodní habitaty. Hmyz se může pokusit před suchem schovat do vlhkých úkrytů, či se mu snažit uniknout pomocí letu, nebo v případě vodních druhů driftem. Některé druhy si staví ochranné struktury (schránky, kokony), jiné investují drahocennou energii do ochrany vajíček. V určitých fázích životního cyklu mohou jedinci přecházet do klidového stádia. Jsou známy jeho různé formy (zpracované v tabulce II), souhrnně pak tyto stavy nečinnosti nazýváme dormancí. V jiných případech hmyz volí taktiku urychleného růstu, při níž se snaží dospět a opustit stanoviště dříve, než jej zasáhne sucho. Kromě úniku v prostoru či čase mohou někteří zástupci tolerovat ztráty značného množství vody. Druhy, které nejsou takto tolerantní, se snaží její úbytek regulovat různými mechanismy. Obsahují-li jedinci na počátku vysychání v těle relativně velké množství vody, jejich následné ztráty jsou vyšší. K rychlejšímu úbytku vody dochází v prvních hodinách působení sucha, poté dojde k ustálení rychlosti (tento průběh lze vyčíst z grafu na obr. 1). Také velikost hraje při vysychání důležitou roli. Větší rozměry těla znamenají možnost vytvoření významnějších zásob vody a tuků. Lipidy mohou být následně použity při stavbě nepropustné vrstvy kutikuly, nebo v rámci metabolismu zužitkovány k získání energie a takzvané metabolické vody. Ke ztrátám vody dochází transpirací skrz kutikulu nebo při dýchání trachejemi. Menší jedinci jsou v tomto případě značně znevýhodněni, jelikož povrchem těla ztrácí neúměrně více vody, než si jsou schopni uchovat. Vlhkost okolního vzduchu taktéž určuje přežívání hmyzu. Pozitivní

vliv na počet přeživších byl pozorován při vystavení jedinců pozvolnému vysychání (myšleno za vyšší relativní vzdušné vlhkosti). Jako vhodnější se jeví i rehydratace prováděná po skončení pokusu pomocí téměř 100% vzdušné vlhkosti. Přestože mohou být některé strategie a regulační mechanismy úzce specifické pro konkrétní skupinu, či jednotlivé zástupce, v přírodě se lze v drtivé většině případů setkat s jejich kombinacemi.

Některé metody uplatňované při získávání poznatků o hmyzu a jeho vysychání jsou založeny na sledování úbytku vody v těle pomocí vážení. Jindy je měřena rychlost pozorovaných ztrát (například za použití flow-through respirometrie), či se jedná o pouhé sledování přežívání jedinců vystavených experimentálním podmínkám.

Uvedená témata kapitol a podkapitol jsou předmětem mnoha výzkumů a jejich detailní pochopení vyžaduje další studium publikovaných dat. V některých případech se navíc názory autorů rozcházejí. Jedním z kritérií zohledňovaných při výběru zde prezentovaných poznatků byla jejich aktuálnost. Přesto nelze popřít možnou existenci dalších souvisejících studií, jež mohou obsahovat upřesňující informace, které zde tudíž nejsou brány v potaz. V budoucnu by tak mohla býti vhodná aktualizace uvedených faktů a jejich další doplnění. Pro snazší odhalení možných rezerv v získávání poznatků a jejich studiu se následující dva odstavce ve zkratce věnují postupu, jakým byly informace zpracovávány v případě této práce.

