

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

Katedra ekologie



Časoprostorová variabilita v tělesné velikosti hmyzu

Spatiotemporal variability in body size in insect

Diplomová práce

Vedoucí diplomové práce

Ing. Michal Knapp, Ph.D.

Vypracovala

Bc. Eliška Baranovská, Dis.

Praha, 2013

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma Časoprostorová variabilita v tělesné velikosti hmyzu vypracovala samostatně, s pomocí mého vedoucího práce a s použitím literárních zdrojů uvedených v seznamu literatury.

V Praze dne

.....

Poděkování

Chtěla bych poděkovat především mému vedoucímu práce Michalu Knappovi, který mi předal mnoho rad a pomohl mi se zpracováním dat v této diplomové práci. Dále bych chtěla vyjádřit své díky lidem, kteří mi pomohli se sběrem brouků a s jejich měřením, jsou to především David Moravec a Klára Uhnavá.

Abstrakt

Práce obsahuje stručnou literární rešerši (v češtině) na téma proměnlivost ve strukturální velikosti těla u hmyzu a manuskript vědeckého článku (v angličtině) představující výsledky mého polního výzkumu. Velikost těla u dospělého hmyzu je jednou z nejvíce ekologicky relevantních kvantitativních charakteristik, které předurčují mnoho dalších vlastností jednotlivých organismů, včetně ekologických, fyziologických i etologických vlastností. U hmyzu je úzký vnitrodruhový vztah mezi velikostí těla a plodností samic, kdy plodnost se zvyšuje se zvýšením velikosti těla. Proto je vnitrodruhová variabilita ve velikosti těla u hmyzu poměrně často studována, avšak tyto studie jsou zpravidla zaměřeny na velkou prostorovou škálu. Na rozdíl od těchto studií, tato práce vyšetřuje variabilitu ve velikosti těla střevlíků *Anchomenus dorsalis* a *Poecilus cupreus* v prostoru a čase na malé škále. Brouci byli sbíráni na čtyřech polích v okolí Prahy-Suchdola, Česká republika, na podzim 2009 a 2010, a na jaře 2010, 2011 a 2012. U *P. cupreus* strukturální velikost těla byla signifikantně ovlivněna pohlavím (samice byly větší než samci), avšak časová ani prostorová variabilita na malé škále nebyla objevena. Naopak, strukturální velikost těla u *A. dorsalis* byla signifikantně ovlivněna pohlavím (samice byly větší než samci), polem, přezimováním (jedinci po přezimování sbíraní na jaře byli větší, než jedinci před přezimováním sbíraní na podzim), rokem, interakcemi přezimování×rok a pole×rok. Výsledky navrhují, že existence specifické velikosti, která ovlivňuje mortalitu v průběhu hibernace, se liší mezi roky, pravděpodobně díky konkrétních klimatických podmínek jednotlivých zim. Během vývoje larvy se pole liší v podmínkách prostředí, což vede k rozdílům ve strukturální velikosti těla u dospělých střevlíků a navíc podmínky na jednotlivých polích se mění asynchronně v čase (interakce pole×rok). Tyto výsledky ukazují, že je důležité provádět dlouhodobý výzkum (zahrnující více než jeden rok), aby bylo možné zaznamenávat nejen prostorovou variabilitu, ale i časovou variabilitu ve strukturální velikosti těla hmyzu.

Klíčová slova: zemědělská krajina, *Poecilus cupreus*, *Anchomenus dorsalis*, strukturální velikost těla, malé prostorové měřítko, přezimování.

Abstract

This work includes a brief review (in Czech) on variability in structural body size in insects and the manuscript of scientific paper (in English) reporting results of my own field research. Adult body size is one of the most ecologically relevant quantitative traits that determine many other life-history traits of particular organism, including ecological, physiological and ethological ones. In insects, there is quite close intraspecific relationship between body size and fecundity in females, whereas fecundity increases with increasing body size. Therefore, intraspecific variation in body size relatively frequently studied, however these studies usually focus on large spatial scale. In contrast, this study investigate variability in structural body size of carabids *Poecilus cupreus* and *Anchomenus dorsalis* in time and space on small scale. The beetles were collected in four fields near Prague-Suchdol, the Czech Republic, in autumn 2009 and 2010, and in spring 2010, 2011 and 2012. In *P. cupreus* structural body size was significantly affected by sex (females are larger than males), however no temporal and small-scale spatial variability was observed. In contrast, structural body size in *A. dorsalis* was significantly affected by sex (females are larger in comparison to males) as well as by field identity, overwintering (post-overwintering individuals collected in spring were larger in comparison to pre-overwintering individuals collected in autumn), year, overwintering×year interaction and field×year interaction. Our results suggest that existence of size-specific mortality during hibernation varies among years, probably according to the specific weather conditions during particular winter. Fields differ in environmental conditions experienced by larval stages, which results in differences in adult structural body size and additionally conditions within particular fields change asynchronously in time (field×year interaction). These results show that it is important to perform long-term research (spanning more than one year) in order to record not only spatial variation, but also temporal variation in structural body size in insects.

Key words: agricultural landscape, *Poecilus cupreus*, *Anchomenus dorsalis*, structural body size, small scale, spatiotemporal variability, overwintering.

Obsah

PROHLÁŠENÍ	- 2 -
PODĚKOVÁNÍ	- 3 -
ABSTRAKT	- 4 -
ABSTRACT	- 5 -
OBSAH	- 6 -
1. ÚVOD	- 7 -
1.1 STŘEVÍCI	- 10 -
1.2 STUDOVANÉ DRUHY	- 11 -
1.3 ZEMĚDĚLSKÁ KRAJINA	- 12 -
1.4 PŘEZIMOVÁNÍ	- 13 -
1.5 CÍLE PRÁCE (EXPERIMENTU)	- 14 -
MANUSKRIPT	- 15 -
SHRNUTÍ	- 37 -
LITERÁRNÍ ZDROJE	- 41 -

1. Úvod

Velikost těla u dospělého hmyzu je nápadný znak všech organismů a jednou z nejméně ekologicky relevantních kvantitativních charakteristik (Blanckenhorn & Demont 2004, Chown & Gaston 2010). Velikost těla předurčuje mnoho dalších vlastností jednotlivých organismů, včetně ekologických, fyziologických i etologických vlastností (Chown & Gaston 2010, Yom-Tov & Geffen 2011). U hmyzu je úzký vnitrodruhový vztah mezi velikostí těla a plodností samic, kdy plodnost se zvyšuje se zvýšením velikosti těla (Honěk 1993). Tělesná velikost tak přímo limituje potencionální (maximální možnou) plodnost. Dosažená (realizovaná) plodnost je pro mnoho druhů (tzv. *income breeders*) naopak dána potravní nabídkou pro dospělé jedince (Lövei & Sunderland 1996). Navíc větší jedinci mají vyšší úspěšnost páření, zvýšenou životaschopnost a lépe přežívají prezimování než malí jedinci (Blanckenhorn et al. 2007b, Peixoto & Benson 2008, Kovacs & Goodisman 2012).

U mnoha druhů musíme také počítat s pohlavním dimorfismem ve velikosti těla. Rozdíly ve velikosti těla mezi samci a samicemi, jsou běžně rozšířeným jevem u mnoha druhů živočichů. Rozsah a směr pohlavního dimorfismu ve velikosti těla se značně liší mezi druhy i mezi populacemi v rámci druhu (Blanckenhorn et al. 2007a). Většina z této variability má genetický základ, ale zjistilo se, že rozdílná fenotypová plasticita samců a samic také může mít vliv na vnitrodruhovou variabilitu u pohlavního dimorfismu ve velikosti těla (Stillwell et al. 2010). U hmyzu jsou typicky větší samice než samci, ale občas nalezneme i výjimky, kdy je tomu naopak. Také se u hmyzu objevuje vnitrodruhová proměnlivost pohlavního dimorfismu ve velikosti těla, která může být důsledkem omezení variability daného znaku (tělesné velikosti) v důsledku silné stabilizující selekce působící pouze na jedno pohlaví (Blanckenhorn et al. 2007a, Chown & Gaston 2010).

Pohlavní výběr u samců a selekce na vysokou plodnost u samic, jsou pravděpodobně hlavními selekčními silami, které upřednostňují větší velikost těla u hmyzu. Větší samci mají často vyšší úspěch páření díky kompetici mezi samci nebo výběrem u samic. Větší samice mají větší plodnost a produkují větší potomky. Naopak výběr favorizující malou velikost těla, může být způsoben například tím, že větší velikost těla potřebuje delší vývoj a jedinci jsou více ohroženi mortalitou

během larválního vývoje (Blanckenhorn 2000). Selektce velké či malé velikosti těla může vysvětlit mnohé z variability v pohlavním dimorfismu ve velikosti těla mezi taxony (Stillwell et al. 2010).

Pohlavní dimorfismus ve velikosti těla se liší také mezi populacemi v rámci druhu, což může být dáno geneticky, ale variabilita v pohlavním dimorfismu ve velikosti těla objevená v tzv. „zahradních experimentech“ poukazuje spíše fenotyp na vliv pohlavně specifické vývojové plasticity. Samice běžně odpovídají na podmínky prostředí odlišně než samci, přičemž míra odpovědi se liší mezi druhy a někdy i mezi populacemi (Stillwell et al. 2010).

