

**ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE**  
**FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ**  
**KATEDRA EKOLOGIE**



**Vliv nadmořské výšky na tělesnou velikost a pohlavní  
dimorfismus ve velikosti střevlíků a mrchožroutů**

**Altitudinal intraspecific variation in body size and sexual size dimorphism  
of carabid and silphid beetles**

**DIPLOMOVÁ PRÁCE**

**Diplomant: Bc. Věra Zaplatílková**

**Vedoucí práce: Ing. Michal Knapp, Ph.D.**

**2017**

## ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. Věra Zaplatílková

Ochrana přírody

Název práce

**Vliv nadmořské výšky na tělesnou velikost a pohlavní dimorfismus ve velikosti střevlíků a mrchožroutů**

Název anglicky

**Altitudinal intraspecific variation in body size and sexual size dimorphism of carabid and silphid beetles**

---

### Cíle práce

Cílem práce bude sepsat stručnou literární rešerši na téma prostorové proměnlivosti v tělesné velikosti a v míře pohlavního dimorfismu u brouků. Cílem praktická část práce bude sběr dat v terénu (Krkonose, Krušné hory a Jeseníky) a následné vyhodnocení vlivu nadmořské výšky na velikost těla a míru pohlavního dimorfismu u běžných druhů střevlíků a mrchožroutů.

### Metodika

Literární rešerše bude provedena za pomoci databáze vědeckých článků Web of Science. Vlastní experimentální práce se bude skládat ze sběru brouků ve třech pohořích (Krkonose, Krušné hory a Jeseníky), vždy ve třech nadmořských výškách (cca 400, 700 a 1000 m n.m.). Brouci budou sbíráni pomocí zemních pastí. Následně budou střevlíci a mrchožrouti zařazeni do druhů, určeno jejich pohlaví a jedinci vybraných (početných) druhů budou změřeni (délka krovky a šířka štítu). Vlivy nadmořské výšky a pohlaví na velikost těla bude statisticky analyzovány pomocí GLMM v programu R, vždy samostatně pro jednotlivé druhy.

## Doporučený rozsah práce

cca 40 stran + přílohy dle potřeby

## Klíčová slova

hmyz, tělesná velikost, nadmořská výška, pohlavní dimorfismus, Bergmannovo pravidlo, Renschovo pravidlo

---

## Doporučené zdroje informací

Blanckenhorn, WU; Stillwell, RC; Young, KA ; Fox, CW; Ashton, KG (2006): When Rensch meets Bergmann: Does sexual size dimorphism change systematically with latitude? *Evolution* 60: 2004-2011.

Nishikawa, M; Ikeda, H; Kubota, K; Sota, T (2010): Taxonomic redefinition and natural history of the endemic silphid beetle *Silpha longicornis* (Coleoptera: Silphidae) of Japan, with an analysis of its geographic variation. *Zootaxa* 2648: 1-31.

Smith, RJ; Hines, A; Richmond, S; Merrick, M; Drew, A; Fargo, R (2000): Altitudinal variation in body size and population density of *Nicrophorus investigator* (Coleoptera : Silphidae). *Environmental Entomology* 29: 290-298.

Stillwell, RC; Morse, GE ; Fox, CW (2007): Geographic variation in body size and sexual size dimorphism of a seed-feeding beetle. *The American Naturalist* 170: 358-369.

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.

---

## Předběžný termín obhajoby

2016/17 LS – FŽP

## Vedoucí práce

Ing. Michal Knapp, Ph.D.

## Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Elektronicky schváleno dne 22. 7. 2015

**prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.**

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 26. 8. 2015

**prof. Ing. Petr Sklenička, CSc.**

Děkan

V Praze dne 18. 04. 2017

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracovala samostatně pod vedením Ing. Michala Knappa, Ph.D. a že jsem uvedla všechny literární prameny, ze kterých jsem čerpala.

V Praze 18. 4. 2017

.....

## **Poděkování**

Děkuji mé početné rodině za podporu a pomoc. Mému partnerovi navíc patří velké díky za úpravu v programu Microsoft Word a za diskuze týkající se této práce. Dále děkuji Ing. Elišce Baranovské, která mi pomáhala při sběru dat a určování a měření vzorků. doc. RNDr. Pavlu Saskovi, Ph.D za pomoc při určování jedinců rodu *Amara*. Nejvíce děkuji Ing. Michalu Knappovi, Ph.D., který si mě vybral za svoji bakalantku a následně i diplomantku. Moc mě bavila tato několikaletá spolupráce a práce v terénu, která pro mě byla zábavou. Díky jeho pomoci a odborným radám jsem sepsala tuto práci a zároveň jsem se naučila spoustu věcí, které využiji dále ve svém životě.

V Praze 18. 4. 2017

.....

## Abstrakt

Cílem této práce je vyhodnotit vliv nadmořské výšky na velikost těla a pohlavní dimorfismus u střevlíků a mrchožroutů. Za tímto účelem byly v roce 2013, 2014 a 2015 provedeny pomocí zemních pastí sběry dat střevlíků a mrchožroutů a to v Krkonoších, Krušných horách a Jeseníkách. V každé oblasti byly vybrány tři lokality tak, aby byly zastoupeny všechny tři nadmořské výšky (400 m n. m., 700 m n. m. a 1000 m n. m.). V rámci každé nadmořské výšky byly zemní pasti nainstalovány ve dvou biotopech: louka a jehličnatý les. Celkem bylo nainstalováno 390 zemních pastí.

K analýze bylo použito pět nejpočetnějších druhů brouků z čeledi Carabidae: *Carabus auronitens*, *Pterostichus melanarius*, *Carabus sylvestris*, *Pterostichus burmeisteri*, *Carabus linnei* a jeden druh z čeledi Silphidae: *Silpha carinata*. Bylo zjištěno, že samičky jsou vždy větší než samečci, kromě jediného případu, a to u druhu *P. burmeisteri* u populace z výšky 700 m n. m. na území Krkonoš, což je zřejmě způsobeno malým počtem sebraných jedinců v dané výšce u obou pohlaví. Dále ze statistické analýzy vyplývá, že u všech druhů dochází s rostoucí nadmořskou výškou ke zmenšování tělesné velikosti, a tím nedochází k potvrzení platnosti Bergmannova pravidla, platí naopak konverzní Bergmannovo pravidlo. U některých druhů (samečků druhu *P. melanarius* z Krušných hor, samečků a samiček druhu *C. sylvestris* z Krušných hor a samečků a samiček druhu *P. burmeisteri* z Krkonoš) ukazovaly data opak: s rostoucí nadmořskou výškou se velikost těla zvětšovala od výšky 700 do 1000 m n. m. Všechny tyto odlišnosti od obecného trendu, který vyplývá z analýzy sebraných dat jsou zřejmě zapříčiněny menším počtem jedinců, kteří byli sebráni ve výškách 700 – 1000 m n. m. Výsledky této studie ukazují, že pohlavní dimorfismus ve velikosti se nemění mezi populacemi, jelikož interakce mezi pohlavím a nadmořskou výškou je u všech analyzovaných druhů neprůkazná.

Tato práce potvrzuje trend konverzního Bergmannova pravidla, které je charakteristické pro druhy univoltinní, velké a s delším larválním vývojem, mezi které naše druhy patří. Tato studie je vcelku výjimečná systematickým sběrem dat, který trval tři roky v rámci tří různých oblastí.

### Klíčová slova:

hmyz, tělesná velikost, nadmořská výška, pohlavní dimorfismus, Bergmannovo pravidlo, Renschovo pravidlo

## Abstract

The aim of this study is to evaluate the effect of altitude on body size and sexual size dimorphism in ground beetles and carrion beetles. Beetles were collected in 2013, 2014 and 2015 using pitfall traps in three mountain ranges (Krkonoše, Krušné hory and Jeseníky). In each mountain range three sites representing different altitude (400 m a. s. l., 700 m a. s. l. and 1000 m a. s. l.) were selected. Within each altitude, pitfall traps were installed in two habitats: grassland and coniferous forest. A total of 390 traps were installed.

The analysis was performed for five most abundant carabid species: *Carabus auronitens*, *Pterostichus melanarius*, *Carabus sylvestris*, *Pterostichus burmeisteri*, *Carabus linnei* and one silphid species: *Silpha carinata*. It was found that females are always larger than the males, except in one case (*P. burmeisteri* from altitude of 700 m a. s. l. in Krkonoše). However, a small number of specimens collected at a given site for both sexes could be responsible for this exception. Furthermore, the statistical analysis showed that body size of investigated decreased with increasing altitude. The validity of the Bergmann's rule was not confirmed and the converse Bergmann's rule was followed instead. In some species local anomalies were observed, e.g. increasing body size between 700 and 1000 m a. s. l. (males of *P. melanarius* in Krušné hory, males and females of *C. sylvestris* in Krušné hory, males and females of the species *P. burmeisteri* in Krkonoše). Above mentioned anomalies could be a result of smaller sample sizes analysed at these sites. The results of this study showed that the sexual size dimorphism does not change between populations of investigated species (interaction between sex and altitude was not significant in any case).

This work confirms that large, univoltine insect species with long preimaginal development tend to follow the converse Bergmann's rule, which is the case of all species investigated in this study. This study is valuable due to systematic data collection in three distinct geographical areas.

### Key words:

insect, body size, altitude, sexual size dimorphism, Bergmann's rule, Rensch's rule

# OBSAH

1	Úvod.....	9
1.1	<i>Carabidae</i> .....	9
1.1.1	Morfologie .....	9
1.1.2	Rozmnožování.....	10
1.1.3	Biotopové nároky .....	10
1.1.4	Potravní specializace .....	11
1.2	<i>Silphidae</i> .....	12
1.2.1	Morfologie .....	12
1.2.2	Ekologie a biologie .....	12
1.3	Tělesná velikost .....	14
1.3.1	Bergmannovo pravidlo.....	14
1.3.2	Renschovo pravidlo.....	15
1.3.3	Vliv teploty na velikost těla aneb TSR .....	15
1.4	Nadmořská výška .....	16
1.4.1	Vliv nadmořské výšky na pohlavní dimorfismus .....	17
1.4.2	Vliv nadmořské výšky na tělesnou velikost.....	18
1.5	Pohlavní dimorfismus.....	18
2	Metodika .....	22
2.1	Popis zájmového území.....	22
2.2	Sběr dat.....	23
2.2.1	Instalace a vzhled zemních pastí .....	23
2.2.2	Vybírání pastí .....	24
2.2.3	Zpracování dat.....	24
2.2.4	Statistická analýza dat.....	25
3	Výsledky .....	27
3.1	<i>Carabus auronitens</i> .....	27
3.2	<i>Pterostichus melanarius</i> .....	29
3.3	<i>Carabus sylvestris</i> .....	30
3.4	<i>Pterostichus burmeisteri</i> .....	31
3.5	<i>Carabus linnei</i> .....	32
3.6	<i>Silpha carinata</i> .....	33
4	Diskuze .....	35
5	Závěr .....	39
6	Přehled literatury a použitých zdrojů.....	40
7	Přílohy.....	52
7.1	Seznam příloh:.....	52



# 1 Úvod

Ve své bakalářské práci jsem se zabývala rozdíly v tělesné velikosti mezi brouky z hor od těch z nížin (2013). Tato práce se týkala pouze brouků z čeledi střevlíkovitých (Coleoptera: Carabidae). Tento experiment se zabývá opět brouky z čeledi střevlíkovitých a dále také brouky z čeledi mrchožroutovitých (Coleoptera: Silphidae), a zaměřuje se na to jaký má na tělesnou velikost a pohlavní dimorfismus ve velikosti brouků z těchto čeledí vliv nadmořská výška.

## 1.1 *Carabidae*

Střevlíkovitých je na 40 000 druhů a jsou zařazeni do 86 tribů (Erwin, 1985). V České republice žije více jak 500 druhů střevlíků, ale jinak se vyskytují na celé planetě (Hůrka & Čepická, 1978). Jedná se o největší čeleď z podřádu Adephaga a jednu z nejvíce na druhy bohatých čeledí z řádu brouků (Lawrence & Britton 1991). Střevlíkovití jsou predátory různých bezobratlých, čímž jsou významní, protože mají podíl na udržení přirozené rovnováhy v ekosystému (Hůrka & Čepická, 1978).

### 1.1.1 Morfologie

Povrch těla u velké části střevlíkovitých je silně sklerotizovaný, pravděpodobně až druhotně jsou u malého počtu jedinců tenké a křehké krovky (Hůrka, 1996). Dospělci mají většinou barvu tmavou (Lövei, 2008), ve většině případů temně hnědou či černou (Hůrka, 1996). Povrch těla je matný či lesklý, např. zelený, měděný, mosazný či modře kovový třpyt (Hůrka, 1996; Lövei, 2008), v menším počtu případů mohou mít lesk žluté s kombinací červené a hnědé barvy (Hůrka, 1996).

Prognátní hlava, která je v podélné ose těla, má ve většině případů zřetelný spoj, ten odděluje čelo od skleritu, který je umístěn na první pozici od čela a dále bez znatelného dělení přechází za složené oči v temeno. Dvě tykadla o jedenácti člancích a ústní ústrojí kousacího typu utvářejí přívěsky hlavy. Nesegmentovaná kusadla v páru slouží k uchopení, zpracování potravy, ochraně před predátory a jejich vzhled se odlišuje podle druhu potravy (Hůrka, 1996).

### 1.1.2 Rozmnožování

Velká část střevlíků žijících u nás má jednoletý vývoj a probíhá dvěma základními typy vývoje. Sladění vývoje probíhá diapauzou pohlavních orgánů u dospělých jedinců nebo diapauzou ve stádiu larev. Převažuje způsob vývoje, při kterém dochází k diapauze gonád (Hůrka, 1996). U tohoto typu vývoje se střevlíci množí během jara, v časném létě se mladé larvy vyvíjejí a ke konci léta až podzimu se rodí nová generace imág, která přezimuje jako dospělci (Hůrka & Čepická, 1978).

Druhý způsob vývoje je larvální diapauza (Hůrka, 1996), při tomto způsobu se množí jedinci během pozdního léta a přes podzim a mladé larvy přezimují. Další generace imág se líhne druhý rok z jara (Hůrka & Čepická, 1978).

Lövei (2008) uvádí obecnou platnost, že dospělci velkých druhů a druhy, které mají zimní larvy, mají delší život, než druhy, které mají letní larvy. Hůrka (1996) poukazuje na druhy, vyskytující se v horských lesích mírného pásu např. *Pterostichus burmeisteri*, *Carabus linnei* a *Carabus sylvestris* a na jejich další možnost způsobu vývoje s larvální diapauzou a dva lety trvajícím vývojem a dále na druhy jako *Pterostichus negligens* přítomné v alpínském pásu, ty mají imaginální diapauzu, tzn. k rozmnožování dochází až po přezimování nové generace imág. Za to u druhu *Abax parallelepipedus*, který žije v mírném pásu, dochází k vývoji bez obligatorní diapauzy, tzn. že tento druh nemá danou pevnou dobu rozmnožování (Hůrka, 1996).

