

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta**

**Disperzní a letová aktivita vodního hmyzu:
mechanismy a důsledky pro utváření společenstev**

Bakalářská práce

Lucie Vebrová

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

České Budějovice 2014

Vebrová, L. (2014): Disperzní a letová aktivita vodního hmyzu: mechanismy a důsledky pro utváření společenstev. [Dispersal and flight activity of aquatic insects: mechanisms and consequences for community assembly. Bc. Thesis, in Czech.] – 61 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace

Water insects represent the considerable part of the freshwater communities. One of the most spectacular ability of those organisms is dispersion among various localities. The understanding of the dispersion mechanisms is of the key importance for un hiding the basic ecological and evolutionary processes such as colonization or maintaining high diversity patches. The aim of this thesis is to summarize findings about the dispersion and its main drivers. The experimental part deals with the influence of environmental factors on the flying activity of the water insects.

Prohlášení

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

.....
V Českých Budějovicích dne

.....
Podpis

Poděkování

Předně bych chtěla poděkovat mému školiteli Davidovi Boukalovi za vedení práce, věnovaný čas, cenné rady, trpělivost a ochotu s čímkoliv pomoci.

Dále bych touto cestou ráda poděkovala Vojtovi Kolářovi za pomoc nejen v terénu, ale především se statistickým zpracováním dat. Andremu van Nieuwenhuijzen bych ráda poděkovala za determinaci zástupců čeledi pakomárů a mnohé užitečné rady. Mé díky patří také Michalu Šorfovi, Fanny Galindo a Pavlu Soukupovi za pomoc a zpříjemnění terénního odběru vzorků.

Srdečně bych chtěla poděkovat mé rodině a blízkým za podporu a nezištnou pomoc nejen během tvorby této práce.

Obsah

1. Cíle práce.....	1
2. Úvod.....	2
2.1 Disperze	3
2.1.1 Definice disperze.....	3
2.1.2 Evoluce disperze	5
2.1.3 Dělení disperze.....	7
2.1.4 Fáze disperze	9
2.1.5 Spouštěče rozhodnutí dispergovat.....	12
2.1.6 Mechanismy disperze.....	13
2.1.7 Adaptace vodního hmyzu k disperzi	18
2.1.8 Ekologické důsledky disperze.....	19
2.2 Faktory ovlivňující disperzi vodních bezobratlých ve stojatých vodách.....	22
2.2.1 Environmentální podmínky.....	22
2.2.2 Charakteristika a vlastnosti jedince.....	27
2.3 Metody vyhodnocující disperzi	29
3. Materiál a metody.....	32
4. Výsledky praktické části	34
5. Diskuze.....	40
6. Závěr	43
7. Seznam literatury	44
8. Přílohy	54

1. Cíle práce

- provést literární rešerši hodnotící vliv disperze a letové aktivity vodního hmyzu na utváření společenstev v malých vodních nádržích
- na základě publikovaných prací vyhodnotit, jak disperzi vodního hmyzu ovlivňují abiotické a biotické faktory
- v experimentální části zpracovat vzorky získané několika odběrovými metodami v rámci kolonizačních experimentů v pískovně Cep II. a vyhodnotit letovou aktivitu zachyceného hmyzu

2. Úvod

Sladkovodní habitaty představují ostrovy naruby: jedná se o diskrétní jednotky obklopené suchozemským prostředím. Navzdory více či méně silné izolovanosti jednotlivých populací má mnoho sladkovodních taxonů široké geografické rozšíření, které je zprostředkováno aktivním nebo pasivním způsobem rozšiřování. Na první pohled zcela triviální pohyb mezi habitaty má rozsáhlé důsledky nejen pro daného dispergujícího jedince, ale také pro dynamiku a genetickou diverzitu populace (Bowler & Benton 2005). Disperze je tak jedním z nejdůležitějších mechanismů udržení existence populací a druhů (Nathan 2001).

V rámci vodních nádrží bez ryb tvoří dominantní složku společenstva vodní hmyz. Za svou obrovskou diverzitu vděčí hmyz právě schopnosti letu. Ta jim umožňuje nejen vyhledávání potravy či partnerů pro reprodukci, ale slouží i jako únikový mechanismus z nepříznivého prostředí (Roff 1990; Ronce 2007). Rozhodnutí dispergovat je ovlivněno celou řadou faktorů souvisejících s podmínkami prostředí a interakcemi mezi jedinci (Bowler & Benton 2005). Disperze je často indukována populační hustotou či vzrůstajícím rizikem predace. Úspěšnost uskutečnění disperze je závislá na vlastnostech jedince v čele s celkovou kondicí, velikostí těla a stářím jedince (Johnson 1960). Tyto faktory mají vliv i na osídlení nového habitatu. Dispergující jedinec může kolonizovat nové lokality nebo posílit stávající populace. Ekologické i evoluční důsledky disperze jsou rozsáhlé a mají významný vliv na utváření společenstev vodních bezobratlých.

Disperze jako objekt výzkumu získává pozornost především tím, že představuje spojující článek mezi ekologií, populační dynamikou, etologií a evoluční biologií (Dingle & Drake 2007). Vhodnými organismy pro kvantitativní metody zkoumání disperze jsou mimo jiné vodní bezobratlí. Výhodou je zmíněná izolovanost sladkovodních habitatů; i potoky a řeky jsou pokládány za izolovanější jednotky ve srovnání s terestrickými či mořskými habitaty (Bohonak & Jenkins 2003). Na druhou stranu je studium disperze ve vodním prostředí metodicky komplikované. V porovnání s jinými organismy (např. motýly) je disperze vodních bezobratlých méně prostudovaná, přičemž nejvíce je známo o zooplanktonu (Bilton et al. 2001).

V rámci této práce se proto zaměřuji na faktory ovlivňující disperzi vodních bezobratlých, zejména letovou aktivitu hmyzu, a zmiňuji možné ekologické důsledky tohoto procesu pro utváření společenstev. V experimentální části pomocí několika odběrových metod vyhodnocuji letovou aktivitu vodního hmyzu.

2.1 Disperze

Většina organismů obývá více či méně dynamické a nestabilní prostředí, ve kterém hrají velmi důležitou roli procesy vedoucí k založení a následnému udržování daného společenstva. Proces disperze je proto jedním z nejdůležitějších mechanismů umožňující zachování a evoluci druhu.

2.1.1 Definice disperze

Soudobé práce zabývající se pohybem organismů napříč prostorem přinášejí mnoho pohledů i nejednotnou terminologii a užívání odlišných pojmů v rámci podoborů. K nejčastěji používaným termínům patří disperze (často označována jako rozptyl) a migrace (Příloha Tab. 1).

Disperze je nejčastěji definována jako způsob pohybu mezi lokalitami nebo populacemi oddělenými v prostoru nebo v případě dormance v čase. Může se jednat o pohyb jedinců nebo propagulí, tj. částí organismu, díky které může vzniknout nový jedinec. V takto širokém významu disperze může i nemusí zahrnovat migraci, tok genů či kolonizaci (Bilton et al. 2001). Užší vymezení nabízí Bănărescu (1990), který disperzi popisuje jako pohyb jedinců pronikajících za hranice rozšíření druhu. Zcela jiného názoru byl Carter (1961), který za disperzi považoval pouze pasivní a jedincem nekontrolovatelný pohyb prostorem. Existují ale i další, různě odlišné definice (Příloha Tab. 1). O jejich sjednocení se pokusila Ronce (2007), která za disperzi označila jakýkoliv pohyb organismů vedoucí k toku genů uvnitř populací i mezi nimi. Tím odlišila ekologický a genetický rozměr disperze. Ekologický pohled zdůrazňuje pohyb organismů v prostoru za účelem získání potravy nebo reprodukce. Genetický pohled chápe disperzi jako přesun jedince mezi populacemi, což po úspěšném rozmnožení vede k toku genů v prostoru.

Disperzi lze na základě účelu také rozlišit na konkrétní procesy, na kterých závisí zdatnost jedince. Jedná se zejména o pohyby související s hledáním partnera, reprodukcí a kladením vajíček, případně i pohyb za potravou (angl. *foraging movement*) z jednoho habitatového ostrůvku (tj. oblast odlišného typu stanoviště) do jiného (Danthanarayana 1986). I když mechanismus těchto typů pohybu je prakticky identický, bývá pohyb za potravou od procesu disperze velmi často oddělován (Bowler & Benton 2005). Clobert et al. (2009) zdůrazňují význam disperze v souvislosti se změnou místa pro rozmnožování. Pokud jedinec opustí původní habitat s cílem nalezení místa pro první reprodukci, jedná se

o *disperzi juvenilních jedinců* (z anglického *natal* nebo *pre-breeding dispersal*). Na tento typ disperze navazuje *disperze za reprodukci* (angl. *breeding dispersal*; Danthanarayana 1986; Clobert et al. 2001, 2012; Ronce 2007). Tento pojem označuje pohyb mezi habitaty představující potenciální místa pro další rozmnožování. Oba typy disperze mohou po úspěšné reprodukci přispět k toku genů prostorem (Clobert et al. 2001).

Nejasnosti významu termínu disperze jsou spjaty i s často uváděným termínem *rozptyl* (angl. *dispersion*). Někdy je používán jako synonymum k disperzi (např. Dingle 1972), ale většinou se oba pojmy rozlišují (např. Udvardy & Papp 1969; Clobert et al. 2012). Termínem disperze je pak popisován mechanismus rozšiřování areálu výskytu druhů. Rozptyl je oproti tomu označení pro výslednou prostorovou distribuci organismů.

V porovnání s disperzí je *migrace* hromadný přesun organismů z jednoho místa na jiné s návratem na původní stanoviště; lze ji zařadit k periodicky se opakujícím pohybům s dobře predikovatelným načasováním. Dingle a Drake (2007) ji považují za adaptaci na variabilitu zdrojů v prostoru a čase. U hmyzu je migrační pohyb v naprosté většině pouze jednocestný a zpáteční let probíhá v následující(ch) generaci(ích). Například u vážky *Pantala flavescens* (F.), rozmnožující se v dočasných vodních zdrojích z dešťové vody, se migrační trasa z jižní Indie do východní a jižní Afriky a zpět přizpůsobuje monzunovým dešťům a představuje nejdlejší zaznamenanou trasu u hmyzu (až 18 000 km; Anderson 2009).

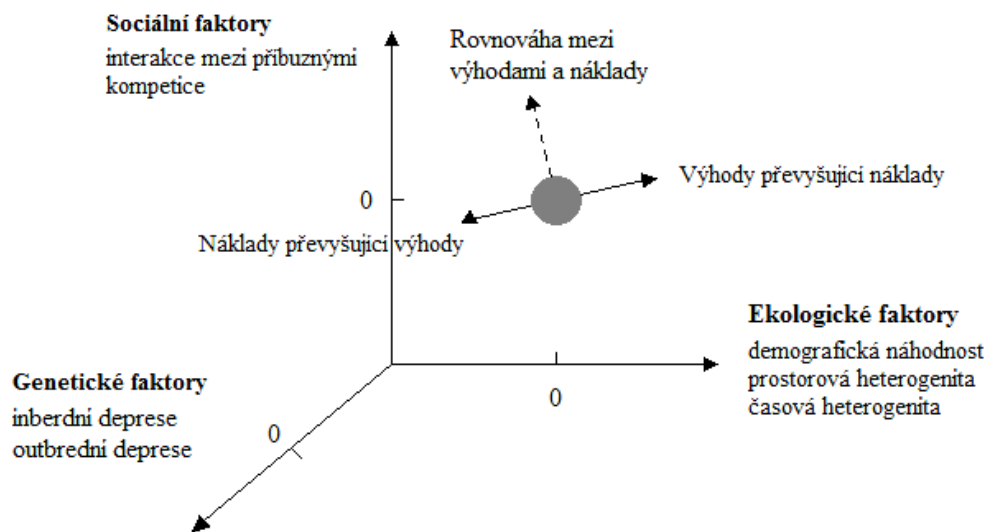
Další odlišnost migrace a disperze spočívá v tělesných pochodech a individuální motivaci. V průběhu migrace dochází – v protikladu k disperzi – k inhibici reprodukce (Kennedy 1961; Dingle 1972) a potlačení potravního chování (Schneider 1962). Za rozlišující znak je někdy brána i vzdálenost, kterou urazí daný jedinec (Williams 1957). Nemusí se ale jednat o zcela rozhodující faktor (Johnson 1960) – za migraci lze označit jak přelety obrovských hejn sarančí mezi jednotlivými kontinenty, tak vertikální migraci planktonních řas ve vodním sloupci v závislosti na slunečním záření a přísunu živin. Společnou vlastností disperze i migrace ale je jejich zásadní vliv na populační dynamiku, abundanci a distribuci druhů (Nathan 2001; Clobert et al. 2012) a strukturu společenstev (Bohonak 1999; Clobert et al. 2004; Dingle & Drake 2007).

Za účelem zjednodušení v rámci této práce používám převažující současný výklad disperze (např. Clobert et al. 2001, 2004; Bowler & Benton 2005; Clobert et al. 2012) jako přenos jedinců mezi jednotlivými místy v souvislosti s reprodukcí (v případě disperze potomstva to znamená z původní lokality do místa první reprodukce). Pohyb se přitom odehrává napříč mozaikou různě velkých habitatových ostrůvků o různé kvalitě.

2.1.2 Evoluce disperze

Disperze napříč prostorem je energeticky náročná. I přes vysoké náklady přitom alespoň část potomstva disperguje (Hamilton & May 1977). Mnoho studií se zabývalo otázkou, co vedlo k evoluci alespoň částečné disperze. Analytické modely ukazují, že se jedná o evolučně stabilní strategii, pokud je prostředí aspoň částečně variabilní (Hamilton & May 1977; Comins et al. 1980; Clobert et al. 2001, 2012). U vodního hmyzu se disperze pravděpodobně vyvinula jako mechanismus umožňující únik z nepříznivého prostředí zejména vysychajících vodních habitatů (Clobert et al. 2012).

Na selekci disperzního chování působí řada faktorů, jejichž důležitost se mění v závislosti na charakteristikách životního cyklu daného druhu (Bowler & Benton 2005). Clobert et al. (2001) disperzní chování pokládají za výsledek evoluční rovnováhy, tj. některé faktory vedou k preferenci selekce pro schopnost disperze, zatímco jiné ji potlačují (Obr. 1). Obecně na evoluci zvýšené disperze negativně působí náklady spojené s vlastním pohybem (Dieckmann et al. 1999) nebo s fází usazování se v novém habitatu.



Obr. 1: Faktory ovlivňující evoluci disperze. Osy představují tři kategorie faktorů s příklady konkrétních jevů. Každý faktor je spjat s výhodami a náklady. Místo rovnováhy selekčních tlaků mezi nimi symbolizuje počátek souřadnic (šedá tečka). Pozitivní hodnoty znamenají, že u daných faktorů výhody převyšují náklady, u záporných hodnot je tomu naopak. Upraveno podle Clobert et al. (2004).

Rizikem disperze je nenalezení příhodného místa k osídlení či vhodného partnera pro reprodukci (Clobert et al. 2012). Také čas strávený hledáním vhodného ostrůvku by mohl být využit například k růstu či rozmnožování. Náklady a výhody disperze nejsou jednotné

pro všechny organismy a mění se v prostoru, čase i mezi konkrétními jedinci (Bowler & Benton 2005). Rozhodující je také vztah mezi dlouhodobými výhodami disperze (např. tok genů) a náklady investovanými do vlastního pohybu a struktur s ním souvisejících (Roff 1990). Pohyb na krátké vzdálenosti sice obnáší nižší investice, zato však přináší méně dlouhodobých výhod.

Mezi faktory podporující disperzní chování lze zařadit kompetici mezi příbuznými jedinci (Dieckmann et al. 1999; Clobert et al. 2012) a vyšší pravděpodobnost lokální extinkce dané populace. V malých populacích disperze také zamezuje riziku příbuzenského křížení (Ferriere et al. 2000) a redukci životaschopnosti a fertility potomstva v důsledku projevu recesivních alel. To může vést až k *inbrední depresi* (angl. *inbreeding depression*) u pohlavně se rozmnožujících organismů s následným snižováním celkové fitness populace (Clobert et al. 2004). Neschopnost disperze zvyšuje riziko inbreedingu. Naopak při křížení jedinců z odlišných populací může dojít k *outbrední depresi* (angl. *outbreeding depression*; Bilton et al. 2001) vedoucí ke snížení fitness jedinců z důvodu narušení adaptací na místní podmínky. U klonálních druhů vede absence disperze k přeplnění dané lokality, následnému zvýšení predace a neschopnosti vypořádat se s patogeny a parazity (Roff 1990).

Stabilita a predikovatelnost prostředí snižuje výhody disperze (Bohonak & Jenkins 2003). Druhy osidlující habitaty se stabilními podmínkami proto vykazují nižší míru disperze než organismy žijící ve stochastickém prostředí (Southwood 1962; Roff 1990; Dieckmann et al. 1999; Travis & Dytham 1999; Bilton et al. 2001). Metody srovnání genetické diferenciace provedené u 173 druhů sladkovodních bezobratlých například prokázaly vyšší míru disperze u druhů stojatých vod (Marten et al. 2006), které se řadí k méně stálým a předvídatelným typům habitatů (Roff 1990; Brönmark & Hansson 2005).

Změny prostředí mohou být lokální či globální (Clobert et al. 2001). V prvním případě se jedná o dočasné změny v rámci konkrétního prostředí, např. zvýšení populační hustoty podporující evoluci hustotně závislé disperze a únik z přeplněné lokality (Travis et al. 1999; Clobert et al. 2012). K příkladům extrémních lokálních změn, které podporují evoluci disperze, patří *lokální extinkce populací* (Ronce 2007). Pravděpodobnost vymírání populace roste se snižující se velikostí obývaného prostoru (např. s počtem obývaných habitatových ostrůvků), což vede k selekci pro disperzi (Roff 1990). Důvodem je možnost kolonizace jiných habitatů, kterou lze uskutečnit pouze prostřednictvím dispergujícího potomstva (Comins et al. 1980). Z modelů vyplývá, že i v případě velmi nízkého stupně přežívání dispergujícího potomstva a absence prázdných ostrůvků je produkce více než poloviny potomků se schopností disperze stále výhodná (Hamilton & May 1977).

V případě globální náhodné variability prostředí na velkých prostorových škálách se riziko vymření populací stále mění. Mezi příklady adaptace na takové prostředí lze zařadit brzký nástup kladení vajec v rámci dané sezóny, variabilní dormanci potomstva (Clobert et al. 2012), produkci potomstva s variabilními znaky a disperzi pouze části příbuzných jedinců (Clobert et al. 2001; Evans & Dennehy 2005). Nepředvídatelnost obecně podmiňuje selekci *bet-hedging* strategií využívajících rozložení rizik (Clobert et al. 2001; Bowler & Benton 2005) a snížení variance fitness v čase (Ronce 2007; Ripa et al. 2010). V dlouhodobém horizontu jsou tak výhodnější než fixní strategie, neboť se lépe vyrovnávají s obdobími nepříznivých podmínek (Childs et al. 2010).

Úspěšnost kolonizace prázdných ostrůvků či posílení stávajících populací závisí také na kvalitě jedince. Clobert et al. (2004) tvrdí, že rozšiřující se jedinci se od nedispergující části populace odlišují v morfologii, fyziologii či v chování (Cote et al. 2013). Studie zabývající se fenotypem dispergujících jedinců rozlišují dva typy disperze v závislosti na jejich důsledcích. V prvním případě je pohyb zakončen usazením se v již osídleném ostrůvku, kdy příchozím jedincem je posílena stávající populace. Doplnění lokálních kolísajících populací imigranty může vést ke snížení rizika extinkce – tento jev je znám jako tzv. *rescue effect* (Clobert et al. 2004; Bowler & Benton 2005). Jedná se o důležitý mechanismus zachování malých populací. Druhým typem je pohyb s následnou kolonizací prázdného ostrůvku. Oba druhy disperze jsou uskutečněny kvalitativně rozdílnými jedinci, jejichž vlastnosti jsou determinovány podmínkami prostředí původního ostrůvku (Clobert et al. 2001, 2009). Je pravděpodobné, že jedinci předurčení pro kolonizaci jsou citlivější ve vnímání podnětů indikujících kvalitu a koncentraci jedinců stejného druhu. Vedle toho jedinci přicházející do stávajících populací více vnímají podněty vypovídající o abiotických podmínkách ostrůvku (Clobert et al. 2004). Na zodpovězení otázky do jaké míry mají tyto odlišnosti vliv na procesy extinkce a kolonizace u vodního hmyzu je však zapotřebí více studií.