Vnitrodruhová proměnlivost ve velikosti těla je často studována na velkém prostorovém měřítku, například změna velikosti s nadmořskou výškou či zeměpisnou šířkou. V minulosti vzniklo mnoho pravidel pro vysvětlení variability ve velikosti těla podél výškových i jiných zeměpisných gradientů, například Bergmannovo pravidlo nebo inverzní Bergmannovo pravidlo (Yom-Tov & Geffen 2011, Tsuchiya et al. 2012). Bergmannovo pravidlo původně vyjadřovalo vztah zeměpisné šířky a velikosti u teplokrevných živočichů (s rostoucí šířkou rostla i velikost těla), ale časem se zjistilo, že toto pravidlo lze aplikovat i na hmyz. Opačný vzor vyjadřuje inverzní Bergmannovo pravidlo, kdy velikost se snižuje s nadmořskou výškou (Chown & Gaston 2010). U hmyzu zkoumali vliv nadmořské výšky a zeměpisné šířky na tělesnou velikost pánové Blanckenhorn & Demont (2004). Navrhli, že s rostoucí nadmořskou výškou a zeměpisnou šířkou, velké druhy s typicky delší délkou vývoje se stávají menšími (inverzní Bergmannovo pravidlo), zatímco menší druhy s kratší délkou vývoje se stávají většími (Bergmannovo pravidlo). To vede k závěru, že generační čas relativní k délce sezóny je kritickým parametrem určujícím, které pravidlo lze aplikovat.

Změny velikosti těla se zeměpisnou šířkou a nadmořskou výškou, mohou být způsobeny buď adaptací lokálních populací nebo fenotypovou plasticitou (Stillwell 2010, Tsuchiya et al. 2012). Často je problematické odhalit, jaké mechanismy určují rozdíly velikosti těla, zda je to hlavně ovlivněno geneticky nebo fenotypovou plasticitou. Důkaz, že proměnlivost velikosti těla se zeměpisnou šířkou a nadmořskou výškou má genetický základ poskytují „zahradní experimenty“ (Blanckenhorn & Demont 2004). Tsuchia et al. (2012) zkoumali genetické rozdíly a fenotypovou plasticitu ve velikosti těla mezi populacemi z vysoké a nízké nadmořské

výšky u střevlíka *Carabus tosanus* a zjistili, že vliv teploty (fenotypová plasticita) na velikost těla byl nízký ve srovnání s genetickými rozdíly mezi populacemi pocházejícími z rozdílných nadmořských výšek. Také Stillwell & Fox (2009) ve svém výzkumu objevili genetické rozdíly mezi populacemi pro velikost těla, plodnost a v teplotních reakčních normách (vztah mezi fenotypem a teplotou vyjádřenou genotypem; Angilletta et al. 2003), ale populace ve svých odpovědích nebyly konzistentní. Z toho usuzují, že vliv teploty na změnu velikosti těla s nadmořskou výškou nebo zeměpisnou šířkou nepatří mezi nejdůležitější faktory. Spíše jsou zde další ekologické proměnné, které by mohly určovat velikost těla (například vlhkost, velikost hostitelských semen a sezonalita – byl studován druh brouka vyvíjející se uvnitř semen bobovitých rostlin). Naopak, vliv fenotypová plasticity na změny velikosti těla může být způsoben např.: zvýšením okolní teploty při chovu obecně vede ke zmenšení velikosti těla u hmyzu, tento fenomén je znám jako „temperature-size rule“ (TSR; Kingsolver & Huey 2008).

Zajímavostí je, že existuje málo studií, které jsou zaměřeny na variabilitu ve velikosti těla na malé prostorové škále. Pro střevlíky existuje jen jedna výjimka, Östman (2005) studoval variabilitu ve strukturální velikosti těla a kondici brouků na 10 farmách okolo Upsaly ve Švédsku v průběhu dvou let. Je důležité poznamenat, že velikost těla můžeme měřit pomocí více veličin. Rozlišujeme strukturální velikost těla (například délka krovky) nebo tělesnou hmotnost (Knapp & Knappová 2013). Strukturální velikost těla je určena během juvenilního vývoje a je ovlivněna genetickými predispozicemi, stejně tak jako teplotou (viz TSR) či kvalitou a kvantitou potravy (Bommarco 1998a, Karino et al. 2004). Na rozdíl od ní je tělesná hmotnost dospělého hmyzu často určena podmínkami prostředí (například potravní nabídkou), které zažije dospělec (Lövei & Sunderland 1996, Chaabane et al. 1997, Bommarco 1998a). Imaga střevlíků jsou potravně limitována a to může mít hlavní vliv na jejich reprodukční úspěch (Bilde & Toft 1998, Bommarco 1998b), kvůli tomu je variabilita v kondici střevlíku často studována (např.: Bommarco 1998a, Östman et al. 2001, Barone & Frank 2003, Knapp & Knappová 2013). Střevlíci mají dokonalou proměnu a různá životní stádia obsazují různé ekologické niky, například využívají odlišnou potravu, i když se vyskytují na stejné lokalitě (Lövei & Sunderland 1996, Bommarco 1998b). Tudíž tělesná hmotnost dospělých střevlíků nemusí být v úzkém

vztahu se strukturální velikostí těla. Avšak studie, které zkoumají variabilitu ve strukturální velikosti těla střevlíků, jsou vzácné (viz Östman 2005).

1.1 Střevlíci

Střevlíci (Coleoptera: Carabidae) jsou zajímavá a druhově velmi rozmanitá čeleď brouků. Mají různý tvar, barvu a velikost těla a díky tomu se stali atraktivní pro profesionální i amatérské entomology. Střevlíci mají kosmopolitní rozšíření (nalezneme je téměř všude na zemi), obývají téměř všechny oblasti terestrických biotopů včetně pouští a najdeme je i v jeskyních (Lövei et al. 1996). Často mají úzkou vazbu na biotop a mohou sloužit jako bioindikátory (Holland 2002), jsou úspěšně používáni jako užitečný nástroj při monitorování a detekci změn v životním prostředí (Rainio & Niemelä 2003).

Mnoho druhů střevlíků se živí jako predátoři, ale některé druhy se živí i rostlinnou potravou. Jednotlivé druhy se liší i svými disperzními schopnostmi. Existují zde druhy, které neztratily schopnost létat (makropterní) a druhy se zkrácenými křídly (brachypterní) nebo dokonce úplně bez křídel (apterní; Lövei et al. 1996). Některé druhy mají tu zvláštnost, že schopnost létat mají jen někteří jedinci v populaci či jen některé populace (křídelní polymorfismus). Disperzní vlastnosti mohou být velmi důležité, jelikož přežívání druhů je závislé na jejich schopnosti se rozšiřovat. Obecně brouci, kteří mají nižší abundanci, mají horší disperzní schopnosti a naopak (Holland 2002). Fenologie u střevlíků je rozmanitá, některé druhy přezimují jako dospělci a jiné jako larvy. U některých druhů dochází k diapause (letní nebo zimní) a to také v rozličné fázi životního cyklu. Střevlíci jsou vhodnými modelovými organismy, protože je výrazně ovlivňuje zemědělský management i krajinná struktura (Lövei et al. 1996), jsou tedy značně vystaveni prostorové a časové variabilitě, což z nich dělá vhodnými druhy pro tuto studii (Holland 2002).

Většina druhů střevlíků je univoltinních, mají tedy jen jednu generaci za rok, i když dospělci těchto druhů mohou přežívat i déle než jednu sezónu (Holland 2002). Mnoho druhů střevlíků jsou noční organismy (Lövei et al. 1996). Kvůli rozmnožování a přezimování jsou střevlíci nejaktivnější na jaře a na podzim, na jaře vyhledávají brouci partnera a samice hledají místo pro naklazení vajíček, na podzim

si střevlíci hledají stanoviště pro přezimování a migrují z polí na jejich okraje (Lövei et al. 1996).

Důležitý faktor úmrtnosti dospělců je predace a potravní nabídka. Larvy jsou ohroženy parazitací či patogeny (Lövei et al. 1996). Holland (2002) uvádí, že přežívání brouků v zemědělské krajině je dáno také tím, jestli zde bude dostatečně vhodných míst pro přezimování, protože přezimující střevlíci uvnitř polí jsou více postiženi zemědělskými operacemi než střevlíci, kteří hibernují na hranicích polí.

Střevlíci jsou prospěšnými organismy, živí se škůdci mnoha plodin a dokáží prodloužit periodu mezi přemnožením hmyzích škůdců (Lövei et al. 1996, Bommarco 1998a, Östman et al. 2001).

1.2 Studované druhy

Anchomenus dorsalis (obr. 1) (Pontoppidan, 1763) (Coleoptera: Carabidae) a *Poecilus cupreus* (obr. 2) (Lineaus, 1758) (Coleoptera: Carabidae) jsou generalisté otevřených biotopů. Liší se velikostí těla, *A. dorsalis* je dlouhý asi 5.6 – 7.7 mm a *P. cupreus* je dlouhý okolo 9.6 – 14.0 mm (Hůrka 1996). Oba druhy se běžně vyskytují v zemědělské krajině a nalezneme je také na orné půdě (Holland 2002). Důležitou roli v životě střevlíků hrají meze, které jim poskytují prostor pro jejich přezimování, slouží jako biotop s dostatečnými zdroji potravy a jsou vhodné k reprodukci (Bommarco 1998a, Holland 2002). Reprodukce u *A. dorsalis* a *P. cupreus* probíhá na jaře, larvy rostou během léta a dospělci vykuklení na konci léta následně přezimují. Po většinu roku se pohybují po nohou, ale jsou schopni i létat, čehož využívají hlavně na jaře (Holland 2002). Oba druhy jsou polyfágní predátoři mnoha druhů členovců, přičemž některé z nich jsou považovány za škůdce, například různé druhy mšic. *A. dorsalis* a *P. cupreus* jsou tedy označováni za prospěšné organismy s potenciálem biologické kontroly (Zangger 1994, Lövei & Sunderland 1996, Bommarco 1998a, Östman 2001, Holland 2002).

Obr. 1 - *Anchomenus dorsalis* (zdroj: www.naturephoto-cz.com)



Obr. 2 - *Poecilus cupreus* (zdroj: commons.wikimedia.org)



1.3 Zemědělská krajina

Zemědělství prodělalo v poslední dekádě značné změny, od přechodu extenzivního zemědělství až po intenzifikaci managementu s velkými vstupy agrochemikálií (Holland & Luff 2000). Intenzivní hospodaření s použitím pesticidů a umělých hnojiv snižuje kvalitu a homogenizuje biotopy, které jsou důležité pro mnoho druhů hmyzu (Holland 2002). Působení pesticidů na střevlíky můžeme

rozdělit na přímé (např.: přímé usmrcení vlivem toxicity) a nepřímé (např.: subletální vlivy jako důsledek nedostatku potravy).