Jako základní zdroj byla použita literatura doporučená vedoucím práce. Převážně se jednalo o vědecké články, či odborné publikace v anglickém jazyce. Dalším krokem při studiu zadané problematiky byl pokus o získání nezkreslených informací, a tedy dohledání co největšího počtu původních děl citovaných v doporučené literatuře. Stejný postup byl opakován i při následném ověřování informací z těchto dohledaných pramenů. Primárním vyhledávačem veřejně dostupných dokumentů byl Google Scholar. V něm byla použita hesla jako například "desiccation insect", "desiccation tolerance", "desiccation resistance", "drought insect" či "water loss insect", ale i mnohá další. Dle nadpisu a obsahu anotace pak byly vybrány ty práce, které se zdály vhodné. V důsledku toho, že byla nejprve studována literatura psaná v anglickém jazyce, bylo i další vyhledávání zaměřené především na zahraniční publikace. U české literatury se nepředpokládalo, že by mohla obsahovat dostatečně podrobné informace o dané problematice. Při zadání hesel jako „vysychání

hmyzu“, „hmyz ztráta vody“ nebo „hmyz sucho“ nebyly kromě dvou prací nalezeny žádné další, v nichž by se vyskytovaly potřebné informace. Toto zjištění jen podpořilo volbu pátrat především v zahraniční literatuře.

Anglicky psané odborné články a publikace byly studovány dle následujícího systému:

1. Nejprve byl přeložen abstrakt každého z článků (postup jejich výběru byl popsán výše).
2. Následně došlo ke čtení abstraktu s důrazem na porozumění jeho obsahu.
3. Po vytvoření přibližné představy o zaměření jednotlivých článků byl proveden podrobný překlad veškerého textu, přičemž bylo dbáno na porozumění každému slovíčku zvlášť. Vždy však s přihlédnutím na kontext, v němž bylo použito.
4. Dále byl text přečten jako celek. Hlavním cílem bylo pochopení myšlenek autora.
5. Poté byly vytvořeny poznámky obsahující potřebné poznatky související se studovaným tématem, které byly doplněné odkazy na výskyt informace v původním textu.
6. V konečné fázi byly poznámky rozčleněny dle obsahu, propojeny ve smysluplné celky, čímž vytvořily výslednou strukturu této práce.
7. V případě rozsáhlejších publikací a knih byly vyhledány jen kapitoly a podkapitoly obsahující v názvu relevantní hesla.

I přes snahu o co nejpřesnější porozumění textu nelze ignorovat riziko možného zkreslení informací způsobeného nutností překladu textu do českého jazyka.

V rámci práce byl navržen pokus, při němž bude sledováno přežívání semiakvatických ploštic. Předpokládá se, že by poznatky shromážděné v této práci mohly částečně posloužit při budoucím vyhodnocování experimentu.

11 Seznam literatury

- Adams A., 1983: Cryptobiosis in Chironomidae (Diptera) – two decades on. *Antenna* 8: 58–61.
- Addo-Bediako A., Chown S. L., Gaston K. J., 2001: Revisiting water loss in insects: a large scale view. *Journal of Insect Physiology* 47: 1377–1388.
- Alekseev V. R., De Stasio B., Gilbert J. J., 2007: Diapause in aquatic invertebrates: theory and human use. Netherlands: Springer, 257 s.
- Altermatt F., Pajunen V. I., Ebert D., 2009: Desiccation of rock pool habitats and its influence on population persistence in a *Daphnia* metacommunity. *PLoS One* 4: e4703.
- Alto B. W., Juliano S. A., 2001: Temperature effects on the dynamics of *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae) populations in the laboratory. *Journal of Medical Entomology* 38: 548–556.
- Anderson J. M. E., 1976: Aquatic Hydrophilidae (Coleoptera), the biology of some Australian species with descriptions of immature stages reared in the laboratory. *Australian Journal of Entomology* 15: 219–228.
- Anderson N. H., Bourne J. R., 1974: Bionomics of three species of glossosomatid caddis flies (Trichoptera: Glossosomatidae) in Oregon. *Canadian Journal of Zoology* 52: 405–411.
- Anderson N. H., Cummins K. W., 1979: Influences of diet on the life histories of aquatic insects. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 36: 335–342.
- Appel A. G., Reiersen D. A., Rust M. K., 1983: Comparative water relations and temperature sensitivity of cockroaches. *Comparative Biochemistry and Physiology* 74: 357–361.
- Appel A. G., Sponsler R. C., 1989: Water and temperature relations of the primitive xylophagous cockroach *Cryptocercus punctulatus* Scudder (Dictyoptera: Cryptocercidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 91: 153–157.
- Arlian L., Staiger T., 1979: Water balance in the semiaquatic beetle, *Peltodytes muticus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 62: 1041–1047.