### 1.1.3 Biotopové nároky

Výskyt střevlíků je velmi charakteristický a proto jsou využíváni ke specifikaci lokality (Rainio & Niemela, 2003). Na druhou stranu jsou také terčem kritiky, coby bioindikátory, jelikož tato skupina zahrnuje mnoho druhů, které se nespécializují pouze na jeden určitý typ stanoviště. Rostliny jsou daleko lepšími bioindikátory půdních znaků jako jsou např. pH a živiny než střevlíci (Kotze et al., 2011). Vyskytují se na vlhkých stanovištích, močálech, březích vodních toků, ale také na sušších lokalitách, které jsou skoro pouštěmi (Hůrka, 1996).

Ovlivňují je některé abiotické a biotické faktory. Z abiotických to jsou: vlhkost a teplota, z biotických výskyt a pohyb jiných živočichů, kteří jim jsou schopni konkurovat a také potravní nabídka (Lövei, 2008). Rainio & Niemela (2003) tvrdí, že ke změnám na různých typech stanovišť jako jsou pastviny, na kterých je cílem co nejintenzivnější pastva, dochází různými postupy k omezování počtu druhů a jedinců, a že střevlíci by mohly pomoci indikovat tyto změny u různých typů stanovišť. K této tezi se připojuje

Rushton et al. (1989), když mluví o velkém vlivu hospodářských postupů na množství druhů, ale pokaždé nelze říci, zda mají vliv bezprostřední nebo zprostředkovaný. Uzavírají to Rainio & Niemela (2003), kteří říkají, že hospodárné postupy vliv na množství druhů mají ať jsou ovlivňovány bezprostředně nebo zprostředkovaně. Dalším významným druhem stanoviště, kde střevlíci vykazují změny jsou boreální lesy.

Podle některých studií jsou jasné diference mezi specializovanými druhy, na které mají lesnické postupy vliv a nespecializovanými, na které žádný vliv nemají (Kotze et al., 2011). Rainio & Niemela (2003) doplňují, že lesní druhy, které jsou specializované, opravdu ovlivňuje lesní hospodářství. Přesto z tvrzení nevyplývá, že musí nutně dojít u nejhojnějších druhů ke změně dominance.

#### 1.1.4 Potravní specializace

Střevlíci se řadí k polyfágním predátorům, nicméně díky jejich ohromné druhové bohatosti, pestrosti tvaru těla a obsazení biotopů dochází k několika trofickým specializacím (Hengeveld, 1980). Několik druhů je býložravých (Luff, 1987), a to v larválním i imaginálním stádiu (Hůrka, 1996) např. rodu *Ophonus* a *Zabrus* (Luff, 1987). U některých druhů, které jsou všežravé, převládá buď masožravost nebo býložravost (např. rody *Harpalus* a *Amara*) (Hůrka, 1996). Celosvětový přehled literatury popisující 1054 druhů střevlíků a svižníků udává, že 775 druhů (73,5 %) je striktně masožravých, 206 druhů (19,5 %) všežravých, 85 druhů (8,1 %) fytofágních. Tyto statistiky možná poukazují na obecné potravní zvyky střevlíků, ale mnohdy jsou založeny na datech z laboratoře a většinou pochází ze severní polokoule. Další výzkum, který probíhal v menší míře ve Fénoskandinávii odhalil, že z 362 druhů bylo 27% dravců, 24 % býložravců, 13 % všežravců a u 36 % druhů nebyl druh potravy v období výzkumu znám (Lövei, 2008). U nás je větší část druhů z čeledi střevlíkovitých aktivními lovci či vyhledavači mrtvých obratlovců a bezobratlých (Hůrka, 1996).

Zřejmě jen pár druhů střevlíků shání potravu pomocí zraku, většina jich vyhledává potravu náhodně (Lövei, 2008). Další druhy využívají určitých chemických podnětů např. od mšic (Chiverton, 1988), hlemýžďů (Wheater, 1989) či chvostoskoků (de Ruyter et al., 1989). Jak u dospělých, tak u larev střevlíků existuje velké množství behaviorálních a morfologických adaptací, např. morfologie nebo chování či adaptace zraku (Bauer & Kredler, 1993). Podle Cohen (1995) používají dospělý masožravý k usmrcení své potravy čelisti, které jsou dobře přizpůsobené na tuto činnost. Například druhy specializující se na hlemýžďe, svojí kořist očividně paralyzují tím, že se do ní

zakousnou a tím zamezí tvorbě hlenu u hlemýžďů, což je jejich obrana proti predátorům.

## **1.2 Silphidae**

Čeď Silphidae se skládá ze dvou podčeďí: Nicrophorinae a Silphinae a tato čeď zahrnuje asi 180 druhů ze všech kontinentů kromě Antarktidy (Newton 1997). Většina druhů se vyskytuje na severní polokouli, v Evropě je asi 50 druhů (Šustek, 1981). Největší diverzita čeďi je ve východním palearktickém regionu. Systematika Silphinae nebyla studována tak intenzivně jako Nicrophorinae, ve které na základě molekulárních analýz, které začínají být k dispozici, dochází k taxonomické revizi (Sikes et al., 2006, 2008). Nedávné studie ukázaly, že Silphinae jsou tvořeny z ekologicky různorodých druhů (Ikeda et al. 2007, 2008). Celkem 113 druhů Silphinae je známo po celém světě (Sikes 2005), z toho 19 druhů, včetně dvou poddruhů, byly zaznamenány v Japonsku (Růžička & Schneider 2004) a 15 druhů je známo z ČR (Růžička, 1993; Háva & Růžička, 1997).

### **1.2.1 Morfologie**

Dospělci a larvy se podstatně liší ve velikosti a tvaru (Byrd et al., 2009). Dospělí jedinci mají vejčitý (Silphinae) mírně protáhlý tvar vystouplých očí (Sikes, 2005). Jsou zploštělé (Silphinae), nebo silně vypouklé (Ratcliffe, 1996). Pokud nejsou krovky v zadní části uťaté, tak pokrývají celý zadeček. Na krovkách jsou často tři podélná žebra, podélné řádky teček jsou na krovkách řidčeji. Nad bází kusadel jsou vkloubena tykadla. Často jsou zakončena oboustrannou, kulatou paličkou nebo jsou kyjovitá (Šustek, 1981). Mrchožrouti jsou tmaví, hnědí nebo černí, někdy kovového zbarvení (Ratcliffe, 1996; Hastir et al., 2001). Většinou mají kuželovité, velké kyčle. Chodidla pětičlenná, u samců rozšířená většinou střední a vždy přední chodidla. Ze šesti, málokdy z pěti pohyblivých článků se skládá zadeček. Na zadních okrajích článků jsou krátké štětinky a stridulační orgán je vyvinutý na pátém článku (Šustek, 1981).

### **1.2.2 Ekologie a biologie**

Mrchožraví brouci jsou životně důležití pro funkci ekosystémů, pomáhají rozkládat a recyklovat organickou hmotu v terestrických ekosystémech (Peck, 1990; Ratcliffe, 1996; Kalinová et al., 2009). Jednotlivé druhy mají odlišnou časovou aktivitu, některé druhy jsou aktivnější na jaře, zatímco jiné druhy jsou aktivní v létě, několik

málo druhů je aktivních na podzim (Růžička, 1994; Scott, 1998; Kočárek, 2001). Aktivita během dne se také liší, Silphidae jsou primárně nočním hmyzem, ale některé druhy jsou aktivní ve dne (např. *Thanatophilus* spp.) některé jsou soumravné (Ohkawara et al., 1998; Scott, 1998; Kočárek, 2001). Preferované stanoviště je odlišné, některé druhy jsou vázány na lesní biotop (např. *O. thoracica*, *N. vespilloides*), zatímco jiné druhy preferují otevřená stanoviště (pole / luční druhy; Scott, 1998; Kočárek, 2001). Většina jedinců čeledi Nicrophorinae vykazuje rodičovskou péči, což bylo publikováno v posledních desetiletích v celé řadě ekologických a behaviorálních studií, které se zabývaly touto podčeledí (např. Scott 1998; Sikes 2005). Naopak jedinci podčeledi Silphinae nejsou pro studie tak atraktivní, protože neprojevují rodičovskou péči (Sikes et al., 2006, 2008). Čeleď lze rozdělit podle vztahu k potravě na čtyři trofické skupiny:

- Predátoři – zůstala jim původní masožravost, žijí predaním způsobem života.
- Pantofágové – živí se lovem drobných živočichů např. členovců, mrtvými těly menších živočichů a někteří z nich se živí i rostlinou potravou, (*Silpha carinata*).
- Nekrofágové – druhy živící se jenom mrtvými těly živočichů nebo druhy u kterých tento způsob potravy převažuje.
- Fytofágové – živí se pouze rostlinou potravou (Šustek, 1981).

### ***Silpha carinata***

Druh *Silpha carinata* se u nás vyskytuje téměř plošně od nížin až po horské oblasti, lokálně i ve velkých počtech, v lesním i otevřeném biotopu. Je pantofágním druhem tzn., že jeho potravou jsou ulovení drobní členovci nebo mrtvá těla různých drobnějších živočichů. Vyskytuje se pod kameny nebo v hrabance (Šustek, 1981). V nižších polohách a v jižní části areálu se vyskytují jedinci s větší velikostí těla a tmavším zbarvením než ve vyšších polohách v severní části areálu, kde mají jedinci menší tělo a jsou světlejší (Šustek, 1981).

Z hospodářského hlediska je *Silpha carinata* bezvýznamná. Larva je dravá a imago pantofágní. Během roku má vždy, alespoň jednu generaci a vyskytuje se od dubna do srpna a ještě v říjnu (Šustek, 1981).

### 1.3 Tělesná velikost

Podle Cushman et al. (1993) je jednou z nejzákladnějších vlastností živočichů velikost těla. Velikost těla má velký význam ohledně organizace společenstev a proto kterýkoli znak, který se objeví v životě živočichů je velikostí těla ovlivněn, ať už jsou to výsledky vzájemného působení s jinými organismy, rychlost životních pochodů nebo interakce s abiotickým prostředím (Lawton, 1990).

Velikost těla je podstatným znakem u hmyzu, jelikož má vliv na zdatnost jedince (Henry et al., 2009). Podle Kant et al. (2012) je množství potravy, která je jedinci během ontogeneze spotřebována přímo úměrné jejich velikosti těla v dospělosti. V důsledku působení přírodního výběru na vlastnosti jedinců, které souvisí se zajištěním si potravy, zřejmě pořád dochází ke změně velikosti těla (Chown & Gaston, 2010).

#### 1.3.1 Bergmannovo pravidlo

V teplejších oblastech jsou živočichové obvykle menší a drobnější než jejich příbuzné formy z vyšších zeměpisných šířek. Tento fenomén je pojmenován jako Bergmannovo pravidlo, podle svého objevitele pana Bergmanna, který si na mezidruhové úrovni všiml, že v teplejším prostředí mají savci sklon k tomu být menší než v prostředí chladnějším (Angilleta & Dunham, 2003). U jednotlivých taxonů se předpokládá, že poměr mezi objemem a povrchem těla je příčinou rozdílných velikostí endotermních živočichů.

To jest menší živočichové mají větší poměr povrchu těla k objemu a tím ztrácejí více tělesného tepla na jednotku hmotnosti, oproti větším živočichům, kteří mají menší poměr povrchu těla k objemu a tzn., že u nich dochází k menším ztrátám tepla na jednotku hmotnosti (Atkinson, 1995). Mimo teplokrevných živočichů má vliv zeměpisná šířka také na studenokrevné (Blanckenhorn et al., 2006), avšak pouze na některé druhy stejně jako u teplokrevných živočichů (Stillwell, 2010). Když mluvíme pouze o některých druzích, myslíme tím především hmyz, který je znám svou pohotovou adaptací na teplotu okolního prostředí (Blanckenhorn et al., 2006).

Ashton & Feldman (2003) poukazují na funkčnost Bergmannova pravidla pro savce, dále jsou takovéto vztahy mezi velikostí těla a teplotou prostředí určeny i u jiných druhů jako jsou ptáci a někteří studenokrevní živočichové. Existence Bergmannova pravidla je uvedena pro rozmanité skupiny organismů od bakterií přes prvoky, rostliny až k živočichům (Atkinson, 1995).

V přírodě jsou běžná široká měřítka struktur odchylek ve velikosti těla a obvykle jsou zahrnuty v Bergmannově pravidle nebo mluvíme o Bergmannově klinální variabilitě, která popisuje velikost odchylky prostřednictvím zeměpisné šířky nebo nadmořské výšky (větší při vyšších zeměpisných šířkách a nadmořských výškách nebo naopak, a to platí analogicky), a Renschovo pravidlo, které předpokládá větší rozdíly ve velikosti těla u samečků ve srovnání se samičkami, tak jak se zvětšuje velikost těla (konverzní Renschovo pravidlo předpokládá, opak; Abouheif & Fairbairn, 1997)

Klinální variabilita ve velikosti těla má své opodstatnění hlavně při kolísání klimatu, které má přímo vliv na rychlost metabolismu nebo nepřímo na sezónní dostupnost zdrojů (Ashton, 2004). Například teploty a srážky mají vliv na růst a vývoj ektotermů, odpařováním dochází ke ztrátě tepla u endotermů a k aktivitě u obou skupin (Kingsolver et al., 2007).

### **1.3.2 Renschovo pravidlo**

Fenomén jménem Renschovo pravidlo mluví o zvětšující se velikosti druhů v určité linii živočichů, kde se velikost samců zvětšuje víc než velikost samic. U větších druhů, jsou často samečci větší v poměru k velikosti těla samic než je tomu u druhů menších (Blanckenhorn et al., 2007). Avšak např. ve studii kobylek, kterou prováděli Laiolo et al. (2013) se projevilo tzv. konverzní Renschovo pravidlo, kdy samičky se zvětšují více než samečci a také reagují rychleji na změny v podmínkách prostředí.

### **1.3.3 Vliv teploty na velikost těla aneb TSR**

„Temperature-size-rule“ (TSR) je vztah mezi teplotou prostředí a velikostí jedince a patří mezi nejvíce studované formy vývojové plasticity (Kingsolver et al., 2007). Většina druhů (99,9 %), které žijí na Zemi, jsou studenokrevní živočichové, jež jsou závislí hlavně na zdrojích tepla z vnějšku a nemohou vždy řídit teplotu svého těla sami. Teplota jejich těla se proto významně mění v závislosti na okolním prostředí (Atkinson & Sibly, 1997). Podle studie Atkinson (1995) se zvyšující se teplotou se velikost těla zmenšuje u odlišných studenokrevných živočichů.

Toto zjištění, ještě doplnili Atkinson & Sibly (1997) a Angilleta & Dunham (2003), podle kterých je obecným pravidlem, že u jedinců, kteří mají stejný genotyp, ale jejich růst probíhá za různých teplot, jejich tělo dorůstá do odlišných velikostí. Studie, kterou realizovali Stillwell & Fox (2005) zaměřená na *Stator limbatus*, potvrdila přítomnost „temperatura size rule“, podle kterého se s rostoucí teplotou, zmenšuje velikost těla.

Znovu se tak více začaly provádět studie zaměřené na TSR, které by měly pomoci k pochopení toho, jak je velikost těla a růst živočichů ovlivněn teplotou (Atkinson & Sibly, 1997).