Struktura krajiny a její heterogenita pravděpodobně ovlivňuje fitness členovců, hlavně predátorů, kteří se pohybují krajinou a setkávají se s mnoha různými biotopy, které se liší mikroklimatem, potravní nabídkou i možnostmi úkrytu (Bommarco 1998a, Östman et al. 2001). Velikost těla jedinců může být také ovlivněna strukturou krajiny. Například Bommarco (1998a) zkoumal vliv krajinné struktury na kondici, velikost těla a plodnost a zjistil, že velikost těla a kondice je vyšší na menších polích a naopak, plodnost byla negativně ovlivněna s rostoucím zastoupením jednoletých plodin, velkou rozlohou pole a nízkým poměrem obvodu k ploše. Mnohem častěji se studuje vliv zemědělství a krajinné heterogenity na kondici jedinců (Bommarco 1998a, Östman et al. 2001). Například Östman et al. (2001) ve své práci zkoumali vliv farmaření a krajinné komplexity a jejich vliv na kondici střevlíků. Zjistili, že kondice brouků je vyšší na farmách, které byly obhospodařovány extenzivně, měly nižší poměr obvodu k ploše a větší diverzitu plodin.

Jednotlivá pole jsou často rozdělena neobhospodařovanými liniovými biotopy, které jsou označovány jako meze nebo travní pásy (Holland & Luff 2000). Vliv mezí na strukturní velikost těla odhalili Zangger et al. (1994), kdy porovnávali délku krovky jedinců chycených na polích a na mezích a zjistili, že samice měly větší krovku na mezích.

Agroekosystémy se zdají být vhodným systémem ke studiu prostorové a časové variability ve velikosti těla hmyzích predátorů na malém prostorovém měřítku, jelikož potravní nabídka se může lišit mezi jednotlivými poli v závislosti na jejich vlastnostech, jako je rozloha pole, druh plodin nebo zemědělský management (Bommarco 1998a, Östman et al. 2001). Navíc v agroekosystémech se vyskytuje několik početných druhů střevlíků, které z nich dělají vhodné modelové druhy pro studium časoprostorové variability ve strukturální velikosti těla.

1.4 Přezimování

Jak už bylo zmíněno výše, hranice polí (meze) jsou důležité pro přezimování střevlíků. Pro úspěšné přezimování je také důležitá teplota. Průběh teploty během

zimy může působit odlišně na různé druhy střevlíků. Například u *Bembidion lampros* mortalita byla vyšší, když zima byla mírná, ale během zimy se vyskytlo několik dnů, kdy teplota klesla hluboko pod nulu. Naopak, když byla teplota celou zimu pod nulou a konstantní, tak úmrtnost byla nízká. Mortalita byla také vysoká, když týdně teplota kolísala od -2°C do $+6^{\circ}\text{C}$ (Petersen et al. 1996). Van Dijk (1994) našel vztah mezi úspěšným přežíváním a množstvím potravy na podzim. Když *Calathus melanocephalus* měl nižší mortalitu, když brouci měli dostatek potravy proti broukům, kteří hladověli, ale musím poznamenat, že signifikantní vztah mezi úspěšným přezimováním a množstvím shromážděné potravy našel pouze pro jeden rok z dvouletého výzkumu.

Typické pro *A. dorsalis* a *P. cupreus* je to, že přezimují na hranicích polí (Andersen 1997). Brouci se na podzim a brzy na jaře shromažďují na mezích v blízkosti pole, což umožňuje nasbírat velký počet jedinců. Navíc podzimní a jarní sběry brouků umožňuje zkoumat efekt přezimování na strukturální velikost těla, např.: specifická velikost zimního přežívání. Zimní mortalita je jednou z hlavních příčin úmrtí dospělců i juvenilů a u některých druhů dosahuje až 90% (Leathers et al. 1995).

1.5 Cíle práce (experimentu)

V této studii zkoumám prostorovou a časovou variabilitu ve strukturální velikosti těla dvou druhů střevlíků: *Anchomenus dorsalis* a *Poecilus cupreus* v zemědělské krajině. Položila jsem si následující otázky:

- 1) Liší se strukturální velikost těla brouků mezi jednotlivými poli?
- 2) Liší se strukturální velikost těla brouků mezi roky?
- 3) Liší se strukturální velikost těla brouků mezi podzimem a jarem (vliv přezimování)?
- 4) Liší se strukturální velikost těla mezi samci a samicemi?
- 5) Existuje nějaký komplexnější efekt výše uvedených proměnných na strukturální velikost těla brouků reprezentovaných jejich interakcemi?

Manuskript

Small-scale spatiotemporal variability in body size of two common carabid beetles in agricultural landscape



Zkoumané pole nedaleko Lysolají, jaro 2011 (foto Eliška Baranovská).

1 **Title**

2 Small-scale spatiotemporal variability in body size of two common carabid beetles
3 in agricultural landscape

4

5 **Authors**

6 Eliška BARANOVSKÁ, Michal KNAPP

7

8 **Address**

9 Department of Ecology, Faculty of Environmental Sciences, Czech University of
10 Life Sciences Prague, Kamýcká 129, Praha 6 – Suchdol, CZ-165 21, Czech
11 Republic; e-mail: ElisBee@seznam.cz

12

13 **Abstract**

14 Adult body size is one of the most ecologically relevant quantitative traits that
15 determine many other life-history traits of particular organism, including ecological,
16 physiological and ethological ones. In insects, there is quite close intraspecific
17 relationship between body size and fecundity in females, whereas fecundity increases
18 with increasing body size. Therefore, intraspecific variation in body size relatively
19 frequently studied, however these studies usually focus on large spatial scale.
20 In contrast, this study investigate variability in structural body size of carabids
21 *Poecilus cupreus* and *Anchomenus dorsalis* in time and space on small scale. The
22 beetles were collected in four fields near Prague-Suchdol, the Czech Republic, in
23 autumn 2009 and 2010, and in spring 2010, 2011 and 2012. In *P. cupreus* structural

24 body size was significantly affected by sex (females are larger than males), however
25 no temporal and small-scale spatial variability was observed. In contrast, structural
26 body size in *A. dorsalis* was significantly affected by sex (females are larger in
27 comparison to males) as well as by field identity, overwintering (post-overwintering
28 individuals collected in spring were larger in comparison to pre-overwintering
29 individuals collected in autumn), year, overwintering×year interaction and field×year
30 interaction. Our results suggest that existence of size-specific mortality during
31 hibernation varies among years, probably according to the specific weather
32 conditions during particular winter. Fields differ in environmental conditions
33 experienced by larval stages, which results in differences in adult structural body size
34 and additionally conditions within particular fields change asynchronously in time
35 (field×year interaction). These results show that it is important to perform long-term
36 research (spanning more than one year) in order to record not only spatial variation,
37 but also temporal variation in structural body size in insects.

38

39 **Key words:** *Anchomenus dorsalis*, *Poecilus cupreus*, agroecosystem, structural body
40 size, spatiotemporal variation, overwintering.

41

42 INTRODUCTION

43 Adult body size is noticeable feature of each organism and one of the most
44 ecologically relevant quantitative individual characteristic (Blanckenhorn & Demont
45 2004, Chown & Gaston 2010). Individual body size determines many other life-
46 history traits of particular organism, including ecological, physiological and
47 ethological traits (Chown & Gaston 2010, Yom-Tov & Geffen 2011). In insects,

48 there is quite close intraspecific relationship between body size and fecundity in
49 females, whereas fecundity increases with increasing body size (Honěk 1993). In
50 addition to higher fecundity, bigger individuals commonly have higher mating
51 success, enhanced longevity and winter survival in comparison to smaller ones
52 (Blanckenhorn et al. 2007b, Peixoto & Benson 2008, Kovacs & Goodisman 2012).

53 Intraspecific variation in body size is frequently studied at large spatial scale,
54 e.g. variation along latitudinal or altitudinal gradients. Such variation in body size at
55 large scale stimulated searching for zoogeographical rules, for example Bergmann's
56 rule or converse Bergmann's rule (Yom-Tov & Geffen 2011, Tsuchiya et al. 2012).
57 In insects, continuum of latitude and altitude effects on body size was reported by
58 Blanckenhorn & Demont (2004), who suggest that with increasing latitude or altitude
59 and thus decrease temperature, specimens of large species with typically longer
60 developmental time become smaller (converse Bergmann's rule), whereas specimens
61 of smaller species with typically shorter developmental time become bigger
62 (Bergmann's rule). Changes in body size with altitude or latitude could be caused
63 either by adaptation of local populations or by phenotypic plasticity (Stillwell 2010,
64 Tsuchiya et al. 2012). For example, increase in rearing temperature generally leads to
65 decrease in body size in insects, phenomenon known as temperature-size rule (TSR;
66 Kingsolver & Huey 2008).

67 Interestingly, studies focused on small-scale spatial and temporal variation in
68 body size are lacking. To our knowledge, the only exception for carabids is study
69 performed by Östman (2005), who studied variation in structural body size and body
70 condition of beetles on 10 farms around Uppsala in Sweden in two subsequent years.
71 It is important to note that two different measures of body size could be measured:
72 structural body size (e.g. elytron length) and body mass (sometimes corrected for

73 structural body size and called “body condition”; Knapp & Knappová 2013).
74 Structural body size is determined during juvenile development and is affected by
75 genetic predispositions as well as by temperature (see TSR above), food quantity and
76 quality (Bommarco 1998a, Karino et al. 2004). In contrast, adult body mass (body
77 condition) in income breeding insects is determined by environment condition, e.g.
78 food availability, experienced by adults (Lövei & Sunderland 1996, Chaabane et al.
79 1997, Bommarco 1998a,). Adult carabids are known to be food limited as adults,
80 which could have substantial effects on their reproductive success (Bilde & Toft
81 1998, Bommarco 1998b), thus variation in body condition (body mass) is frequently
82 investigated (e.g. Bommarco 1998a, Östman et al. 2001, Barone & Frank 2003).
83 Carabids have complex life-cycles and different life stage can occupy various niches
84 and experience diverse environmental conditions, e.g. food availability, at the same
85 locality (Lövei & Sunderland 1996, Bommarco 1998b). Thus, adult body condition
86 (body mass) may not to be tightly correlated to structural body size. However,
87 studies investigating variability in structural body size of carabids are rare (but see
88 Östman 2005).