2.1.3 Dělení disperze

Mechanismus pohybu organismů prostorem umožňuje disperzi rozlišit na dvě základní podskupiny. Pokud se jedinec aktivně podílí na pohybu, hovoříme o *aktivní disperzi*. Její vnitřní rozmanitost je dána rozdíly ve schopnosti letu, které závisí na morfologii, velikosti a letové kapacitě jedince (Clobert et al. 2012). Výkonnými letci z řad vodního hmyzu jsou vážky a motýlice. Jejich schopnost dispergovat je dána aerodynamickým tvarem křídel,

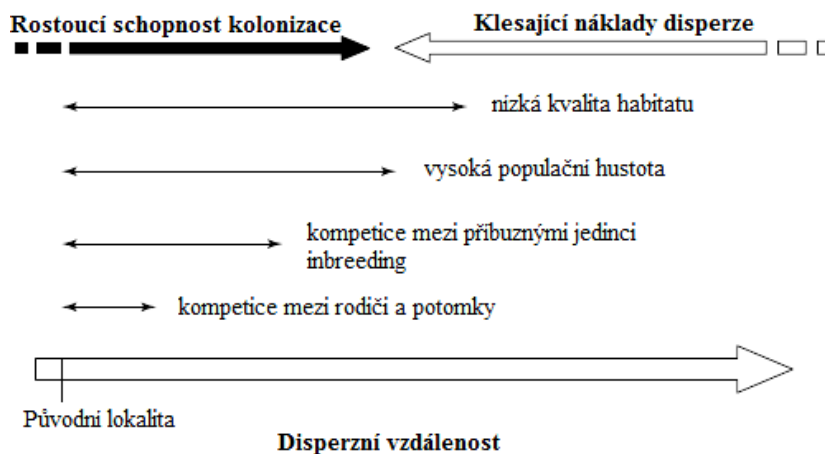
výkonným svalovým aparátem a vysokým poměrem letových svalů k celkové tělesné hmotnosti (až 60%; Rundle et al. 2007b). Někdy je aktivní disperze označována za hustotně závislou (angl. *density-dependence dispersal*), kdy hlavním impulsem k disperzi je kompetice o zdroje (Johst & Brandl 1997; Bowler & Benton 2005). Ne vždy je však aktivní disperze hustotně závislá; tendence k opuštění habitatu může vzrůstat také v případě zhoršení či změny abiotických podmínek.

Druhým typem je *pasivní disperze*. V tomto případě pohyb zajišťuje přenosový vektor (vítr, proud vody, gravitace či jiný organismus). U většiny vodních mnohobuněčných se pasivní způsob disperze vyskytuje během raných fází životního cyklu, tj. u klidových vajíček nebo cyst. K plnému využití tohoto druhu přenosu je často kromě malé velikosti zapotřebí také různých adaptací, např. plynem naplněné statoblasty mechovky hadovité (*Cristatella mucedo* Cuvier), které vznášením se na vodní hladině zvyšují pravděpodobnost střetnutí se s přenašečem (Bilton et al. 2001). Háčky na povrchu mechovky pak zajistí snadnější přichycení na srst nebo peří. Mezi další potřebné struktury, zejména u dormantních stádií, patří adaptace na vyschnutí (Havel & Shurin 2004). Oproti aktivnímu způsobu disperze je pasivní přenos hustotně nezávislý (angl. *density-independent dispersal*; Maguire 1963). Jednotlivé mechanismy disperze vodních bezobratlých blíže uvádím v kapitole 2.1.6.

Dalším hlediskem umožňující zjednodušené dělení disperze je disperzní vzdálenost (Rundle et al. 2007b). Aktivní pohyb, jako je například plavání, chůze či let, zprostředkovává obvykle *disperzi na krátké vzdálenosti*, neboť je poměrně energeticky náročný. Většina potomstva při opuštění původní lokality využívá právě tohoto typu disperze (Shigesada & Kawasaki 2002). V případě *disperze na velké vzdálenosti* jedinci využívají vzdušných či vodních proudů; pokud se přenáší pomocí zoochorie či foreze, je pohyb zprostředkován jiným organismem. Větrm je unášen nejen aeroplankton (např. mšice, třásněnky, octomilky, bejломorky a nymfy roztočů), ale také jepice, chrostíci a drobní zástupci dvoukřídlých (Bilton et al. 2001). Výše uvedené dělení je však pouze orientační a přináší s sebou množství výjimek, např. i aktivní letci mohou při letu využívat vzdušných proudů a dosahovat tak vzdálených lokalit (Taylor 1974).

Se vzdáleností se mění i související výhody (Obr. 2). Disperze na krátké vzdálenosti umožňuje únik před kompeticí příbuzných jedinců, vysokou populační hustotou a rizikem inbreedingu (Clobert et al. 2009). Větší disperzní vzdálenost přináší i možnost kolonizace vzdálenějších lokalit (Ferriere et al. 2000) a vyhnutí se kompetici s příslušníky dané populace (Clobert et al. 2009). Schéma na Obr. 2 však neuvažuje možnou vzájemnou

interakci uvedených faktorů a představuje zjednodušení reálných situací, kde lze vliv jednotlivých faktorů často stěží odhadnout.



Obr. 2: Faktory ovlivňující optimální míru disperzní vzdálenosti. Horní část (plná šipka) zobrazuje zvyšující se schopnost kolonizace s rostoucí disperzní vzdáleností a klesající náklady disperse v závislosti na snižující se vzdálenosti (prázdná šipka). V prostřední části jsou uvedeny faktory, které ovlivňují disperzi. Rozsah šipek určuje rozsah vzdáleností s vlivem daného faktoru, např. nízká kvalita habitatu bude selektovat disperzi na větší vzdálenost, naopak k redukci kompetice mezi rodiči a potomky postačí pohyb na kratší vzdálenost. Dolní část (prázdná šipka) symbolizuje disperzní vzdálenost z původní lokality (svislá úsečka). Upraveno podle Ferriere et al. (2000).

2.1.4 Fáze disperse

Ronce (2007) označila disperzi za třífázový mechanismus. Jednotlivé fáze jsou ovlivněny různými faktory prostředí (Obr. 3) a jsou navzájem propojené, neboť rozhodnutí učiněná během jedné fáze mohou ovlivnit výhody a náklady další fáze (Bonte et al. 2012).

Počáteční fáze *emigrace* zahrnuje opuštění původního ostrůvku v habitatu. Závisí na způsobu disperse a genetických predispozicích jedince (Clobert et al. 2001). K rozhodnutí pro opuštění lokality přispívá zhoršená kvalita habitatu, snížená dostupnost potravních zdrojů a zvyšující se hustota populace (Clobert et al. 2009). Jejich působením často dochází k redukci fitness jedince. Zejména rostoucí populační hustota vede ke zvýšené tendenci dispergovat (Tab. 2). To nemusí platit vždy; naopak vyšší míra disperse při nižších populačních hustotách byla zaznamenána např. u šidélka malého (*Ischnura pumilio* Charpentier; Allen & Thompson 2010) a šidélka přilbovitého (*Coenagrion mercuriale* Charpentier; Rouquette & Thompson 2007). Tento jev může být adaptivním mechanismem,

pokud život ve skupině přináší výhody převyšující ztráty způsobené kompeticí, tj. pokud se u dané populace uplatňuje tzv. *Allelo efekt* (Bowler & Benton 2005). Výhodou je zejména vyšší šance nalezení partnera v období rozmnožování (Stephens et al. 1999).

Druhou fází je *vlastní přenos* (angl. *transfer*), který je ukončen nalezením místa k rozmnožování (Johnson 1969). Klíčovou roli během přenosu mají fyziologické vlastnosti jedince představené vytrvalostí, odolností a orientačními schopnostmi. Pokud fáze přenosu trvá příliš dlouho, zvyšuje se pravděpodobnost imigrace do nevhodného habitatu (Burgess et al. 2012). Na úspěšnost přenosu má vliv i struktura a charakteristika habitatu (Bowler & Benton 2005). Čas strávený hledáním mohou zkrátit podněty poskytující informace o kvalitě habitatu bez nutnosti přímého kontaktu (Stamps & Krishnan 2005). Schopnost detekce těchto podnětů se liší v závislosti na druhu organismu a typu informace (Tab. 2). U vodního hmyzu byla např. zaznamenána schopnost detekce vodních povrchů na základě vnímání polarizovaného světla (blíže kapitola 2.3). Není ale známo, na jaké vzdálenosti jsou podněty rozpoznatelné. Náklady přenosu souvisejí zejména se zvýšenou mortalitou vlivem predace či nedostatkem potravních zdrojů (Ferriere et al. 2000; Bonte et al. 2012). U drobného hmyzu může být mortalita během letu zvýšena rizikem vyschnutí vlivem vysoké teploty a nízké vlhkosti vzduchu (viz část 2.2.1.1; Csabai et al. 2006).

Disperze je zakončena *imigrací*. Úspěšnost této fáze závisí na nákladech spojených s disperzí, které u aktivní disperze rostou se vzdáleností. Rizika přitom zahrnují kromě *outbreedingu* i nalezení nevhodného místa (Clobert et al. 2012). Důležitým faktorem ovlivňujícím rozhodnutí o osídlení daného habitatu jsou proto i během této fáze informativní podněty (Clobert et al. 2001; Stamps & Krishnan 2005). Někdy mohou sloužit pouze k detekci habitatu a ne k rozlišení kvalit jednotlivých ostrůvků. To nastane, pokud je pohyb příliš nákladný a jedinec si tak vybere nejbližší ostrůvek (Bowler & Benton 2005). Zdrojem podnětů vypovídajících o habitatu jsou zejména jedinci stejného druhu (Kraus & Vonesh 2010). Strategie vyhledávání míst s vyšší koncentrací jedinců stejného druhu je adaptivní, pokud z jejich přítomnosti pramení výhody pro daného jedince. V opačném případě mohou tyto podněty signalizovat náklady související s příchodem do habitatu o vysoké populační hustotě, např. nutnost následné kompetice o zdroje (Tab. 2). Je také možné, že jedinci stejného druhu pouze zviditelňují habitat a tím usnadňují jeho detekci (Lima & Zollner 1996; Bowler & Benton 2005). Toto tvrzení zatím nebylo u vodního hmyzu experimentálně prokázáno.

Úspěšnost nalezení vhodného prostředí závisí i na schopnosti rozlišovat kvalitu habitatů (Tab. 2). Někdy může nastat rozpor mezi podnětem a skutečným stavem habitatu a

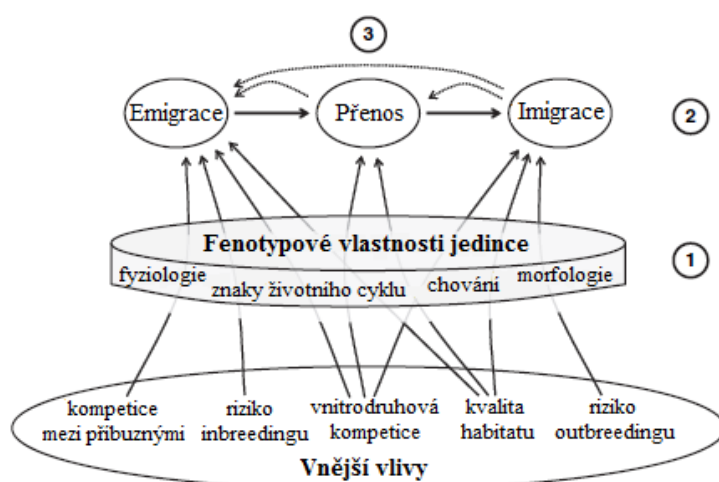
jedinec může osídlit habitat neumožňující úspěšnou reprodukci (Bowler & Benton 2005; Bonte et al. 2012). Někdy pak mluvíme o tzv. *ekologických pastech*. Například jepice jsou ve velkém množství přitahovány k asfaltovým povrchům silnic, na které kladou vajíčka. Asfalt je na základě vnímání odraženého polarizovaného světla jepicemi klamně detekován jako vodní hladina (Kriska et al. 1998). Zvýšená míra přitažlivosti k ropným skvrnám byla zjištěna u vážek, které se na jejich povrch pokoušely klást vajíčka (Horváth & Zeil 1996). Na základě polarotaxe jsou vážky také často přitahovány k lesklým povrchům tmavých aut (Wildermuth & Horváth 2005) či leštěným náhrobním kamenům (Horváth et al. 2007). Tyto umělé atraktanty představují ekologické pasti nejen pro nakladená vajíčka, ale zvyšují i mortalitu kladoucích imag (Kriska et al. 2009). Nerozpoznání vhodného habitatu tak může mít fatální důsledky.

Tab. 2: Výhody a rizika během jednotlivých fází disperze. Upraveno podle Stenseth & Lidicker (1992); Bonte et al. (2012); Clobert et al. (2012).

Fáze disperze	Potenciální výhody	Potenciální nevýhody
opuštění habitatu	únik z nepříznivých podmínek	ztráta výhod spojených s životem ve skupině
	snížení míry kompetice o zdroje	nejistota nalezení potravy
	snížení rizika extinkce populace	snížená fitness jedince (investice do pohybových struktur vs. investice do reprodukce)
pohyb mezi habitaty	možnost výběru mezi ostrůvky o různé kvalitě	zvýšená mortalita vlivem predace a nedostatku potravy
	dostupnost většího počtu pohlavních partnerů	nenalezení pohlavního partnera
příchod do nového habitatu	nalezení ostrůvku vysoké kvality (vhodné podmínky pro reprodukci, dostatek potravy, atd.)	nenalezení vhodného ostrůvku; osídlení habitatu nízké kvality
	nalezení prázdného ostrůvku	příchod do habitatu s vysokou hustotou populace
	vyhnutí se inbreedingu	nižší životaschopnost potomstva v důsledku narušení lokálních adaptací

2.1.5 Spouštěče rozhodnutí dispergovat

V současnosti převažuje předpoklad, že pohyb jedinců je vyvoláván konkrétními podněty a proces výběru nové lokality také neprobíhá zcela náhodně (Clobert et al. 2001, 2004; Bowler & Benton 2005; Kraus & Vonesh 2010). Rozhodnutí jedince k opuštění původního i k osídlení nového ostrůvku závisí na podmínkách prostředí i fenotypových vlastnostech jedince. V případě *disperze závislé na vnějších vlivech* jedinci přizpůsobují způsob disperze podnětům z okolí (Clobert et al. 2009). *Fenotypově závislá disperze* pak znamená, že sklon k disperzi koreluje s určitými fenotypovými znaky jedince. Clobert et al. (2009) zdůrazňují tři procesy propojující výběr habitatu, fenotypově závislou disperzi a disperzi závislou na vnějších podmínkách (Obr. 3). Prvním z nich je vztah mezi emigrací vyvolanou vnějšími vlivy a fenotypem, druhý popisuje vztah vnějších vlivů na jednotlivé fáze disperze, třetí zohledňuje shromažďování a přenos informací a spolu utváří konkrétní podobu disperze.



Obr. 3: Individuální variabilita a disperze. Schematické zobrazení vztahu mezi třemi fázemi disperze (emigrace, vlastní přenos a fáze osidlování), vlivem individuálního fenotypu a vnějších podmínek na disperzi. Fenotyp může ovlivnit rozhodnutí odchodu z původního ostrůvku vlivem vnějších faktorů (1). Jedinci mohou během jednotlivých fází disperze odlišně reagovat na okolní vlivy v závislosti na jejich fenotypu a motivaci disperze; pro každou fázi disperze je rozhodující jiný vnější faktor (2). Shromažďování a přenos informací jedincem může způsobit zpětné vazby mezi jednotlivými fázemi disperze (3). Upraveno podle Clobert et al. (2009).

2.1.6 Mechanismy disperze

Sladkovodní habitaty představují izolované, z geologického hlediska relativně mladé habitaty (Rundle et al. 2007b). Pro jejich obyvatele je tedy důležité zachování schopnosti disperze. V případě stojatých vod, které představují nespojitě prostředí, se šíření mezi jednotlivými habitaty uskutečňuje prostřednictvím imag hmyzu. V tekoucích vodách se na rozmístění organismů mohou podílet i driftující larvy a dospělci se mimo pohybu mezi jednotlivými lokalitami mohou také šířit proti proudu. Disperze jiných vodních bezobratlých neschopných letu závisí na přenosu dormantních stádií větrem, vodou či jiným organismem. V následující části se věnuji nejčastějším způsobům disperze vodních bezobratlých.

2.1.6.1 Drift

Pohyb směrem po proudu (drift) je charakteristický pro bentické druhy (Resh & Rosenberg 1984). Vzdálenost, kterou organismus díky driftu urazí, se zvyšuje s rychlostí průtoku a se zmenšující se velikostí jedince. Drift významně ovlivňuje strukturu a dynamiku jejich populací a zprostředkovává denní výměnu přibližně 2,6 % společenstva (Williams & Feltmate 1992). Poskytuje také potravní zdroje a živiny pro jiné organismy (Neale et al. 2008). Drift lze rozlišit na tři kategorie. Během běžného *konstantního driftu* dochází k náhodnému strhávání organismů proudem vody z povrchu substrátu. *Katastrofický drift* v důsledku záplav či jiných disturbancí je časově nepravidelný typ driftu (Williams & Feltmate 1992). Oba typy driftu jsou pasivní a nezávisí na denní době. Naopak *behaviorální drift* se vyznačuje denní periodicitou v důsledku aktivního chování (Bird & Hynes 1981; Resh & Rosenberg 1984). Aktivní vstup do vodního sloupce představuje reakci jedince na určitý podnět a umožňuje okamžité opuštění původní lokality. Podnětem je často únik před kompetitory či predátory. U larev jepic je např. zvýšená tendence driftovat vyvolána přítomností rybiho predátora (McIntosh et al. 2002) a drift převládá v nočních hodinách, pravděpodobně ve snaze vyhnout se predátorům (Ciborowski 1983). Larvy chrostíků rodu *Plectrocnemia* při zvyšující se vnitrodruhové kompetici často vylézají na vyvýšená místa substrátu, pustí se podkladu a driftují (Resh & Rosenberg 1984).

2.1.6.2 Protiproudový pohyb

V tekoucích vodách může drift odstranit část bentického společenstva (Bilton et al. 2001). Populace však dlouhodobě neklesají – hovoříme o tzv. *paradoxu driftu*. Jednou

z hypotéz kompenzace ztrát driftem je tzv. *Müllerův kolonizační cyklus*, který vyrovnání ztrát vysvětluje zvýšenou protiproudou disperzí okřídlených dospělců. Jejich larvy jsou poté unášeny driftem (Müller 1982). Tento jev Müller (1982) popsal u jepice *Leptophlebia marginata* (L.), jepice předjarní (*Baetis rhodani* Pictet), jepice večerní (*Leptophlebia vespertina* L.) a pošvatky *Nemoura cinerea* (Retzius). Dle této hypotézy imaga představují důležitý faktor udržující stabilitu společenstva tekoucích vod. Jiní autoři však uvádí, že pohyb juvenilních či adultních jedinců na malé prostorové škále je dostačující a disperse dospělců ze vzdálenějších lokalit není nutná (Humphries & Ruxton 2002).