U více jak 80 % studenokrevných druhů živočichů studovaných v laboratorních podmínkách dochází k pomalejšímu růstu za nižších teplot a tím i větší konečné velikosti jedinců (Atkinson & Sibly, 1997). Za to podle studie Angilletta & Dunham (2003) při teplotách krajně nízkých, ovšem v souladu s možností přežití pro živočichy, dochází snížením teploty ke zmenšení velikosti jejich těla. Na druhou stranu při teplotách radikálně vysokých se odezva živočichů různí, u některých dojde ke zvětšení a u některých k zmenšení velikosti těla. Předpokládá se, že prioritou pro přírodní výběr jsou ti živočichové, kteří oddalují dospělost za nízkých teplot do doby než docílí poměrně velké velikosti těla, tím by u zkoumaných populací mohla být interpretována velká část variability.

Téměř všechna pravidla a to platí i pro ty ekologická mají výjimky (Atkinson, 1995) a ani toto pravidlo nemá dosud jasný výklad (Angilletta & Dunham, 2003). Jak ukazuje studie Tsuchiya et al. (2012), kde pracovali s druhem *Carabus tosanus* a z toho čtyři populace byly chovány při teplotě 15 a 20°C z celkových sedmi populací. U zmiňovaných čtyř populací, byla při 20°C u dospělých jedinců velikost těla větší než v 15°C. U populací byly samičky větší svojí velikostí těla než samečci a to i v nižších nadmořských výškách. V rámci jednotlivých teplot nebyl objeven mezi pohlavími rozdíl v délce vývoje, ale při 15°C, byla doba vývoje jedinců podstatně delší než při 20°C a delší vývoj probíhal i u jedinců z nadmořských výšek v nižších polohách.

#### **1.4 Nadmořská výška**

Na druhové složení společenstev a hustotu populací má u brouků různých druhů významný vliv nadmořská výška (Smith et. al., 2000). Podle Sparks et al. (1995) může nadmořská výška ovlivňovat rozmnožování, vývoj larev a také u samotného jedince rychlost vývoje, tzn., že může docházet k dopadu na životní strategii jedince.

Fenotypová plasticita v reakci na teplotu se může lišit mezi populacemi. Stillwell & Fox, (2005) srovnávali mezi sebou dvě populace, z nichž každá byla adaptovaná na odlišnou teplotu. Populace z vyšší nadmořské výšky se za vyšších teplot vyvíjela pomaleji než populace z nížin. Při nižších teplotách se pomaleji vyvíjela populace z nižší nadmořské výšky oproti té z vyšších poloh, což ukazuje na diferenciaci



v reakčních normách na teplotu, se kterými se shoduje předpoklad místní adaptace na teplotu.

Poslední dobou je velká pozornost věnována pochopení vztahu mezi nadmořskou výškou, velikostí těla a teplotou během vývoje. V dnešní době se čím dál častěji u ektodermálních živočichů mluví o adaptivním charakteru Bergmannova pravidla, což by mohly vysvětlit výzkumy zaměřené na změny životní strategie, vývoj a dynamiku populace na teplotním gradientu a měření velikosti těla a určit vlivy, které způsobují mezi populacemi odchylky (Smith et al., 2000).

#### **1.4.1 Vliv nadmořské výšky na pohlavní dimorfismus**

Studie, které probíhaly v nedávné době Blanckenhorn et al. (2006) a Stillwell et al. (2007) odhalily, že nadmořská výška má vliv na míru pohlavního dimorfismu ve velikosti. Stillwell & Fox (2009) během své studie, která probíhala v USA v Arizoně na lokalitách od 500 do 1 400 m n. m. (v rozmezí průměrných ročních teplot 6°C) srovnávali šest populací druhu *Stator limbatus*. Zjišťovali, zda rozdíly v nadmořské výšce mohou ovlivňovat velikost pohlavního dimorfismu, tedy zda pohlaví projevují odlišnou fenotypovou plasticitu. Analyzováním dat zjistili, že nadmořská výška ovlivňuje velikost těla, což se projevilo jenom u samců. Naopak Sota et al. (2000) udávají, že se snižující se teplotou a zvyšující se nadmořskou výškou se snižuje tělesná velikost a to u druhu *C. tosanus* a *C. japonicus* i když u *C. japonicus*, to není až tak průkazné, jelikož tento druh má širší rozsah výskytu a projevuje se v různých oblastech velmi variabilní tělesnou velikostí. Naproti tomu Stillwell & Fox (2009) říkají, že populace z nižší nadmořské výšky, by měly dorůst do menší tělesné velikosti oproti populacím žijícím ve vyšší nadmořské výšce a že populace z nižší nadmořské výšky budou dorůst při vysokých teplotách větší velikosti, ovšem tato hypotéza nebyla potvrzena. Rozdíl ve vlivu nadmořské výšky pro velikost těla samců a samic se odrazil do objevené interakce mezi nadmořskou výškou a pohlavním dimorfismem (Stillwell & Fox, 2009).

#### 1.4.2 Vliv nadmořské výšky na tělesnou velikost

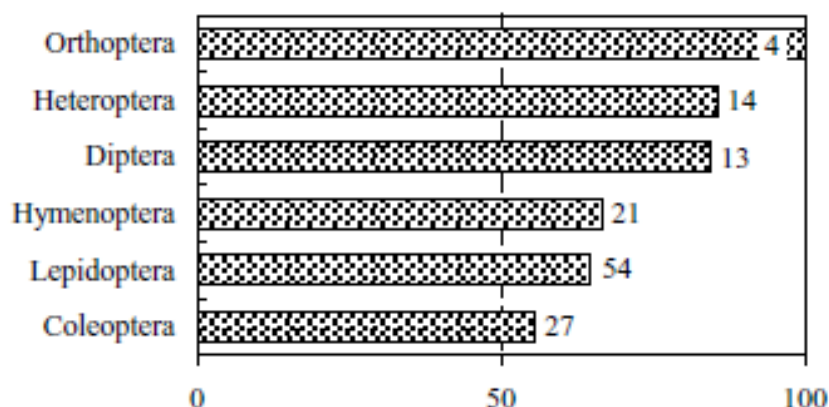
Velikost těla hmyzu se většinou mění podél výškového gradientu, což znamená, že je ovlivňována nadmořskou výškou. Ve vyšší nadmořské výšce jsou některé druhy menší (Krasnov et al., 1996; Blanckenhorn, 1997). Například velikost těla u kobylek se snižuje s nadmořskou výškou jako u celé řady druhů hmyzu (přezkoumáno Roff, 2002; Hodkinson, 2005). Tento vzor je za normálních podmínek vysvětlitelný při nižších teplotách, které vedou k opožděnému líhnutí a krátkému růstu ve vysokých nadmořských výškách (Dearn, 1977; Orr, 1996, Tatar et al., 1997, Lehmann & Lehmann, 2008). Některé druhy jsou ve vyšší nadmořské výšce větší a u některých se velikost těla nemění (Krasnov et al., 1996).

Tsuchiya et al. (2012), studovali druh *Carabus tosanus*, u kterého se projevovaly zřetelné odlišnosti uvnitř druhu ve velikosti těla. Na ostrově Šikoku v Japonsku obývá tento druh rozsáhlý výškový gradient od 50 do 1900 m n. m., kde v odlišných nadmořských výškách mají jedinci různé tělesné velikosti (Sota et al., 2000). U tohoto druhu mají populace od 50 do 1200 m n. m., tedy v nižší nadmořské výšce větší velikost těla naproti tomu ve vyšší nadmořské výšce (900 až 1900 m n. m.) jsou v populaci jedinci s menší tělesnou velikostí. V této studii bylo dále zjištěno, že s vyšší nadmořskou výškou docházelo ke snižování rozdílů ve velikosti těla mezi pohlavími (Tsuchiya et al., 2012). Naproti tomu již zmiňovaní Stillwell & Fox (2009) zanalyzovali obě pohlaví zvlášť, významná spojitost byla jenom u velikosti těla samců, což znamená, že ve vysoké nadmořské výšce byly velcí samci. Pro velikost těla samic se toto tvrzení nedá použít, jelikož vztah mezi nadmořskou výškou a velikostí těla samic se ukázal jako bezvýznamný.

#### 1.5 Pohlavní dimorfismus

Pohlavní dimorfismus ve velikosti těla je běžný mezi všemi živočichy. U velké části savců a ptáků jsou samci větší než samice, naproti tomu ektotermní živočichové to mají často opačně, samice jsou větší než samci (Fairbairn, 1997; Székely et al., 2000). Andersson (1994), Nylin & Wedell (1994) a Fairbairn (1997) shodně mluví o obecném tvrzení, že ve velikosti pohlavního dimorfismu, je jeho stupeň a směr velmi proměnlivý, jak uvnitř taxonů, tak mezi nimi (Fairbairn, 1997). Při srovnávacích studiích se většinou předpokládá, že pohlavní dimorfismus ve velikosti těla je úzce spjat s druhem, což se odráží v různých selekčních tlacích, které působí na velikosti těla u samečků i samic (Stamps, 1993). Provedení letmého průzkumu publikovaných údajů Badyaev (2002),

však poskytlo jednoznačné důkazy, že pohlavní dimorfismus ve velikosti těla není na vnitrodruhové úrovni jednotný. Přesto dochází k plasticitě v růstu, díky které jsou uvnitř druhu rozdíly v pohlavním dimorfismu ve velikosti, tyto rozdíly, ale i nadále zůstávají nedostatečně pochopeny (Badyaev, 2002). Nedostatečná znalost odchylek v rámci druhu je nešťastná sama o sobě, ale může také vést k mylnému pochopení evolučních mechanismů, které stojí za mezidruhovými vzory v pohlavním dimorfismu ve velikosti (Shine, 1990, Stamps, 1993, Badyaev, 2002). Je pravděpodobné, že rozdíly mezi růstem samečků a samic uvnitř druhu jsou způsobeny rozdílnou citlivostí na okolní podmínky prostředí a je potřeba s těmito rozdíly plasticity mezi pohlavími počítat (Stillwell et al., 2010). Navzdory určité míře specifické variace u jednotlivých druhů, mají samičky tendenci přizpůsobovat svoji velikost těla mnohem častěji než samečci, což naznačuje, že velikost těla samic se může vyvíjet rychleji mezi jednotlivými druhy a může být i více plastická nebo více závislá na nutričních podmínkách při porovnávání uvnitř druhů (viz obrázek 1) (Laiolo et al., 2013).



**Obrázek 1:** Procentuální zastoupení druhů, kde velikost těla samic je citlivější na podmínky prostředí než velikost těla samců. Čísla za sloupce jsou počty zkoumaných druhů pro jednotlivé taxony. Z tohoto grafu je patrné, že ze všech taxonů v této studii jsou brouci taxonem, kde je nejmenší rozdíl v citlivosti samců a samic (Teder & Tammaru, 2005).

Základní mechanismy a vzory variability pohlavního dimorfismu ve velikosti (např. nerovnost velikostí těla mezi oběma pohlavími) odrážejí klíčové aspekty evoluční adaptace a diverzifikace organismů (Shine, 1989). Adaptivní pohlavní dimorfismus ve velikosti je obvykle přičítán rozdílům mezi pohlavími při reakci na různé zdroje výběru, zahrnující vztahy mezi velikostí těla a plodností (přírodní / výběrová plodnost), přežitím (přírodní/výběrová životaschopnost) či úspěchem při páření (pohlavní výběr; Fairbairn, 1997; Székely et al., 2004; Cox & Calsbeek, 2009).

U většiny druhů živočichů je velká velikost těla hlavní podmínkou vysoké samičí plodnosti, což má za následek větší velikost těla u samic než u samců (Honěk, 1993, Fairbairn et al., 2007). Velikost těla samečků se zvyšuje, když má výhodu v soutěži o páření a území (Trivers, 1972) nebo při přidělování reprodukčních rezerv jako jsou svatební dary nebo velikost ejakulátu (Thornhill, 1976; Wiklund & Forsberg, 1991). Neadaptivní nebo epigenetická vysvětlení pro pohlavní dimorfismus ve velikosti jsou také možné, pokud fylogenetické omezení brání změnám v reakci na měnící se prostředí nebo pokud se u obou pohlaví liší plasticita ve velikosti těla (Cheverud et al, 1985; Fairbairn, 1990).

Klinální variabilita v pohlavním dimorfismu ve velikosti není vzácná, ale byla zkoumána v menším měřítku než variabilita v samotné velikosti těla (Blanckenhorn & Demont, 2004; Young, 2005; Blanckenhorn et al, 2006). Několik málo studií, které byly zaměřeny na prostorové (Mahoney et al, 2001; Stillwell et al, 2007) a časové (přezkoumal Badyaev, 2002) vnitrodruhové rozdíly v pohlavním dimorfismu ve velikosti těla živočichů, skutečně poukázalo na význam klimatu v určování směru a rozsahu pohlavního dimorfismu ve velikosti.

Několik studií zkoumajících pohlavní dimorfismus ve velikosti se přímo zaměřilo na mezidruhovou a vnitrodruhovou variabilitu zároveň (např. Nishikawa & Maly, 1996), a některé důkazy je možné odvodit ze studií zaměřených na odchylky ve velikosti těla (Shelomi, 2012). Nicméně, kombinováním mezi- a vnitrodruhových analýz ve variabilitě pohlavního dimorfismu ve velikosti při stejných evolučních a klimatických podmínkách může dojít ke zvýraznění efektu klimatu na různé základní mechanismy, a to převážně evoluční nebo makroevoluční (mezi druhy nebo ve vyšších taxonech) a ontogenetické nebo mikroevoluční (uvnitř druhu nebo populace, Simmons, 2002).

Ve studii Laiolo et al. (2013) zkoumali vliv klimatických změn na samčí a samičí velikost těla uvnitř a mezi jednotlivými druhy horských kobylek podél výškového gradientu 1500 m n. m. Výškové gradienty umožňují přesnější určení vlivu klimatu než zeměpisné šířky, protože rozdíly v klimatu jsou ostřejší než podél zeměpisných šířek a nemění se s délkou dne a dostupností světla (Hodkinson, 2005).

Mezi druhy a často i v rámci druhu, je variabilita pohlavního dimorfismu ve velikosti ve vztahu k nadmořské výšce a klimatu těsněji spojena se změnou velikosti těla samic než samečků, což je v rozporu s hypotézou: že velikost těla samců by se měla lišit nebo evolučně vyvíjet více než u samic (např. Renschovo pravidlo,

Fairbairn, 1997; Blanckenhorn et al, 2006). To může souviset s tím, že u samiček kobytek, stejně jako u mnoha jiných druhů hmyzu, je fitness silně závislá na velikosti a tím i na potravě (Blanckenhorn et al., 2007) a dostupnost potravy je regulována právě klimatem, zejména v drsném a nepředvídatelném horském prostředí (Hodkinson, 2005).