- Arribas P., Andújar C., Abellán P., Velasco J., Millán A., Ribera I., 2014: Tempo and mode of the multiple origins of salinity tolerance in a water beetle lineage. *Molecular Ecology* 23: 360–373.
- Baumann R. W., 1979: Nearctic stonefly genera as indicators of ecological parameters (Plecoptera: Insecta). *The Great Basin Naturalist* 39: 241–244.
- Beament J. W. L., 1955: The effect of temperature on the water-proofing mechanism of an insect. *Journal of Experimental Biology* 35: 494–519.
- Benoit J. B., Yoder J. A., Rellinger E. J., Ark J. T., Keeney G. D., 2005: Prolonged maintenance of water balance by adult females of the American spider beetle, *Mezium affine* Boieldieu, in the absence of food and water resources. *Journal of Insect Physiology* 51: 565–573.
- Bosch M., Chown S. L., Scholtz C. H., 2000: Discontinuous gas exchange and water loss in the keratin beetle *Omorgus radula*: further evidence against the water conservation hypothesis? *Physiological Entomology* 25: 309–314.
- Boulton A., Brock M., Robson B., Ryder D., Chambers J., Davis J., 2014: Australian freshwater ecology: processes and management. Chichester, West Sussex: John Wiley & Sons, 374 s.
- Bradley T. J., 2009: Animal osmoregulation. New York: Oxford University Press, 168 s.
- Brittain J. E., 1990: Life history strategies in Ephemeroptera and Plecoptera. In: I. C. Campbell (eds). *Mayflies and stoneflies: life histories and biology*. pp. 1–12. Dordrecht: Springer.
- Burroughs W. J., 2003: *Encyklopedie počasí*. Praha: Svojtka & Co., 288 s.
- Cáceres C. E., 1997: Dormancy in invertebrates. *Invertebrate biology* 116: 371–383.
- Cockbain A. J., 1961: Water relationships of *Aphis fabae* Scop. during tethered flight. *Journal of Experimental Biology* 38: 175–180.
- Colburn E. A., 1984: Diapause in a salt-tolerant desert caddisfly: the life cycle of *Limnephilus assimilis* (Trichoptera) in Death Valley. *American Midland Naturalist* 111: 280–287.
- Collier K. J., Smith B. J., 2000: Interactions of adult stoneflies (Plecoptera) with riparian zones I. Effects of air temperature and humidity on longevity. *Aquatic Insects* 22: 275–284.

- Convey P., 1992: Aspects of the biology of the midge, *Eretmoptera murphyi* Schaeffer (Diptera: Chironomidae), introduced to Signy Island, maritime Antarctic. *Polar Biology* 12: 653–657.
- Corbet P. S., 1956: Environmental factors influencing the induction and termination of diapause in the emperor dragonfly, *Anax imperator* Leach (Odonata: Aeshnidae). *Journal of Experimental Biology* 33: 1–14.
- Crowson R. A., 1981: *The biology of the Coleoptera*. London: Academic Press, 814 s.
- Daborn G. R., 1971: Survival and mortality of coenagrionid nymphs (Odonata: Zygoptera) from ice of an aestival pond. *Canadian Journal of Zoology* 49: 569–571.
- Danks H. V., 1994: *Insect life-cycle polymorphism: theory, evolution and ecological consequences for seasonality and diapause control*. Netherlands: Springer, 382 s.
- Danks H. V., 2000: Dehydration in dormant insects. *Journal of Insect Physiology*, 46: 837–852.
- Danks H. V., 2001: The nature of dormancy responses in insects. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* 65: 169–179.
- Datry T., Pella H., Leigh C., Bonada N., Hugueny B., 2016: A landscape approach to advance intermittent river ecology. *Freshwater Biology* 61: 1200–1213.
- Davies P. M., Cook B., Rutherford J. C., Walshe T., 2004: Riparian restoration reduces in-stream thermal stress. *Rip Rap* 26: 16–19.
- Davies P. M., 2010: Climate change implications for river restoration in global biodiversity hotspots. *Restoration Ecology* 18: 261–268.
- Denlinger D. L., 1979: Pupal diapause in tropical flesh flies: environmental and endocrine regulation, metabolic rate and genetic selection. *Biological Bulletin* 156: 31–46.
- Djawdan M., Sugiyama T. T., Schlaeger L. K., Bradley T. J., Rose M. J., 1996: Metabolic aspects of the trade-off between fecundity and longevity in *Drosophila melanogaster*. *Physiological Zoology* 69: 1176–1195.