2.1.6.3 Let imag

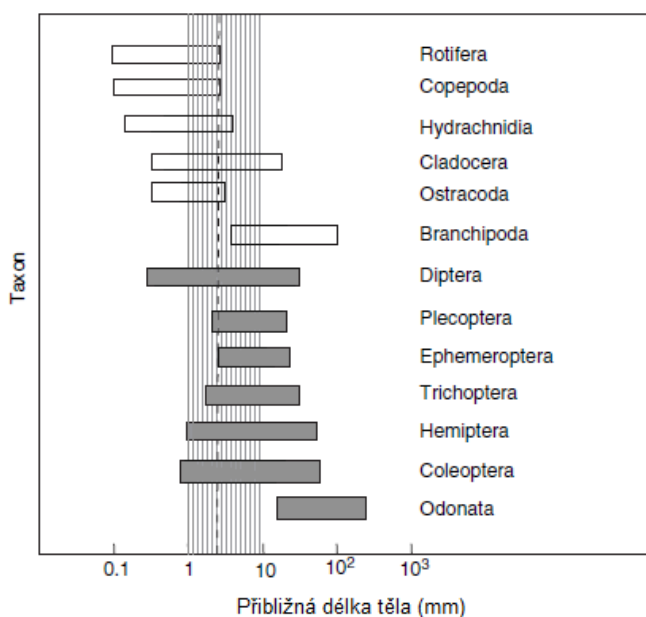
Přesun hmyzu žijícího ve stojatých vodách je umožněn především díky letu dospělců. Disperze pomocí letu významně ovlivňuje kolonizaci nových habitatů na krátké i velké vzdálenosti, např. několik jedinců chrostíků a jepic rodu *Hexagenia* bylo zachyceno ve vzdálenosti až 5 km od vodního zdroje (Kovats et al. 1996). U většiny hmyzu s vodní larvou jsou dospělci schopni letu (více než 90% druhů; Roff 1990). Jedná se o zástupce řádu jepic (Ephemeroptera), vážek (Odonata), pošvatek (Plecoptera), chrostíků (Trichoptera) a střechatek (Megaloptera). Pravděpodobnost výskytu bezkřídлых morf se zvyšuje s relativní stálostí habitatů, jako je tomu v případě řek a jezer (Southwood 1962). Tento jev byl pozorován např. u brouků (Coleoptera) vyskytujících se ve Velké Británii, u klešťanek (Heteroptera: Corixidae) a kanadských druhů bruslařek (Gerridae; Roff 1990). Variabilita v křídelních strukturách byla mimo jiné zaznamenána u bruslařky rodu *Gerris* (např. Zera 1984). Jedinci s málo vyvinutými křídly se vyvíjejí ve fázi populačního růstu, zatímco před koncem reprodukčního období převažují morfy s dlouhými křídly (Harrison 1980). Tento *křídelní dimorfismus* je pravděpodobně udržován směnou mezi náklady potřebnými k vytvoření makropterního jedince a dlouhodobými výhodami disperse v heterogenním prostředí (Roff 1994).

2.1.6.4 Anemochorie

Při anemochorní disperzi se jedinci šíří pomocí vzdušných proudů (Udvardy & Papp 1969). Ačkoliv je tento způsob tradičně řazen k pasivní disperzi, nejedná se o zcela nekontrolovatelný pohyb. Anemochorní hmyz musí totiž vynaložit energii ke vzletu a vystoupení do určité výšky pro udržení se ve vzdušných proudech (Johnson 1969; Taylor 1974). Směr letu organismy ovlivňují během vzletu a přistávání. Vzdušných proudů při

pohybu na velké vzdálenosti využívají i aktivně se rozšiřující druhy; nejčastěji drobný létavý hmyz menší než 4 mm, např. komáři, pakomáři a drobní brouci (Obr. 4; Schneider 1962).

Přenos větrem je velmi častý u zooplanktonu se schopností vytvářet drobná, na vyschnutí adaptovaná klidová stádia. Například dormantní vajíčka žábřonožek rodu *Branchinecta* se z vodních nádrží šíří větrem a kolonizují okolní nádrže (Havel & Shurin 2004). Anemochorie je důležitá i pro šíření dalších skupin zooplanktonu (Cáceres & Soluk 2002). Vzdušné proudy představují důležitý způsob přenosu organismů nejen na malé prostorové škále, ale umožňují i rozšiřování na velké vzdálenosti (Havel & Shurin 2004).



Obr. 4: Rozsah délek těla imag vybraných skupin vodních bezobratlých. Pasivně dispergující skupiny (bílé sloupce) obecně dosahují menších rozměrů než organismy dispergující aktivním způsobem (šedivé sloupce). Pružovaná oblast grafu vymezuje rozsah délek těla, v rámci kterých je zvýšená pravděpodobnost rozšíření organismů na velké prostorové škále. Přerušovaná čára indikuje hraniční velikost, kterou dosahují organismy zastoupeni v aeroplanktonu (převzato z Rundle et al. 2007b).

2.1.6.5 Zoochorie

Přenos propagulí pomocí zvířecího vektoru (*zoochorie*) představuje další, velmi efektivní a energeticky nenáročný způsob disperze (Bilton et al. 2001). Při *ektozoochorii* se organismus přichytí nebo ulpí na povrchu jiného organismu. Například vodní roztoči parazitující na vodním hmyzu jsou přenášeni do nových habitatů prostřednictvím svého hostitele. K tomuto typu disperze je zapotřebí různých přichytných struktur; např. otrněná

efípie hrotnatek (*Daphnia*) mohou snadno ulpět na srsti nebo peří zvířete (Bilton et al. 2001). Pozorováno bylo také rozšiřování různonožců (Amphipoda) na krátké vzdálenosti vodními savci, např. bobrem evropským (*Castor fiber* L.) či ondatrou pižmovou (*Ondatra zibethica* L.; Peck 1975). Předpokládá se, že také vajíčka nebo larvy vodního hmyzu mohou být přenášena na končetinách nebo v peří ptactva, ale záznam o tomto přenosu zatím nebyl publikován (Green & Figuerola 2005; Green & Sánchez 2006).

V případě *endozoochorie* jsou organismy pozřeny a následně transportovány v trávicím traktu jiného organismu. Vajíčka žábřonožky letní (*Branchipus schaefferi* Fischer) jsou mezi jednotlivými vodními zdroji přenášeny např. potápníkem druhu *Ilybius fenestratus* F.; vajíčka po průchodu zažívací soustavou brouka dokonce vykazovala vyšší úspěšnost při líhnutí (Beladjal & Mertens 2009). Nejvíce dokumentovaný zvířecí vektor ale představují ptáci. Tento způsob distribuce využívají např. vajíčka zooplanktonu, jejichž povrchové struktury jsou odolné vůči natrávení (Proctor & Malone 1965). Tolerance k extrémní fluktuaci v salinitě larev pakomára *Chironomus salinarius* (Kieffer) umožňuje přežití v trávicím traktu břehouše černoocasého (*Limosa limosa* L.; Green & Sánchez 2006). Geneticky zaměřené studie dokonce odhalily shodu mezi rozšířením klidových stádií hrotnatky *Daphnia laevis* (Birge) a směrem ptačích migrací (Taylor et al. 1998).

Navzdory četným záznamům o přenosu propagulí pomocí jiných organismů zůstává otázkou míra jejich vlivu na kolonizaci. Například Cáceres a Soluk (2002) během terénního pokusu neshledali zvýšenou míru kolonizace zooplanktonu v nezakrytých vodních nádržích, ačkoliv kolem pokusných ploch se vyskytovalo několik potenciálních skupin zvířecích vektorů (zejm. pakomáři, komáři, chrostíci, jepice). Síťovinou překryté pokusné nádrže vykazovaly obdobnou míru kolonizace, která byla zprostředkována pouze větrem a deštěm.

2.1.6.6 Dormance

Mnoho sladkovodních bezobratlých během svého životního cyklu vytváří dormantní vajíčka nebo cysty. Tato klidová stádia s redukováným metabolismem umožňují přečkání nepříznivého období. Často zůstávají v sedimentu až do příhodných podmínek pro vylíhnutí. Díky přezimujícím inaktivním stádiím je tak každoročně zajištěno přetrvání populace (Bilton et al. 2001). Pokud partikule zůstávají dormantní po delší dobu, zprostředkovávají *disperzi v čase*. Doba zdržení v sedimentu při zachování životaschopnosti se mění v závislosti na druhu organismu a na prostředí. Může se pohybovat v řádech měsíců nebo v případě zooplanktonu i několika desítek až stovek let (Hairston et al. 1995). Průměrná věková

struktura klidových partikulí bude pravděpodobně nižší v dočasných vodních nádržích než v jezeře se stratifikovaným sedimentem (Bohonak & Jenkins 2003). Důsledkem usazování vajíček se vytváří zásobárny, které jsou označovány pojmem „*resting egg banks*“ (Okamura & Freeland 2002). Tento jev byl zaznamenán u perlooček (Cáceres 1998), klanonožců (Hairston et al. 1995), lupenonožců, lasturnatek a vířníků (Havel & Shurin 2004). Klidová vajíčka jsou adaptována nejen na podmínky nutné k přenosu terestrickým prostředím, ale také k dlouhodobému uchování životaschopnosti v anoxických podmínkách. Postupné uvolňování dormantních propagulí ze sedimentu podporuje tok genů v čase. U zooplanktonu a sladkovodních mechovek je tok genů prostřednictvím vajíček zadržených v sedimentu mnohdy důležitější než tok genů prostorem (Okamura & Freeland 2002). Distribuce prostřednictvím dormantních stádií představuje u zooplanktonu zásadní mechanismus udržování genetické diverzity a snížení rizika extinkce (Hairston et al. 1995; Havel & Shurin 2004).

Teoretické i empirické studie naznačují trade-off mezi dormancí a disperzí. Buchanky, u kterých není známo vytváření dlouhodobých klidových stádií, jsou považovány za organismy se zvýšenou schopností disperze, zatímco producenti dormantních partikulí se schopností přežít i několik století vykazují nižší míru pohybu prostorem. Hrotnatky (*Daphnia*) a vznášivky (*Diaptomus*) často potřebují týdny či měsíce ke kolonizaci prázdných habitatů (Cáceres 1998). Oproti tomu zástupce buchanek *Eucyclops agilis* (Koch) patří mezi první kolonizátory. Schopnost vytvářet klidová stádia tak nemusí vždy indikovat vyšší úspěšnost disperze prostorem a následné kolonizace (Havel & Shurin 2004).

2.1.6.7 Disperze zprostředkovaná člověkem

Zprostředkovatelem přenosu a následné kolonizace může být i člověk. Zejména lodní doprava a praxe vypuštění vody z balastních nádrží představují významný vektor, který umožňuje přenos vodních organismů ve větší míře než „přírodní“ pasivní disperze (Bohonak & Jenkins 2003; Havel & Shurin 2004). Hebert a Cristescu (2002) dokonce odhadují, že invaze vodních organismů jsou díky tomu až 50.000 krát častěji než tomu bylo v minulosti. Pokud to platí, zesilující mezikontinentální doprava by se stala i jedním z hlavních determinantů biogeografické distribuce (Bohonak & Jenkins 2003). Lodní transport např. značně ovlivnil rozšíření slávičky mnohotvárné (*Dreissena polymorpha* Pallas). Tento druh mlže má původní rozšíření ve vodách kolem Kaspického a Azovského moře (Bilton et al. 2001). Pomocí byssových vláken se přichycuje k podkladu, kterým může být nejen skála, ale

i loď, různé stavby a potrubí ve vodě. S rozvíjející se lodní dopravou započalo její intenzivní rozšiřování a stala se invazním druhem v řadě zemí Evropy a v Severní Americe.

Nejen lodní doprava je zprostředkovatelem antropogenního šíření vodních bezobratlých. Sorensen a Sterner (1992) popsali první populaci hrotnatky *Daphnia lumholtzi* (Sars) v jezeře ve Spojených státech. Pravděpodobně sem byla zavlečena transportem ryb spolu s latesem nilským (*Lates niloticus* Linnaeus) z Viktoriina jezera. Jiným příkladem jsou larvy komára tygrovaného (*Aedes albopictus* Skuse), které byly prostřednictvím mezinárodního obchodu zavlečeny do Itálie, Sardinie a následně Sicílie. Tento invazivní druh se zde rozšířil v použitých pneumatikách přepravovaných ze Spojených států. Člověk šíření nepůvodních organismů ovlivňuje také budováním kanálů a vodovodního potrubí. Takto mohou být přenášeny různé druhy zooplanktonu, např. hrotnatky *Daphnia exilis* (Herrick), *Daphnia lumholtzi* (Sars), *Daphnia curvirostris* (Eylmann) a vířníci (Havel & Shurin 2004).

2.1.7 Adaptace vodního hmyzu k disperzi

Navzdory energetické náročnosti představuje disperze nedílnou součást životního cyklu většiny hmyzu, bez které by se reprodukce nemusela uskutečnit (Danthanarayana 1986). Efektivní pohyb během aktivní disperze vyžaduje schopnost výrazně zvýšit úroveň metabolismu, silné letové svaly a vhodný tvar těla. Množství energie přeměněné na pohyb tak významně ovlivňuje náklady na disperzi (Bonte et al. 2012). Limitace zdroji nutí organismy řešit otázku trade-off spjatou s alokací zdrojů do pohybové struktury nebo do produkce potomstva (Roff 1990). U samic tak může docházet k tzv. „*oogenesis-flight syndrome*“ (Johnson 1969; Bilton et al. 2001), kdy makropterní jedinci vytváří letový aparát zahrnující křídla, letové svaly a biochemické procesy řídící jejich funkci na úkor ovarii (v případě apterie naopak). Vývoj ovarii i letového aparátu determinují environmentální faktory zastoupené především potravou, teplotou a populační hustotou (Johnson 1969). Letový aparát je během svého vývoje značně labilní; jeho vývoj může být zastaven v jakékoliv fázi a křídla tak mohou být příliš malá či svaly nekompletní. Pokud dojde k plnému vytvoření letových struktur, zatímco vaječníky zůstanou nevyvinuty, přechází jedinec do emigrační fáze. V opačném případě, tj. při dřívějším utvoření ovarii, samička ztrácí schopnost letu a vajíčka jsou nakladena v původním habitatu.

Křídelní svaly představují mohutnou strukturu v těle hmyzu; např. u bruslařek (Gerridae) zaplňují až 70 % hrudní dutiny (Andersen 1973). To vytváří značné náklady na

energii nutné pro vytvoření a udržování pohybového aparátu za cenu snížení produkce vajíček bez ohledu na disperzní chování. Snaha vyhnout se těmto nákladům může vést až k *histolýze letových svalů* (Johnson 1969; Roff 1990), která byla zaznamenána u více než 50 druhů z více než 20 čeledí a 8 řádů hmyzu. V některých případech došlo u pozorovaného jedince k opětovné regeneraci. U hmyzu tedy existuje jistá labilita ve struktuře letového aparátu umožňující změny i po dosažení dospělosti (Johnson 1976). Např. komár jarní (*Aedes communis* De Geer) může vstřebáním letových struktur získat dusík umožňující zvýšení produkce potomstva až o jednu třetinu (Hocking 1952). Obecně lze říci, že u letově dimorfního hmyzu se vyšší plodnost a dřívější kladení vajíček častěji vyskytují u bezkřídlých jedinců (Roff 1986, 1990; Dixon et al. 1993; Roff 1994; Clobert et al. 2012).

2.1.8 Ekologické důsledky disperze

Disperze ovlivňuje prostřednictvím pohybu jedinců (meta)populační dynamiku (Bilton et al. 2001; Clobert et al. 2001; Dingle & Drake 2007). Díky disperzi se může zvýšit celková propojenost populací s následnou redukcí rizika náhodných extinkcí. Pokud by i přesto došlo k vymření dané populace, vysoká míra disperze by umožnila rekolonizaci tohoto opuštěného ostrůvku. Následující část se ve stručnosti zaměřuje na důsledky disperze s důrazem na ekologický kontext.

2.1.8.1 Disperze a rozšíření vodních organismů

Disperze usnadňuje rozšiřování organismů v rámci velkých územních jednotek. U zooplanktonu se dlouhou dobu předpokládalo, že disperze dormantních propagulí je kosmopolitní a velmi častá. Mnoho autorů se však nyní domnívá, že distribuce většiny druhů zooplanktonu je spíše regionálního charakteru (Havel & Shurin 2004; De Bie et al. 2012) a podobu rozšíření zooplanktonu v temperátní oblasti lze pokládat za výsledek poslední doby ledové (Weider 1989; Stemberger 1995; Bohonak & Jenkins 2003). Obě tyto hypotézy používají za příklad vznášivky obývající glaciální refugia (řád Calanoida), které i v oblastech bez ledu vykazují velmi omezené rozšíření a od posledního glaciálu svůj areál příliš nezvětšily (Havel & Shurin 2004). Podobně míra disperze statoblastů mechovky hadovité (*Cristatella mucedo* Cuvier) nebrání extinkci lokálních populací; odhadovaná míra toku genů je nižší než jeden imigrující jedinec na populaci v rámci jedné generace (Bohonak & Jenkins 2003). Tvrzení o všudypřítomné a velmi časté disperzi zooplanktonu tak pravděpodobně vycházejí z neověřených informací nebo experimentů.

Řada studií zjišťovala vliv různých znaků na velikost areálu rozšíření aktivně dispergujících vodních živočichů. Žádný vztah nebyl prokázán mezi velikostí těla a velikostí areálu jepic a pošvatek ve Švédsku, zatímco poměr mezi délkou křídel a velikostí těla pozitivně koreloval s rozšířením jepic; u pošvatek nebyl tento vztah signifikantní (Malmqvist 2000). Větší areál rozšíření u druhů s delšími křídly byl zaznamenán i u severoamerických šidélek rodu *Enallagma* a komparativní analýza ukázala, že změny ve velikosti křídel během evoluce napomáhaly jejich rozšiřování (Rundle et al. 2007a). Atributy spojené s morfologií jedince tak mohou mít vliv i na jeho geografické rozšíření.

2.1.8.2 Kolonizace a utváření společenstev

Rychlost utváření společenstva závisí na míře disperze (Bohonak & Jenkins 2003) a vzniklé společenstvo je řízeno zejména interakcemi mezi organismy (Shurin 2000). Pro úspěšné osídlení habitatu se totiž musí jedinec vypořádat nejen s podmínkami prostředí, ale i stávajícím společenstvem (Louette & De Meester 2007).

Jednou z metod studia důsledků disperze pro utváření společenstev jsou manipulační experimenty. Jenkins a Buikema (1998) jako první provedli kolonizační pokus, kdy ve vodních nádržích pozorovali sukcesi zooplanktonu. Na konci pokusu bylo v tůňkách zaznamenáno 57 druhů korýšů a vířníků, z nichž se přibližně 60 % vyskytovalo ve více než polovině nádrží. Celková druhová bohatost v rámci nádrží i mezi nimi vzrůstala během prvních šesti měsíců, poté byla dosažena rovnováha mezi kolonizací a extinkcí (Jenkins & Buikema 1998; Havel & Shurin 2004). Jiný experiment s larvami pakomárů (Chironomidae) kolonizujícími listový opad jednoděložné rostliny *Eichlornia azurea* (Swartz) Kunth prokázal významný vliv fáze dekompozice rostliny na strukturu společenstva (da Silveira et al. 2013). Kolonizaci nádrží vodními brouky může ovlivnit přítomnost vegetace; např. odstranění orobinců zvyšuje míru kolonizace (Molnár et al. 2011).