89 Agroecosystem seems to be suitable habitats to study small-scale spatial and
90 temporal variation in body size of predatory insects as food availability could vary
91 between particular fields in dependence on their properties, e.g. field area, crop
92 identity or agricultural management applied (Bommarco 1998a, Östman et al. 2001).
93 Moreover, agroecosystems host several ubiquitous and abundant carabid species,
94 which makes them suitable for performance of a study investigating spatio-temporal
95 variation in structural body size. These species typically overwinter out of arable
96 land in baulks (Andersen 1997), so beetles are aggregated in field margins in autumn
97 and in early spring, which makes possible to collect large numbers of specimens. In

98 addition, autumn and spring sampling enable to investigate effect of overwintering
99 on structural body size, i.e. size-specific winter survival. Winter is thought to be
100 period with substantial mortality risk for temperate insects, reaching up to 90% in
101 some species (Leathers et al. 1995).

102 In present study, we investigate small-scale spatial and temporal variation in
103 structural body size (thereafter SBS) of two carabid beetles: *Anchomenus dorsalis*
104 and *Poecilus cupreus* in agricultural landscape. We address the following questions:
105 1) Does SBS vary among particular fields?; 2) Does SBS vary among years?; 3)
106 Does SBS differ between autumn and subsequent spring?; 4) Does SBS vary
107 between males and females?; 5) Is there any more complex effect of above
108 mentioned variables on SBS represented by their interactions?

109

110 MATERIAL AND METHODS

111 *Study species*

112 *Poecilus cupreus* (Lineaus, 1758) (Coleoptera: Carabidae) and *Anchomenus dorsalis*
113 (Pontoppidan, 1763) (Coleoptera: Carabidae) are open habitat generalist species
114 differing in body size, *A. Dorsalis* is 5.6 – 7.7 mm long and *P. cupreus* is 9.6 –
115 14.0 mm long (Hůrka 1996). Both are common in agricultural landscapes and
116 frequently occur also in arable fields (Holland 2002). However, non-crop habitat
117 plays crucial role for their overwintering and reproduction (Bommarco 1998a,
118 Holland 2002). *A. Dorsalis* and *P. cupreus* are typical spring breeders, i.e. species
119 reproducing in spring and early summer, larval growth takes place during summer
120 and overwintering stage are adult beetles. Both species are polyphageous predators
121 of diverse arthropods including these considered as serious pests, e.g. aphids, thus *A.*

122 *Dorsalis* and *P. cupreus* are classified as beneficial organisms with biocontrol
123 potential, (Zangger 1994, Lövei & Sunderland 1996, Bommarco1998a, Östman
124 2001, Holland 2002).

125 ***Experimental design***

126 Carabid beetles were collected repeatedly in four arable fields situated few
127 kilometers north-west of Prague, the Czech Republic (Figure 1). Fields are distanced
128 few kilometers from each other and they differed in size (area). All fields were
129 conventional managed during sampling period (2009-2012). Within each field two
130 field margin sites, one neighbouring forest boundary and second neighbouring grassy
131 boundary, were sampled using pitfall traps. Traps were made of plastic gutters 80 cm
132 long, 15 cm wide and 15 cm deep, which were buried in the ground. The rim of the
133 traps was precisely flushed with the soil level to enhance trap efficiency for smaller
134 specimens. So-called “live traps” were employed, i.e. traps were not filled with any
135 conservation fluid. Each trap was covered by metal plate (90 x 30 cm) made of
136 aluminium, fixed by large (15 cm long) nails. At each site (neighbouring forest or
137 grassy boundary) three pitfall traps were operated. Traps were emptied every other
138 day.

139 At the same sites, beetles were collected in autumn (October) 2009 and 2010,
140 and in spring (April) 2010, 2011 and 2012. At each site in each sampling period we
141 tried to collect at least 40 specimens per particular species (*A. dorsalis* or *P.*
142 *cupreus*), i.e. at least 80 specimens per particular species per field. Live beetles were
143 transported to the laboratory, killed by freeze and stored in a freezer at -20°C until
144 sample processing. Before size measurement was realized, specimens of particular
145 species from particular site and particular sampling period were sexed and 15 males
146 and 15 females were selected at random. If there were fewer than 15 males or

147 females per site, then all available specimens were used. Elytron length, hind femur
148 length and pronotum width were subsequently measured for all selected specimens
149 using digital calliper with a precision to 0.01 mm. However it is a common practice
150 to measure only one size, it was shown that measurement of more sizes is meaningful
151 in carabids, because individuals of particular length could be either wide or thin
152 (Knapp & Knappová 2013).

153 In *A. dorsalis* we analyzed two datasets: overwintering dataset (A1) consisted
154 of two autumn sampling events (2009 and 2010) and two spring sampling events
155 (2010 and 2011); long-term dataset (A2) consisted of three spring sampling events
156 (2010, 2011 and 2012). Low abundances or activity of *P. cupreus* in some sampling
157 events resulted in insufficient numbers of collected specimens from some sites.
158 Therefore, we had to analyze only limited datasets for this species. Overwintering
159 dataset for *P. cupreus* (P1) consisted of one autumn sampling event (2009) and one
160 spring sampling event (2010). Long-term dataset for *P. cupreus* (P2) consisted of
161 two spring sampling events (2010 and 2011).

162 ***Statistical analyses***

163 To analyze effects of sex, field, overwintering (autumn or spring), year and their
164 interactions on body size, we employed direct multivariate ordination techniques
165 called Redundancy analysis (RDA). All three measured sizes, i.e. elytron length,
166 hind femur length and pronotum width, were used as dependent variables. Data were
167 analysed separately for particular datasets (A1 and A2 for *A. dorsalis* and P1 and P2
168 for *P. cupreus*; see above), whereas all possible environmental variables (e.g., sex,
169 field, year for A2 dataset) and their interactions were included for each particular
170 dataset.

171 At first step significant terms were identified using forward selection
172 procedure and significance of final model (all canonical axes together) was tested
173 using randomisation test with 999 permutations. Subsequently net effects of
174 particular significant terms were analysed and tested. For such purposes all other
175 significant terms in particular model were used as covariates and randomisation tests
176 with 999 permutations were performed under restricted permutation scenarios
177 (permutations were made only within blocks defined by main effect covariates, i.e.
178 non-interaction covariates). All analyses were performed in Canoco for Windows 4.5
179 software (ter Braak & Šmilauer, 2002).

180

181 **RESULTS**

182 In total, we collected and measured 1133 individuals of *A. dorsalis* (934 were
183 analyzed in overwintering dataset A1 and 677 were analyzed in long-term dataset
184 A2) and 683 individuals of *P. cupreus* (468 were analyzed in overwintering dataset
185 P1 and 455 were analyzed in long-term dataset P2).

186 Body size in *A. dorsalis* was significantly affected by sex (females are larger
187 in comparison to males), field of origin, overwintering (post-overwintering
188 individuals collected in spring were larger in comparison to pre-overwintering
189 individuals collected in autumn) and overwintering×year interaction (Table 1; Figure
190 2). Effect of sampling year was not significant in overwintering dataset (2 years
191 sampling; RDA: $F = 2.77$, $P = 0.085$), but it became significant when long-term data
192 were analyzed (3 years sampling; RDA: $F = 4.02$, $P = 0.013$). In long-term dataset,
193 there was also significant field×year interaction (Table 2; Figure3).

194 In *P. cupreus*, body size was significantly affected by sex (females are larger
195 than males; RDA: overwintering 1 year dataset: $F = 5.31$, $P = 0.009$; long-term 2

196 years dataset: $F = 9.66$, $P = 0.002$). There was no significant effect of field of origin
197 (RDA; overwintering 1 year dataset: $F = 3.11$, $P = 0.059$; long-term 2 years dataset:
198 $F = 2.84$, $P = 0.069$) neither sampling year (RDA; long-term 2 years dataset: $F =$
199 1.48 , $P = 0.217$).

200

201 **DISCUSSION**

202 There are only few studies investigating small-scale spatial and temporal variation in
203 structural body size in insects. The only study on carabid beetles was published by
204 Östman (2005), who studied variation in structural body size and body condition of
205 carabid beetles in two subsequent years at several farms in Sweden. To our
206 knowledge, this is the first study investigating effect of winter period on shift in
207 structural body size of carabid beetle within populations, i.e. size-dependent winter
208 mortality in natural conditions, at several sites in two subsequent years. Our results
209 indicate that structural body size in *Anchomenus dorsalis* differed between autumn
210 and subsequent spring, varied among sites and this spatial variation was
211 asynchronous through time. Interestingly, in second studied species (*Poecilus*
212 *cupreus*) there were no significant effects of site, overwintering or sampling year on
213 structural body size. Possible cause is higher within sample variability in body size in
214 *P. cupreus* in comparison to *A. dorsalis*. Structural body size in both species was
215 significantly influenced by sex, whereas females were larger than males. Female
216 biased sexual size dimorphism in investigated species is in agreement with general
217 trend observed in insects (Blanckenhorn et al. 2007a). Bigger females are able to
218 reach greater fecundity (Honěk 1993), thus body size in females is under strong
219 selection favoring larger size (Stillwell et al. 2010).