- Downes J. A., 1965: Adaptations of insects in the Arctic. *Annual Review of Entomology* 10: 257–274.
- Edney E. B., 1977: *Water balance in land arthropods*. New York: Springer-Verlag, 284 s.
- Elias S. A., 2010: *Advances in quaternary entomology*. Amsterdam: Elsevier, 288 s.
- Elliott J. M., 1969: Life history and biology of *Sericostoma personatum* Spence (Trichoptera). *Oikos* 20: 110–118.
- Filipe A. F., Lawrence J. E., Bonada N., 2013: Vulnerability of stream biota to climate change in mediterranean climate regions: a synthesis of ecological responses and conservation challenges. *Hydrobiologia* 719: 331–351.
- Fry J. L., 2012: *Počasi a změna klimatu: velká encyklopedie: souhrnný obrazový průvodce*. Praha: Svojtka & Co., 512 s.
- Fryer G., 1996: Diapause, a potent force in the evolution of freshwater crustaceans. *Hydrobiologia* 320: 1–14.
- Gibbs A. G., Louie A. K., Ayala J. A., 1998: Effects of temperature on cuticular lipids and water balance in a desert *Drosophila*: is thermal acclimation beneficial? *Journal of Experimental Biology* 201: 71–80.
- Gooderham J., Tsyrlin E., 2002: *The waterbug book: a guide to the freshwater macroinvertebrates of temperate Australia*. Collingwood: CSIRO Publishing, 240 s.
- Goto S. G., Tagawa M., Kimura M. T., 1997: The effect of age, sex and diapause on desiccation tolerance in *Drosophila triauraria* (Diptera, Drosophilidae). *Japanese Journal of Environmental Entomology and Zoology* 65: 362–368.
- Greenslade P., 1981: Survival of Collembola in arid environments: observations in South Australia and the Sudan. *Journal of Arid Environments* 4: 219–228.
- Greenspan L., 1977: Humidity fixed points of binary saturated aqueous solutions. *Journal of Research of the National Bureau of Standards* 81: 89–96.