Louette a De Meester (2007) ve své studii zkoumali složení společenstva zooplanktonu tří druhů perlooček v závislosti na stádiu sukcese. Hrotnatka beztrnná (*Daphnia obtusa* Kurz) jako první obsadila nový habitat a tvořila dominantní složku společenstva během prvního roku. Monopolizací potravních zdrojů potlačila abundanci hrotnatky velké (*Daphnia magna* Straus), která byla nalezena jen v několika nádržích. Třetí druh, věšenka obecná (*Simocephalus vetulus* O. F. Müller), dominovala společenstvu ve většině nádrží během druhého roku pokusu. Provedená studie zaznamenala důležitost včasného příchodu do prázdného habitatu. Odlišné načasování příchodu jednotlivých druhů organismů může silně

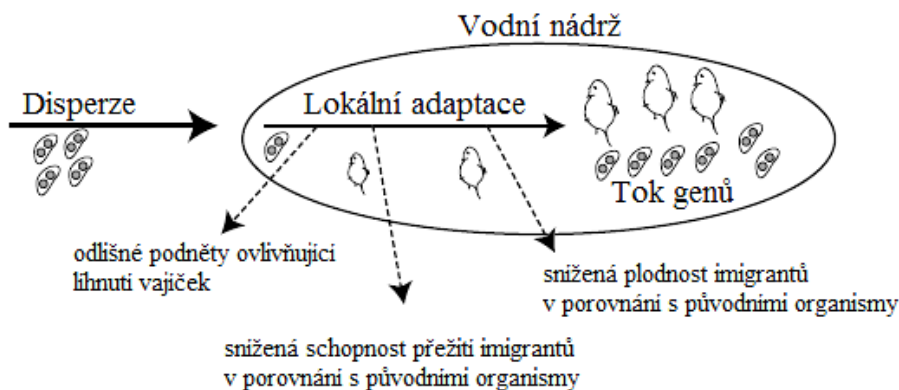
ovlivnit strukturu a složení společenstva v důsledku tzv. *efektu priority* (angl. *priority effects*; Robinson & Dickerson 1987; Chase 2003; Louette & De Meester 2007; Weslien et al. 2011). Přítomnost dominantního druhu, který jako první osídlil prázdný habitat, pak může znesnadňovat příchod jiných druhů (Young et al. 2001). Tento jev byl zaznamenán u společenstva planktonních organismů, především hrotnatek (*Daphnia*; Mergeay et al. 2011). Míru vlivu efektu priority zároveň silně ovlivňuje predace. Přítomnost predátorů totiž často ovlivňuje chování při kolonizaci a řadí se k hlavním mechanismům utvářejících strukturu společenstva vodních bezobratlých (Wellborn et al. 1996; Kraus & Vonesh 2010).

2.1.8.3 Evoluční důsledky disperze pro společenstva

Evoluční důsledky procesu disperze jsou rozsáhlé. V rámci této práce kladoucí důraz na ekologickou stránku disperze se věnuji ve stručnosti jen následující souvislosti na úrovni interakcí ve společenstvu. V rámci definic procesu disperze je často kladen důraz na důsledek pro tok genů prostorem (např. Ronce 2007; Bonte et al. 2012; Clobert et al. 2012) a řešena otázka, zda je pohyb jedinců ekvivalentní přenosu genů mezi jednotlivými místy rozmnožování (Bohonak 1999). Ne každý dispergující organismus se ale úspěšně rozmnoží. De Meester et al. (2002) nerovnost obou procesů podporují tvrzením, že navzdory velké disperzní schopnosti byl u mnoha taxonů zaznamenán omezený tok genů. I v případě zooplanktonu schopnost vytvářet velké množství klidových stádií nemusí nutně indikovat zvýšenou míru disperze (De Meester et al. 2002; De Bie et al. 2012). Odlišnost disperze na úrovni jedinců a toku genů může být také vysvětlena existencí *lokálních adaptací*, které mohou vést ke snížené schopnosti přežívání a rozmnožování u imigrantů (Bohonak & Jenkins 2003). Nízká míra disperze zároveň utváří příhodné podmínky pro lokální adaptace a ty činí disperzi nákladnější (Clobert et al. 2004).

Mezi nejčastěji zkoumané organismy z hlediska lokálních adaptací patří společenstvo zooplanktonu. Shurin (2000) např. vysazením několika nepůvodních druhů zooplanktonu zjistil, že v rámci každého rybníka přežilo v průměru jen 2,5% z původního množství nasazeného zooplanktonu, což přičítá efektu původního společenstva (Shurin 2000). Hypotézu lokálních adaptací podporují také studie zabývající se hrotnatkami (*Daphnia*), kdy imigrující jedinci často vykazovali sníženou míru přežití a nižší reprodukční úspěšnost (Bohonak & Jenkins 2003). Na obrázku č. 5 je zobrazen případ vajíček zooplanktonu pasivně se šířících do dočasné vodní nádrže. V závislosti na stupni lokálních adaptací mohou mít tato vajíčka nižší úspěšnost při líhnutí oproti jedincům původně obývajících tuto nádrž.

Tento příklad také podporuje hypotézu, že disperze a tok genů jsou odlišné, vzájemně oddělené procesy (Hairston & Walton 1986; Bohonak & Jenkins 2003). Pro vodní hmyz podobné studie zatím chybí.



Obr. 5: Role lokálních adaptací umožňující odlišení procesu disperze od toku genů. Disperzí se rozumí pohyb propagulí mezi populacemi, zatímco tok genů je označení pro přenos genů mezi genovými jednotkami (např. populacemi). Lokální adaptace popisují procesy vedoucí ke snížené schopnosti přežití nebo reprodukce u příchozích organismů ve srovnání s původními jedinci. Přírodní selekce může způsobit odlišnosti mezi jednotlivými vodními nádržemi. Rozdíly mohou spočívat v podnětech ovlivňující líhnutí vajíček, odlišné růstové rychlosti, adaptacích na predaci či načasování reprodukce v závislosti na původu organismů. K toku genů dojde pouze po dokončení všech fází životního cyklu jedince (upraveno podle Bohonak & Jenkins 2003).

2.2 Faktory ovlivňující disperzi vodních bezobratlých ve stojatých vodách

Jak jsem nastínila výše, disperze závisí nejen na environmentálních podmínkách (kvalita habitatu, potravní zdroje, hustota populace, atd.), ale také na stavu a celkové kondici jedince (množství tukových zásob, velikost těla a schopnost kompetice; Clobert et al. 2001). V této kapitole se věnuji jak vnějším biotickým a abiotickým podmínkám, tak stavu jedince.

2.2.1 Environmentální podmínky

Povaha habitatu je utvářena mnoha faktory, které ve vzájemné interakci ovlivňují životní pochody organismů a tedy i disperzní chování. Například dospělci vodních brouků na podněty z okolí reagují adaptací svého chování či fyziologie. Změny v teplotě vody, vzduchu, intenzity a trvání světla, či v hydroperiodě často vedou k opuštění vodního

prostředí a započetí procesu disperze (Williams & Feltmate 1992; Csabai et al. 2012). Obecně lze složky prostředí ovlivňující disperzi rozlišit na abiotické fyzikálně-chemické faktory a biotické faktory závislé na vztazích mezi organismy.

Sezónnost a její souvislost s disperzními vzorci

Pohybová a v případě hmyzu především letová aktivita jedinců, utváří výslednou podobu disperzních vzorců (angl. *dispersal patterns*). U hmyzu není synchronizace hromadných letů primárně podmíněna chováním jako u migrujících ptáků. Rozhodující je načasování ukončení posledního larválního instaru s ohledem na měnící se teplotu v rámci sezóny (Johnson 1960). Po dosažení adultního stádia je jedinec obvykle velmi brzy schopen letu. Údaj o dokončení metamorfózy v dospělce tak podle Johnsona (1960) poskytuje dostačující informace pro vytvoření *křivek letové aktivity*, které jsou druhově i geograficky závislé (Boda & Csabai 2013). Na výslednou podobu křivky může mít vliv také diapauza, která nastává při sezónních změnách prostředí (Corbet 1954) a oproti disperzi umožňuje únik v čase, nikoli v prostoru (Clobert et al. 2001).

Sezonní letová aktivita je velmi dobře známa např. u vodana *Helophorus brevipalpis* (Bedel), který vykazuje dva vrcholy letové aktivity během roku, nejprve během dubna a března (Landin 1980; Boda & Csabai 2013), kdy dispergují převážně samičky hledající vhodné místo pro naklazení vajíček. Druhý a mohutnější vrchol je typický pro polovinu června a konec srpna. Jedná se při něm spíše o snahu jedinců rozmístit se mezi vhodnými habitaty a v pozdní části léta také vyhledávání míst vhodných pro přezimování (Boda & Csabai 2013). Druhá vlna disperze je uskutečněna převážně jedinci, kteří se vyvinuli během jarního období (Landin 1980; Williams & Feltmate 1992).

Fotoperioda

V úzkém vztahu se sezónností je v temperátních oblastech fotoperioda, která poskytuje spolehlivou informaci o budoucích podmínkách (např. zkracující se dny indikují příchod zimy). Množství slunečního světla patří k nejdůležitějším faktorům utvářejících výslednou podobu letových vzorců hmyzu. Termální radiace Slunce přímo ovlivňuje letovou aktivitu hmyzu během dne a kromě sezónní letové aktivity tak lze pozorovat denní fluktuace. Pajunen (1962) např. zkoumal diurnální aktivitu vážek. Kolem poledne byla jejich aktivita zcela závislá na množství slunečního záření a dosahovala maximálních hodnot v porovnání

se zbývajícími částmi dne. Zatažení oblohy i na velmi krátkou dobu vedlo ve většině případů k přerušení letu a vyhledání míst pro odpočinek (Pajunen 1962).

Diurnální letovou aktivitou vodních brouků a ploštic se zabývali Csabai et al. (2006), kteří použitím lesklých černých plachet simulovali vodní plochu (blíže viz kapitola 2.3) a zaznamenali čtyři odlišné, druhově specifické denní letové rytmy (viz Příloha Obr. 6) s maximy během východu a západu slunce nebo během poledne. Vodani *Helophorus aquaticus* (Linnaeus) a *Helophorus liguricus* (Angus) vykazovali nejvyšší letovou aktivitu v dopoledních hodinách (9:00–11:00 hod). Dvě maxima mezi 8:00–10:00 a 17:00–20:00 byla zaznamenána u druhů *Helophorus brevipalpis* (Bedel) a *Helochares obscurus* (O. F. Müller). Jiný trend byl zjištěn u *Enochrus bicolor* (Fabricius), který létal ve třech částech dne (12:00–14:00, maximum od 19:00–20:00, doznívání 21:00–23:00). V rámci čtvrtého letového trendu byla zvýšená aktivita jen večer (18:00–22:00) prokázána u klešťanek *Sigara lateralis* (Leach) a *Hesperocorixa linnaei* (Fieber), vodomila *Berosus frontifoveatus* (Kuwert) a potápníka *Hydroglyphus geminus* (Fabricius). Celkem bylo na základě těchto pozorování a jejich kombinace se sezónními změnami navrženo více než 10 charakteristických vzorců denního a sezónního disperzního chování brouků a ploštic (Csabai et al. 2006, 2012; Boda & Csabai 2013).

Podobně jako letová aktivita je i vzdálenost uražená dispergujícími jedinci za 24 hodin limitována světlem a teplotou během dne. Obecně platí, že se snižující se intenzitou světla klesá také letová aktivita hmyzu. Je obtížné určit, zda vliv slunečního světla stimuluje hmyz k letu zvyšováním teploty těla nebo umožněním snazší orientace při pohybu (Johnson 1969). S největší pravděpodobností se jedná o kombinaci obou jevů (Pajunen 1962).

Teplota

Okolní teplota je klíčovým faktorem, který ovlivňuje fyziologické aspekty související s pohybem. Hmyz není schopen letu, pokud jeho letové svaly nejsou dostatečně zahřáty. Není však možné vytvořit plně funkční svalový aparát na široké teplotní škále (Roff 1990). Například větší druhy hmyzu potřebují speciální adaptace umožňující let při nízké okolní teplotě. Zvýšení teploty těla lze dosáhnout využíváním termální radiace slunečních paprsků (Pajunen 1962). Často lze pozorovat třepání křídel umožňující dosažení potřebné teploty. Konkrétní způsob zvyšování tělesné teploty závisí na typu křídelních svalů (Johnson 1969). Za optimální letovou teplotu je považováno rozmezí od 14 do 31 °C. Žádný hmyz nelétá při teplotě nižší než 9 °C a vyšší než 35 °C (Zalom et al. 1980; Weigelhofer et al. 1992; Csabai

et al. 2012). Pozitivní vztah mezi teplotou vzduchu a letovou aktivitou byl pozorován např. u pošvatek (Briers et al. 2003), chrostíků (Waringer 1991) a zástupců vodních ploštic a brouků (Klečka 2008; Csabai et al. 2012; Boda & Csabai 2013).

Vzdušná vlhkost

Důležitým klimatickým faktorem spjatým s teplotou je vzdušná vlhkost. Haufe (1963) popisuje změny ve frekvenci odletů v závislosti na různé vlhkosti vzduchu u samiček komára tropického (*Aedes aegypti* L.). Největší letová aktivita (tj. frekvence vzletů) byla pozorována v rozmezí 65–85 % vlhkosti vzduchu. Při nižší i vyšší vlhkosti byl zaznamenán pokles aktivity (Haufe 1963; Liu et al. 2011). Výhodou plynoucí z letu při vyšší vlhkosti je redukce rizika dehydratace; nejvýhodnější dobou pro let by tedy měl být úsvit a soumrak (Boix et al. 2011; Csabai et al. 2012). Navzdory tomuto předpokladu byla u většiny vodního hmyzu zaznamenána maximální letová aktivita okolo poledne a odpoledne, kdy velkou nevýhodou je nízká vlhkost i zvýšené riziko detekce predátorem (Csabai et al. 2006).

Hydroperioda

Častým podnětem indukujícím disperzi vodního hmyzu je změna vodního režimu. V případě vodních brouků a ploštic byla zvýšená míra disperze zaznamenána během vysychání vodní nádrže (Klečka 2008). K započetí letové aktivity také přispívají srážky, které mohou zaplnit vyschlé vodní zdroje nebo vytvořit zcela nové habitaty pro kolonizaci (Boix et al. 2011). Z důvodu nepředvídatelnosti mnoho vodních bezobratlých (např. klešťanky, vodomilové, potápníci) vykazují tzv. *letovou fenotypovou plasticitu*. Tento jev obecně vzniká v důsledku změn podmínek prostředí. V rámci toku řeky byla zaznamenána variace ve velikosti těla u motýlice lesklé (*Calopteryx splendens* Harris), kdy jedinci pocházející z dolní části toku měli větší rozměry křídel a hrudi než imaga z oblasti pramene; lze tedy u nich očekávat větší disperzní potenciál (Chaput-Bardy et al. 2007).

U druhů obývajících vysychající vody je důležitý proces hledání vhodného místa pro naklazení vajíček, k jejichž vývoji je nezbytné zaplavení vodou. Samice jsou pravděpodobně přitahovány určitými znaky podkladu spojenými s vodou. Například vyšší koncentrace samic vážek byla zaznamenána v okolí orobince (*Typha* sp.), který je spjat se sezonním zaplavováním. Samičky komárů jsou citlivé ve vnímání vlhkostních gradientů pocházejících ze saturované půdy pod suchým povrchem nebo jsou přitahovány pachem rozkládající se vodní vegetace (Williams & Feltmate 1992).

Rychlost větru

Mezi environmentální faktory ovlivňující disperzi vodního hmyzu patří i rychlost a síla větru. Silný vítr vede k redukci letové aktivity. Zvýšená letová aktivita hmyzu byla zaznamenána při síle větru $0,7 \text{ m.s}^{-1}$ a při silnějším, ale i slabším větru byl počet vzletů nižší (Digby 1958). Tento trend byl zaznamenán také u dospělců pošvatek (Briers et al. 2003). Hraniční rychlostí, která neovlivňuje letovou aktivitu vodního hmyzu, je dle terénního výzkumu rychlost $1,6 \text{ m.s}^{-1}$ (Csabai et al. 2006). Rychlost větru tak může ovlivnit rozhodnutí o uskutečnění disperze.

Velikost a hustota populace

Disperze a opuštění habitatu mohou záviset na hustotě populace, pokud reagují na snižující se dostupnost zdrojů a snahu vyhnout se kompetitorům (Bowler & Benton 2005). V tom případě lze předpokládat zvýšenou míru disperze i při zhoršené schopnosti nalezení těchto zdrojů vlivem komplexnosti habitatu (Herzig 1995). Yee et al. (2009) v terénním experimentu zkoumali, jak množství vegetace a kompetitorů ovlivňuje disperzi dvou druhů potápníků *Graphoderus occidentalis* (Horn) a *Rhantus sericans* (Sharp). Oba druhy dispergovaly více při vyšší populační hustotě a také častěji opouštěly habitaty s menším množstvím vegetace, zřejmě díky své preferenci prostředí s různými úkryty. Potápníci druhu *Graphoderus occidentalis* (Horn) také byli při vyšší populační hustotě ve vodě méně aktivní, pravděpodobně ve snaze vyhnout se jiným jedincům (Bowler & Benton 2005; Yee et al. 2009).

Predační tlak

Na disperzní chování organismů může působit i přítomnost vrcholového predátora (Baines et al. 2014). McCauley a Rowe (2010) experimentálně zjišťovali míru disperze znakoplavek *Notonecta undulata* (Say) v odezvě na přítomnost rybího predátora; použita byla slunečnice pestrá (*Lepomis gibbosus* L.). Znakoplavky se mohou množit i v rámci jedné nádrže bez nutnosti dispergovat, což naznačuje plasticitu jejich disperze. Výsledkem studie bylo zjištění, že míra disperze nezávisela na hustotě predátora, ale rostla s predací mortalitou znakoplavek (McCauley & Rowe 2010).

2.2.2 Charakteristika a vlastnosti jedince

Vlastnosti jedince ovlivňující disperzní rozhodnutí zahrnují zejména jeho pohlaví, věk, velikost těla a celkovou kondici, které ovlivňují úspěšnost při příchodu do nového ostrůvku, reprodukční schopnost a celkový vliv na populaci (Dingle 1972). Například příchod jedince vysoké kvality může vést ke zvýšení růstu populace v novém ostrůvku. Míra extinkce jeho původní populace se však může zvyšovat vlivem nízké kvality zbylých jedinců. Negativní vliv na původní populaci má také zvyšující se míra inbreedingu. Pokud dispergující jedinec při hledání habitatu využívá podnětů informujících o kondici jedinců daného ostrůvku, je jen malá pravděpodobnost, že by vstoupil do ostrůvku nízké kvality. Populace o zhoršené kvalitě jedinců tak pravděpodobně nebude zachráněna kvalitními imigranty (Clobert et al. 2004). Vzájemné propojení rozhodnutí o odchodu a příchodu tak může hrát důležitou roli při pochopení kolonizačně-extinkčních procesů.

Disperze a stáří jedince

Vztah mezi věkem a schopností disperze může být ovlivněn omezeními či náklady souvisejícími s určitou fází životního cyklu jedince (Bowler & Benton 2005). Například doba letu u hmyzu obecně vzrůstá od vylíhnutí a maxima dosahuje v rané fázi dospělce a se stářím jedince postupně klesá. U samic dochází k redukci doby letu s vývojem ovaríí (Johnson 1976). Zvýšenou míru disperze v raném stádiu dospělce lze předpokládat v případě, že disperze zabraňuje příbuzenskému křížení (Bowler & Benton 2005). Clobert et al. (2012) tvrdí, že ontogenetické změny v disperzi jsou adaptivní. I když častěji dispergují mladší jedinci, podnět k disperzi může být dán v jakémkoliv věku. Faktorem indikující disperzi tak může být například selhání rozmnožování.

Velikost těla

Mnohé studie podporují hypotézu pozitivní závislosti mezi schopností disperze a velikostí těla; např. větší hmyz má obecně větší disperzní potenciál (De Bie et al. 2012). Nejen velikost těla, ale především plocha a délka křídel spolu se svalovou hmotou mají rozhodující vliv na schopnost a účinnost letu (Rundle et al. 2007a; Rundle et al. 2007b).