220 Structural body size in *A. dorsalis* was significantly affected by
221 overwintering, specimens of species collected in autumn were bigger than these
222 collected in subsequent spring. Possible explanation for this pattern is size-dependent
223 winter mortality (i.e. large individuals have higher probability of surviving). As adult
224 structural body size is determined during preimaginal development (Bommarco
225 1998b, van Dijk 1994), it is possible that survival of beetles during winter is
226 indirectly influenced by food and temperature experienced during preimaginal
227 stages. Interestingly, structural body size differed between beetles collected in
228 autumn and in subsequent spring mainly during winter in 2010-2011 (there was
229 significant interaction between overwintering and year). Season-specific effect of
230 physiological condition on winter survival in carabids has been previously reported
231 by van Dijk (1994). Winter mortality in insects is substantially affected by
232 temperature and other environmental condition (Petersen 1996, Leathers et al. 1995).
233 Carabids could suffer from extremely low winter temperatures causing chill injuries
234 as well as from mild winters causing depletion of energy reserves, whereas probably
235 the most unfavourable conditions correspond to temperature fluctuations around zero
236 point (Petersen 1996). The course of winter temperatures differ strongly among
237 particular years in Central Europe, thus varying effects of overwintering on structural
238 body size is not surprising.

239 Variation in structural body size among particular years is probably caused by
240 year to year variation in environmental conditions. The weather, mainly temperature
241 and moisture, could substantially affect abundance of prey and thus determine
242 feeding conditions of carabid larvae (Bommarco 1998b). Moreover, preimaginal
243 growth and final adult structural body size are also affected by experienced
244 temperature per se. In general, body size of individuals experienced lower

245 temperatures during preimaginal development is larger in comparison to these
246 experienced higher temperatures (so-called temperature-size rule; Kingsolver &
247 Huey 2008).

248 Variation in structural body size of *A. dorsalis* among fields could be a result
249 of difference in local feeding conditions, which could be affected for example by
250 landscape parameters (structure) or by agricultural management taking place at
251 particular field (Östman et al. 2001). Bommarco (1998a) reported that body size of
252 beetles increase as area of arable field and perimeter-to-area of particular field
253 decrease. However, it is difficult to identify particular causes of variation in
254 structural body size of beetles among fields in this study as only four fields were
255 investigated. It is important to note that just developmental plasticity (proximate
256 causes) is discussed above. However, variation in structural body size could be also
257 caused by local adaptation of particular populations (ultimate causes). But at small
258 spatial scale investigated in this study ultimate causes are unlikely. We assume that
259 beetles have been able to move among particular fields investigated. The majority of
260 ground beetles, including both species investigated in this study, have quite high
261 dispersal ability as they are able to fly (Holland 2002). Thus, high gene flow
262 probably leads to low level genetic differentiation in our study system (Lagisz et al.
263 2010).

264 Inconsistency of variation in structural body size of *A. dorsalis* among fields
265 in time (significant field and year interaction) could be caused by rotation of annual
266 crops grown. Crop identity and connected specific agricultural operations and their
267 timing may substantially alter environmental conditions within fields (Holland 2002,
268 Bommarco 1998a). Unfortunately, limited extent of our study (just four fields
269 investigated) do not allow to us to investigate effect of crop identity rigorously.

270 In conclusion, structural body size in both investigated species was
271 determined mainly by gender. However, smaller portion of variation in body size of
272 *A. dorsalis* was also explained by field identity, sampling year, overwintering,
273 interaction of overwintering and year and interaction of field identity and year (i.e.
274 small-scale spatial and temporal). This study shows that it is important to perform
275 long-term research (spanning more than one year) in order to record not only spatial
276 variation, but also temporal variation in body size.

277

278 **ACKNOWLEDGMENTS**

279 We are owe to entomologist from Crop Research Institute in Prague-Ruzyně
280 (especially P. Saska & A. Honěk), who provide us with laboratory and equipment
281 necessary to perform this study. We are grateful to D. Moravec and K. Uhnava for
282 their assistance with collecting and measuring of beetles. This study was financially
283 supported by grants IGA no. 42900/1312/3166 and no. 42110/1312/3124 awarded by
284 the Czech University of Life Sciences Prague.

285

286 **Tables**

287

288 **Table 1**

289 **Effects of sampling site, sampling year and overwintering on structural body**
 290 **size in *Anchomenus dorsalis*.** Presented results are outcome of direct linear
 291 multivariate ordination analyses (RDA) performed on dataset consisting of beetles
 292 sampled repeatedly at four field sites in autumn and spring during two subsequent
 293 years. Structural body size is represented by elytron length, hind femur length and
 294 pronotum width. Final model presented in the table was selected using forward
 295 selection procedure, whereas selection was made among following terms: sex, field,
 296 overwintering, year and all their possible interactions.

297

	Term	F-value	P-value	R²
Forward selection	Sex	216.51	0.001	
	Field	19.43	0.001	
	Overwintering	8.06	0.002	
	Year [#]	2.77	0.069	
	Overwintering×Year	4.78	0.018	
Net effects	Sex	225.78	0.001	0.189
	Field	10.60	0.001	0.027
	Overwintering	7.98	0.004	0.007
	Year [#]	2.77	0.085	0.002
	Overwintering×Year	4.78	0.027	0.004
	all together [†]	39.24	0.001	0.229

298 [#] there was no significant (at P = 0.05) main effect of year, however the term was
 299 included in final model because of significant overwintering×year interaction

300 [†] represents final model (shown in Figure 2) including all above mentioned terms

301 **Table 2**

302 **Effects of sampling site, sampling year on structural body size in *Anchomenus***
 303 ***dorsalis***. Presented results are outcome of direct linear multivariate ordination
 304 analyses (RDA) performed on dataset consisting of beetles sampled repeatedly at
 305 four field sites in spring during three subsequent years. Structural body size is
 306 represented by elytron length, hind femur length and pronotum width. Final model
 307 presented in the table was selected using forward selection procedure, whereas
 308 selection was made among following terms: sex, field, year and all their possible
 309 interactions.

310

	Term	F-value	P-value	R²
Forward selection	Sex	188.91	0.001	
	Year	6.29	0.013	
	Field	6.03	0.010	
	Field×Year	15.85	0.001	
Net effects	Sex	193.62	0.001	0.219
	Year	4.02	0.013	0.009
	Field	3.83	0.009	0.013
	Field×Year	4.24	0.001	0.028
	all together †	20.33	0.001	0.269

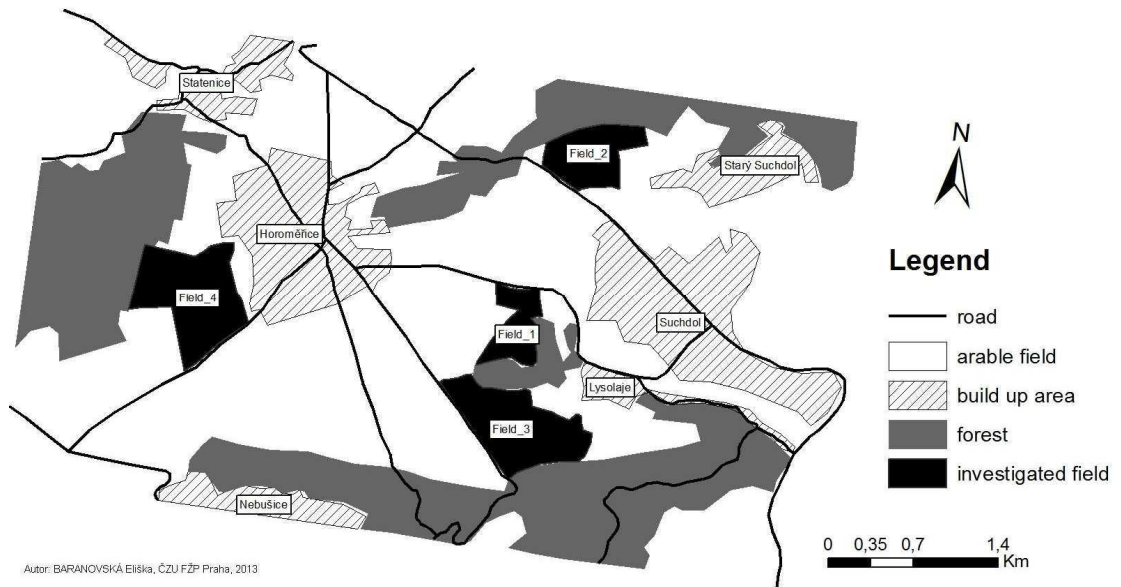
311

312 † represents final model (shown in Figure 3) including all above mentioned terms

313 **Figure 1**

314 **Map of localities investigated in this study**

315



316

317 Investigated arable fields were situated near Prague-Suchdol, the Czech Republic

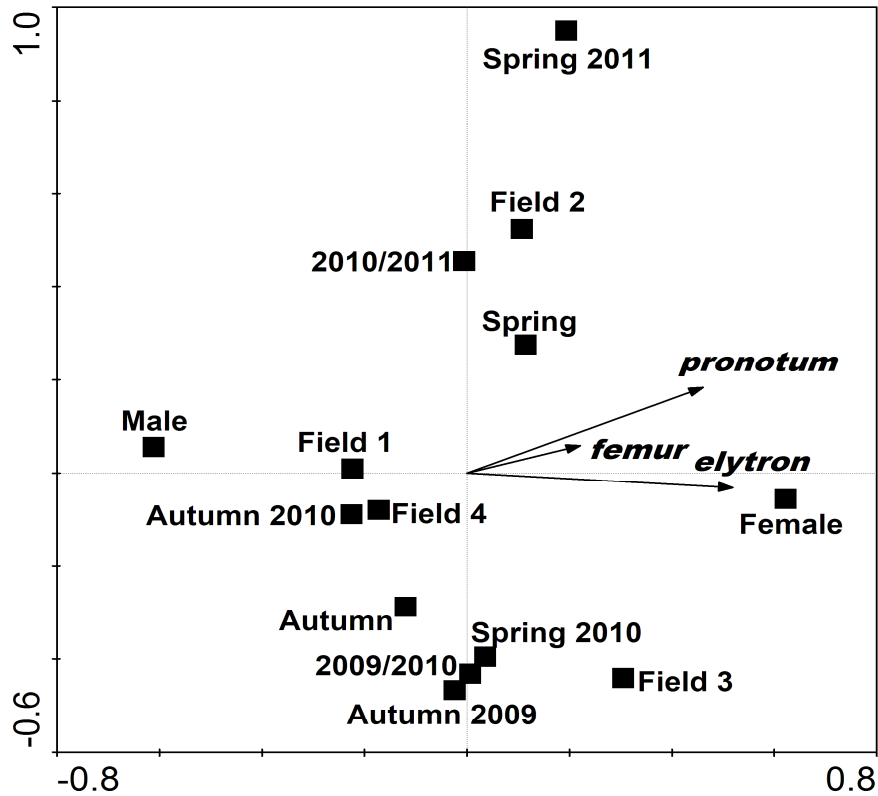
318 (GPS coordinates of centre fields: field 1 – 50°7'46.942''N 14°21'37.574''E, field 2

319 50°8'28.480''N 14°21'54.754''E, field 3 – 50°7'16.933''N 14°21'44.419''E,

320 field 4 – 50°7'38.451''N 14°19'30.361''E).