- Hadley N. F., Quinlan M. C., 1993: Discontinuous carbon dioxide release in the eastern lubber grasshopper *Romalea guttata* and its effect on respiratory transpiration. *Journal of Experimental Biology* 177: 169–180.
- Hadley N. F., 1994: *Water relations of terrestrial arthropods*. New York: Academic Press, 356 s.
- Hall, F. G., 1922: The vital limit of exsiccation of certain animals. *Biological Bulletin* 42: 31–51.
- Hammer U. T., 1986: *Saline lake ecosystems of the world*. Netherlands: Springer, 616 s.
- Hand S. C., Jones D., Menze M. A., Witt T. L., 2007: Life without water: Expression of plant LEA genes by an anhydrobiotic arthropod. *Journal of Experimental Zoology Part A* 307: 62–66.
- Hanski I., 1988: Four kinds of extra long diapause in insects: a review of theory and observations. *Annales Zoologici Fennici* 25: 37–53.
- Harrison J. F., Roberts S. P., 2000: Flight respiration and energetics. *Annual Review of Physiology* 62: 179–205.
- Hawley W. A., 1988: The biology of *Aedes albopictus*. *Journal of the American Mosquito Control Association*: 1–39.
- Hayward S. A., Rinehart J. P., Sandro L. H., Lee R. E., Denlinger D. L., 2007: Slow dehydration promotes desiccation and freeze tolerance in the Antarctic midge *Belgica antarctica*. *Journal of Experimental Biology* 210: 836–844.
- Hughes J. M., Huey J. A., Schmidt D. J., 2013: Is realised connectivity among populations of aquatic fauna predictable from potential connectivity? *Freshwater Biology* 58: 951–966.
- Hynes H. B. N., 1976: *Biology of Plecoptera*. *Annual Review of Entomology* 21: 135–153.
- Chapman R. F., 1998: *The insects: structure and function*. Cambridge: Cambridge University Press, 770 s.
- Chester E. T., Robson B. J., 2011: Drought refuges, spatial scale and recolonisation by invertebrates in non-perennial streams. *Freshwater Biology* 56: 2094–2104.

Chobot K., Kleisner K., 2010: Dějiny hmyzu v obrazech: dějiny obrazu hmyzu: historie a vývoj zobrazování hmyzu a ilustrace v entomologii. Červený Kostelec: Pavel Mervart, 406 s.

Chown S. L., Pistorius P., Scholtz C. H., 1998: Morphological correlates of flightlessness in southern African Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae): testing a condition of the water-conservation hypothesis. *Canadian Journal of Zoology* 76: 1123–1133.

Chown S. L., Klok C. J., 2003: Water-balance characteristics respond to changes in body size in subantarctic weevils. *Physiological and Biochemical Zoology* 76: 634–643.

Chown S. L., Nicolson S. W., 2004: *Insect physiological ecology: mechanisms and patterns*. New York: Oxford University Press, 243 s.

Christophers S. R., 1960: *Aedes aegypti: the yellow fever mosquito*. Cambridge: Cambridge University Press, 752 s.

Irons J. G. III, Miller L. K., Oswood M. K., 1993: Ecological adaptations of aquatic macroinvertebrates to overwintering in interior Alaska (USA) subarctic streams. *Canadian Journal of Zoology* 71: 98–108.

Janda V., 2014: Semiakvatické ploštice jako predátoři a kořist a jejich využití ve výuce přírodopisu. Bakalářská práce, Pedagogická fakulta, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, České Budějovice, 39 s.

Kestler P., 1991: Cyclic CO₂ release as a physiological stress indicator in insects. *Comparative Biochemistry and Physiology* 100: 207–211.

Klok C. J., Chown S. L., 1998: Interactions between desiccation resistance, host-plant contact and the thermal biology of a leaf-dwelling sub-antarctic caterpillar, *Embryonopsis halticella* (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Journal of Insect Physiology* 44: 615–628.

Kneitel J. M., 2014: Inundation timing, more than duration, affects the community structure of California vernal pool mesocosms. *Hydrobiologia* 732: 71–83.

Kodrík M., 2004: *Fyziologie hmyzu – učební texty*. Biologická fakulta Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích [cit. 8. 5. 2020]. Dostupné z:
<https://is.muni.cz/el/1431/podzim2009/Bi7630/um/fyz-hmyz-2004.pdf>