# PRAKTICKÁ ČÁST

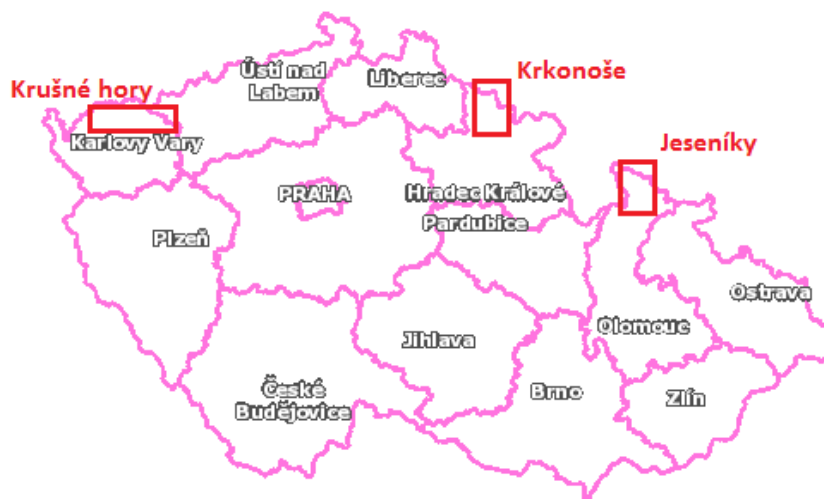
## 2 Metodika

### 2.1 Popis zájmového území

Sběr dat probíhal v pohoří Krkonoš na Pomezních boudách ( $50^{\circ} 44' 46''$  s. š.,  $15^{\circ} 49' 20''$  v. d), patřící k obci Malá Úpa, v obci Horní Albeřice ( $50^{\circ} 41' 25''$  s. š.,  $15^{\circ} 50' 53''$  v. d.), která patří pod obec s rozšířenou působností Trutnov a nakonec ve Volanově ( $50^{\circ} 33' 27''$  s. š.,  $15^{\circ} 51' 44''$  v. d.), což je část obce Trutnov. Všechny tři lokality se nacházejí v Královéhradeckém kraji v okrese Trutnov (viz obrázek 2), (příloha 1).

Dalším pohořím, kde probíhal sběr dat byly Krušné hory. První lokalita byla mezi obcí Hřebečná a Ryžovnou ( $50^{\circ} 23' 25''$  s. š.,  $12^{\circ} 50' 16''$  v. d.), dále lokalita v katastrálním území Srní u Boče mezi obcí Srní a Malý Hrzín ( $50^{\circ} 22' 35''$  s. š.,  $13^{\circ} 3' 28''$  v. d.) a poslední lokalita se nacházela nad obcí Boč ( $50^{\circ} 21' 41''$  s. š.,  $13^{\circ} 4' 33''$  v. d.) v jejím katastrálním území. Všechny tři lokality se nacházejí v Karlovarském kraji (viz obrázek 2), (příloha 2).

Poslední oblastí, kde probíhal experiment bylo pohoří Jeseníků. První lokalita se nacházela v obci Bukovice ( $50^{\circ} 12' 48''$  s. š.,  $17^{\circ} 12' 31''$  v. d.), další lokalita leží u obce Branná ( $50^{\circ} 9' 26''$  s. š.,  $17^{\circ} 1' 59''$  v. d.). Lokalita z 1000 m n. m. se nachází v lyžařském areálu Červenohorského sedla ( $50^{\circ} 7' 30''$  s. š.,  $17^{\circ} 9' 36''$  v. d.) a poslední sběr probíhal po asfaltové silnici z Ovčárny na Praděd ( $50^{\circ} 4' 58''$  s. š.,  $17^{\circ} 13' 52''$  v. d.). Všechny lokality leží na území Olomouckého kraje (viz obrázek 2), (příloha 3).



**Obrázek 2:** Mapa ČR s členěním na kraje a lokalizací studovaných oblastí, ve kterých se nacházejí zkoumané lokality (mapový podklad: [geportal.cenia.cz](http://geportal.cenia.cz))

## 2.2 Sběr dat

Skupinou pro tento experiment byly brouci z čeledi střevlíkovitých (Coleoptera: Carabidae) a mrchožroutovitých (Coleoptera: Silphidae), které jsme chytali do zemních pastí. Na experiment ve všech třech územích jak v Krkonoších, Krušných horách, tak v Jeseníkách byly vybrány tři lokality, na kterých byly zkoumány 2 biotopy: lesní a otevřený. Dohromady tedy 18 lokalit, 9 v lesním biotopu a 9 v otevřeném biotopu. Celkem bylo nainstalováno 390 pastí. Na území Krkonoš bylo na každé lokalitě umístěno 25 pastí v pěti blocích. V jednom bloku bylo rozmístěno pět pastí. V Krušných horách a Jeseníkách bylo na lokalitě nainstalováno 20 pastí v pěti blocích, tzn. v jednom bloku byly umístěny čtyři pasti. Navíc ještě v Jeseníkách byl proveden individuální sběr mrchožroutů na asfaltové komunikaci od parkoviště pod Pradědem směrem na Praděd a zpět.

### 2.2.1 Instalace a vzhled zemních pastí

Instalace zemních pastí na území Krkonoš probíhala 30. 5. – 31. 5. 2013, na území Krušných hor 21. – 22. 5. 2014 a v Jeseníkách 8. 6. – 10. 6. 2015. Aby byly vzorky získané reprezentativně, byl důležitý dobrý výběr lokalit. Výběr lokalit proběhl ve třech odlišných nadmořských výškách, v každé takové výšce byl zvolen smrkový les a otevřená louka tak, aby si lokality, které reprezentují daný biotop byly blízké i přes to, že mají polohu v odlišných nadmořských výškách a výběrem nebyla zkreslená data.

Každý blok se skládá z pěti pastí, z toho tři byly plněné propylenglykolem a dvě formaldehydem. Mezi propylenglykolovými pastmi byla jedna past s návnadou na mrchožravé brouky, za návnadu byla použita rozmražená treska, která byla rozřezána na menší kousky. Další past byla bez návnady, opatřena drátěnou mřížkou s velikostí ok cca 1×1 cm, ta byla zatížena klestím a kameny proti živočichům, kteří jsou nežádoucí a poslední past byla bez návnady a mřížky. U formaldehydových pastí byla také jedna s návnadou pro mrchožravé brouky a další past byla bez návnady. Takto byly pasti nainstalovány na všech územích, malá změna byla v Krušných horách a Jeseníkách, kde se již drátěná mřížka nepoužívala a proto byly v blocích 4 pasti.

Zemní pasti byly zakopány do hloubky dna asi deset centimetrů, tak aby plastový kelímek o objemu půl litru při vložení do jamky nepraskl nebo nebyl jinak znehodnocen. Asi do poloviny kelímku se nalil tekutý obsah pastí, který se skládal z propylenglykolu nebo formaldehydu (záleží o jaký typ pastí se jednalo). Plechová stříška tvaru čtverce o velikosti asi 15×15 cm zakrývala past i kousek území okolo pastí.

Z důvodů zamezení poničení pastí živočichy (člověk, srnec obecný, prase divoké, hlodavci), ochranou před nechtěnými vlivy počasí (přivalové deště). Přidělování stříšek, pevně k zemi bylo provedeno čtyřmi hřeby s délkou asi 10 cm. Na vršek stříšky byl přichycen lepící páskou unikátní kód pasti, např. T3\_1000\_L4O\_P. Tedy číslo pasti v rámci biotopu té dané nadmořské výšky, nadmořská výška, druh biotopu a typ pasti. A také informace o výzkumu, který zde probíhal a prosbě o nezničení pastí.

### 2.2.2 Vybírání pastí

Vybírání pastí probíhalo přibližně měsíc po instalaci pastí. Na území Krkonoš 28. – 29. 6. 2013 (příloha 4 a 5), v Krušných horách 2. – 3. 7. 2014. a v Jeseníkách 30. 6. – 1. 7. 2015. Jednotlivé pasti byly vyjmuty (příloha 6) a jejich obsah byl přecezen pomocí cedníku (příloha 7), kapalina která sloužila ke konzervaci vzorků byla nalita do kanystrů. Zcezený obsah, tedy živočichové se zbytky organického materiálu byly dány do igelitových sáčků a k nim byl vložen papírek s unikátním kódem dané pasti (stejný jako byl na vršku stříšky). Jednotlivé sáčky byly zadělány, aby se žádné vzorky neztratily. Po sběru vzorků, byly všechny pasti zrušeny, tzn. pasti byly vyjmuty z půdního profilu a dané místo bylo vráceno do původního stavu. Všechny vzorky, které byly sebrány se daly do mrazáků ČZU v Praze, budova MCEV, laboratoř č. Z017. Při studii na území Krkonoš, Krušných hor i Jeseníků došlo k znehodnocení několika pastí na biotopu otevřených luk, hlavně přivalovou vodou, sečením luk a také pastvou. V lesním biotopu byly některé pasti poškozeny nebo zničeny hlavně zvěří.

### 2.2.3 Zpracování dat

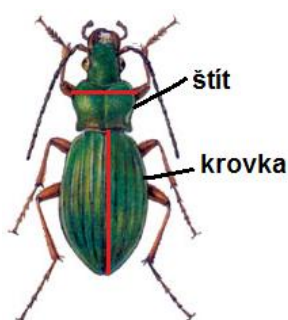
Vzorky sebrané z jednotlivých území a poté pastí byly roztríděny na brouky z čeledi střevlíkovitých (Coleoptera: Carabidae), mrchožravé brouky (Coleoptera: Silphidae) a ostatní organismy (drobní hlodavci, měkkýši, plazi atd.), které byly pro naše účely nepotřebné, ale jejich počty byly zaevidovány při experimentu v Krkonoších. Po této selekci byli mrchožrouti dáni k determinaci Ing. Pavlu Jakubcovi, Ph.D. (ČZU V Praze) a vybrán byl druh *Silpha carinata*. Vytřídění střevlíci byli určeni do druhů pomocí klíče k středoevropským druhům střevlíků (Hůrka, 1996), což ještě nebylo provedeno pro střevlíky z Jeseníků pouze pro mrchožrouty ze 700 a 1400 m n. m. ze stejné lokality. Jedinci, především rodu *Amara*, kteří patří k druhům hůře determinovaným byli určeni za pomoci doc. RNDr. Pavla Sasky, Ph.D., který se na



tento rod specializuje. U druhů, které byly početné se pohlaví určovalo u druhů s menší početností nikoliv.

Brouci již roztrídění na druhy a pohlaví byli pro další zpracování přechováni v kyvetách s ředěným (60%) ethylalkoholem, a uvnitř s cedulkou, na které byl obyčejnou tužkou zapsán název druhu, pohlaví a název lokality, kde byli odchyceni. Pro tuto studii bylo třeba u jednotlivců druhů s početným zastoupením změřit šířky štítů a délky krovek (viz obrázek 3) za pomoci digitální šuplery EDC15 od firmy OMICRON (příloha 8 a 9). Mrchožrouti z Jeseníků byly vyfoceny a poté změřeny v programu ImageJ. Změřené hodnoty těchto atributů byly zapisovány do tištěných tabulek a poté přepisovány do podoby elektronické v programu Microsoft Office Excel.

Dohromady na všech třech územích, tedy v Krkonoších, Krušných horách a Jeseníkách bylo zatím odchyceno 43 druhů brouků z čeledi střevlíkovitých a deset druhů z čeledi Silphidae. K této studii bylo použito 5 druhů brouků z čeledi Carabidae, *Carabus auronitens* (střevlík zlatolesklý), *Pterostichus melanarius*, *Carabus sylvestris* (střevlík lesní), *Pterostichus burmeisteri* (střevlíček kovový), *Carabus linnei* (střevlík Linnéův) a jeden druh z čeledi Silphidae, *Silpha carinata*.



**Obrázek 3:** Názorné zobrazení měřených tělesných rozměrů na příkladu druhu *Carabus auronitens* (zdroj [www.obec-destne.cz](http://www.obec-destne.cz))

#### 2.2.4 Statistická analýza dat

Z daných druhů střevlíků bylo zapotřebí pomocí statistické analýzy dat stanovit vliv nadmořské výšky a pohlaví na jejich tělesnou velikost. Pro každý druh zvlášť byla použita analýza analogická k analýze kovariance (ANCOVA). Tělesná velikost figurovala jako závislá proměnná. Nadmořská výška (intervalová proměnná), pohlaví (kategorická proměnná) a interakce mezi nadmořskou výškou a pohlavím byly použity jako nezávislé proměnné. Jelikož data neměla normální použití, byly použity zobecněné lineární modely s náhodnými efekty (GLMM) s gamma rozdělením chyb. Identita

oblasti (pohoří) byla použita jako náhodný efekt. Analýzy byly provedeny pomocí programu R verze 3.0.1 "Good Sport" (R Core Development Team, 2014).

### 3 Výsledky

Analýza tělesné velikosti byla provedena pro 1685 jedinců střevlíků z pěti početných druhů této čeledi: *Carabus auronitens*, *Pterostichus melanarius*, *Carabus sylvestris*, *Pterostichus burmeisteri*, *Carabus linnei*. Dále bylo změřeno 421 jedinců mrchožroutů jednoho druhu a to *Silpha carinata*.

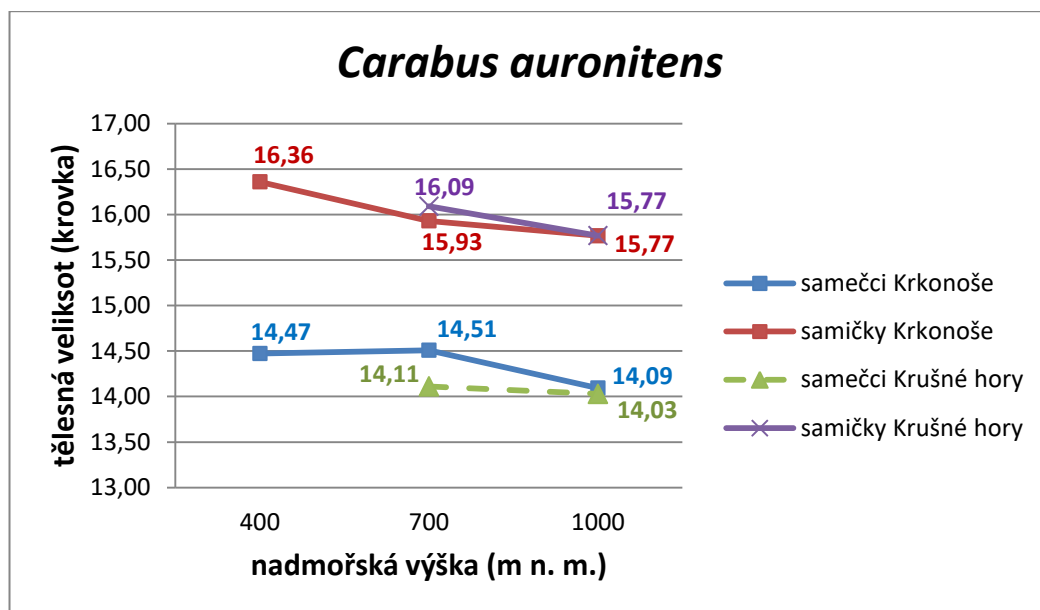
#### 3.1 *Carabus auronitens*

U druhu *Carabus auronitens* byly dva faktory, které měly průkazný vliv na tělesnou velikost a to pohlaví ( $P < 0,001$ ) a nadmořská výška ( $P < 0,001$ ). Interakce mezi pohlavím a nadmořskou výškou vyšla neprůkazná ( $P = 0,799$ ). Podle těchto výsledků můžeme říci, že u tohoto druhu *Carabus auronitens* je tělesná velikost nejvíce ovlivňována pohlavím jedince a druhým důležitým faktorem, který má vliv na tělesnou velikost, je nadmořská výška. Za to interakce mezi pohlavím a nadmořskou výškou není průkazná a neovlivňuje tedy ani tělesnou velikost (viz Tabulka 1).