S velikostí těla souvisí i otázka efektivního letu. Svaly větších organismů vyžadují nižší metabolické náklady na vykonání stejné práce na jednotku svalové hmoty jako u tělesně menších jedinců (Rundle et al. 2007b). Mohutnější vážky jsou tak z hlediska letu efektivnější než drobnější motýlice. Přijatelným vysvětlením však může být i adaptace na

odlišné strategie pohybu. Zatímco vážky jsou lépe přizpůsobené k rychlému letu na velké vzdálenosti, pro motýlice je typičtější manévrování a poletování na menší prostorové škále (Ellington 1991).

V případě pasivně se rozšiřujících vodních bezobratlých je důležitým limitujícím faktorem velikost dispergujících částic. Vzhledem k různorodým datům a zejména odlišnému přenosovému vektoru, však nelze učinit jednoznačný závěr o vztahu mezi velikostí propagulí a schopností disperze. Příkladové studie jsou nejčastěji prováděny na společenstvech zooplanktonu (např. Cáceres & Soluk 2002; Havel & Shurin 2004).

Velikost těla hraje roli nejen v rámci mezidruhových, ale i u vnitrodruhových rozdílů v disperzních schopnostech. Jeden z možných předpokladů říká, že větší jedinci jsou silnějšími kompetitory. U samečků vážek *Pachydiplax longipennis* (Burmeister) proto s rostoucí mírou kompetice začínají nejprve dispergovat menší a kompetičně slabší jedinci (McCauley 2010). V některých případech byl však zaznamenán zcela opačný jev. Tělesně větší jedinci mohou vykazovat zvýšenou míru disperze, pokud je zapotřebí určitého množství zásob před zahájením disperze (Bowler & Benton 2005). Studia zabývající se touto problematikou jsou nejčastěji prováděna na savcích (např. hraboš hospodárný *Microtus oeconomus* Pallas a rypoš lysý *Heterocephalus glaber* Rüppel). Pozitivní vnitrodruhový vztah mezi velikostí těla a mírou disperze vodního hmyzu zatím nebyl prokázán.

Disperze s ohledem na reprodukční chování a pohlaví jedince

Samci a samice jsou vystaveny odlišným selekčním tlakům a liší se svou morfologií, fyziologií i chováním. Disperze tak může být často pohlavně závislá. Clobert et al. (2004) pokládají evoluci pohlavně závislé disperze za působení současného vlivu inbreedingové deprese, kompetice o partnery a o potravní zdroje. Obecně lze říci, že rozhodující vliv mají odlišné strategie obou pohlaví. Samice jsou limitovány hrubou plodností a potřebují dostatek zdrojů energie umožňující zvýšení kvality potomstva (Resh & Rosenberg 1984). Oproti tomu pro samce je limitující počet dostupných samic. Vyšší míra disperze, která byla u nich zaznamenána, zvyšuje pravděpodobnost nalezení co nejvíce partnerek (Clobert et al. 2012). Výjimku představují teritoriální druhy, které dispergují méně a část energie spotřebují při obraně teritoria. Zástupcem této skupiny je např. motýlice lesklá (*Calopteryx splendens* Harris), u které lze pozorovat tzv. *lekovou polygynii*. Samci se při tomto jevu shlukují do velkých skupin, v nichž bojují o přízeň samic (Chaput-Bardy et al. 2010).

Poměrně častým jevem je ztráta letových svalů u samic, pravděpodobně v důsledku vyšších investic do reprodukce. Roff (1990) zjišťoval frekvenci bezkřídlých jedinců v závislosti na pohlaví u 26 řádů hmyzu, přičemž zaznamenal ztrátu schopnosti letu u obou pohlaví v rámci šesti řádů. Vedle toho samice patřící do 10 dalších řádů vykazovaly ve srovnání se samci vyšší frekvenci absence křídelních struktur. U zbylých řádů nebylo možné kvůli nedostatku informací učinit jednoznačný závěr.

2.3 Metody vyhodnocující disperzi

Teoretickou část rešerše doplňuji o stručný přehled hlavních přímých a nepřímých metod odchyty a monitorování sloužících k vyhodnocení disperze a letové aktivity hmyzu. Přímé metody se zaměřují na pohyb konkrétního jedince, zatímco nepřímé slouží k monitorování celých populací (Osborne et al. 2002). V případě některých zástupců vodního hmyzu s komplexním životním cyklem (tj. zahrnujícím vodní a terestrické prostředí) je vhodné zvolit kombinovaný přístup.

Metoda zpětných odchytů

K vyhodnocení disperze a odhadnutí velikosti populace slouží metoda zpětných odchytů (Bilton et al. 2001). Běžně se při ní používá uměle vyrobených značkovačů nebo molekulárních metod, někdy značkování pomocí radioizotopů (Davis & Nagel 1956; Schneider 1962). Nutností je co nejšetrnější manipulace s organismem. V důsledku označení by nemělo docházet ke zhoršené schopnosti pohybu, ke zvyšování atraktivity pro predátora či změně v preferenci pohlavních partnerů (Osborne et al. 2002).

Zpětný odchyt jedinců je vhodný pro studium pohybů na krátkou vzdálenost. Umožňuje také odhadnutí míry disperze u dospělců vodního hmyzu. Hlavní nevýhodou je možné vyrušení zvířete a ovlivnění chování během disperze. Další negativum spočívá v nízké pravděpodobnosti znovunalezení označených jedinců kvůli schopnosti pohybu hmyzu na velké vzdálenosti (Showers 1997). Tato metoda také neumožňuje odlišení mortality od emigrace nebo natality od imigrace. Vhodná je tedy kombinace s radiometrickými a molekulárními metodami (Osborne et al. 2002), které ale narážejí na legislativní a logistická omezení; např. odběr vzorků tkání živým jedincům formou ustříhnutí chodidla nebo tykadla je u vodního hmyzu problematictější než u terestrických skupin díky vyššímu riziku infekce (D. Boukal, osobní sdělení).

Světelné pasti

Nejvíce poznatků o disperzi hmyzu bylo získáno pomocí světelných pastí. Často se používají při zjišťování sezonní dynamiky těch druhů hmyzu, které jsou přitahovány na základě fototaxe ke světelnému zdroji. Nevýhodou je neschopnost zachycení změn letové aktivity během dne (Csabai et al. 2006). Jejich použitím lze zaznamenat zejména hmyz se zvýšenou aktivitou po setmění. V rámci vodního hmyzu jsou vhodné zejména pro zjišťování letové aktivity potápníků a vodomilů (Zalom et al. 1980; Klečka 2008). Behaviorální odpověď jednotlivých organismů na světlo se však může měnit v závislosti na pohlaví či druhu organismu, což může ovlivnit a zkreslit záznamy o letové aktivitě (Crichton et al. 1978; Klečka & Boukal 2011). Účinnost světelných pastí je navíc ovlivněna fázemi Měsíce (Nowinszky & Puskás 2010).

Malaiseho pasti

Jednou z metod používaných při populačně-ekologických výzkumech hmyzu jsou Malaiseho pasti. Tento typ pastí umožňuje kontinuální zachytávání hmyzu během 24 hodin, což je výhoda v porovnání se světelnými pastmi. Nejčastěji se používají pro monitoring zástupců dvoukřídlých a blanokřídlých, ale také terestrických stádií chrostíků, jepic a pošvatek (např. Müller 1982; Briers et al. 2003; Petersen et al. 2004). Tento typ pasti jsem použila také v rámci praktické části mé bakalářské práce.

Odchyt vodního hmyzu na základě polarotaxe

Vodní hmyz vyhledává vodní plochy na základě směrově polarizovaného světla odraženého od vodní hladiny (Horváth 1995; Bernáth et al. 2004; Csabai et al. 2006; Lerner et al. 2008; Csabai et al. 2012; Boda & Csabai 2013). Na tomto principu je založena metoda odchytu hmyzu pomocí horizontálně umístěných umělohmotných plachet. Vodní brouci a ploštice jsou nejvíce přitahováni černými lesklými plachtami, které hmyz vnímá podobně jako povrch vodní hladiny (Csabai et al. 2006). Na jejich povrchu pak obvykle vykazují chování spjaté s kladením vajíček. Během fáze naletování na tento umělý povrch je možné pomocí ruční síťky tento hmyz zachytit (Csabai et al. 2012). Jelikož povrch plachet polarizuje odražené světlo za jakéhokoliv počasí, jeví se tato metoda jako vhodný způsob pro zachycení vodního hmyzu v průběhu 24 hod (Csabai et al. 2006).

Další metody

Jednou z nejčastěji používaných metod odchyty hmyzu je *smýkání* pomocí ruční sítě. Během časového intervalu nebo v rámci daného území se jednoduchými pohyby manipuluje se sítí a náhodně je tak zachytáván letící hmyz. Značnou výhodou je získání představy o složení společenstva dané lokality za nízké náročnosti na vlastní provedení (Klečka 2008). I z těchto důvodů byla tato metoda použita v praktické části této práce.

Lokaci hmyzu pomocí mikrovlnného záření z vysílače připevněného na tělo sledovaného jedince jako první použili Mascanzoni a Wallin (1986). Metoda je vhodná nejen pro pomalu se pohybující organismy větších rozměrů v rámci relativně malého prostorového měřítka (Osborne et al. 2002), ale i např. pro monitoring vážek plavých *Libellula fulva* (O. F. Müller; Hardersen 2007).

V současné době se při studiu disperze dává přednost *molekulárním a genetickým přístupům*. V rámci těchto disciplín se používá řada metod umožňujících získání informací o letové aktivitě z genetické charakteristiky jedince, např. nepřímé metody odhadující tok genů a disperzi jsou založeny na prostorové distribuci alel. Pokud je většina alel společná a mezi populacemi je jen nízká genetická variabilita, lze předpokládat vysokou míru disperze (Bilton et al. 2001).

3. Materiál a metody

V návaznosti na studie zabývající se vlivem environmentálních faktorů na disperzi vodního hmyzu malých stojatých vod byla provedena experimentální část této práce, která se uskutečnila v nově rekultivované části pískovny Cep II. u obce Suchdol nad Lužnicí (GPS 48°91'85,51"S, 14°87'42,58"V). Převážnou plochu pískovny zaujímá jezero téměř bez litorálního pásma s vegetací. V rámci rekultivace byla v jihozápadní části pískovny vyhloubena soustava experimentálních tůň, v jejichž blízkosti také probíhal odchyt hmyzu.

Odběr vzorků

Vzorkování létajícího hmyzu bylo provedeno 14. a 15. 5., 16. 6., 11. – 15. 8., 21. 8. a 23. – 25. 9. 2013. Vzorkovala jsem smýkáním pomocí ruční sítě (průměr 55 cm) a čtyřmi Malaiseho pastmi (Příloha Obr. 7) označenými jako Jezero 1, Jezero 2, Tůň 1 a Tůň 2 (Příloha Obr. 8). Smyk trval vždy 15 minut a byl opakován cca po jedné hodině mezi 8:00 a 21:00. Vzorkovací den byl poté rozdělen na následující části: ráno 8:00–8:30, dopoledne 9:00–11:00, poledne 11:30–14:00, odpoledne 14:30–17:00 a večer 17:30–21:00 v souladu s hlavními výsledky prací zaměřenými na letovou aktivitu hmyzu (Csabai et al. 2006, 2012). Smýkala jsem při břehu jezera („Jezero“), v blízkosti uměle vytvořených tůň („Tůň“) a na vyvýšené hraně nad úrovní tůň („Hrana“). Hmyz byl ze sítě vybran pomocí exhaustoru. Všechny vzorky byly fixovány etanolem o koncentraci 80 % a po týdnu prefixovány.

Malaiseho pasti byly vybírány dvakrát denně (v srpnu v 8:00 a 20:00, v září v 8:00 a 19:00). Plastová láhev o objemu 0,5 l v horní části Malaiseho pasti zachycovala hmyz vyletující za světlem do roztoku glycerinu a etanolu (cca 0,25 l). Dolní sběrné nádoby ze dvou plastových květníků (53 x 15 x 14 cm) naplněné zpola vodou s malým množstvím detergentu zachycovaly hmyz odražený od nárazových ploch pasti. Materiál z Malaiseho pasti jsem scedila přes plastové sítko (průměr oček 0,5 mm).

Pro záznam teploty a vzdušné vlhkosti bylo použito dvou zastíněných dataloggerů (teplota: Ebro logger EBI 20-TE, vlhkost: Ebro logger EBI 20-TH). V průběhu vzorkování byl zaznamenáván také aktuální stav počasí zahrnující stav oblohy (jasno, skorojasno, polojasno, zataženo) a případné srážky. Síla větru byla vyhodnocena na základě Beaufortovy stupnice síly větru (conVERTER.cz).

Zpracování vzorků

Zachycený hmyz byl roztríděn do následovných taxonů (Diptera: Chironomidae, Culicoidea, Simuliidae, Tipuloidea, Brachycera + ostatní Diptera; Hymenoptera: Apoidea, Vespoidea, Ichneumonoidea, ostatní Hymenoptera; Trichoptera; Lepidoptera; Heteroptera; Neuroptera; Megaloptera; Coleoptera: vodní, terestriční; Auchenorrhyncha; Sternorrhyncha; Psocoptera; Thysanoptera; Ostatní) a spočítána jeho abundance.

Statistické zpracování dat

Data byla analyzována pomocí zobecněných lineárních modelů (GLM) s quasipoissonovským rozdělením a logaritmickou linkovací funkcí. Quasipoissonovské rozdělení bylo zvoleno proto, aby byl zohledněn nadměrný rozptyl vysvětlovaných dat. Jako vysvětlované proměnné byly zvoleny a) množství celkového hmyzu, b) vodní skupiny zastoupeny čeledí Chironomidae, c) semiterestrická skupina Brachycera + ostatní Diptera, d) terestrická skupina zastoupena řádem Auchenorrhyncha. Vysvětlujícími proměnnými byly společně pro metodu smyku a Malaiseho pastí I) denní doba, II) měsíc, III) lokalita, IV) teplota, V) vlhkost; v případě Malaiseho pastí VI) pozice sběrné nádoby; v případě smyku VII) počasí vyjádřeno oblačností a VIII) rychlost větru. Jelikož výběr Malaiseho pastí probíhal dvakrát denně, byla pro statistické vyhodnocení použita průměrná teplota a vlhkost zaznamenaná mezi jednotlivými výběry pastí. Stav oblohy ani rychlost větru se pro Malaiseho pasti neprůměroval (došlo by ke zkreslení výsledku). Z tohoto důvodu stav oblohy a rychlost větru nebyly zahrnuty do modelu pro Malaiseho pasti. Při výběru vysvětlujících proměnných jsem postupovala od složitějšího modelu zahrnující všechny vysvětlující proměnné v lineární kombinaci k jednodušším. Funkce F-test v analýze rozptylu (ANOVA) byla použita k vzájemnému porovnání vnořených modelů. Konečné modely prezentované v této práci zahrnují pouze signifikantní proměnné na hladině významnosti $P = 0,05$ s výjimkou teploty pro celkový počet jedinců zachycených smykem, kde byla tato hladina významnosti slabě překročena. Všechny analýzy byly provedeny v programu R verze 3.1.2 (R Core Team 2014).

4. Výsledky praktické části

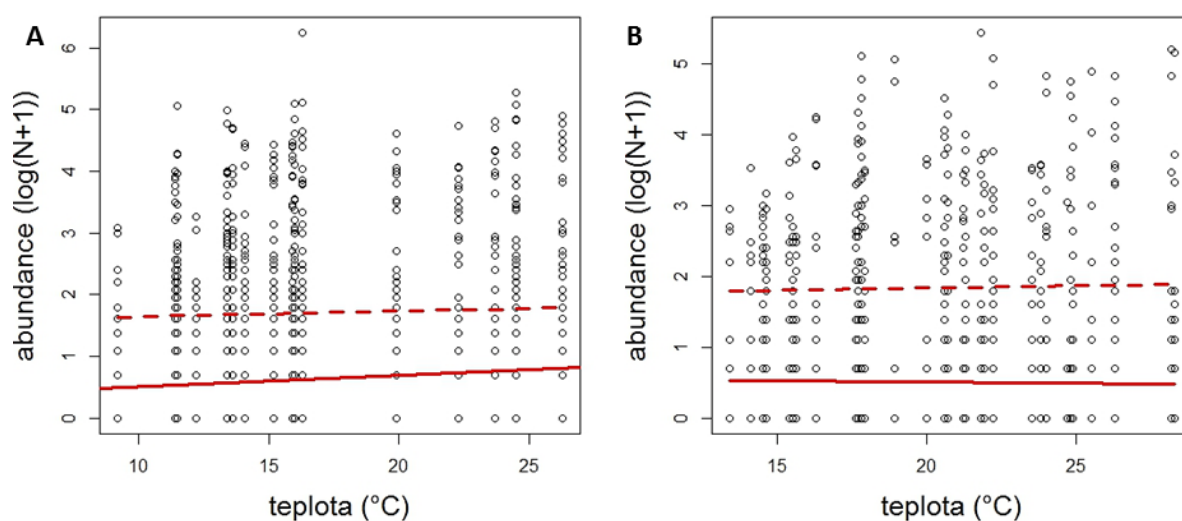
Ve čtyřech vzorkovacích obdobích bylo dohromady nasbíráno 19 150 jedinců hmyzu (květen 0,8 %, červenec 0,1 %, srpen 68,5 %, září 30,6 %). Z celkového počtu hmyzu tvořila největší část čeleď pakomárů (Chironomidae, převážná většina vodních druhů; 38,2 %). Dalšími běžnými taxony ve vzorcích byly podřád krátkorozí (Brachycera) a ostatní Diptera (patrně zahrnující terestrické i vodní druhy, 35,8 %), křísi (Auchenorrhyncha, terestričtí; 7 %) a nadčeleď Culicoidea zahrnující komáry, koretry a komárcovité (vodní, 4,8 %).

Během vzorkovacích dnů bylo převážně polojasno (37 %) s mírným (32 %) nebo slabým větrem (29 %) bez srážek. Krátká dešťová přehánka mezi smýkáním byla zaznamenána pouze v srpnu. Minimální teplota (13,4 °C) byla zaznamenána v září; maximální teplota v srpnu (28,3 °C). Průměrná teplota byla 20,7 °C a průměrná vlhkost vzduchu 56,3 % (minimum: 31,3 %; maximum: 84,8 %).

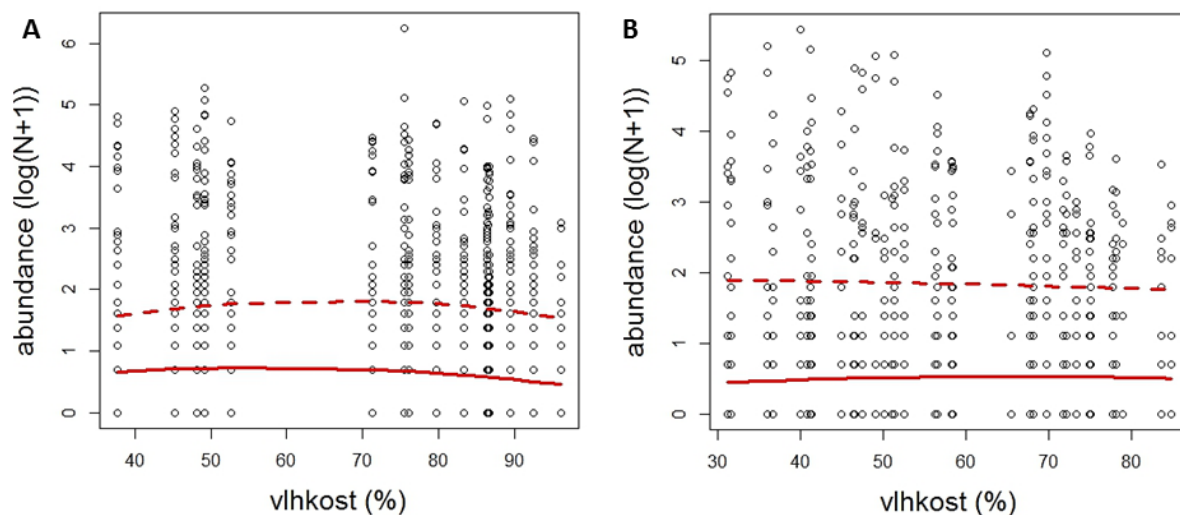
Malaiseho pastmi bylo odchyceno 62 % (tj. 11 867 jedinců) celkového množství hmyzu. Celkový úlovek v nich rostl s průměrnou teplotou (Obr. 9A a Tab. 3) a vlhkostí mezi jednotlivými výběry (Obr. 10A a Tab. 3). O něco více hmyzu bylo uloveno v srpnu, večer a na lokalitě Tuň (Obr. 11A–C). Prokazatelně větší množství hmyzu zachytila horní sběrná nádoba (83 %, Obr. 11D a Tab. 3). Úlovek čeledi Chironomidae byl nejvyšší v srpnu a pozitivně koreloval se vzdušnou vlhkostí, přičemž nejvíce jedinců aktivně létalo v období se střední vlhkostí (rozmezí 75–80 %; viz Tab. 3). Počet jedinců podřádu Brachycera a ostatních Diptera byl také nejvyšší v srpnu, pozitivně koreloval s teplotou a nejvyšších počtů dosahoval při středních hodnotách vlhkosti (Tab. 3). V případě křísů nebyl u žádného sledovaného faktoru prokázán významný vliv na jejich letovou aktivitu (Tab. 3).