- Kohut A., 2017: Analýza rizik sucha a možnosti zmírnění jeho dopadů na krajinu a vodní hospodářství. Bakalářská práce, Hornicko-geologická fakulta, Vysoká škola báňská – Technická univerzita Ostrava, Ostrava, 42 s.
- Kožnarová V., Klabzuba J., 2001: Příspěvek k problematice hodnocení sucha ve Středních Čechách ve vegetačním období roku 2000. Brno. [cit. 14. 4. 2020]. Dostupné z: <http://www.cbks.cz/sucho01/koznarova.pdf>
- Kundzewicz Z. W., Mata L. J., Arnell N. W., Döll P., Jimenez B., Miller K., Oki T., Şen Z., Shiklomanov I., 2008: The implications of projected climate change for freshwater resources and their management. *Hydrological Sciences Journal* 53: 3–10.
- Lake P. S., 2011: Drought and aquatic ecosystems: effects and responses. Chichester UK: Wiley-Blackwell, 400 s.
- Larned S. T., Datry T., Arscott D. B., Tockner K., 2010: Emerging concepts in temporary-river ecology. *Freshwater Biology* 55: 717–738.
- Lawrence J. E., Lunde K. B., Mazor R. D., Bêche L. A, McElravy E. P., Resh V. H., 2010: Long-term macroinvertebrate responses to climate change: implications for biological assessment in mediterranean-climate streams. *Journal of the North American Benthological Society* 29: 1424–1440.
- Lencioni V., 2004: Survival strategies of freshwater insects in cold environments. *Journal of Limnology* 63: 45–55.
- Lighton J. R. B., Quinlan M. C., Feener Jr. D. H., 1994: Is bigger better? Water balance in the polymorphic desert harvester ant *Messor pergandei*. *Physiological Entomology* 19: 325–334.
- Lighton J. R. B., 1996: Discontinuous gas exchange in insects. *Annual Review of Entomology* 41: 309–324.
- Lighton J. R. B., 1998: Notes from underground: towards ultimate hypotheses of cyclic, discontinuous gas-exchange in tracheate arthropods. *American Zoologist* 38: 483–491.
- Loskotová B., 2015: Odolnost vybraných skupin makrozoobentosu vůči vysychání. Bakalářská práce, Přírodovědecká fakulta, Masarykova Univerzita, Brno, 56 s.

- Louw G. N., Hadley N. F., 1985: Water economy of the honeybee: a stoichiometric accounting. *Journal of Experimental Zoology* 235: 147–150.
- Lytle D. A., Olden J. D., McMullen L. E., 2008: Drought-escape behaviors of aquatic insects may be adaptations to highly variable flow regimes characteristic of desert rivers. *The Southwestern Naturalist* 53: 399–402.
- Mach J., 2016: Hydrologické sucho. Bakalářská práce, Hornicko-geologická fakulta, Vysoká škola báňská – Technická univerzita Ostrava, Ostrava, 56 s.
- Malmqvist B., 2000: How does wing length relate to distribution patterns of stoneflies (Plecoptera) and mayflies (Ephemeroptera)? *Biological Conservation* 93: 271–276.
- Marten M., Zwick P., 1989: The temperature dependence of embryonic and larval development in *Protonemura intricata* (Plecoptera: Nemouridae). *Freshwater Biology* 22: 1–14.
- Maxted J. R., McCready C. H., Scarsbrook M. R., 2005: Effects of small ponds on stream water quality and macroinvertebrate communities. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 39: 1069–1084.
- Murdoch W. W., 1971: The developmental response of predators to changes in prey density. *Ecology* 52: 132–137.
- Němec J., Kopp J., Bartoš M., 2009: Vodstvo a podnebí v České republice v souvislosti se změnou klimatu. Praha: Consult, 255 s.
- Noble-Nesbitt J., Appel A. G., Croghan P. C., 1995: Water and carbon dioxide loss from the cockroach *Periplaneta americana* (L.) measured using radioactive isotopes. *Journal of Experimental Biology* 198: 235–240.
- Oliver D. R., 1971: Life history of Chironomidae. *Annual Review of Entomology* 16: 211–230.
- Oswalt D. A., Appel A. G., Smith L. M. II, 1997: Water loss and desiccation tolerance of German cockroaches (Dictyoptera: Blattellidae) exposed to moving air. *Comparative Biochemistry and Physiology* 117: 477–486.