321 **Figure 2**

322 **Effects of sex, field and interaction between overwintering and year on**
323 **structural body size in *Anchomenus dorsalis*.**



324

325 Ordination diagram displays results of redundancy analysis (RDA) performed on
326 "overwintering dataset" (A1 – see materials and methods). Total variability in data
327 explained by environmental variables included in the final model was 22.9% (the
328 first canonical axis explained 22.1% of variability in data, the second canonical axis
329 explained 0.5% of variability in data; permutation test for all canonical axes: $F =$
330 39.235 ; $P = 0.001$).

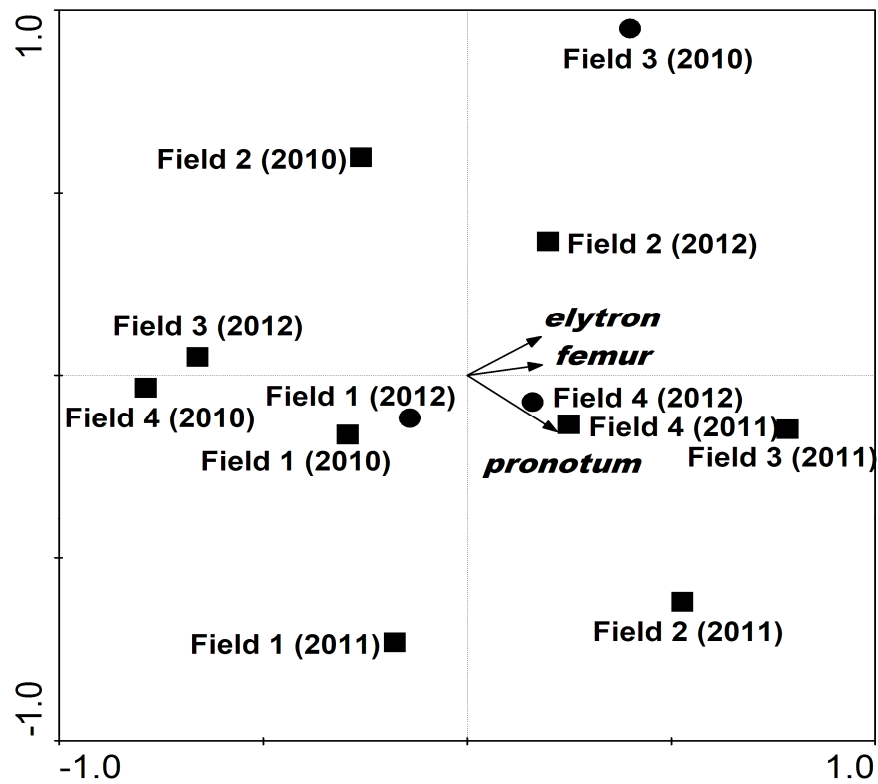
331

332

333

334 **Figure 3**

335 **Effects of field identity and year on structural body size in *Anchomenus dorsalis*.**



336

337 Ordination diagram displays results of redundancy analysis (RDA) performed on
338 "long-term dataset" (A2 – see materials and methods). Fields were classified by crop
339 type grown in particular year: squares represent field with cereal crop, circles
340 represent field with other crop than cereal (rape or poppy). Total variability in data
341 explained by field, year and their interaction was 5.0% (the first canonical axis
342 explained 4.6%, the second canonical axis explained 0.4%; permutation test for all
343 canonical axes: $F=4.127$; $P=0.001$; sex was used as covariable in the analysis).

344

345

346

347 **References**

- 348 Andersen A., 1997: Densities of overwintering carabids and staphylinids (Col.
349 Carabidae and Staphylinidae) in cereal and grass fields and their boundaries.
350 Journal of Applied Entomology 121: 77-80.
- 351 Barone M., Frank T., 2003: Habitat age increases reproduction and nutritional
352 condition in a generalist arthropod predator. Oecologia 135: 78-83.
- 353 Bilde T., Toft S., 1998: Quantifying food limitation of arthropod predators in the
354 field. Oecologia 115: 54-58.
- 355 Blanckenhorn W.U., Demont M., 2004: Bergmann and Converse Bergmann
356 latitudinal clines arthropods: two ends of a continuum? Integrative and
357 Comparative Biology 44: 413-424.
- 358 Blanckenhorn W.U, Dixon A.F.G., Fairbairn D.J., Foellmer M.W.,
359 Gibert P., van der Linde K., Meier R., Nylin S., Pitnick S., Schoff Ch., Signorelli M.,
360 Teder T., Wiklund Ch., 2007a: Proximate causes of Rensch's rule: does sexual size
361 dimorphism in arthropods result from sex differences in development time? The
362 American Naturalist 169: 245-257.
- 363 Blanckenhorn W.U., Fanti J., Reim C., 2007 b: Size-dependent energy reserves,
364 energy utilization and longevity in the yellow dung fly. Physiological Entomology
365 32: 372-381.
- 366 Bommarco R., 1998a: Reproduction and energy reserves of predatory carabid beetle
367 relative to agroecosystem complexity. Ecological Application 8: 846-853
- 368 Bommarco R., 1998b: Stage sensitivity to food limitation for a generalist Arthropod
369 predator, *Pterostichus cupreus* (Coleoptera: Carabidae). Environmental
370 Entomology 27: 864-869.

371 Chaabane K., Loreau M., Josens G., 1997: Growth and egg production in *Abax ater*
372 (Coleoptera, Carabidae). *Pedobiologia* 41: 385-396.

373 Chown S.L., Gaston K., 2010: Body size variation in insects: a macroecological
374 perspective. *Biological Reviews* 85: 139-169.

375 van Dijk T. S., 1994: On the relationship between food, reproduction and survival of
376 two carabid beetles: *Calathus melanocephalus* and *Pterostichus versicolor*.
377 *Ecological Entomology* 19: 263-270.

378 Holland J., 2002: The agroecology of carabid beetle. Intercept-Scientific, Technical,
379 Medical, 356 pp.

380 Honěk A., 1993: Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a
381 general relationship. *Oikos* 66: 483-492.

382 Hůrka K., 1996: Carabidae of the Czech and Slovak Republics. Kabourek, Zlín:
383 565pp.

384 Karino K., Seki N., Chiba M., 2004: Larval nutritional environment determines adult
385 size in Japanese horned beetles *Allomyrina dichotoma*. *Ecological Research* 19:
386 663-668.

387 Kingsolver J.G., Huey R.B., 2008: Size, temperature, and fitness: three rules.
388 *Evolutionary Ecology Research* 10: 251-268.

389 Knapp M., Knappová J., 2013: Measurement of body condition in a common carabid
390 beetle, *Poecilus cupreus*: a comparison of fresh weight, dry weight, and fat content.
391 *Journal of Insect Science* 13: 1-10.

392 Kovacs J.L., Goodisman M.A., 2012: Effects of size, shape, genotype, and mating
393 status on queen overwintering survival in the social wasp *Vespula maculifrons*.
394 *Environmental Entomology* 41: 1612-1620.

395 Lagisz M., Wolff K., Sanderson R.A., Laskowski R., 2010: Genetic population
396 structure of the ground beetle, *Pterostichus oblongopunctatus*, inhabiting a
397 fragmented and polluted landscape: Evidence for sex-biased dispersal. *Journal of*
398 *Insect Science* 10: 1-20.

399 Leathers S.R., Walters K.F., Bale J.S. 1995: The ecology of insect overwintering.
400 Cambridge University Press, New York, 255 pp.

401 Lövei G.L., Sunderland K.D., 1996: Ecology and behavior of ground beetles
402 (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology* 41: 231-256.

403 Östman Ö., Ekbom B., Bengtsson J., Weibull A., 2001: Landscape complexity and
404 farming practice influence the condition of polyphagous carabid beetles. *Ecological*
405 *Applications* 11: 480-488.

406 Östman Ö., 2005: Asynchronous temporal variation among in condition of two
407 carabid species. *Ecological Entomology* 30: 63-69.

408 Peixoto P.E.C., Benson W.W., 2008: Body mass and not wing length predicts
409 territorial success in a tropical satyrine Butterfly. *Ethology* 114: 1069-1077.

410 Petersen M.K., Ekbom B., Ravn H.P., 1996: Temperature dependent winter survival
411 of *Bembidion lampros* and *Tachyporus hypnorum*. *Journal of Insect Physiology* 42:
412 997-1005.

413 Stillwell R.C., 2010: Are latitudinal clines in body size adaptive? *Oikos* 11: 1387-
414 1390.

415 Stillwell R.C., Blanckenhorn W.U., Teder T., Davidowitz G., Fox Ch.W., 2010: Sex
416 differences in phenotypic plasticity affect variation in sexual size dimorphism in
417 insect: from physiology to evolution. *Annual Review of Entomology* 55: 227-245.