**Tabulka 1:** Jednotlivé faktory ovlivňující velikost těla u druhu *Carabus auronitens* a jejich významnost

	stupeň volnosti	F-hodnota	P- hodnota
<b>pohlaví</b>	1	359,800	< 0,001
<b>nadm. výška</b>	1	17,680	< 0,001
<b>pohlaví:nadm. výška</b>	1	0,060	0,799

U druhu *Carabus auronitens* měly samičky vždy větší velikost těla v rámci pohoří než samečci. Dále bylo prokázáno, že u samiček i samců klesá velikost těla s rostoucí nadmořskou výškou, což nepotvrzuje Bergmannovo pravidlo: že s rostoucí nadmořskou výškou, se zvětšuje velikost těla. (viz obrázek 4).



**Obrázek 4:** Porovnání tělesné velikosti mezi samci a samičkami v obou pohořích pro druh *Carabus auronitens*

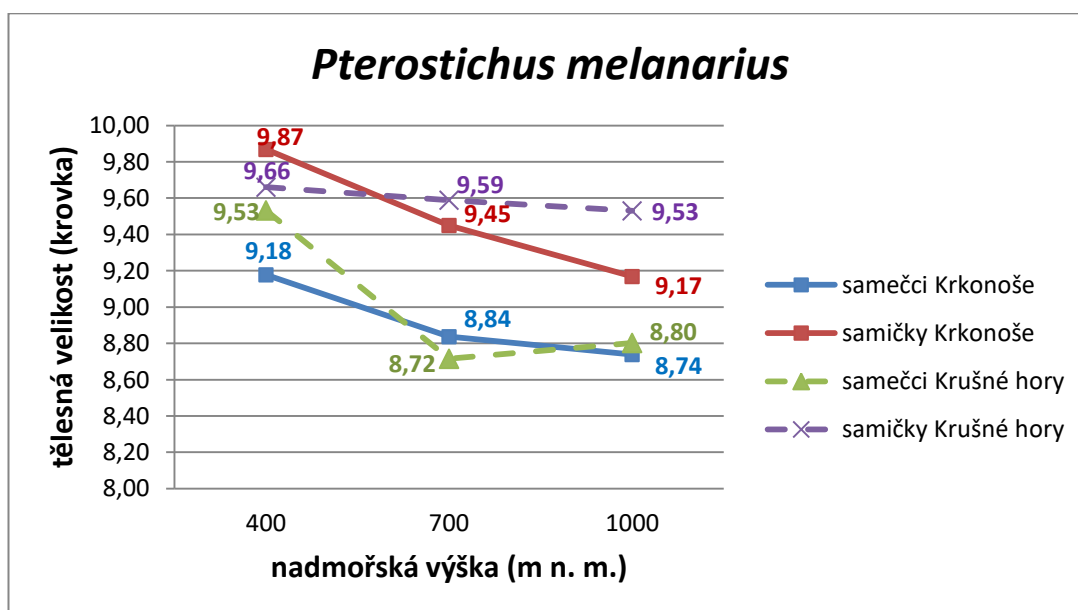
### 3.2 *Pterostichus melanarius*

Pro druh *Pterostichus melanarius* byly průkazné také dva faktory, které měly vliv na tělesnou velikost: pohlaví ( $P < 0,001$ ) a nadmořská výška ( $P < 0,001$ ). Neprůkazně vyšla interakce mezi pohlavím a nadmořskou výškou ( $P = 0,758$ ). U druhu *Pterostichus melanarius* je tedy nejvíce ovlivňována tělesná velikost pohlavím a nadmořskou výškou. Interakci pohlaví a nadmořské výšky tělesná velikost ovlivňována není (viz Tabulka 2).

**Tabulka 2:** Faktory, které ovlivňují tělesnou velikost druhu *Pterostichus melanarius* a jejich průkaznost

	stupeň volnosti	F-hodnota	P- hodnota
pohlaví	1	194,980	< 0,001
nadm. výška	1	63,700	< 0,001
pohlaví:nadm. výška	1	0,090	0,758

Samičky druhu *Pterostichus melanarius* měly vždy v rámci daného pohoří větší velikost těla než samečci ze stejných pohoří. U samiček i samečků z obou pohoří jejich velikost těla klesala s rostoucí nadmořskou výškou, což není v souladu s Bergmannovým pravidlem. Jedinou výjimkou byli samečci z Krušných hor, kde se velikost těla zvětšovala s rostoucí nadmořskou výškou, což je zřejmě způsobeno menším počtem sebraných jedinců ve výškách 700 a 1000 m n. m. (viz obrázek 5).



**Obrázek 5:** Porovnání tělesné velikosti mezi samci a samičkami v obou pohořích u druhu *Pterostichus melanarius*

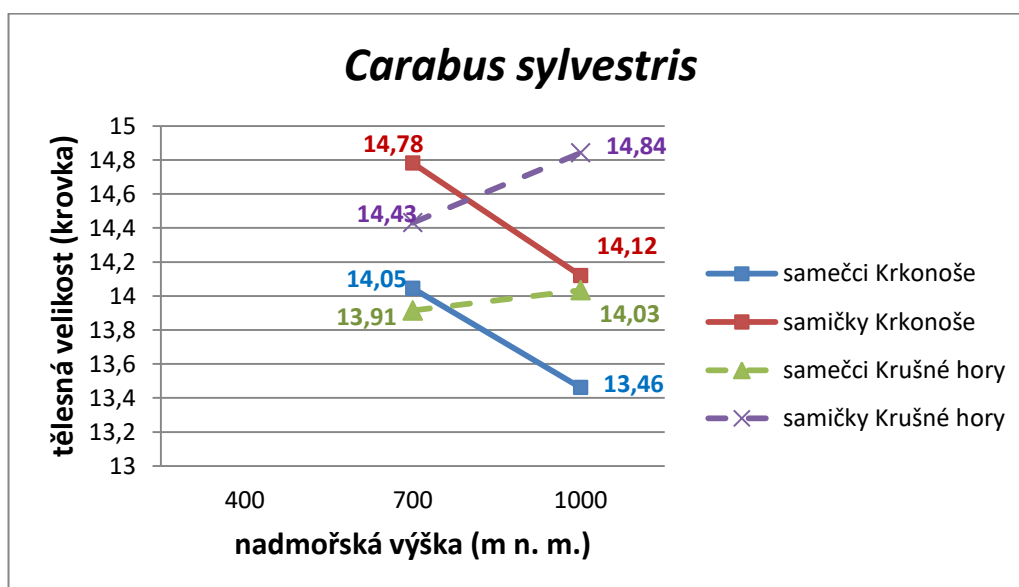
### 3.3 *Carabus sylvestris*

Vliv na tělesnou velikost u druhu *Carabus sylvestris* měly znovu dva faktory. Byly jimi pohlaví ( $P < 0,001$ ) a nadmořská výška ( $P = 0,005$ ). Interakce pohlaví a nadmořské výšky ( $P = 0,904$ ) vyšla neprůkazně. Největší vliv na velikost těla druhu *Carabus sylvestris* mají tedy pohlaví a nadmořská výška. Neprůkazný vliv na změnu ve velikosti těla tohoto druhu byl zjištěn u interakce pohlaví a nadmořské výšky (viz Tabulka 3).

**Tabulka 3:** Významnost jednotlivých faktorů ovlivňujících tělesnou velikost druhu *Carabus sylvestris*

	stupeň volnosti	F-hodnota	P- hodnota
pohlaví	1	92,616	< 0,001
nadm. výška	1	8,003	0,005
pohlaví:nadm. výška	1	0,015	0,904

U tohoto druhu samičky opět disponují v jednotlivých pohořích větší velikostí těla než samečci. A dále u samiček i samečků z Krkonoš se velikost těla s rostoucí nadmořskou výškou zmenšuje, což opět potvrzuje, že tu neplatí Bergmannovo pravidlo. U samiček a samečků z Krušných hor naopak jejich velikost těla stoupá s rostoucí nadmořskou výškou, což může být způsobeno menším počtem sebraných jedinců ve výškách 700 a 1000 m n. m. u samečků. U samiček byl menší počet dat sebrán zřejmě pouze ve výšce 700 m n. m., jelikož v 1000 m n. m. bylo jedinců sebráno dost a proto lze usuzovat, že samičky v této výšce mohly mít lepší podmínky a proto se jejich velikost těla zvětšovala oproti obecnému trendu této studie (viz obrázek 6).



**Obrázek 6:** Porovnání tělesné velikosti mezi samci a samičkami v obou pohořích pro druh *Carabus sylvestris*

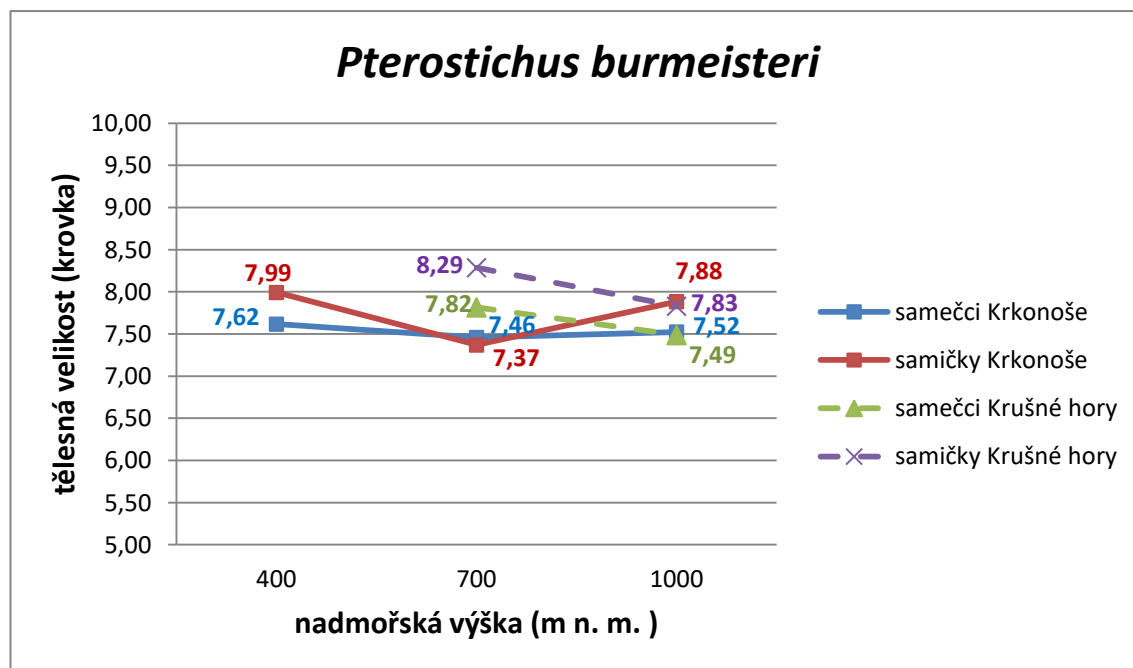
### 3.4 *Pterostichus burmeisteri*

Druh *Pterostichus burmeisteri* je ve velikosti těla ovlivňován dvěma faktory a to pohlavím ( $P < 0,001$ ) a nadmořskou výškou ( $P < 0,001$ ). Neprůkazně vyšla interakce mezi pohlavím a nadmořskou výškou ( $P = 0,444$ ). Vliv na změnu ve velikosti těla mají tedy faktory: pohlaví a nadmořské výšky. Interakce mezi pohlavím a nadmořskou výškou vyšla neprůkazně, což znamená, že na změnu velikosti těla vliv tento faktor nemá (viz Tabulka 4).

**Tabulka 4:** Jednotlivé faktory s průkazností, které ovlivňují tělesnou velikost druhu *Pterostichus burmeisteri*

	stupeň volnosti	F-hodnota	P- hodnota
pohlaví	1	80,379	< 0,001
nadm. výška	1	17,224	< 0,001
pohlaví:nadm. výška	1	0,587	0,444

Samičky druhu *Pterostichus burmeisteri* z Krkonoš měly větší velikost těla než samci ze stejného pohoří až na výšku 700 m n. m., ve které mají větší tělesnou velikost samečci. Tento výsledek byl způsoben malým počtem odchycených jedinců u obou pohlaví. Samičky z Krušných hor jsou větší než samečci z tohoto pohoří a u obou jejich velikost klesá s rostoucí nadmořskou výškou a potvrzuje, že tu neplatí Bergmannovo pravidlo (viz obrázek 7).



**Obrázek 7:** Zobrazení průměrné velikosti těla samečků i samic v obou pohořích pro druh *Pterostichus burmeisteri*

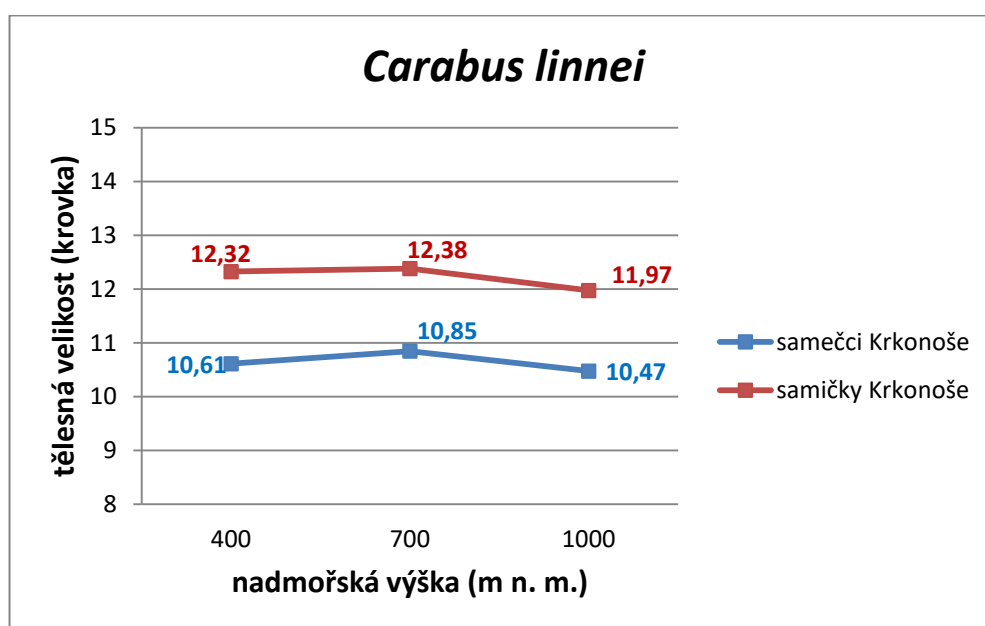
### 3.5 *Carabus linnei*

Velikost těla u druhu *Carabus linnei* ovlivňují faktory pohlaví ( $P < 0,001$ ) a nadmořské výšky ( $P < 0,001$ ). Interakce mezi pohlavím a nadmořskou výškou ( $P = 0,440$ ) vyšla neprůkazně a tudíž změnu velikosti těla u druhu *Carabus linnei* neovlivňuje (viz Tabulka 5).

**Tabulka 5:** Jednotlivé faktory s průkazností, které ovlivňují tělesnou velikost druhu *Carabus linnei*

	stupeň volnosti	F-hodnota	P- hodnota
pohlaví	1	1269,997	< 0,001
nadm. výška	1	68,261	< 0,001
pohlaví:nadm. výška	1	0,598	0,440

U druhu *Carabus linnei* byla data sebrána pouze v pohoří Krkonoše. Jak u sameček, tak samečků byla v nížinách jejich velikost těla menší než v 700 m n. m. a poté velikost těla s rostoucí nadmořskou výškou klesala (1000 m n. m.). U obou pohlaví byla velikost těla největší v 700 m n. m. (viz obrázek 8).