Oswood M. W., Miller L. K., Irons J. G. III, 1991: Overwintering of freshwater benthic macroinvertebrates. In: R. E. Lee, Jr. a D. L. Denlinger (eds.). *Insects at low temperature*. pp 360–375. New York: Chapman and Hall.

Pallarés S., Velasco J., Millán A., Bilton D. T., Arribas P., 2016: Aquatic insects dealing with dehydration: do desiccation resistance traits differ in species with contrasting habitat preferences? *PeerJ* 4: e2382.

Pendar H., Socha J. J., 2015: Estimation of instantaneous gas exchange in flow-through respirometry systems: a modern revision of Bartholomew's Z-transform method. *PLoS ONE* 10: e0139508.

Pörtner H. O., Knust R., 2007: Climate change affects marine fishes through the oxygen limitation of thermal tolerance. *Science* 5: 95–97.

Prange H. D., Pinshow B., 1994: Thermoregulation of an unusual grasshopper in a desert environment: the importance of food source and body size. *Journal of Thermal Biology* 19: 75–78.

Rajpurohit S., Peterson L. M., Orr A., Marlon A. J., Gibbs A. G., 2016: An experimental test of the relationship between melanism and desiccation survival in insects. *PLoS ONE* 11: e0163414.

Ramsay J. A., 1935: The evaporation of water from the cockroach. *Journal of Experimental Biology* 12: 373–383.

Rebecchi L., Altiero T., Guidetti R., 2007: Anhydrobiosis: the extreme limit of desiccation tolerance. *Invertebrate Survival Journal* 4: 65–81.

Reidenbach K. R., Cheng Ch., Liu F., Liu Ch., Besansky N. J., Syed Z., 2014: Cuticular differences associated with aridity acclimation in African malaria vectors carrying alternative arrangements of inversion 2La. *Parasites & Vectors* 7: 176.

Renault D., Coray Y., 2004: Water loss of male and female *Alphitobius diaperinus* (Coleoptera: Tenebrionidae) maintained under dry conditions. *European Journal of Entomology* 101: 491–494.

- Robson B. J., Chester E. T., Austin C. M., 2011: Why life history information matters: drought refuges and macroinvertebrate persistence in non-perennial streams subject to a drier climate. *Marine and Freshwater Research* 62: 801–810.
- Robson B. J., Chester E. T., Mitchell B. D., Matthews T. G., 2013: Disturbance and the role of refuges in mediterranean climate streams. *Hydrobiologia* 719: 77–91.
- Rockland L. B., 1960: Saturated salt solutions for static control of relative humidity between 5° and 40° C. *Analytical Chemistry* 32: 1375–1376.
- Rosypal S., 1998: *Přehled biologie*. Praha: Scientia, 642 s.
- Rowe L., Ludwig D., 1991: Size and timing of metamorphosis in complex life cycles: time constraints and variation. *Ecology* 72: 413–427.
- Schwartz S. S., Jenkins D. G., 2000: Temporary aquatic habitats: constraints and opportunities. *Aquatic Ecology* 34: 3–8.
- Silsby J. D., 2001: *Dragonflies of the world*. Collingwood: CSIRO Publishing, 216 s.
- Sim L. L., Davis J. A., Strehlow K., McGuire M., Trayler K. M., Wild S., Papas P. J., O'Connor J., 2013: The influence of changing hydroregime on the invertebrate communities of temporary seasonal wetlands. *Freshwater Science* 32: 327–342.
- Sobíšek B., 1993: *Meteorologický slovník výkladový terminologický: s cizojazyčnými názvy hesel ve slovenštině, angličtině, němčině, francouzštině a ruštině*. Praha: Academia, 594 s.
- Sømme L., 1986: Tolerance to low temperatures and desiccation in insects from Andean Paramos. *Arctic and Alpine Research* 18: 253–259.
- Sponseller R. A., Grimm N. B., Boulton A. J., Sabo J. L., 2010: Responses of macroinvertebrate communities to long-term flow variability in a Sonoran Desert stream. *Global Change Biology* 16: 2891–2900.
- Stork, N. E., 2018: How many species of insects and other terrestrial arthropods are there on Earth? *Annual Review of Entomology* 63: 31–45.
- Strachan S. R., Chester E. T., Robson B. J., 2014: Microrefuges from drying for invertebrates in a seasonal wetland. *Freshwater Biology* 59: 2528–2538.