418 Tsuchiya Y., Takami Y., Okuzaki Y., Sota T., 2012: Genetic differences and
419 phenotypic plasticity in body size between high- and low-altitude populations of

420 the ground beetle *Carabus tosanus*. Journal of Evolutionary Biology 25: 1835-
421 1842.

422 ter Braak C.J.F., Šmilauer P., 2002: CANOCO reference manual and CanoDraw for
423 Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5).
424 Microcomputer Power, Ithaca.

425 Yom-Tov Y., Geffen E., 2011: Recent spatial and temporal changes in body size of
426 terrestrial vertebrates: probable causes and pitfalls. Biological Reviews 86: 531-
427 541.

428 Zangger A., 1994: The positive influence of strip-management on carabid beetles in
429 a cereal field: accessibility of food and reproduction in *Poecilus cupreus*. Carabid
430 beetles: Ecology and Evolution, 469-472.

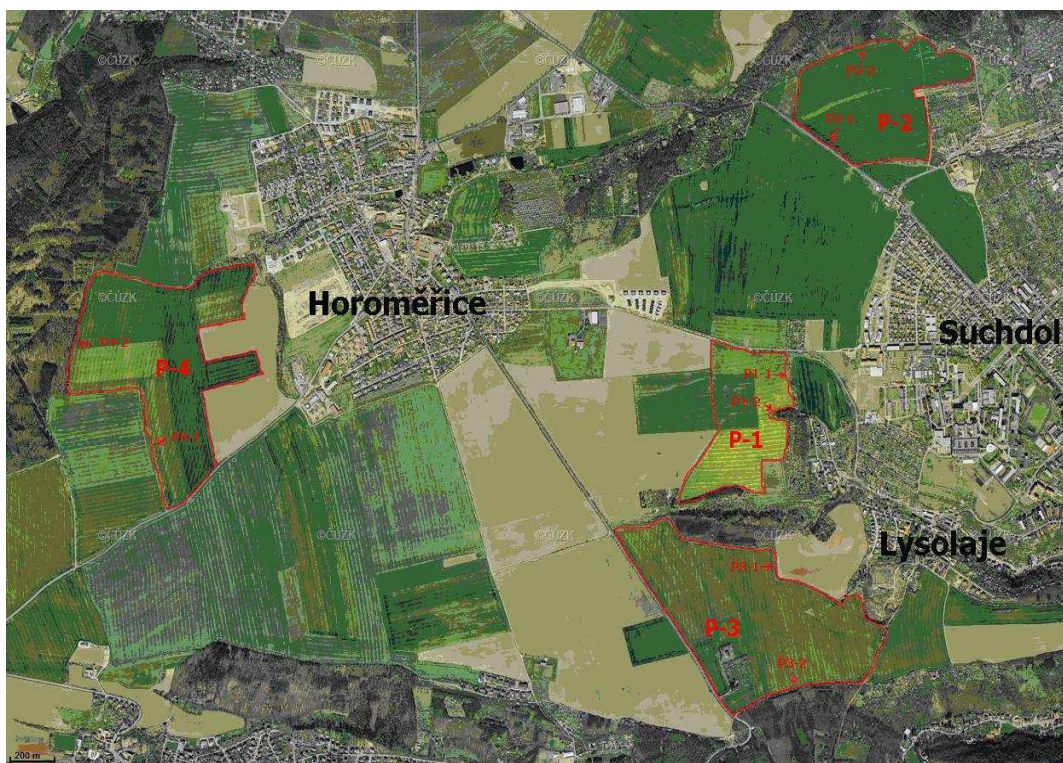
431

Shrnutí

Cílem této práce bylo zjistit, jak se liší strukturální velikost těla dvou druhů střevlíků *Anchomenus dorsalis* a *Poecilus cupreus* v prostoru a čase, na malém prostorovém měřítku. Tito střevlíci jsou významní predátoři škůdců na polích (Holland 2002). Oba druhy se vyskytují ve velkém počtu v zemědělské krajině v okolí Prahy, což je dělá vhodnými modelovými druhy ke studiu variability ve strukturální velikosti těla. Také samotné agroekosystémy disponují vlastnostmi (např.: velikost pole může ovlivnit potravní nabídku a tím ovlivní i velikost těla brouků), které umožňují studium časové a prostorové proměnlivosti velikosti těla brouků (Bommarco 1998a, Östman 2005). V této studii jsem zjišťovala, jak se velikost těla liší mezi samci a samicemi, mezi jednotlivými poli, mezi podzimem a jarem, v průběhu let a v analýze byly zahrnuty i všechny možné interakce mezi zkoumanými proměnnými.

Výzkum probíhal poblíž Prahy v okolí Suchdola a Horoměřic na čtyřech polích. Pole jsou od sebe různě vzdálena a liší se rozlohou (obr. 3).

Obr. 3 - Mapa lokalit (zdroj: www.amapy.cz)



Brouci byli sbíráni pomocí zemních pastí. Na každém poli byla stanovena dvě místa pro položení pastí, jedno místo bylo u lesa a druhé místo u travnaté meze. Na každém vzorkovacím místě byly zakopány tři zemní pasti, takže na jednom poli bylo vždy 6 pastí. Tyto pasti se skládaly ze dvou do sebe vložených truhlíků, které byly 80 cm dlouhé, 15 cm široké a 15 cm hluboké. Každá past byla přikryta střechem vyrobenou z hliníkového plechu a zajištěnou čtyřmi hřebíky. Do pastí padali živí brouci, a aby bylo zabráněno predaci uvnitř pastí, byly pasti vybírány každý druhý den. Živí brouci byli přeneseni do laboratoře a byli zabiti zmražením a uskladněni v mrazicím boxu. Podzimní a jarní vzorky byly vždy zpracovány následující léto. Sběr brouků probíhal na podzim během září v letech 2009 a 2010 a na jaře v průběhu dubna v letech 2010, 2011 a 2012.

Velikost jednotlivým brouků byla měřena digitální šuplerou. Byly měřeny vždy tři rozměry: délka stehna, šířka štítu a délka krovky (obr. 4). Na každém poli bylo nasbíráno přibližně 80 jedinců od každého druhu. Do analýzy většinou vstupovalo náhodně vybraných (nepoškozených) 30 samců a 30 samic za jednu lokalitu, ale na některých polích se dostatečný počet jedinců nepodařilo nasbírat, v takovém případě byli použiti všichni brouci, kteří byli k dispozici.

Obr. 4 - Měřené rozměry, *Poecilus cupreus* (zdroj: www.hlasek.com)



Byly vytvořeny dva datasety pro každý druh: přezimovací dataset a dlouhodobý dataset. U *A. dorsalis* se přezimovací dataset skládal z dvou podzimních sběrů brouků (2009 a 2010) a dvou jarních sběrů (2010, 2011). Dlouhodobý dataset se skládal ze tří jarních sběrů brouků (2010, 2011 a 2012). U *P. cupreus* přezimovací dataset se skládal z jednoho podzimního sběru brouků (2009) a jednoho jarního sběru brouků (2010). Dlouhodobý dataset se skládal z dvou jarních sběrů brouků (2010 a 2011). Následná analýza byla provedena v programu Canoco for Windows 4.5 software (ter Braak & Šmilauer 2002).

Celkem bylo nasbíráno 1133 jedinců *A. dorsalis* (934 bylo analyzováno v přezimovacím datasetu a 677 v dlouhodobém datasetu) a 683 jedinců *P. cupreus* (468 bylo analyzováno v přezimovacím datasetu a 455 v dlouhodobém datasetu).

V této studii bylo zjištěno, že velikost těla *A. dorsalis* byla významně ovlivněna pohlavím (samice byly větší než samci), polem, přezimováním (jedinci po přezimování byli větší ve srovnání s jedinci, kteří byli sebráni na podzim), interakcemi přezimování×rok a pole×rok (v dlouhodobém datasetu). Rok v přezimovacím datasetu nebyl signifikantní, ale v dlouhodobém již významný byl. Strukturální velikost těla u *P. cupreus* byla významně ovlivněna pohlavím (samice byly větší než samci), ale ostatní faktory významné nebyly. To je částečně způsobeno tím, že vnitropopulační variabilita (= uvnitř vzorku) ve velikosti těla u *P. cupreus* byla výrazně vyšší než u *A. dorsalis*.

U obou druhů je patrný pohlavní dimorfismus ve velikosti těla (samice jsou větší než samci), což je v souladu s celkovými trendy pozorovanými u hmyzu (Blanckenhorn et al. 2007a). Větší samice dosahují vyšší plodnosti (Honěk 1993), proto je velikost těla u samic silně ovlivněna selekcí, která upřednostňuje větší velikost těla (Stillwell et al. 2010).

Přezimování ovlivňuje strukturální velikost těla u *A. dorsalis* tak, že větší velikost měli jedinci, kteří byli sebráni na jaře. To je zřejmě způsobeno tím, že větší brouci mají vyšší pravděpodobnost přežití zimy ve srovnání s menšími jedinci. Je důležité poznamenat, že strukturální velikost těla je určena během larválního vývoje (Bommarco 1998b, van Dijk 1994) a je tedy možné, že přežívání brouků během zimy je nepřímo ovlivněné potravní nabídkou a teplotou v průběhu vývoje larvy. Přímý

vliv na přežívání brouků během přezimování u hmyzu má hlavně teplota a další environmentální podmínky (Petersen 1996, Leathers et al. 1995).

Meziroční změny ve strukturální velikosti těla jsou pravděpodobně způsobeny meziročními rozdíly v podmínkách prostředí. Počasí ovlivňuje početnost kořisti, a tedy přímo určuje potravní nabídku pro larvy (Bommarco 1998b). Teplota sama o sobě má vliv na růst larev a tedy na celkovou velikost dospělých brouků skrze ovlivnění rychlosti některých fyziologických procesů (viz „temperature-size rule“; Kingsolver & Huey 2008).