Smykem bylo nejvíce létajícího hmyzu zachyceno v srpnu, v rámci lokality „Tuň“ a za polojasné oblohy (Obr. 12A–D a Tab. 4). Preferovanou částí dne pro většinu zachyceného hmyzu bylo odpoledne (34 %). Naopak nejméně hmyzu létalo během dopoledne (16 %). Hmyz byl nejvíce aktivní za slabého větru (Obr. 12E). Vliv teploty a vlhkosti na celkovou abundanci byl nevýrazný (Obr. 9B a 10B a Tab. 4). Úlovek čeledi Chironomidae byl významně vyšší v září a ve večerních hodinách a při středních hodnotách teploty; neprokázala jsem ale významný vliv oblačnosti nebo větru na jejich aktivitu (Tab. 4). Úlovek skupiny Brachycera a ostatní Diptera byl nejvyšší za polojasné oblohy, a středních hodnotách teploty a nejslabší intenzity větru; neprokázala jsem naopak vliv vlhkosti a ročního nebo denního období (Tab. 4). Křísi létali nejvíce v září a preferovanou

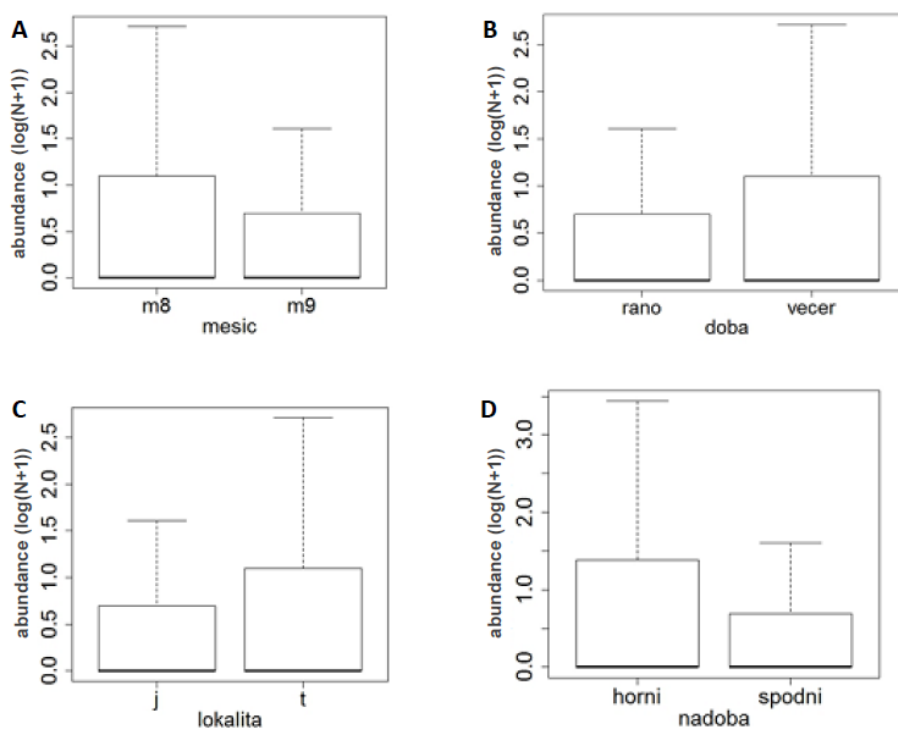
denní dobou bylo odpoledne. Úlovek byl nejvyšší za skoro jasné oblohy a středních teplotách; neprokázala jsem pouze významný vliv vlhkosti (Tab. 4). Jelikož žádný kříš nebyl chycen za slabého až mírného větru, je hodnota výsledného koeficientu pro tento faktor silně negativní. Letová aktivita kříšů v porovnání s předchozími skupinami hmyzu vykazovala silnou závislost na teplotě. Jelikož vzorkovací úsilí bylo neúměrné (různé počty vzorkovacích dnů), nejsou zde uvedena procenta uloveného hmyzu během jednotlivých měsíců. V rámci lokality „Hrana“ byl smyk proveden pouze v květnu a v červenci, což vysvětluje i nízký počet hmyzu zachyceného na této lokalitě (Obr. 12C).



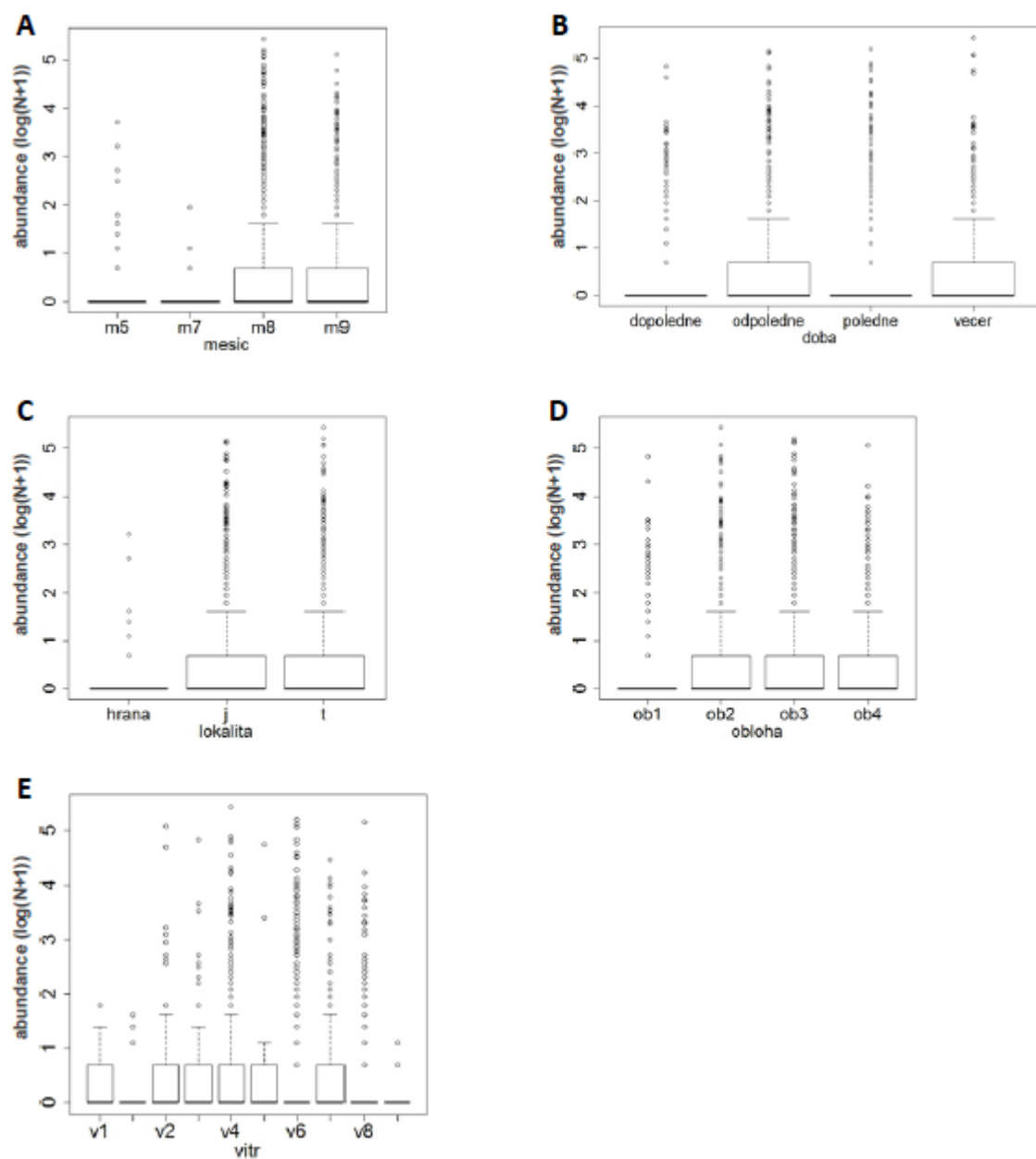
Obr. 9: Závislost celkového úlovku na teplotě u A – Malaiseho pasti, B – smýkání. Hodnoty početnosti vyjádřeny jako $N+1$ pro ošetření nulových pozorování. Průměrná závislost všech (plná čára) a nenulových (přerušovaná čára) úlovků na vlhkosti je proložena přímkou.



Obr. 10: Závislost celkového úlovku na vlhkosti u A – Malaiseho pastí, B – smýkání. Hodnoty početnosti vyjádřeny jako $N+1$ pro ošetření nulových pozorování. Průměrná závislost všech (plná čára) a nenulových (přerušovaná čára) úlovků na vlhkosti proložena kvadratickým polynomem.



Obr. 11: Závislost celkového úlovku Malaiseho pastí na A – měsíci vzorkování (m8 = srpen, m9 = září), B – denní době, C – vzorkované lokalitě (j = jezero, t = tůň), D – sběrné nádobe pasti. Hodnoty početnosti transformovány jako $N+1$ pro ošetření nulových pozorování. Boxplot představuje rozmezí mezi prvním a třetím kvantilem; silná čára udává medián. Úsečky představují 95 % konfidenční interval.



Obr. 12: Závislost celkového úlovku zachyceného smýkáčím na A – měsíci vzorkování (m5 = květen, m7 = červenec, m8 = srpen, m9 = září), B – denní době, C – vzorkované lokalitě (j = jezero, t = tůň), D – obloze (ob1 = jasno, ob2 = skorojasno, ob3 = polojasno, ob4 = zataženo), E – větru (v1 = bezvětří, v2 = vánek, v3 = větřík, v4 = slabý, v5 = slabý/mírný, v6 = mírný, v7 = mírný/čerstvý, v8 = čerstvý, v9 = čerstvý/silný, v10 = silný). Symboly viz Obr. 11; prázdná kolečka představují extrémní pozorování.

Tab. 3: Finální modely a jejich koeficienty vysvětlující abundance vybraných skupin hmyzu v Malaiseho pastech v daném odběru. Hodnoty koeficientů udávány jako střední hodnota \pm 1 SE. Úroveň signifikance: ***, $P < 0,001$; **, $P < 0,01$; *, $P < 0,05$; ', $P < 0,1$. Vlivy kategoriálních proměnných: ^a = rozdíl září oproti srpnu; ^b = rozdíl spodní nádoby oproti horní.

	Celkový počet	Chironomidae	Brachycera + ostatní Diptera	Auchenorrhyncha
(Intercept)	$(-3,72 \pm 1,67)^*$	$(2,36 \pm 0,94)^*$	$(-3,85 \pm 1,23)^{**}$	$-20,4 \pm 48,0$
mesic ^a	$(-0,39 \pm 0,16)^*$	$(-0,74 \pm 0,12)^{***}$	$(0,61 \pm 0,14)^{***}$	$10,83 \pm 19,5$
nadoba ^b	$(-1,48 \pm 0,15)^{***}$	$(-1,81 \pm 0,14)^{***}$	$(-1,56 \pm 0,11)^{***}$	-
teplota	$(0,090 \pm 0,03)^{**}$	-	$(0,17 \pm 0,03)^{***}$	$0,83 \pm 1,85$
vlhkost	$(0,12 \pm 0,039)^{**}$	$(0,063 \pm 0,030)^*$	$(0,15 \pm 0,03)^{***}$	-
(vlhkost)²	$(-7,75 \cdot 10^{-4} \pm 2,81 \cdot 10^{-4})^{**}$	$(-4,60 \cdot 10^{-4} \pm 2,22 \cdot 10^{-4})^*$	$(-1,10 \cdot 10^{-3} \pm 2,32 \cdot 10^{-4})^{***}$	-

Tab. 4: Finální modely a jejich koeficienty vysvětlující abundance vybraných skupin hmyzu zachycené během 15-minutového smýkání. Hodnoty koeficientů udávány jako střední hodnota \pm 1 SE. Úroveň signifikance viz Tab. 3. Vlivy kategoriálních proměnných: ^a = rozdíl září oproti srpnu (květen a červenec nebyly zahrnuty z důvodu neúměrného vzorkování); ^b = rozdíl dané části dne oproti dopoledni; ^c = rozdíl tůně oproti jezeru; ^d = rozdíl daného stavu oblohy oproti jasnu; ^e = rozdíl dané síly větru oproti vánku (v2). Zkratky: obloha: ob2 = skorojasno, ob3 = polojasno, ob4 = zataženo; vítr: v3 = větřík, v4 = slabý, v5 = slabý/mírný, v6 = mírný, v7 = mírný/čerstvý, v8 = čerstvý.

	Celkový počet	Chironomidae	Brachycera + ostatní Diptera	Auchenorrhyncha
(Intercept)	0,73 \pm 0,68	-4,55 \pm 4,44	0,25 \pm 0,55	(-15,8 \pm 5,62)**
měsíc: září^a	-	(1,55 \pm 0,61)*	-	(3,02 \pm 0,70)***
doba: poledne^b	(0,70 \pm 0,29)*	0,024 \pm 0,36	-	(-0,91 \pm 0,46)*
doba: odpoledne^b	(1,03 \pm 0,29)***	0,48 \pm 0,38	-	0,41 \pm 0,47
doba: večer^b	(0,87 \pm 0,29)**	(1,22 \pm 0,32)***	-	-0,26 \pm 0,51
obloha: ob2^c	-	-	(0,79 \pm 0,30)*	(1,58 \pm 0,36)***
obloha: ob3^c	-	-	(0,91 \pm 0,30)**	(1,07 \pm 0,40)**
obloha: ob4^c	-	-	0,45 \pm 0,31	-0,28 \pm 0,501
vítr: v3^d	-0,36 \pm 0,57	-	0,26 \pm 0,40	-0,15 \pm 0,95
vítr: v4^d	(-0,84 \pm 0,42)*	-	(-1,023 \pm 0,40)**	(-1,39 \pm 0,74)'
vítr: v5^d	-0,53 \pm 0,74	-	-0,36 \pm 0,44	-15,91 \pm 1987
vítr: v6^d	(-0,85 \pm 0,43)*	-	(-0,80 \pm 0,32)*	-0,68 \pm 0,76
vítr: v7^d	(-1,54 \pm 0,50)**	-	(-1,63 \pm 0,36)***	-0,56 \pm 0,83
vítr: v8^d	(-1,57 \pm 0,49)**	-	(-1,32 \pm 0,34)***	(-1,72 \pm 0,94)'
teplota	(0,042 \pm 0,024)'	(1,094 \pm 0,38)**	(0,16 \pm 0,019)***	(1,56 \pm 0,49)**
(teplota)²	-	(-0,028 \pm 8,55 ⁻³)**	-	(-0,037 \pm 0,011)**
vlhkost	-	(-0,054 \pm 0,017)**	-	-

5. Diskuze

Ačkoliv je disperze považována za klíčový děj mnoha ekologických i evolučních procesů, zůstává nezodpovězeno mnoho otázek. Nemalá pozornost je soustředěna na výhody a náklady spojené s měnícím se prostředím, kompeticí o zdroje a snahou vyhnout se inbreedingu (např. Travis et al. 1999; Ferriere et al. 2000; Clobert et al. 2001, 2009; Cote & Clobert 2010; Bonte et al. 2012). I když všechny tyto faktory společně utváří konkrétní podobu disperze, každý z nich může na disperzi působit odlišným způsobem (Stenseth & Lidicker 1992). Interakce mezi faktory často ztěžují kvantitativní zjištění míry působení jednotlivých faktorů.

Disperze jako komplexní mechanismus pohybu organismů zahrnuje adaptace v ontogenezi jedince (např. investice do křídelních struktur) a behaviorální hledisko, které představuje samotné opuštění habitatového ostrůvku (Clobert et al. 2012). Tato počáteční fáze disperze je nenáhodným rozhodnutím jedince, které je podmíněno řadou faktorů (Bowler & Benton 2005; Kraus & Vonesh 2010). Několik teoretických studií se zabývalo vlivem faktorů na fáze disperze, které následují po opuštění habitatu (Bowler & Benton 2005; Ronce 2007; Clobert et al. 2009; Bonte et al. 2012). Bowler a Benton (2005) zdůrazňují, že pro každou fázi je rozhodující jiný faktor. Ačkoliv pochopení mechanismu disperze vyžaduje znalost těchto faktorů a jejich vliv na jednotlivé fáze, převážná většina experimentálních studií to nebere v potaz. Experimentální práce by se tedy mohly zaměřit na otázky spjaté s fázemi disperze, konkrétně jakým způsobem náklady disperze ovlivňují rozhodování o opuštění habitatového ostrůvku. Další dostatečně neprozkoumanou oblastí ve vztahu k disperzi jsou informativní podněty využívané zejména při fázi přenosu (Bowler & Benton 2005; Clobert et al. 2009). Otázkou zůstává, na jakou vzdálenost jsou tyto podněty pro různé organismy rozpoznatelné.

Cílem porozumění některých studií jsou také faktory, které ovlivňují celkovou schopnost disperze; zejména velikost těla dispergujících organismů je pokládána za důležitý atribut charakteristiky jedince (Malmqvist 2000; Rundle et al. 2007a, 2007b; McCauley 2010; De Bie et al. 2012). Další práce se zabývaly vztahem disperze a stářím (Johnson 1960; Liu et al. 2011) či pohlavím jedince (Bowler & Benton 2005; Chaput-Bardy et al. 2010). S ohledem na tuto tematiku je zapotřebí více studií zabývajících se vlivem konkrétních vlastností dispergujícího jedince na dynamiku utvořeného společenstva.

Velmi diskutovaný je vliv faktorů na indukci disperze. Teoretické studie často označují velikost a hustotu populace za nejdůležitější přímý faktor (Travis et al. 1999; Sutherland et al. 2002; Clobert et al. 2004, 2012). Některé experimentální práce na vodním hmyzu potvrzují pozitivní korelaci mezi mírou disperze a velikostí populace (např. Miguélez & Valladares 2008; Yee et al. 2009), ale byla zaznamenána i opačná závislost, kdy šidélka *Ischnura pumilio* (Charpentier) a *Coenagrion mercuriale* (Charpentier) častěji opouštěli habitaty s nižší hustotou populace (Rouquette & Thompson 2007; Allen & Thompson 2010). K indukci disperze vodního hmyzu může v souvislosti s vyšší populační hustotou vést také zvýšená kompetice o zdroje, vyšší riziko predace (McCauley & Rowe 2010; Baines et al. 2014) či zvýšená míra parazitace (Suhonen et al. 2010).