**Obrázek 8:** Zobrazení průměrné velikosti těla samečků i sameček v Krkonoších pro druh *Carabus linnei*



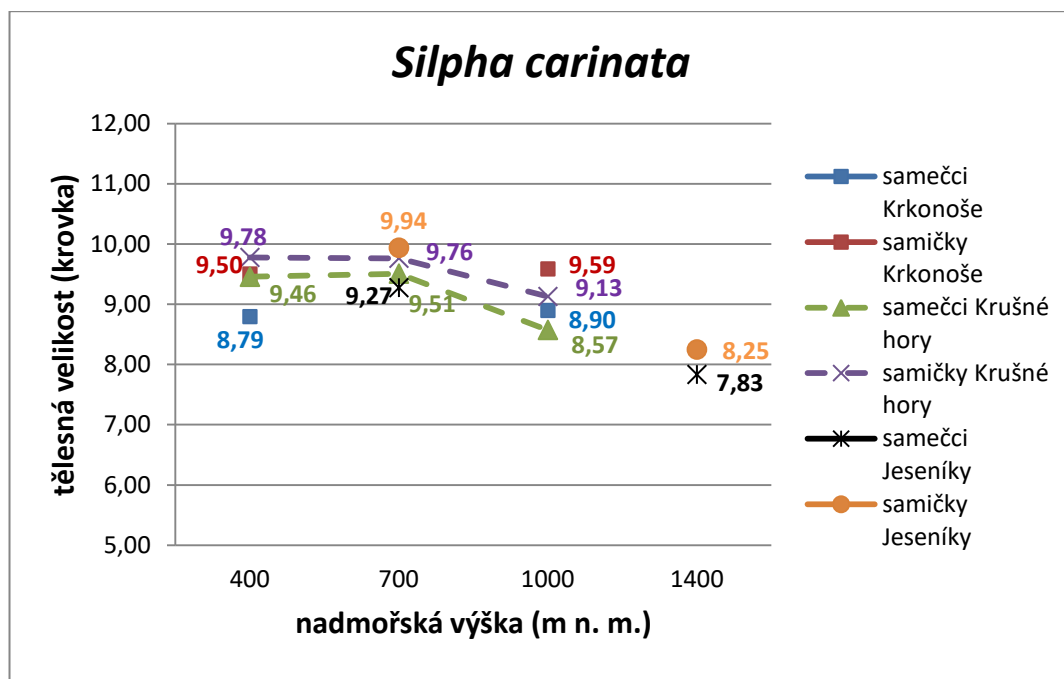
### 3.6 *Silpha carinata*

U druhu *Silpha carinata* stejně jako u všech ostatních druhů v tomto experimentu měly na velikost těla průkazný vliv pouze faktory: pohlaví ( $P < 0,001$ ) a nadmořské výšky ( $P < 0,001$ ). Žádný průkazný vliv na změnu velikosti těla opět neměla interakce mezi pohlavím a nadmořskou výškou ( $P = 0,600$ ) (viz Tabulka 6).

**Tabulka 6:** Jednotlivé faktory s průkazností, které ovlivňují tělesnou velikost druhu *Silpha carinata*

	stupeň volnosti	F-hodnota	P- hodnota
pohlaví	1	114,680	< 0,001
nadm. výška	1	198,699	< 0,001
pohlaví:nadm. výška	1	0,275	0,600

Druh *Silpha carinata* byl sebrán a změřen ve třech pohořích: Krkonoše, Krušné hory a Jeseníky. Všechny samičky mají v rámci jednotlivých pohoří větší velikost těla než samečci. U samiček a samečků z Krkonoš nebyla sebrána data z výšky 700 m n. m. V nížině mají samičky i samečci z Krkonoš menší velikost těla než v 1000 m n. m., což je zřejmě způsobeno malým počtem jedinců u obou pohlaví, kteří byli sebráni ve výšce 1000 m n. m. U samiček i samečků z Krušných hor se velikost těla zmenšuje s rostoucí nadmořskou výškou, což také nepotvrzuje platnost Bergmannova pravidla. Jak u samiček, tak u samečků z Jeseníků se velikost těla zmenšuje s rostoucí nadmořskou výškou, tento trend tedy nepotvrzuje Bergmannovo pravidlo (viz obrázek 9). Data mrchožroutů z dalších výšek (400 a 1000 m n. m.) v rámci tohoto pohoří ještě nebyla změřena.



**Obrázek 9:** Zobrazení průměrné velikosti těla samečků i samiček ve všech třech pohořích pro druh *Silpha carinata*

## 4 Diskuze

Tato studie potvrdila vliv pohlaví na velikost těla u zkoumaných druhů střevlíků (*C. auronitens*, *P. melanarius*, *C. sylvestris*, *P. burmeisteri*, *C. linnei*) a mrchožrouta (*S. carinata*). Všechny samičky zmíněných druhů měly průměrnou velikost krovky a štítu větší než samečci. Jediná výjimka byla u populace z výšky 700 m n. m. u druhu *P. burmeisteri* na území Krkonoš, kde větší velikost těla měli samečci než samičky. Tento výsledek, je ale zřejmě způsoben malým množstvím sebraných dat z výšky 700 m n. m. u obou pohlaví. Dále tato práce potvrzuje, že u studovaných druhů dochází ke zmenšování velikosti těla s rostoucí nadmořskou výškou, tzn. platí zde konverzní Bergmannovo pravidlo (opak Bergmannova pravidla). U některých druhů (samečků druhu *P. melanarius* z Krušných hor, samečků a samiček druhu *C. sylvestris* z Krušných hor a samečků a samiček druhu *P. burmeisteri* z Krkonoš) od nadmořské výšky 700 do výšky 1000 m n. m. došlo k opaku: velikost těla se zvětšovala s rostoucí nadmořskou výškou, což bylo, zřejmě způsobenou nedostatečným množstvím sebraných dat, čímž došlo ke zkreslení výsledků z daných lokalit. U druhu *C. sylvestris* by to mohlo být ještě vysvětleno jeho širším a běžnějším rozšířením oproti ostatním zkoumaným druhům, díky kterému je možné, že jedinci ve vyšší nadmořské výšce jsou větší z důvodu lepší adaptace na podmínky prostředí panující ve vyšších nadmořských výškách. Dále tato studie nepotvrdila u zkoumaných druhů změnu v míře pohlavního dimorfismu ve velikosti s měnící se nadmořskou výškou.

Nadmořská výška má ústřední vliv na tělesnou velikost (Krasnov et al., 1996; Blanckenhorn, 1997). Některé druhy jsou ve vyšší nadmořské výšce menší (Krasnov et al., 1996; Blanckenhorn, 1997), tak je tomu například i u celé řady druhů hmyzu, kde se velikost těla zmenšuje s nadmořskou výškou (přezkoumáno Roff, 2002; Hodkinson, 2005), jiné druhy ale zase svou velikost těla zvětšují (Blanckenhorn et al., 2006). Menší velikostí těla ve vyšší nadmořské výšce, často disponují druhy, které jsou velké, univoltinní s delším larválním vývojem (Blanckenhorn et al., 2006), což je charakteristické i pro druhy studované v této práci. Studie tak pro zkoumané druhy nepotvrdila platnost Bergmannova pravidla, ale naopak mluvíme o existenci konverzního Bergmannova pravidla. Sota et al. (2000) toto potvrzují ve svém experimentu, kde druhy *Carabus tosanus* a *Carabus japonicus* se zvyšující se nadmořskou výškou a tím snižující se teplotou mají tělesnou velikost menší. Dalším, kdo toto potvrzují, jsou Tsuchiya et al. (2012), kteří v Japonsku na ostrově Šikoku také studovali druh *Carabus tosanus* a zjistili, že populace v nižších nadmořských výškách

(od 50 do 1200 m n. m.) mají větší velikost těla než populace z vyšších nadmořských výšek (900 až 1900 m n. m.). U některých druhů se naopak velikost těla nemění a některé jsou ve vyšší nadmořské výšce větší (Krasnov et al., 1996), to potvrzují Stillwell & Fox (2009) ve své studii na zrnokazy v Arizoně, kde samci byli největší ve vyšší nadmořské výšce. Dále to potvrzují i Smith et al. (2000), kteří prováděli experiment v USA v Coloradu na jihu Skalistých hor během let (1994-1999), kde studovali hrobařika *Nicrophorus investigator*. Na lokalitě East River Valley byly větší brouci ve vyšší nadmořské výšce než v nižší a to během šesti let pětkrát. To, že ve vyšší nadmořské výšce jsou brouci s větší tělesnou velikostí, může mít více důvodů, třeba zesílenou schopnost přečkání zimy u velkých larev (Honěk, 1986). U hrobaříků, kteří mají větší velikost těla, je větší pravděpodobnost, že budou vítězi díky svojí velikosti v konkurenčních bojích. Další důvod je, že teplo se zřejmě uchovává lépe broukům, kteří jsou větší. Jestliže dochází k tomu, že ve vyšších nadmořských výškách jsou zdroje cennější a tím je soutěžení o tyto zdroje větší, potom může docházet u jedinců s větším tělem k vyšším selekčním zvýhodněním.

Dalším důležitým faktorem, zkoumaným v této studii, je pohlavní dimorfismus ve velikosti těla, který je rozšířený u všech živočichů. U ptáků a savců, tedy endotermních živočichů jsou samečci typicky větší než samičky, kdežto u ektotermních živočichů (bezobratlí, ryby, obojživelníci atd.) je to mnohdy obráceně, tedy samičky jsou větší než-li samečci (Fairbairn, 1997; Székely et al., 2000). To se potvrdilo i v této práci, kde u všech zkoumaných druhů disponovaly samičky větší velikostí těla než samečci. Kromě zmíněné odchylky u populace z výšky 700 m n. m. u druhu *P. burmeisteri* na území Krkonoš, která byla očividně způsobena nedostatečnou kvantitou dat a tudíž výsledky této populace byly zkresleny. Větší velikost těla u samiček než u samečků potvrzují i Tsuchiya et al. (2012) ve své studii, kde zkoumali druh *Carabus tosanus*. Naopak Smith et al. (2000) v USA v Coloradu na jihu Skalistých hor prováděli studii na druh hrobařika *Nicrophorus investigator* v letech 1994-1999 a odhalili, že na studovaných lokalitách v délce krovek mezi pohlavími nedochází k diferencí na těchto lokalitách ani po několika letech, i když těsně korelovala délka krovky s jinými faktory velikosti těla a to se šířkou štítu a hmotností těla. Ve studii Smith et al. (2000) došlo v předposledním roce ve vyšší nadmořské výšce u obou pohlaví k zvětšení krovek a v posledním roce byly krovky větší ještě na jiných dvou lokalitách a to v odloučených drenážích ve vyšší a nižší nadmořské výšce. Pro hmyz je tedy typické, aby samičky byly větší než-li samečci, vysvětluje se to tím, že u samiček je fekundita hnána do maxima

přírodním výběrem, což pravděpodobně způsobuje značný selekční tlak na větší velikost těla (Honěk, 1993, Fairbairn et al., 2007). Honěk (1993) uvádí, že je navíc úspěšnost reprodukce samic úzceji spjata s velikostí těla než úspěšnost reprodukce u samečků tj. v jejich způsobilosti se množit a zplodit více potomstva. Naproti tomu Fairbairn et al. (2007) podotýkají, že jak u samic, tak u samečků představuje velikost těla významný faktor při pohlavním výběru. V nedávné době došlo k zaznamenání výjimky z předpokladu, že větší plodnost mají větší samičky a to v chudém prostředí, kde je nouze o potravu (Richardson & Baker, 1997). Jsou známy i případy, kdy se více zvětšuje velikost těla u samečků, například pokud mají výhodu v kompetici o území nebo o páření (Trivers, 1972). Peckarsky et al. (2002) naopak ukazují druh jepice, *Baetis bicaudatus*, u kterého velké samičky zůstávají tzv. "na očet", protože si je velcí samci nevybírají. U samic a samců, kteří jsou malý, může dojít k prospěchářství v takovém prostředí, kde dochází k vysokému riziku selektivní predace dle velikosti (Beck, 1995). Podle Sparks (1996) mezi minimálním nebezpečím predace a maximální plodností je střední cestou správná velikost těla. K zvýhodnění malých samečků může docházet selekčním tlakem, který může působit ve sporadicky rozmístěných populacích, pokud pohyblivost usnadňuje malým jedincům způsobilost množit se a najít více samic (Taylor et al., 1998).

Nadmořská výška má vliv na míru pohlavního dimorfismu ve velikosti, což bylo potvrzeno ve studiích Blanckenhorn et al. (2006) a Stillwell et al. (2007). Stillwell & Fox (2009) ve své studii v Arizoně v USA v průměrných ročních teplotách v rozmezí 6 °C a lokalitách ve výšce 500 až 1400 m n. m. porovnávali druh *Stator limbatus* v rámci šesti populací. Zjišťovali, jestli na pohlavní dimorfismus ve velikosti může mít vliv rozdíl v nadmořské výšce. Zjistili, že nadmořskou výškou dochází k ovlivnění velikosti těla, což se potvrdilo pouze pro samečky. Oproti výsledkům, které jsou publikovány např. Blanckenhorn et al. (2006) a Stillwell et al. (2007) bylo v této práci za pomoci statistické analýzy dat zjištěno, že u zkoumaných druhů se neprojevil vliv nadmořské výšky na pohlavní dimorfismus, jelikož interakce mezi pohlavím a nadmořskou výškou nebyla prokázána. Důvodem neprokázání změny pohlavního dimorfismu s nadmořskou výškou je zřejmě nedostatečný počet sebraných dat. Podle Teder & Tammaru (2005) je citlivějším pohlavím na okolní podmínky prostředí více velikost těla samic oproti velikosti samečků a také jsou brouci řádem, u kterých byl prokázán mezi samci a samicemi nejmenší rozdíl v citlivosti (viz obrázek 1). To znamená, že by bylo zřejmě potřeba mít nasbíráno více druhů střevlíků a mrchožroutů a k tomu mít kvantitativní vzorky od

všech těchto druhů, aby byla možnost, že dojde k potvrzení změny pohlavního dimorfismu s nadmořskou výškou. Větší citlivost samic na podmínky okolního prostředí potvrzují a doplňují Fairbairn (1997) a Blanckenhorn et al. (2006), kteří říkají, že mezi druhy a často i uvnitř druhů je změna pohlavního dimorfismu ve velikosti ve spojitosti s nadmořskou výškou a klimatem těsněji spjata se samičí změnou ve velikosti těla než se samčí, což se rozporuje s Renschovým pravidlem, které praví: velikost těla sameček se evolučně liší daleko více než velikost těla u samic, čímž by podle Blanckenhorn et al. (2007) došlo k objasnění toho, že samičky mají pevně závislé fitness na velikosti těla a tedy i na potravě.

Data z této práce by mohla posloužit jako odrazový můstek k dalšímu výzkumu. Zajímavé by bylo například doplnit zkoumané druhy střevlíků o druhy s menší tělesnou velikostí, které by díky svému kratšímu larválnímu vývoji již nemusely být omezeny kratší délkou sezóny ve vyšší nadmořské výšce. Takové druhy by již nemusely následovat konverzní Bergmannovo pravidlo, ale jejich velikost těla by se buď neměnila s nadmořskou výškou nebo by mohla následovat Bergmannovo pravidlo. Bohužel tyto druhy nejsou běžně ve velkých počtech loveny pomocí zemních pastí (Hancock & Legg, 2012) a tudíž by bylo potřeba jedince sbírat například pomocí individuálního lovu.