Krajinná struktura a nebo rozdílný zemědělský management by mohly být původci rozdílů ve strukturální velikosti těla u *A. dorsalis* mezi poli. Krajinné parametry a různá zemědělská činnost může ovlivňovat potravní nabídku (kvantitu i kvalitu) na jednotlivých polích (Östman et al. 2001). Bommarco (1998a) zjistil, že velikost těla se zvyšuje s klesající rozlohou pole. Avšak faktory, které působí na strukturální velikost těla brouků v naší studii, je obtížné identifikovat, protože výzkum probíhal pouze na čtyřech polích (= malý rozsah studie). Je důležité poznamenat, že velikost těla neovlivňuje jen fenotypová plasticita, ale variabilitu ve velikosti mohou způsobit i lokální adaptace jednotlivých populací. Avšak v málem prostorovém měřítku jsou adaptace nepravděpodobné, jelikož je zde předpoklad, že brouci se mohou pohybovat mezi poli. Oba studované druhy mají dobrou schopnost šíření, protože jsou schopni i létat (Holland 2002). Vysoký tok genů tak zřejmě snižuje genetickou rozrůzněnost studovaných populací (Lagisz et al. 2010). Přímé důkazy však chybí, protože žádné analýzy genetické podobnosti populací nebyly v rámci výzkumu provedeny.

Variabilita ve velikosti těla byla objevena také uvnitř jednotlivých polí v průběhu let. Pravděpodobně je způsobena střídáním jednoletých plodin na zkoumaných polích. Bohužel omezený rozsah této studie neumožňuje detailněji prozkoumat pravé příčiny tohoto jevu.

Existuje zřejmě jen jedna studie zkoumající časoprostorovou proměnlivost ve strukturální velikosti těla na malé prostorové škále, která byla provedena na stěvlících, a to ve Švédsku (Östmana 2005). Autor zjistil, že změny ve velikosti těla v čase nejsou synchronní mezi lokalitami, což by odpovídalo i výsledkům této studie. Toto je první studie, která zkoumala i změnu ve strukturální velikosti těla během

přezimování. Tato studie dále potvrzuje, že je důležité provádět dlouhodobý výzkum (zahrnující více než jeden rok), aby bylo možné zaznamenat nejen prostorovou variabilitu, ale i změny velikosti těla v průběhu let. Rozsáhlejší studie s hlubším zaměřením na konkrétní vlivy zemědělské činnosti v interakci s vlivem krajinné struktury by nám umožnila lépe pochopit, které faktory ovlivňují strukturální velikost těla střevlíků na malém prostorovém měřítku v zemědělské krajině.

Literární zdroje

- Andersen A., 1997: Densities of overwintering carabids and staphylinids (Col. Carabidae and Staphylinidae) in cereal and grass fields and their boundaries. *Journal of Applied Entomology* 121: 77-80.
- Angilletta M.J., Wilson R.S., Navas C.A., James R.S., 2003: Tradeoffs and evolution of thermal reaction norms. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 234-240.
- Barone M., Frank T., 2003: Habitat age increases reproduction and nutritional condition in a generalist arthropod predator. *Oecologia* 135: 78-83.
- Bilde T., Toft S., 1998: Quantifying food limitation of arthropod predators in the field. *Oecologia* 115: 54-58.
- Blanckenhorn W.U., 2000: The evolution of body size: What keeps organisms small? *The Quarterly Review of Biology* 75: 385-407.
- Blanckenhorn W.U., Demont M., 2004: Bergmann and Converse Bergmann latitudinal clines in arthropods: two ends of a continuum? *Integrative and Comparative Biology* 44: 413-424.
- Blanckenhorn W.U., Dixon A.F.G., Fairbairn D.J., Foellmer M.W., Gibert P., van der Linde K., Meier R., Nylin S., Pitnick S., Schoff Ch., Signorelli M., Teder T., Wiklund Ch., 2007a: Proximate causes of Rensch's rule: does sexual size dimorphism in arthropods result from sex differences in development time? *The American Naturalist* 169: 245-257.
- Blanckenhorn W.U., Fanti J., Reim C., 2007b: Size-dependent energy reserves, energy utilization and longevity in the yellow dung fly. *Physiological Entomology* 32: 372-381.
- Bommarco R., 1998a: Reproduction and energy reserves of predatory carabid beetle relative to agroecosystem complexity. *Ecological Applications* 8: 846-853.

- Bommarco R., 1998b: Stage sensitivity to food limitation for a generalist Arthropod predator, *Pterostichus cupreus* (Coleoptera: Carabidae). *Environmental Entomology* 27: 864-869.
- Centrum.cz, 2013: amapy. Česká republika. Online:
<http://amapy.centrum.cz/?search=Praha%20suchdol>. Cit. 19.4. 2013.
- Chaabane K., Loreau M., Josens G., 1997: Growth and egg production in *Abax ater* (Coleoptera, Carabidae). *Pedobiologia* 41: 385-396.
- Chown S.L., Gaston K., 2010: Body size variation in insects: a macroecological perspective. *Biological Reviews* 85: 139-169.
- van Dijk T. S., 1994: On the relationship between food, reproduction and survival of two carabid beetles: *Calathus melanocephalus* and *Pterostichus versicolor*. *Ecological Entomology* 19: 263-270.
- Hlásek J.L., 2013: *Poecilus cupreus* ah0029.
Online: http://www.hlasek.com/poecilus_cupreus_ah0029.html. Cit. 19.4. 2013.
- Holland J.M., Luff M.L., 2000: The effects of agricultural practices on Carabidae in temperate agroecosystems. *Integrate Pest Management Reviews* 5: 109-129.
- Holland J., 2002: The agroecology of carabid beetle. Intercept-Scientific, Technical, Medical, 356 pp.
- Honěk A., 1993: Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos* 66: 483-492.
- Hůrka K., 1996: Carabidae of the Czech and Slovak Republics. Kabourek, Zlín: 565pp.
- Karino K., Seki N., Chiba M., 2004: Larval nutritional environment determines adult size in Japanese horned beetles *Allomyrina dichotoma*. *Ecological Research* 19: 663-668.
- Kingsolver J.G., Huey R.B., 2008: Size, temperature, and fitness: three rules. *Evolutionary Ecology Research* 10: 251-268.
- Knapp M., Knappová J., 2013: Measurement of body condition in a common carabid beetle, *Poecilus cupreus*: a comparison of fresh weight, dry weight, and fat content. *Journal of Insect Science* 13: 1-10.
- Kovacs J.L., Goodisman M.A., 2012: Effects of size, shape, genotype, and mating status on queen overwintering survival in the social wasp *Vespula maculifrons*. *Environmental Entomology* 41: 1612-1620.

- Krásenský P., 2013: Ground beetle (*Anchomenus dorsalis*). Naturephoto.cz. Online: <http://www.naturephoto-cz.com/ground-beetle-photo-12635.html>. Cit. 19.4. 2013.
- Lagisz M., Wolff K., Sanderson R.A., Laskowski R., 2010: Genetic population structure of the ground beetle, *Pterostichus oblongopunctatus*, inhabiting a fragmented and polluted landscape: Evidence for sex-biased dispersal. *Journal of Insect Science* 10: 1-20.
- Leathers S.R., Walters K.F., Bale J.S. 1995: The ecology of insect overwintering. Cambridge University Press, New York, 255 pp.
- Lövei G.L., Sunderland K.D., 1996: Ecology and behavior of ground beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology* 41: 231-256.
- Östman Ö., Ekbom B., Bengtsson J., Weibull A., 2001: Landscape complexity and farming practice influence the condition of polyphagous carabid beetles. *Ecological Applications* 11: 480-488.
- Östman Ö., 2005: Asynchronous temporal variation among in condition of two carabid species. *Ecological Entomology* 30: 63-69.
- Peixoto P.E.C., Benson W.W., 2008: Body mass and not wing length predicts territorial success in a tropical satyrine Butterfly. *Ethology* 114: 1069-1077.
- Petersen M.K., Ekbom B., Ravn H.P., 1996: Temperature dependent winter survival of *Bembidion lampros* and *Tachyporus hypnorum*. *Journal of Insect Physiology* 42: 997-1005.
- Rainio J., Niemelä J., 2003: Ground beetles (Coleoptera: Carabidea) as bioindicators. *Biodiversity and Conservation* 12: 487-506.
- Stillwell R.C., Fox Ch.W., 2009: Geographic variation in body size, sexual size dimorphism and fitness components of a seed beetle: local adaptation versus phenotypic plasticity. *Oikos* 118: 703-712.
- Stillwell R.C., 2010: Are latitudinal clines in body size adaptive? *Oikos* 11: 1387-1390.
- Stillwell R.C., Blanckenhorn W.U., Teder T., Davidowitz G., Fox Ch.W., 2010: Sex differences in phenotypic plasticity affect variation in sexual size dimorphism in insect: from physiology to evolution. *Annual Review of Entomology* 55: 227-245.
- Tsuchiya Y., Takami Y., Okuzaki Y., Sota T., 2012: Genetic differences and phenotypic plasticity in body size between high- and low-altitude populations of

- the ground beetle *Carabus tosanus*. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 1835-1842.
- ter Braak C.J.F., Šmilauer P., 2002: CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca.
- Wikimedia commons, 2013: File: *Poecilus.cupreus*.jpg.
Online: <http://commons.wikimedia.org/wiki/File:Poecilus.cupreus.jpg>. Cit. 19. 4. 2013.
- Yom-Tov Y., Geffen E., 2011: Recent spatial and temporal changes in body size of terrestrial vertebrates: probable causes and pitfalls. *Biological Reviews* 86: 531-541.
- Zangger A., 1994: The positive influence of strip-management on carabid beetles in a cereal field: accessibility of food and reproduction in *Poecilus cupreus*. *Carabid beetles: Ecology and Evolution*, 469-472.
- Zangger A., Lys J.A., Nentwig W., 1994: Increasing the availability of food and reproduction of *Poecilus cupreus* in a cereal field by strip management. *Entomologia Experimentalis at Applicata* 71: 111-120.