Řada experimentů se zabývala environmentálními vlivy a podmínkami habitatu. Tyto práce často ukazují negativní vliv rychlosti větru na letovou aktivitu vodního hmyzu (Briers et al. 2003; Csabai et al. 2006; Boix et al. 2011), která ovlivňuje rozhodnutí o uskutečnění disperze. V důsledku termálního proudění je let během poledne a odpoledne energeticky náročnější než za bezvětrí při úsvitu či západu slunce. Přesto u většiny vodního hmyzu byla dle literatury největší letová aktivita zaznamenána v odpoledních hodinách. V souladu s tím je i výsledek experimentální části této práce, v rámci které byla převážná většina hmyzu zachycena právě během odpoledne. Se zvyšující se rychlostí větru klesal počet zachyceného hmyzu, zejména u skupiny Brachycera a ostatní Diptera. Rozhodujícím faktorem k uskutečnění letu během odpoledne byla s největší pravděpodobností dostatečně vysoká okolní teplota, která je nezbytná pro efektivní funkci letových svalů (Csabai et al. 2006, 2012).

Rychlost větru může ovlivňovat disperzní aktivitu v řádu hodin; neutváří však obecný trend letové aktivity a nemá velký vliv na výslednou podobu sezónních disperzních křivek (Csabai et al. 2012). Oproti tomu teplota vzduchu má velký význam na diurnální disperzní aktivitu a částečně řídí letovou aktivitu během celého roku (Zalom et al. 1980; Waringer 1991; Weigelhofer et al. 1992). Ačkoliv teplota vzduchu byla v mnoha studiích označena za nejvýznamnější proměnnou ovlivňující disperzi vodních brouků (Zalom et al. 1980; Klečka 2008; Miguélez & Valladares 2008) a vodních ploštic (Weigelhofer et al. 1992; Csabai et al. 2006, 2012; Boda & Csabai 2013; ostatní skupiny hmyzu: Liu et al. 2011; Waringer 1991), některé experimentální práce pozitivní vztah mezi teplotou a disperzí neprokázaly (např. Boix et al. 2011). Vliv teploty na letovou aktivitu hmyzu analyzovanou v této práci byl nevýrazný.

Další studie zkoumaly vliv kombinace teploty s dalšími faktory, především vlhkostí vzduchu (Haufe 1963; Csabai et al. 2006; Liu et al. 2011) a fotoperiodu (Haufe 1962; Pajunen 1962; Csabai et al. 2012). Nejvyšší letovou aktivitu jsem zaznamenala v rozmezí 75 až 80 % vlhkosti vzduchu, což je v souladu s publikovanými výsledky (např. Haufe 1963; Liu et al. 2011). Negativní vliv deště na letovou aktivitu byl zaznamenán v několika studiích (Csabai et al. 2006; Miguélez & Valladares 2008; Boix et al. 2011), zatímco jindy signifikantní vliv srážek prokázán nebyl (např. Waringer 1991). Jelikož během vzorkování jsem nezaznamenala žádné srážky, zjištění jejich vlivu na disperzi hmyzu nebylo možné vyhodnotit. Mezi hlavní faktory ovlivňující rozhodování o uskutečnění letu patří dle literatury vzájemné propojení pozitivní fototaxe s měnící se teplotou a vlhkostí (Johnson 1960; Schneider 1962; Csabai et al. 2006). Při regulaci denních rytmů letové aktivity mají podmínky stanoviště a jeho změny oproti teplotě pravděpodobně minoritní roli a působí spíše nepřímo (Csabai et al. 2012).

Pro vyhodnocení vlivu environmentálních faktorů na letovou aktivitu vodního hmyzu bylo v několika studiích použito Malaiseho pastí (např. Briers et al. 2003; Petersen et al. 2004). Tento typ odběrové metody byl použit i v experimentální části této práce. Převážná většina hmyzu byla zachycena horní sběrnou nádobou, z čehož lze usoudit, že takto zachycený hmyz (tvořený pravděpodobně dobrými letci) po nárazu do nárazové plochy pastí letěl za světlem. Jiným vysvětlením může být také nedostatečné pokrytí efektivní nárazové plochy pastí spodní sběrnou nádobou (38 % efektivní plochy pastí). Hmyz odražený od příčné síťoviny tak místo do nádoby s vodou a detergentem mohl dopadnout na zem a poté odlétnout.

Analýzou dat se nepodařilo prokázat vliv teploty jako nejdůležitějšího faktoru ovlivňující letovou aktivitu vodního hmyzu. Jelikož vzorkování probíhalo v rámci relativně krátké doby a počasí během vzorkovacích dnů bylo poměrně podobné bez extrémních výchylek v teplotě, může být výsledný vliv teploty na letovou aktivitu hmyzu zkreslen. Celková abundance hmyzu negativně korelovala se zvyšující se rychlostí větru a nejvyšší letová aktivita byla zaznamenána během odpoledních (v případě čeledi pakomárů i večerních) hodinách při skorojasnu a polojasnu. Zjištěný vliv těchto klimatických faktorů již odpovídá publikovaným studiím (např. Csabai et al. 2006, 2012; Boda & Csabai 2013)

6. Závěr

V rámci této práce jsem se nejprve zabývala shrnutím dosavadních poznatků známých o procesu disperze. Pozornost jsem věnovala nejen různým pohledům na disperzi a její dělení, ale zejména vlivu různých faktorů, které vedou k rozhodnutí dispergovat. Dále jsem uvedla mechanismy pohybu prostorem, které organismům umožňují nejen vyhledání zdrojů, ale v případě zhoršující se kvality habitatového ostrůvku také jeho opuštění a vyhledání nového příhodnějšího prostředí. Disperze je tak důležitým procesem zabraňující extinkci nejen konkrétního jedince, ale také celých populací.

Následně jsem shrnula známé faktory ovlivňující disperzi sladkovodních bezobratlých. Obecně lze rozlišit na dvě skupiny: environmentální podmínky a vlastnosti jedince. Mezi důležité faktory ovlivňující rozhodnutí dispergovat patří zejména povaha habitatu (jeho stálost v prostoru a čase) a aktuální stav podmínek (např. teplota, vzdušná vlhkost, rychlost větru či fotoperioda). Z hlediska vlastností jedince je důležitá jeho celková kondice, velikost těla a často i pohlaví.

V experimentální části této práce jsem pomocí smýkání a Malaiseho pastí vyhodnocovala letovou aktivitu vodního hmyzu v rekultivované části pískovny Cep II. na Třeboňsku. Zkoumala jsem množství odchycených jedinců vyjadřující míru jejich letové aktivity na rychlosti větru, stavu oblohy, teploty a vlhkosti vzduchu. Ochota hmyzu dispergovat se snižovala se zvyšující se rychlostí větru. Nejvyšší letová aktivita byla zaznamenána v odpoledních hodinách při středních hodnotách teploty a vlhkosti. Z hlediska oblačnosti bylo nejpreferovanější polojasno.

Disperze představuje komplexní mechanismus, pro jehož pochopení je nutno brát v potaz celou řadu vzájemně interagujících faktorů. Jen v rámci několika málo studií bylo k odhadnutí míry disperze použito kombinovaného přístupu, z čehož pramení značná omezenost v pochopení disperze. Pro lepší porozumění je tak zapotřebí provést více experimentálních studií se vhodně zvolenou metodikou (např. použití fylogenetických metod), které by doplnily teoretické hypotézy a zaplnily tak mezeru v pochopení reálného fungování tohoto důležitého procesu udržující biologickou i genetickou diverzitu druhů na vysoké úrovni.

7. Seznam literatury

ALLEN K. A., THOMPSON D. J. 2010. Movement characteristics of the Scarce Blue-tailed Damselfly, *Ischnura pumilio*. *Insect Conserv. Divers.* 3:5–14.

ANDERSEN N. M. 1973. Seasonal polymorphism and developmental changes in organs of flight and reproduction in bivoltine pondskaters (Hem. Gerridae). *Insect Syst. Evol.* 4:1–20.

ANDERSON R. C. 2009. Do dragonflies migrate across the western India Ocean? *J. Trop. Ecol.* 25:347–358.

BAINES C. B., MCCAULEY S. J., ROWE L. 2014. The interactive effects of competition and predation risk on dispersal in an insect. *Biol. Lett.* 10:20140287. [cit. 2014-10-23]. Dostupné z:
<http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2014.0287>

BĂNĂRESCU P. 1990. Zoogeography of Fresh Waters. Volume 1: General Distribution and Dispersal of Freshwater Animals. Wiesbaden: Aula-Verlag.

BELADJAL L., MERTENS J. 2009. Diaspore dispersal of Anostraca by flying insects. *J. Crustac. Biol.* 29:266–268.

DE BIE T., DE MEESTER L., BRENDONCK L., MARTENS K., GODDEERIS B., ERCKEN D., HAMPEL H., DENYS L., VANHECKE L., VAN DER GUCHT K., WICHELEN J. V., VYVERMAN W., DECLERCK S. A. 2012. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecol. Lett.* 15:740–747.

BILTON D. T., FREELAND J. R., OKAMURA B. 2001. Dispersal in freshwater invertebrates. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 32:159–181.

BIRD G. A., HYNES H. B. N. 1981. Movement of immature aquatic insects in a lotic habitat. *Hydrobiologia* 77:103–112.

BODA P., CSABAI Z. 2013. When do beetles and bugs fly? A unified scheme for describing seasonal flight behaviour of highly dispersing primary aquatic insects. *Hydrobiologia* 703:133–147.

BOHONAK A. J. 1999. Dispersal, gene flow, and population structure. *Q. Rev. Biol.* 74:21–45.

BOHONAK A. J., JENKINS D. G. 2003. Ecological and evolutionary significance of dispersal by freshwater invertebrates. *Ecol. Lett.* 6:783–796.

BOIX D., MAGNUSSON A. K., GASCÓN S., SALA J., WILLIAMS D. D. 2011. Environmental influence on flight activity and arrival patterns of aerial colonizers of temporary ponds. *Wetlands* 31:1227–1240.

- BONTE D., VAN DYCK H., BULLOCK J. M., COULON A., DELGADO M., GIBBS M., LEHOUCK V., MATTHYSEN E., MUSTIN K., SAASTAMOINEN M., SHTICKZELLE N., STEVENS V. M., VANDEWOESTIJNE S., BAGUETTE M., BARTON K., BENTON T. G., CHAPUT-BARDY A., CLOBERT J., DYTHAM C., HOVESTADT T., MEIER C. M., PALMER S. C. F., TURLURE C., TRAVIS J. M. J. 2012. Costs of dispersal. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 87:290–312.
- BOWLER D. E., BENTON T. G. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 80:205–25.
- BRIERS R. A., CARISS H. M., GEE J. H. R. 2003. Flight activity of adult stoneflies in relation to weather. *Ecol. Entomol.* 28:31–40.
- BRÖNMARK C., HANSSON L.-A. 2005. *The Biology of Lakes and Ponds*. 2nd ed. New York: Oxford University Press.
- BURGESS S. C., TREML E. A., MARSHALL D. J. 2012. How do dispersal costs and habitat selection influence realized population connectivity? *Ecology* 93:1378–1387.
- CÁCERES C. E. 1998. Interspecific variation in the abundance, production, and emergence of *Daphnia* diapausing eggs. *Ecology* 79:1699–1710.
- CÁCERES C. E., SOLUK D. A. 2002. Blowing in the wind: a field test of overland dispersal and colonization by aquatic invertebrates. *Oecologia* 131:402–408.
- CARTER W. 1961. Ecological aspects of plant virus transmissions. *Annu. Rev. Entomol.* 6:347–370.
- CIBOROWSKI J. J. H. 1983. Influence of current velocity, density, and detritus on drift of two mayfly species (Ephemeroptera). *Can. J. Zool.* 61:119–125.
- CLOBERT J., BAQUETTE M., BENTON T. G., BULLOCK J. M. 2012. *Dispersal Ecology and Evolution*. London: Oxford University Press.
- CLOBERT J., DANCHIN E., DHONDT A. A., NICHOLS J. D. EDS. 2001. *Dispersal*. New York: Oxford University Press.
- CLOBERT J., LE GALLIARD J.-F., COTE J., MEYLAN S., MASSOT M. 2009. Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecol. Lett.* 12:197–209.
- CLOBERT J., IMS R. A., ROUSSET F. 2004. Causes, mechanisms and consequences of dispersal. In: Hanski I., Gaggiotti O. E., editors. *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*. London: Elsevier Academic Press. p. 307–335.
- COMINS H. N., HAMILTON W. D., MAY R. M. 1980. Evolutionarily stable dispersal strategies. *J. Theor. Biol.* 82:205–230.
- CORBET P. S. 1954. Seasonal regulation in British dragonflies. *Nature* 174:655.

- COTE J., CLOBERT J. 2010. Risky dispersal: avoiding kin competition despite uncertainty. *Ecology* 91:1485–1493.
- COTE J., FOGARTY S., TYMEN B., SIH A., BRODIN T. 2013. Personality-dependent dispersal cancelled under predation risk. *Proc. R. Soc. Biol. Sci.* 280:20132349. [cit. 2014-9-2].
Dostupné z:
<http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.2349>
- CRICHTON M. I., FISHER D., WOIWOD I. P. 1978. Life histories and distribution of British Trichoptera, excluding Limnephilidae and Hydroptilidae, based on the Rothamsted Insect Survey. *Ecography*. 1:31–45.
- CSABAI Z., BODA P., BERNÁTH B., KRISKA G., HORVÁTH G. 2006. A “polarisation sun-dial” dictates the optimal time of day for dispersal by flying aquatic insects. *Freshw. Biol.* 51:1341–1350.
- CSABAI Z., KÁLMÁN Z., SZIVÁK I., BODA P. 2012. Diel flight behaviour and dispersal patterns of aquatic Coleoptera and Heteroptera species with special emphasis on the importance of seasons. *Naturwissenschaften* 99:751–765.
- DANTHANARAYANA W. 1986. Introductory Chapter. In: *Insect Flight: Dispersal and Migration*. Berlin: Springer-Verlag. p. 1–10.
- DAVIS J. M., NAGEL R. H. 1956. A technique for tagging large numbers of live adult insects with radioisotopes. *J. Econ. Entomol.* 49:210–211.
- DIECKMANN U., O’HARA B., WEISSER W. 1999. The evolutionary ecology of dispersal. *Trends Ecol. Evol.* 14:88–90.
- DIGBY P. S. B. 1958. Flight activity in the blowfly, *Calliphora erythrocephala*, in relation to wind speed, with special reference to adaptation. *J. Exp. Biol.* 35:776–795.
- DINGLE H. 1972. Migration strategies of insects. *Science*. 175:1327–1335.
- DINGLE H. 2014. *Migration: The Biology of Life on the Move*. 2nd ed. New York: Oxford University Press.
- DINGLE H., DRAKE V. A. 2007. What is migration? *Bioscience* 57:113–121.
- DIXON A. F. G., HORTH S., KINDLMANN P. 1993. Migration in insects: cost and strategies. *J. Anim. Ecol.* 62:182–190.
- ELLINGTON C. P. 1991. Limitations on animal flight performance. *J. Exp. Biol.* 160:71–91.
- EVANS M. E. K., DENNEHY J. J. 2005. Germ banking: bet-hedging and variable release from egg and seed dormancy. *Q. Rev. Biol.* 80:431–451.
- FERRIERE I., BELTHOFF J. R., OLIVIERI I., KRACKOW S. 2000. Evolving dispersal: where to go next? *Trends Ecol. Evol.* 15:5–7.

- FONSECA D. M., HART D. D. 1996. Density-dependent dispersal of black fly neonates is mediated by flow. *Oikos* 75:49–58.
- GREEN A. J., FIGUEROLA J. 2005. Recent advances in the study of long-distance dispersal of aquatic invertebrates via birds. *Divers. Distrib.* 11:149–156.
- GREEN A. J., SÁNCHEZ M. I. 2006. Passive internal dispersal of insect larvae by migratory birds. *Biol. Lett.* 2:55–57.
- HAIRSTON N. G., VAN BRUNT R. A., KEARNS C. M., ENGSTROM D. R. 1995. Age and survivorship of diapausing eggs in a sediment egg bank. *Ecology* 76:1706–1711.
- HAIRSTON N. G., WALTON W. E. 1986. Rapid evolution of a life history trait. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 83:4831–4833.
- HAMILTON W. D., MAY R. M. 1977. Dispersal in stable habitats. *Nature* 269:578–581.
- HARDERSEN S. 2007. Telemetry of Anisoptera after emergence first results (Odonata). *Int. J. Odonatol.* 10:189–202.
- HARRISON R. G. 1980. Dispersal polymorphisms in insects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11:95–118.
- HAUFE W. O. 1962. Response of *Aedes aegypti* (L.) to graded light stimuli. *Can. J. Zool.* 40:53–64.
- HAUFE W. O. 1963. Ethological and statistical aspects of a quantal response in mosquitoes to environmental stimuli. *Behaviour* 20:221–241.
- HAVEL J. E., SHURIN J. B. 2004. Mechanisms, effects, and scales of dispersal in freshwater zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 49:1229–1238.
- HEBERT P. D. N., CRISTESCU M. E. A. 2002. Genetic perspectives on invasions: the case of the Cladocera. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59:1229–1234.
- HERZIG A. L. 1995. Effects of population density on long-distance dispersal in the goldenrod beetle *Trirhabda virgata*. *Ecology* 76:2044–2054.
- HOCKING B. 1952. Autolysis of flight muscles in a mosquito. *Nature* 169:1101.
- HORVÁTH G., MALIK P., KRISKA G., WILDERMUTH H. 2007. Ecological traps for dragonflies in a cemetery: the attraction of *Sympetrum* species (Odonata: Libellulidae) by horizontally polarizing black gravestones. *Freshw. Biol.* 52:1700–1709.
- HORVÁTH G., ZEIL J. 1996. Kuwait oil lakes as insect traps. *Nature* 379:303–304.
- HUMPHRIES S., RUXTON G. D. 2002. Is there really a drift paradox? *J. Anim. Ecol.* 71:151–154.

- CHAPUT-BARDY A., GRÉGOIRE A., BAGUETTE M., PAGANO A., SECONDI J. 2010. Condition and phenotype-dependent dispersal in a damselfly, *Calopteryx splendens*. *PLoS One* 5:e10694. [cit. 2014-8-26]. Dostupné z: <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=2872669&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>
- CHAPUT-BARDY A., PAYS O., LODÉ T., SECONDI J. 2007. Morphological clines in dendritic landscapes. *Freshw. Biol.* 52:1677–1688.
- CHASE J. M. 2003. Experimental evidence for alternative stable equilibria in a benthic pond food web. *Ecol. Lett.* 6:733–741.
- CHILDS D. Z., METCALF C. J. E., REES M. 2010. Evolutionary bet-hedging in the real world: empirical evidence and challenges revealed by plants. *Proc. R. Soc. Biol. Sci.* 277:3055–3064. [cit. 2014-8-19]. Dostupné z: <http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=2982066&tool=pmcentrez&rendertype=abstract>
- JENKINS D. G., BUIKEMA A. L. J. 1998. Do similar communities develop in similar sites? A test with zooplankton structure and function. *Ecol. Monogr.* 68:421–443.
- JOHNSON C. G. 1960. A basis for a general system of insect migration and dispersal by flight. *Nature* 186:348–350.
- JOHNSON C. G. 1969. *Migration and Dispersal of Insects by Flight*. London: Methuen & Co. Ltd.
- JOHNSON C. G. 1976. Lability of the flight system: a context for functional adaptation. In: Rainey R. C., editor. *Insect Flight. Symposia of the Royal Entomological Society of London: Number Seven*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. p. 218–228.
- JOHST K., BRANDL R. 1997. The effect of dispersal on local population dynamics. *Ecol. Modell.* 104:87–101.
- KENNEDY J. S. 1961. A turning point in the study of insect migration. *Nature* 189:785–791.
- KLEČKA J. 2008. The structure and dynamics of a water beetle community in a semipermanent wetland (Vrbenské rybníky Nature Reserve, South Bohemia). BSc. Thesis, Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.
- KLEČKA J., BOUKAL D. S. 2011. Lazy ecologist's guide to water beetle diversity: Which sampling methods are the best? *Ecol. Indic.* 11:500–508.
- KOVATS Z. E., CIBOROWSKI J. J. H., CORKUM L. D. 1996. Inland dispersal of adult aquatic insects. *Freshw. Biol.* 36:265–276.
- KRAUS J. M., VONESH J. R. 2010. Feedbacks between community assembly and habitat selection shape variation in local colonization. *J. Anim. Ecol.* 79:795–802.