## 5 Závěr

V rámci této studie, jejíž terénní část probíhala v letech 2013-2015, byla analyzována změna ve velikosti těla vybraných střevlíků a mrchožroutů s měnící se nadmořskou výškou jejich výskytu. Během těchto tří let byly provedeny sběry ve třech horských oblastech v ČR a to v Krkonoších, Krušných horách a Jeseníkách. V každé oblasti byly vybrány tři lokality ve třech odlišných nadmořských výškách a v rámci lokality vždy dva typy biotopu: luční a lesní. Za celou studii bylo sebráno 43 druhů střevlíků a 10 druhů mrchožroutů. Pro analýzu vnitrodruhových změn v tělesné velikosti byly použity nejpočetněji zastoupené druhy z obou čeledí a to: *Carabus auronitens*, *Pterostichus melanarius*, *Carabus sylvestris*, *Pterostichus burmeisteri* a *Carabus linnei* z čeledi Carabidae a *Silpha carinata* z čeledi Silphidae. Cílem statistické analýzy dat bylo stanovení vlivu nadmořské výšky, pohlaví a interakce mezi pohlavím a nadmořskou výškou na velikost vybraných druhů brouků. Analýzou dat byl prokázán systematický vliv pohlaví na velikost těla brouků u všech studovaných druhů. Samičky všech zkoumaných druhů disponují větší tělesnou velikostí než samečci. Důležitým faktorem s velkou významností byla také nadmořská výška, kdy obecným trendem v rámci všech zkoumaných druhů je zmenšování velikosti těla s rostoucí nadmořskou výškou. Studie tak pro velké střevlíky a mrchožrouta *Silpha carinata* nepotvrzuje platnost Bergmannova pravidla, ale naopak ukazuje platnost tzv. konverzního Bergmannova pravidla. Poslední analyzovanou proměnnou byla interakce mezi pohlavím a nadmořskou výškou, která ovšem nevyšla průkazně pro žádný zkoumaný druh. Tato studie tedy nepotvrzuje vliv nadmořské výšky na změnu v pohlavním dimorfismu u větších střevlíků a mrchožroutů.

Cíle vytyčené pro tuto práci byly splněny. V terénu se podařilo sebrat značné množství brouků, z nichž podstatná část (2106 jedinců) byla proměřena. Studie prokázala vliv nadmořské výšky a pohlaví na velikost těla u všech studovaných druhů. Vliv nadmořské výšky na změnu pohlavního dimorfismu prokázán nebyl.

## 6 Přehled literatury a použitých zdrojů

**ABOUHEIF, E. & FAIRBAIRN, D. J., 1997:** A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. *The American Naturalist* 149: 540–562.

**ANDERSON, R. S., 1982:** Resource partitioning in the carrion beetle (Coleoptera: Silphidae) fauna of southern Ontario: ecological and evolutionary considerations. *Canadian Journal of Zoology* 60: 1314–1325.

**ANDERSSON, M., 1994:** Sexual selection. *Princeton University Press*.

**ANGILLETA, JR., M. J. & DUNHAM, A. E., 2003:** The Temperature-Size Rule in Ectotherms: Simple Evolutionary Explanations May Not Be General. *The American Naturalist* 162: 332–342.

**ASHTON, K. G. & FELDMAN, CH. R., 2003:** Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution* 57: 1151–1163.

**ASHTON, K. G., 2004:** Sensitivity of intraspecific latitudinal cline of body size for tetrapods to sampling, latitude and longitude? *Integrative and Comparative Biology* 44: 403–412.

**ATKINSON, D., 1995:** Effects of temperature on the size of aquatic ectotherms: exceptions to the general rule. *Journal of Thermal Biology* 20: 61–74.

**ATKINSON, D. & SIBLY, R. M., 1997:** Why are organisms usually bigger in colder environments? Making sense of a life history puzzle. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 235–239.

**BADYAEV, A. V., 2002:** Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. *Trends in Ecology & Evolution*. 17: 369–378.



**BAUER, T. & KREDLER, M., 1993:** Morphology of the compound eyes as an indicator of life-style in carabid beetles. *Canadian Journal of Zoology* 71: 799-810.

**BECK, M. W., 1995:** Size-specific shelter limitation in stone crabs: a test of the demographic bottleneck hypothesis. *Ecology* 76: 968-980.

**BISHOP, A. A., 2001:** Niche segregation, carcass preparation, and the effects of land management on the ecology of carrion beetles (Silphidae) in Kearney County, Nebraska. M. S. thesis: University of Nebraska at Kearney (USA).

**BLANCKENHORN, W. U., 1997:** Altitudinal life history variation in the dung flies *Scathophaga stercoraria* and *Sepsis cynipsea*. *Oecologia* 109: 342-352.

**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., STILLWELL, R. C., YOUNG, K. A., FOX, CH. W., ASHTON, K. G., 2006:** When Rensch meets Bergmann: does sexual size dimorphism change systematically with latitude? *Evolution* 60: 2004 – 2011.

**BLANCKENHORN, W. U., DIXON, A. F. G., FAIRBAIRN, D. J., FOELLMER, M. W., GILBERT, P., VANDER LINDE, K., MEIER, R., NYLIN, S., PITNICK, S., SCHOFF, C., SIGNORELLI, M., TEDER, T., WIKLUND, C., 2007:** 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.

**BYRD, J. H. & CASTNER, J. L., 2009:** Insects of forensic importance. In: Byrd J.H. & Castner J.L., eds. *Forensic entomology. The utility of arthropods in legal investigations*. Boca Raton, FL, USA: CRC Press, 39-126.

**CENIA:** Česká informační agentura životního prostředí. [online], [cit. 2017-04-16]. Dostupné z WWW: <https://geoportal.gov.cz>.

**COHEN A. C., 1995:** Extra-oral digestion in predaceous terrestrial Arthropoda. *Annual Review of Entomology*. 40: 85-103.

**COX, R. M. & CALSBEEK, R., 2009:** Sexually antagonistic selection, sexual dimorphism, and the resolution of intralocus sexual conflict. *The American Naturalist*. 173: 176-187.

**CUSHMAN, J. H., LAWTON, J. H., MANLY, B. F. J., 1993:** Latitudinal patterns in European ant assemblages: variation in species richness and body size. *Oecologia* 95: 30-37.

**DEARN, J.M., 1977:** Variable life history characteristics along an altitudinal gradient in three species of Australian grasshopper. *Oecologia* 28: 67–85.

**DE RUITER, P. C., VAN STRALEN, M. R., VAN EUWIJK, F. A., SLOB, W., BEDAUX, J. J. M., ERNSTING, G., 1989:** Effect of hunger and prey traces on the search activity of the predatory beetle *Notiophilus biguttatus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 51: 87-95.

**ERWIN T. L., 1985:** The taxon pulse: a general pattern of lineage radiation and extinction among carabid beetles. *Taxonomy, Phylogeny and Zoogeography of Beetles and Ants*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.

**FAIRBAIRN, D. J., 1990:** Factors influencing sexual size dimorphism in temperate waterstriders. *The American Naturalist* 136: 61–86.

**FAIRBAIRN, D. J., 1997:** Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 659–687.

**FAIRBAIRN, D. J., BLANCKENHORN, W. U., SZÉKELY, T. [eds], 2007:** Sex, size, and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism. *Oxford University Press*.

**FERREIRA, T. & RASBAND, W., 2012:** ImageJ User Guide.

**HANCOCK, M. H. & LEGG, C. J., 2012:** Pitfall trapping bias and arthropod body mass. *Insect Conservation and Diversity* 5: 312–318.

**HASTIR, P. & GASPAR, C., 2001:** Diagnose d'une famille de fossoyeurs: les Silphidae. *Notes fauniques de Gembloux* 44: 13-25.

**HÁVA, J. & RŮŽIČKA, J., 1997:** Faunistic records from the Czech Republic - 58. Coleoptera: Silphidae. *Klapalekiana*, 33, 6.

**HENGEVELD, R., 1980:** Food specialization in ground beetles: an ecological or a phylogenetical process? (Coleoptera, Carabidae). *Netherlands Journal of Zoology* 30: 585-594.

**HENRY, L. M., MA, B. O., ROITBERG, B. D., 2009:** Size-mediated adaptive foraging: a host-selection strategy for insect parasitoids. *Oecologia* 161: 433-445.

**HOBACK, W. W. et al., 2004:** Differences among antimicrobial properties of carrion beetle secretions reflect phylogeny and ecology. *Journal of Chemical Ecology* 30: 719-729.

**HODKINSON, I. D., 2005:** Terrestrial insects along elevation gradients: species and community response to altitude. *Biological Reviews* 80: 489–513.

**HONĚK, A., 1986:** Inheritance of wing form in *Pyrrhocoris apterus*. *Journal of Heredity*. 77: 465-467.

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

**HŮRKA, K. & ČEPICKÁ, A., 1978:** Rozmnožování a vývoj hmyzu. SPN Praha.

**HŮRKA, K., 1996:** Carabidae of the Czech and Slovak Republics / České a Slovenské republiky. Kabourek, Zlín.

**CHEVERUD, J. M., DOW, M. M., LEUTENEGGER, W., 1985:** The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution* 39: 1335–1341.

**CHIVERTON, P. A., 1988:** Searching behaviour and cereal aphid consumption by *Bembidion lampros* and *Pterostichus cupreus*, in relation to temperature and prey density. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 47: 173-182.

**CHOWN, S. L. & GASTON, K. J., 2010:** Body size variation in insects: a macroecological perspective. *Biological Reviews* 85: 139-169.

**IKEDA, H., KUBOTA, K., KAGAYA, T., ABE, T., 2007:** Flight capabilities and feeding habits of silphine beetles: are flightless species really “carrion beetles”? *Ecological Research* 22: 237–241.

**IKEDA, H., KAGAYA, T., KUBOTA, K., ABE, T., 2008:** Evolutionary relationships among food habit, loss of flight, and reproductive traits: life-history evolution in the Silphinae (Coleoptera: Silphidae). *Evolution* 62: 2065–2079.

**KALINOVÁ, B., PODSKALSKÁ, H., RŮŽIČKA, J., HOSKOVEE, M., 2009:** Irresistible bouquet of death. How are burying beetles (Coleoptera: Silphidae: Nicrophorus) attracted by carcasses. *Naturwissenschaften*, 96, 889-899.

**KANT, R., MINOR, M. A., TREWICK, S. A., SANDANAYAKA, W. R. M., 2012:** Body size and fitness relation in male and female *Diaeretiella rapae*. *BioControl* 57: 759-766.

**KINGSOLVER, J. G., MASSIE, K. R., RAGLAND, G. J., SMITH, M. H., 2007:** Rapid population divergence in thermal reaction norms for an invading species: breaking the temperature–size rule. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 892–900.

**KOČÁREK, P., 2001:** Diurnal activity rhythms and niche differentiation in a carrion beetle assemblage (Coleoptera: Silphidae) in Opava, the Czech Republic. *Biological Rhythm Research* 32 (4): 431-438.

**KOTZE, D. J., BRANDMAYR, P., CASALE, A., DAUFFY-RICHARD, E., DEKONINCK, W., KOIVULA, M. J., LÖVEL, G. L., MOSSAKOWSKI, D., NOORDIJK, J., PAARMANN, W., PIZZOLOTTO, R., SASKA, P., SCHWERK, A., SERRANO, J., SZYSZKO, J., TABOADA, A., TURIN, H., VENN, S., VERMEULEN, R., ZETTO, T., 2011:** Forty years of carabid research in Europe - from taxonomy, biology, ecology and population studies to bioindication, habitat assessment and conservation. *ZooKeys* 100: 55–148.

**KRASNOV, B., WARD, D., SHENBROT, G., 1996:** Body size and leg length variation in several species of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) along a rainfall and altitudinal gradient in the Negev Desert (Israel). *Journal of Arid Environments* 34: 477-489.

**LAIOLO, P., ILLERA, J. C., OBESO, J. R., 2013:** Local climate determines intra- and interspecific variation in sexual size dimorphism in mountain grasshopper communities. *Journal of Evolutionary Biology* 26: 2171–2183.

**LAWRENCE I. F., BRITTON E. B., 1991:** Coleoptera. In: *The Insects of Australia*. 2<sup>nd</sup> ed. Melbourne University Press, Melbourne, pp. 543-683.

**LAWTON, J., 1990:** Species Richness and Population Dynamics of Animal Assemblages. Patterns in Body Size: Abundance Space. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 330 (1257), 283-291.

**LEHMANN, G. U. C. & LEHMANN, A. W., 2008:** Variation in body size among populations of the bushcricket *Poecilimon thessalicus* (Orthoptera: Phaneropteridae): an ecological adaptation. *Journal of Orthopaedic Research* 17: 1–5.

**LÖVEI, G. L., 2008:** Ecology and conversation biology of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in an age of increasing of human dominance [online]. PhD Thesis, 2008 [cit. 2014-03-14]. Dostupné z: <http://real-d.mtak.hu/121/1/Lovei.pdf>.

**LUFF, M. L., 1987:** Biology of polyphagous ground beetles in agriculture. *Agricultural Zoology Reviews* 2: 237-278.

**MAHONEY, S. P., VIRGL, J. A., MAWHINNEY, K., 2001:** Potential mechanisms of phenotypic divergence in body size between Newfoundland and mainland black bear populations. *Canadian Journal of Zoology* 79: 1650–1660.

**NEWTON, A. F. 1997:** Review of Agyrtidae (Coleoptera), with a new genus and species from New Zealand. *Annales Zoologici, Warszawa* 47: 111–156.

**NISHIKAWA, T. S. & MALY, E.J., 1996:** Factors influencing the degree of sexual size dimorphism within and among calanoid copepod species. *Oecologia* 107: 490–497.

**NYLIN, S. & WEDELL, N., 1994:** Sexual size dimorphism and comparative methods. - In: Eggleton, P. and Vane-Wright, R. I. (eds), Phylogenetics and ecology. *Academic Press*, pp. 253–280.

**OBEC DEŠTNÉ V ORLICKÝCH HORÁCH, 2014:** Obecní stránky obce Deštné v Orlických horách [online], [cit. 2014-03-13]. Dostupné z: [www.obecdestne.cz/turistika/priroda/fauna-a-flora/](http://www.obecdestne.cz/turistika/priroda/fauna-a-flora/).

**OHKAWARA, K., SUZUKI, S., KATAKURA, H., 1998:** Competitive interaction and niche differentiation among burying beetles (Silphidae, *Nicrophorus*) in Northern Japan. *Entomological Science* 1 (4): 551-559.

**ORR, M. R., 1996:** Life-history adaptation and reproductive isolation in a grasshopper hybrid zone. *Evolution* 50: 704–716.

**PAYNE, J., 1965:** A summer carrion study of the baby pig *Sus scrofa* Linnaeus. *Ecology* 46: 592-602.

**PECK, S. B., 1990:** Insecta: Coleoptera Silphidae and the associated families Agyrtidae and Leiodidae. In: Dindal D.L., ed. *Soil biology guide*. New York, USA: John Wiley & Sons, 1113-1136.