- Strachan S. R., Chester E. T., Robson B. J., 2015: Freshwater invertebrate life history strategies for surviving desiccation. *Springer Science Reviews* 3: 57–75.
- Stubbington R., 2012: The hyporheic zone as an invertebrate refuge: a review of variability in space, time, taxa and behaviour. *Marine and Freshwater Research* 63: 293–311.
- Terblanche J. S., Sinclair B. J., Klok C. J., McFarlane M. L., Chown S. L., 2005: The effects of acclimation on thermal tolerance, desiccation resistance and metabolic rate in *Chirodica chalconota* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Journal of Insect Physiology* 51: 1013–1023.
- Treherne J. E., Willmer P. G., 1975: Hormonal control of integumentary water-loss: evidence for a novel neuroendocrine system in an insect (*Periplaneta americana*). *Journal of Experimental Biology* 63: 143–159.
- Vanschoenwinkel B., Hulsmans A., De Roeck E., De Vries C., Seaman M., Brendonck L., 2009: Community structure in temporary freshwater pools: disentangling the effects of habitat size and hydroregime. *Freshwater Biology* 54: 1487–1500.
- Weis-Fogh T., 1967: Metabolism and weight economy in migrating animals, particularly birds and insects. In: J. W. L. Beament and J. E. Treherne (eds.). *Insects and Physiology*. pp. 143–159. Oliver and Boyd, Edinburgh and London.
- Wexler A., Hasegawa S., 1954: Relative humidity-temperature relationships of some saturated salt solutions in the temperature range 0 to 50 °C. *Journal of Research of the National Bureau of Standards* 53: 19–26.
- Wickson S., Chester E. T., Robson B. J., 2012: Aestivation provides flexible mechanisms for survival of stream drying in a larval trichopteran (Leptoceridae). *Marine and Freshwater Research* 63: 821–826.
- Wiggins G. B., 1973: A contribution to the biology of caddisflies (Trichoptera) in temporary pools. *Life Sciences Contributions* 88: 1–28.
- Wiggins G. B., 2004: *Caddisflies: the underwater architects*. Toronto: University of Toronto Press, 304 s.
- Wilhite D. A., Glantz M. H., 1985: Understanding the drought phenomenon: the role of definition. *Water International* 10: 111–120.

Williams D. D., 1996: Environmental constraints in temporary fresh waters and their consequences for the insect fauna. *Journal of the North American Benthological Society* 15: 634–650.

Winston P. W., Bates D. H., 1960: Saturated solutions for the control of humidity in biological research. *Ecology* 41: 232–237.

Wissinger S. A., Brown W. S., Jannot J. E., 2003: Caddisfly life histories along permanence gradients in high-altitude wetlands in Colorado (U.S.A.). *Freshwater Biology* 48: 255–270.

Yoder J. A., Denlinger D. L., 1992: Water vapour by diapausing eggs of a tropical walking stick. *Physiological Entomology* 17: 97–103.

Yoder J. A., Rivers D. B., Denlinger D. L., 1994: Water relationships in the ectoparasitoid *Nasonia vitripennis* during larval diapause. *Physiological Entomology* 19: 373–378.

Young J. F., 1967: Humidity control in the laboratory using salt solutions—a review. *Journal of Applied Chemistry* 17: 241–245.

Zahradník J., Severa F., 2007: Hmyz. Praha: Aventinum, 326 s.

Zachariassen K. E., 1991: Routes of transpiratory water loss in a dryhabitat tenebrionid beetle. *Journal of Experimental Biology* 157: 425–437.