- KRISKA G., BERNÁTH B., FARKAS R., HORVÁTH G. 2009. Degrees of polarization of reflected light eliciting polarotaxis in dragonflies (Odonata), mayflies (Ephemeroptera) and tabanid flies (Tabanidae). *J. Insect Physiol.* 55:1167–1173.
- KRISKA G., HORVÁTH G., ANDRIKOVICS S. 1998. Why do mayflies lay their eggs en masse on dry asphalt roads? Water-imitating polarized light reflected from asphalt attracts Ephemeroptera. *J. Exp. Biol.* 2286:2273–2286.
- LANDIN J. 1980. Habitats, life histories, migration and dispersal by flight of two water-beetles *Helophorus brevipalpis* and *H. strigifrons* (Hydrophilidae). *Holarct. Ecol.* 3:190–201.
- LIMA S. L., ZOLLNER P. A. 1996. Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. *Trends Ecol. Evol.* 11:131–135.
- LIU Z., MCNEIL J. N., WU K. 2011. Flight mill performance of the lacewing *Chrysoperla sinica* (Neuroptera: Chrysopidae) as a function of age, temperature, and relative humidity. *J. Econ. Entomol.* 104:94–100.
- LOUETTE G., DE MEESTER L. 2007. Predation and priority effects in experimental zooplankton communities. *Oikos* 116:419–426.
- MAGUIRE B. 1963. The passive dispersal of small aquatic organisms and their colonization of isolated bodies of water. *Ecol. Monogr.* 33:161–185.
- MALMQVIST B. 2000. How does wing length relate to distribution patterns of stoneflies (Plecoptera) and mayflies (Ephemeroptera)? *Biol. Conserv.* 93:271–276.
- MARTEN A., BRÄNDLE M., BRANDL R. 2006. Habitat type predicts genetic population differentiation in freshwater invertebrates. *Mol. Ecol.* 15:2643–2651.
- MASCANZONI D., WALLIN H. 1986. The harmonic radar: a new method of tracing insects in the field. *Ecol. Entomol.* 11:387–390.
- MCCAULEY S. J. 2010. Body size and social dominance influence breeding dispersal in male *Pachydiplax longipennis* (Odonata). *Ecol. Entomol.* 35:377–385.
- MCCAULEY S. J., ROWE L. 2010. *Notonecta* exhibit threat-sensitive, predator-induced dispersal. *Biol. Lett.* 6:449–452.
- MCINTOSH A. R., PECKARSKY B. L., TAYLOR B. W. 2002. The influence of predatory fish on mayfly drift: extrapolating from experiments to nature. *Freshw. Biol.* 47:1497–1513.
- DE MEESTER L., GÓMEZ A., OKAMURA B., SCHWENK K. 2002. The Monopolization Hypothesis and the dispersal-gene flow paradox in aquatic organisms. *Acta Oecologica* 23:121–135.

- MERGEAY J., DE MEESTER L., EGGERMONT H., VERSCHUREN D. 2011. Priority effects and species sorting in a long paleoecological record of repeated community assembly through time. *Ecology* 92:2267–2275.
- MIGUÉLEZ D., VALLADARES L. F. 2008. Seasonal dispersal of water beetles (Coleoptera) in an agricultural landscape: a study using Moericke traps in northwest Spain. *Ann. la Société Entomol. Fr.* 44:317–326.
- MOLNÁR Á., HEGEDŰS R., KRISKA G., HORVÁTH G. 2011. Effect of cattail (*Typha* spp.) mowing on water beetle assemblages: changes of environmental factors and the aerial colonization of aquatic habitats. *J. Insect Conserv.* 15:389–399.
- MÜLLER K. 1982. The colonization cycle of freshwater insects. *Oecologia* 52:202–207.
- NATHAN R. 2001. The challenges of studying dispersal. *Trends Ecol. Evol.* 16:481–483.
- NEALE M. W., DUNBAR M. J., JONES J. I., IBBOTSON A. T. 2008. A comparison of the relative contributions of temporal and spatial variation in the density of drifting invertebrates in a Dorset (U.K.) chalk stream. *Freshw. Biol.* 53:1513–1523.
- NOWINSZKY L., PUSKÁS J. 2010. Possible reasons for reduced light trap catches at a full moon: shorter collecting distance or reduced flight activity? *Adv. Biores.* 1:205–220.
- OKAMURA B., FREELAND J. R. 2002. Gene flow and the evolutionary ecology of passively dispersing aquatic invertebrates. In: Bullock J. M., Kenward R. E., Hails R. S., editors. *Dispersal Ecology: The 42nd Symposium of the British Ecological Society Held at the University of Reading, 2-5 April 2001*. Malden: Blackwell Science. p. 194–216.
- OSBORNE J. L., LOXDALE H. D., WOIWOD I. P. 2002. Monitoring insect dispersal: methods and approaches. In: Bullock J. M., Kenward R. E., Hails R. S., editors. *Dispersal Ecology: The 42nd Symposium of the British Ecological Society Held at the University of Reading, 2-5 April 2001*. Malden: Blackwell Science. p. 24–49.
- PAJUNEN V. I. 1962. Studies on the population ecology of *Leucorrhinia dubia* v. d. Lind. (Odon., Libellulidae). *Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Fenn. "Vanamo"*:23–25.
- PECK S. B. 1975. Amphipod dispersal in the fur of aquatic mammals. *Can. field-naturalist* 89:181–182.
- PETERSEN I., MASTERS Z., HILDREW A. G., ORMEROD S. J. 2004. Dispersal of adult aquatic insects in catchments of differing land use. *J. Appl. Ecol.* 41:934–950.
- PLATNICK N. I. 1976. Concepts of dispersal in historical biogeography. *Syst. Zool.* 25:294–295.
- PROCTOR V. W., MALONE C. R. 1965. Further evidence of the passive dispersal of small aquatic organisms via the intestinal tract of birds. *Ecology* 46:728–729.

- R CORE TEAM. 2014. R: A language and environment for statistical computing [online]. R Found. Stat. Comput. Vienna, Austria. [cit. 2014-8-19]. Dostupné z: <http://www.R-project.org/>
- RESH V. H., ROSENBERG D. M. 1984. The Ecology of Aquatic Insects. New York: Praeger Publishers.
- RIPA J., OLOFSSON H., JONZÉN N. 2010. What is bet-hedging, really? Proc. R. Soc. Biol. Sci. 277:1153–1154.
- ROBINSON J. V., DICKERSON J. E. 1987. Does invasion sequence affect community structure? Ecology 68:587–595.
- ROFF D. A. 1986. The evolution of wing dimorphism in insects. Evolution. 40:1009–1020.
- ROFF D. A. 1990. The evolution of flightlessness in insects. Ecol. Monogr. 60:389–421.
- ROFF D. A. 1994. Habitat persistence and the evolution of wing dimorphism in insects. Am. Nat. 144:772–798.
- RONCE O. 2007. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 38:231–253.
- ROUQUETTE J. R., THOMPSON D. J. 2007. Patterns of movement and dispersal in an endangered damselfly and the consequences for its management. J. Appl. Ecol. 44:692–701.
- RUNDLE S. D., BILTON D. T., ABBOTT J. C., FOGGO A. 2007. Range size in North American Enallagma damselflies correlates with wing size. Freshw. Biol. 52:471–477.
- RUNDLE S. D., BILTON D. T., FOGGO A. 2007. By wind, wings or water: body size, dispersal and range size in aquatic invertebrates. In: Hildrew A. G., Raffaelli D. G., Edmonds-Brown R., editors. Body Size: The Structure and Function of Aquatic Ecosystems. Cambridge University Press. p. 186–209.
- SEVERIN H. H. P. 1933. Field observations on the Beet Leafhopper, *Eutettix tenellus*, in California. Hilgardia 7:281–350.
- SHIGESADA N., KAWASAKI K. 2002. Invasion and the range expansion of species: effects of long-distance dispersal. In: Bullock J. M., Kenward R. E., Hails R. S., editors. Dispersal Ecology: The 42nd Symposium of the British Ecological Society Held at the University of Reading, 2-5 April 2001. Malden: Blackwell Science. p. 350.
- SHOWERS W. B. 1997. Migration ecology of the black cutworm. Annu. Rev. Entomol. 42:393–425.
- SHURIN J. B. 2000. Dispersal limitation, invasion resistance, and structure of pond zooplankton communities. Ecology 81:3074–3086.
- SCHNEIDER F. 1962. Dispersal and migration. Annu. Rev. Entomol. 7:223–242.

- DA SILVEIRA L. S., MARTINS R. T., DA SILVEIRA G. A., GRAZUL R. M., LOBO D. P., ALVES R. DA G. 2013. Colonization by Chironomidae larvae in decomposition leaves of *Eichhornia azurea* in a lentic system in southeastern Brazil. *J. Insect Sci.* 13:1–13.
- SORENSEN K. H., STERNER R. W. 1992. Extreme cyclomorphosis in *Daphnia lumholtzi*. *Freshw. Biol.* 28:257–262.
- SOUTHWOOD T. R. E. 1962. Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. *Biol. Rev.* 37:171–211.
- STAMPS J., KRISHNAN V. V. 2005. Nonintuitive cue use in habitat selection. *Ecology* 86:2860–2867.
- STEMBERGER S. 1995. Pleistocene refuge areas and postglacial dispersal of copepods of the northeastern United States. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52:2197–2210.
- STENSETH N. C., LIDICKER W. Z. 1992. The study of dispersal: A conceptual guide. In: Stenseth N. C., Lidicker W. Z., editors. *Animal Dispersal: Small mammals as a model*. Dordrecht: Springer Science+Business Media. p. 5–20.
- STEPHENS P. A., SUTHERLAND W. J., FRECKLETON R. P. 1999. What is the Allee effect? *Oikos* 87:185–190.
- SUHONEN J., HONKAVAARA J., RANTALA M. J. 2010. Activation of the immune system promotes insect dispersal in the wild. *Oecologia* 162:541–547.
- SUTHERLAND W. J., GILL J. A., NORRIS K. 2002. Density-dependent dispersal in animals: concepts, evidence, mechanisms and consequences. In: Bullock J. M., Kenward R. E., Hails R. S., editors. *Dispersal Ecology: The 42nd Symposium of the British Ecological Society Held at the University of Reading, 2-5 April 2001*. Malden: Blackwell Science. p. 134–151.
- TAYLOR D. J., FINSTON T. L., HEBERT P. D. N. 1998. Biogeography of a widespread freshwater crustacean: Pseudocongruence and cryptic endemism in the North American *Daphnia laevis* complex. *Evolution*. 52:1648–1670.
- TAYLOR L. R. 1974. Insect migration, flight periodicity, and the boundary layer. *J. Anim. Ecol.* 43:225–238.
- TRAVIS J. M. J., DYTHAM C. 1999. Habitat persistence, habitat availability and the evolution of dispersal. *Proc. R. Soc. Biol. Sci.* 266:723–728.
- TRAVIS J. M. J., MURRELL D. J., DYTHAM C. 1999. The evolution of density-dependent dispersal. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 266:1837–1842.
- UDVARDY M. D. F., PAPP C. S. 1969. *Dynamics Zoogeography. With Special References to Land Animals*. New York: Van Nostrand Reinhold Company. p. 10–11, 34.
- WARINGER J. A. 1991. Phenology and the influence of meteorological parameters on the catching success of light-trapping for Trichoptera. *Freshw. Biol.* 25:307–319.

- WEIDER L. J. 1989. Spatial heterogeneity and clonal structure in arctic populations of apomictic *Daphnia*. *Ecology* 70:1405–1413.
- WEIGELHOFER G., WEISSMAIR W., WARINGER J. 1992. Night migration activity and the influence of meteorological parameters on light-trapping for aquatic Heteroptera. *Zool. Anz.* 229:209–218.
- WELLBORN G. A., SKELLY D. K., WERNER E. E. 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27:337–363.
- WESLIEN J., DJUPSTRÖM L. B., SCHROEDER M., WIDENFALK O. 2011. Long-term priority effects among insects and fungi colonizing decaying wood. *J. Anim. Ecol.* 80:1155–1162.
- WILDERMUTH H., HORVÁTH G. 2005. Visual deception of a male *Libellula depressa* by the shiny surface of a parked car (Odonata: Libellulidae). *Int. J. Odonatol.* 8:97–105.
- WILLIAMS C. B. 1957. Insect migration. *Annu. Rev. Entomol.* 2:163–180.
- WILLIAMS D. D., FELTMATE B. W. 1992. Population biology and dynamics. In: *Aquatic Insects*. Division of Life Sciences, Scarborough Campus, University of Toronto, Canada. p. 195–200.
- YEE D. A., TAYLOR S., VAMOSI S. M. 2009. Beetle and plant density as cues initiating dispersal in two species of adult predaceous diving beetles. *Oecologia* 160:25–36.
- YOUNG T. P., CHASE J. M., HUDDLESTON R. T. 2001. Community succession and assembly: Comparing, contrasting and combining paradigms in the context of ecological restoration. *Ecol. Restor.* 19:5–18.
- ZALOM F. G., GRIGARICK A. A., WAY M. O. 1980. Diel flight periodicities of some Dytiscidae (Coleoptera) associated with California rice paddies. *Ecol. Entomol.* 5:183–187.
- ZERA A. J. 1984. Differences in survivorship, development rate and fertility between the longwinged and wingless morphs of the waterstrider, *Limnopus canaliculatus*. *Evolution.* 38:1023–1032.

Internetové zdroje:

conVERTER.cz: Převody jednotek, fyzikální tabulky, životopisy fyziků a Nobelova cena [online]. *conVERTER*: © 2002 [cit. 2014-11-26]. Dostupné z: <http://www.converter.cz/tabulky/beaufortova-stupnice.htm>

8. Přílohy

Seznam příloh:

Tab. 1: Přehled termínů spjatých s pohybem organismů v prostoru a jejich výklad.

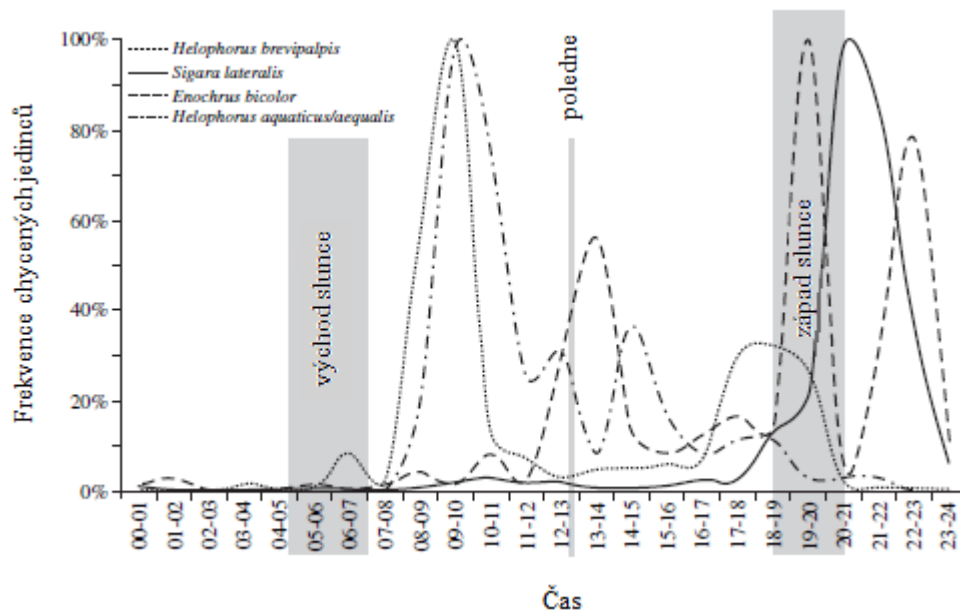
Obr. 6: Odlišné denní rytmy letové aktivity vodního hmyzu.

Obr. 7: Použitý typ Malaiseho pasti.

Obr. 8: Schematické zobrazení čtyř lokalit umístění Malaiseho pastí.

Tab. 1: Přehled termínů spjatých s pohybem organismů v prostoru a jejich výklad.

Pojem	Význam	Práce
disperze (<i>dispersal</i>)	pohyb jedinců mezi izolovanými lokalitami (populacemi); může zahrnovat migraci, kolonizaci nebo tok genů	Bilton et al. (2001)
	pohyb jedinců vedoucí k rozšiřování hranic areálu druhu	Udvardy & Papp (1969); Bănărescu (1990)
	pohyb jedinců s možnými následky pro tok genů prostorem; zahrnuje disperzi juvenilních jedinců a disperzi za reprodukci	Ronce (2007); Bonte et al. (2012)
	proces rozšiřování vedoucí ke zvětšování vzdálenosti mezi jedinci; 2 typy pohybů: nemigrační (v rámci habitatu) a migrační (mimo habitat)	Danthanarayana (1986); Dingle (2014)
	aktivní nebo pasivní způsob pohybu za účelem reprodukce; rozlišení na disperzi juvenilních jedinců a disperzi za reprodukci	Clobert et al. (2009; 2012)
	pohyb jedinců překonávající hranice mezi populacemi	Bohonak & Jenkins (2003)
	sociálně motivovaný pohyb zvětšující vzdálenosti mezi jedinci v prostoru	Schneider (1962)
	jednocestný pohyb mimo původní lokalitu; migrace je podjednotkou disperze	Stenseth & Lidicker (1992)
	mezigenerační pohyb organismů prostorem	Osborne et al. (2002)
	pohyb jedinců v rámci areálu rozšíření druhu; zahrnuta i rekolonizace lokalit, kde byl daný druh dříve přítomen	Platnick (1976)
pasivní a nekontrolovatelný způsob přenosu organismů	Carter (1961)	
rozptyl (<i>dispersion</i>)	důsledek procesu disperze; výsledná distribuce organismů v prostoru	Udvardy & Papp (1969); Clobert et al. (2012)
	synonymum k disperzi (tj. proces rozšiřování organismů)	Dingle (1972)
migrace (<i>migration</i>)	mechanismus disperze; pohyb za hranicemi původního habitatu	Severin (1933); Danthanarayana (1986); Osborne et al. (2002)
	směřovaný pohyb, během kterého je potlačeno reprodukční chování	Kennedy (1961); Dingle (1972)
	směřovaný pohyb umožňující trvalé nebo dočasné opuštění habitatu	Schneider (1962)
význam disperze v této práci	pohyb jedinců mezi jednotlivými místy napříč mozaikovitou krajinou za účelem reprodukce	Clobert et al. (2001, 2004, 2012); Bowler & Benton (2005)



Obr. 6: Odlišné denní rytmy letové aktivity vodního hmyzu. Vodan *Helophorus brevipalpis* vykazuje během dne dvě maxima letové aktivity, zatím co klešťanka *Sigara lateralis* nejvíce létá pouze večer. Vedle toho u druhu *Enochrus bicolor* lze pozorovat tři vrcholy četnosti a pro *Helophorus aquaticus/aequalis* je charakteristická zvýšená aktivita v dopoledních hodinách. Frekvence udává celkový počet hmyzu chytených každou hodinu dělený maximálním počtem (upraveno podle Csabai et al. 2006).



Obr. 7: Použitý typ Malaiseho pasti.



Obr. 8: Schematické zobrazení čtyř lokalit umístění Malaiseho pastí. Modrými ovály jsou vyznačeny experimentální tůňe, světle zelená vymezuje plochu s mokřadní vegetací.