**PECKARSKY, B. L., MCINTOSH, A. R., CAUDILL, CH. C., DAHL, J., 2002:** Swarming and mating behaviour of a mayfly *Baetis bicaudatus* suggest stabilizing selection for male body size. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 51: 530-537.

**RAINIO, J. & NIEMELA, J., 2003:** Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Journal of Biodiversity and Conservation* 12: 487–506.

**RATCLIFFE B. C., 1996:** The carrion beetles (Coleoptera: Silphidae) of Nebraska. *Bulletin 13. Lincoln, NE, USA: University of Nebraska State Museum*.

**R DEVELOPMENT CORE TEAM 2014:** A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

**RICHARDSON, J. M. L. & BAKER, R. L., 1997:** Effect of body size and feeding on fecundity in the damselfly *Ischnura verticalis* (Odonata: Coenagrionidae). *Oikos* 79: 477–483.

**ROFF, D. A., 2002:** *Life History Evolution*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA.

**RUSHTON, S. P., LUFF, M. L., EYRE, M. D., 1989:** Effect of pasture improvement and management on the ground beetle and spider communities of upland grasslands. *Journal of Applied Ecology* 26: 489–503.

**RŮŽIČKA, J., 1993:** Silphidae, pp. 33-34. In: Jelínek J. (ed.): Checklist of Czechoslovak Insects IV (Coleoptera). *Folia Heyrovskyana, Suppl. 1:*, 1, 33–34.

**RŮŽIČKA, J., 1994:** Seasonal activity and habitat associations of Silphidae and Leiodidae: Cholevinae (Coleoptera) in Central Bohemia. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* 58: 67-78.

**RŮŽIČKA, J. & SCHNEIDER, J., 2004:** Family Silphidae Latreille, 1807. *In:* Löbl, I. & Smetana, A. (Eds.), *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*. 2. Apollo Books, Stenstrup, pp. 229–237.

**SCOTT, M. P., 1998:** The ecology and behaviour of burying beetles. *Annual Review of Entomology* 43: 595-618.

**SIKES, D. S., 2005:** Silphidae Latreille, 1807. *In:* Beutel, R.G. & Leschen, R.A.B. (Eds.), *Handbook of Zoology, A Natural History of the Phyla of the Animal Kingdom*, 4 Arthropoda: Insecta, part 38, Coleoptera, Beetles, 1: Morphology and Systematics (Archostemata, Adephaga, Myxophaga, Polyphaga partim). Walter de Gruyter, Berlin, pp. 288–296.

**SIKES D. S., 2005:** Silphidae Latreille, 1807. *In:* Kristensen N.P. & Beutel R.G., eds. *Handbook of Zoology. Vol. 4: Arthropoda: Insecta*. Berlin, Germany: Waler de Gruyter, 288-296.

**SIKES, D. S., MADGE, R. B., TRUMBO, S. T., 2006:** Revision of *Nicrophorus* in part: new species and inferred phylogeny of the *nepalensis*-group based on evidence from morphology and mitochondrial DNA (Coleoptera: Silphidae: Nicrophorinae). *Invertebrate Systematics* 20: 305–365.

**SIKES, D. S., VAMOSI, S. M., TRUMBO, S. T., RICKETTS, M., VENABLES, C., 2008:** Molecular systematics and biogeography of *Nicrophorus* in part — the *investigator* species group (Coleoptera: Silphidae) using mixture model MCMC. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48: 646–666.

**SMITH, R. J., HINES, A., RICHMOND, S., MERRICK, M., DREW, A., FARGO, R., 2000:** Altitudinal variation in body size and population density of *Nicrophorus investigator* (Coleoptera: Silphidae). *Environmental Entomology* 29: 290-298.

**SHELOMI, M., 2012:** Where are we now? Bergmann's rule sensu lato in insects. *The American Naturalist* 180: 511–519.



**SHINE, R., 1989:** Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *The Quarterly Review of Biology* 64: 419-461.

**SHINE, R., 1990:** Proximate determinants of sexual differences in adult body size. *The American Naturalist* 135: 278–283.

**SIMMONS, A. M., 2002:** The continuity of microevolution and macroevolution. *Journal of Evolutionary Biology* 15: 688–701.

**SOTA, T., TAKAMI, Y., KUBOTA, K., UJIE, M., ISHIKAWA, R., 2000:** Interspecific body size differentiation in species assemblages of the carabid subgenus *Ohomopterus* in Japan. *Population Ecology* 42: 279–291.

**SPARKS, T. H., BUSE, A., GADSEN, R. J., 1995:** Life strategies of *Carabus problematicus* (Coleoptera: Carabidae) at different altitudes on Snowdon, North Wales. *Journal of Zoology* 236: 1-10.

**SPARKS, T. C., 1996:** The effect of size-dependent predation on the interaction between behavioral and life history traits in a stream dwelling isopod. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 39: 411-438.

**STAMPS, J. A., 1993:** Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity. *Biological Journal of the Linnean Society* 50: 123 –145.

**STILLWELL, R. C. & FOX, C. W., 2005:** Complex patterns of phenotypic plasticity: interactive effects of temperature during rearing and oviposition. *Ecology* 86: 924-934.

**STILLWELL, R. C., MORSE, G. E., FOX, C. W., 2007:** Geographic variation in body size and sexual size dimorphism of a seed-feeding beetle. *The American Naturalist* 170: 358–69.

**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: 703–12.

**STILLWELL, R. C., 2010:** Are latitudinal clines in body size adaptive? *Oikos* 119: 1387–1390.

**STILLWELL, R. C., BLANCKENHORN, W. U., TEDER, T., DAWIDOWITZ, G. FOX, C. W., 2010:** Sex differences in phenotypic plasticity of body size affect variation in sexual size dimorphism in insects: from physiology to evolution. *Annual Review of Entomology* 55: 227-245.

**SZÉKELY, T., REYNOLDS, J. D., FIGUEROLA, J., 2000:** Sexual size dimorphism in shorebirds, gulls and alcids: the influence of sexual and natural selection. *Evolution* 54: 1404–1413.

**SZÉKELY, T., FRECKLETON, R. P., REYNOLDS, J. D., 2004:** Sexual selection explains Rensch's rule of size dimorphism in shorebirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences. USA* 101: 12224-12227.

**ŠUSTEK, Z., 1981** Mrchožroutovití brouci Československa (Coleoptera, Silphidae). Klíče k určování hmyzu. *Československá Společnost Entomologická ČSAV*, 1–46.

**TATAR, M., GRAY, D. W., CAREY, J. R., 1997:** Altitudinal variation for senescence in *Melanoplus* grasshoppers. *Oecologia* 111: 357–364.

**TAYLOR, B. W., ANDERSON, CH. R., PECKARSKY, B. L., 1998:** Effects of size at metamorphosis on stonefly fecundity, longevity, and reproductive success. *Oecologia* 114: 494-502.

**TEDER, T. & TAMMARU, T., 2005:** Sexual size dimorphism within species increases with body size in insects. *Oikos* 108: 321–334.

**THORNHILL, R., 1976:** Sexual selection and paternal investment in insects. *The American Naturalist* 110: 153–163.

**TRIVERS, R. L., 1972:** Parental investment and sexual selection. In: *Sexual Selection and the Descent of Man, 1871–1971* (B. Campbell, ed.), pp. 136–179. Aldine-Atherton, Chicago.

**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.

**WATSON, E. J. & CARLTON, C. E., 2005:** Succession of forensically significant carrion beetle larvae on large carcasses (Coleoptera: Silphidae). *Southeastern Naturalist* 4: 335-346.

**WHEATER, C. P., 1989:** Prey detection by some predatory Coleoptera (Carabidae and Staphylinidae). *Journal of Zoology* 218: 171-185.

**WIKLUND, C. & FORSBERG, J., 1991:** Sexual size dimorphism in relation to female polygamy and protandry in butterflies: a comparative study of Swedish Pieridae and Satyridae. *Oikos* 60: 373–381.

**YOUNG, K. A., 2005:** Life–history variation and allometry for sexual size dimorphism in Pacific salmon and trout. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 272: 167–172.

## 7 Přílohy

### 7.1 Seznam příloh:

Příloha 1: Lokality v Krkonoších

Příloha 2: Lokality v Krušných horách

Příloha 3: Lokality v Jeseníkách

Příloha 4: Sběr vzorků na lokalitě Pomezní boudy v rámci lučního biotopu.

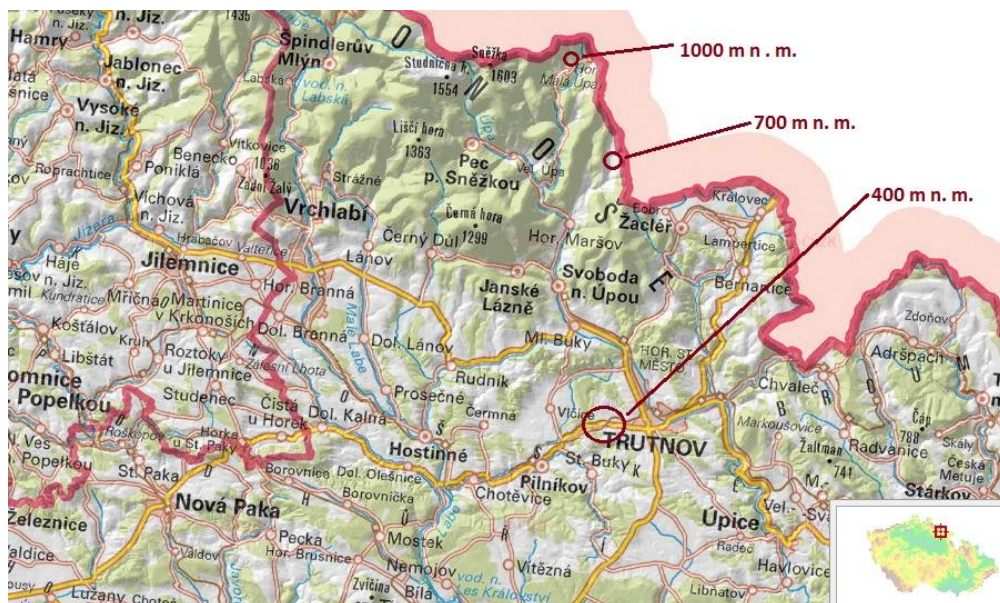
Příloha 5: Sběr pastí na lokalitě Horní Albeřice v lesním biotopu.

Příloha 6: Vzhled zemní pasti před vybráním vzorku.

Příloha 7: Zcezení vzorku a následné zaevidování.

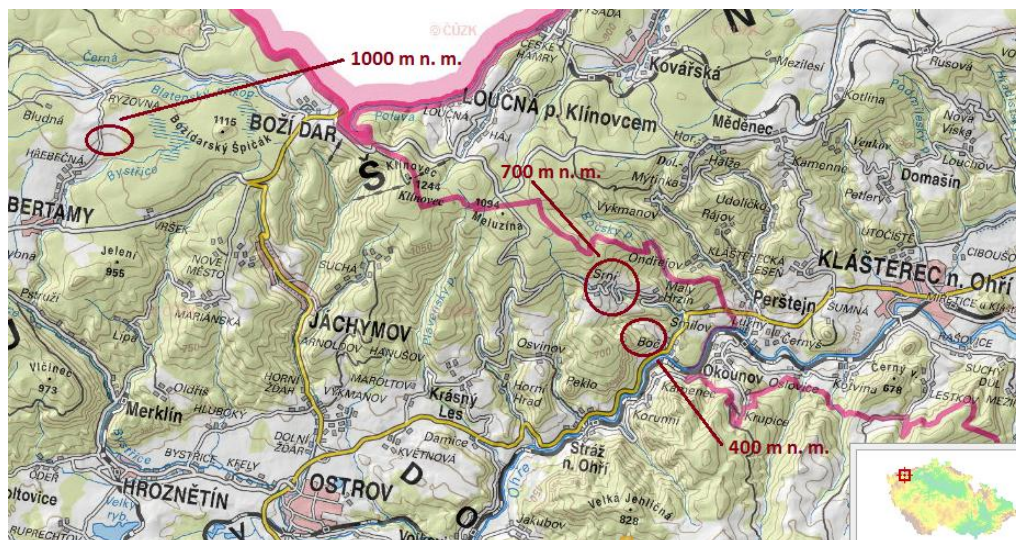
Příloha 8: Měření krovky za pomoci digitální šuplery v laboratoři Z017.

Příloha 9: Měření štítu za pomoci digitální šuplery v laboratoři Z017 .

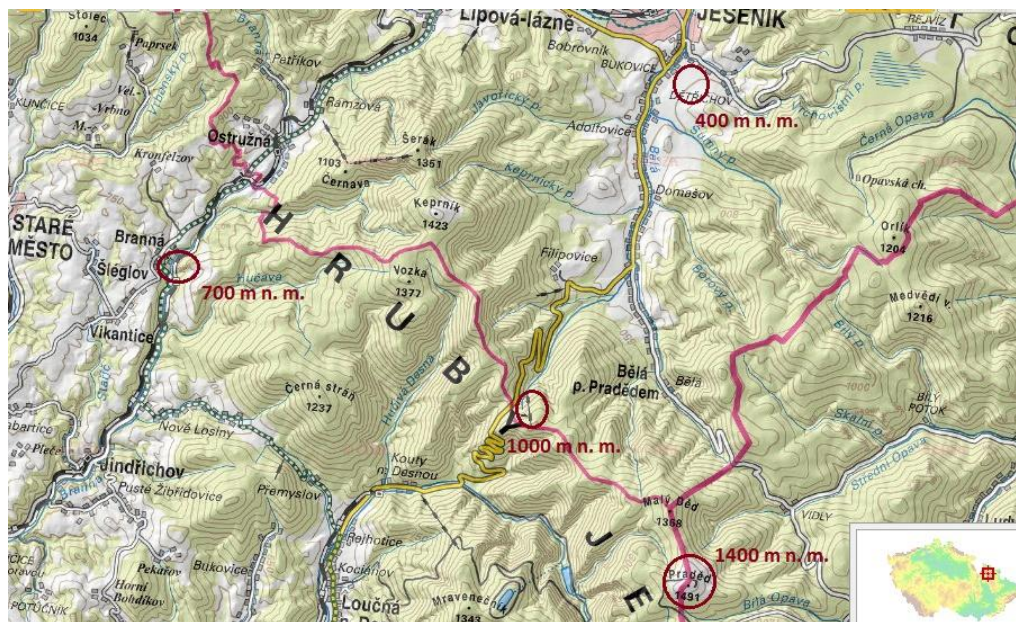


**Příloha 1:** Lokality v Krkonoších (mapový podklad: [geoportal.cenia.cz](http://geoportal.cenia.cz)).





**Příloha 2:** Lokality v Krušných horách (mapový podklad: geoportal.cenia.cz).



**Příloha 3:** Lokality v Jeseníkách (mapový podklad: geoportal.cenia.cz).





**Příloha 4:** Sběr vzorků na lokalitě Pomezí boudy v rámci lučního biotopu.  
Eliška Baranovská a autorka při práci.



**Příloha 5:** Sběr pastí na lokalitě Horní Albeřice v lesním biotopu. Autorka při práci.





**Příloha 6:** Vzhled zemní pasti před vybráním vzorku.



**Příloha 7:** Zcezení vzorku a následné zaevidování.



**Příloha 8:** Měření krovky za pomoci digitální šuplery v laboratoři Z017.



**Příloha 9:** Měření štítu za pomoci digitální šuplery v laboratoři Z017 .