

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
Pedagogická fakulta
Katedra biologie

**Vliv vybraných abiotických faktorů na
křídelní polymorfismus hladinatky pobřežní
(*Microvelia reticulata* Burmeister, 1835)**

Táňa Čermáková

Vedoucí diplomové práce: RNDr. Tomáš Ditrich

České Budějovice
2010

Abstrakt:

Čermáková T. 2010: Vliv vybraných abiotických faktorů na křídelní polymorfismus hladinatky pobřežní (*Microvelia reticulata* Burmeister, 1835). Magisterská diplomová práce, PF JU, České Budějovice. 71 s.

Křídelní polymorfismus semiakvatických ploštic ovlivňují environmentální faktory, jako jsou teplota, fotoperioda, populační hustota nebo vysychání stanoviště. Určitou roli hraje v křídelním polymorfismu dalších generací také dědičnost. Mnoho observačních studií naznačuje, že klíčovým efektem je teplota, avšak laboratorní pokusy tuto hypotézu často nepotvrzují. Hlavním cílem práce bylo popsat vliv abiotických faktorů (fotoperioda, teplota a stálost stanoviště) na křídelní polymorfismus hladinatky *Microvelia reticulata*, doplňkově též bruslařky *Gerris lacustris*. Dílčí cíle zahrnovaly popis vlivu zmíněných abiotických faktorů na mortalitu jedinců a délku larválního vývoje.

Jedinci obou druhů byli chováni v kombinacích dvou úrovní teploty, fotoperiody a stálosti stanoviště (celkem tedy v osmi tzv. treatmentech) od prvního instaru do dospělosti.

Všichni dospělci hladinatky pobřežní se vyvinuli jako apterní, tedy nebyla zaznamenána žádná odpověď křídelního polymorfismu na různé environmentální podmínky. Pravděpodobný je proto hlavní vliv dědičnosti. Bruslařky obecné se vyvinulo do dospělého stádia pouze deset jedinců, nebylo tedy možné určit vliv abiotických faktorů na křídelní polymorfismus, mortalitu a délku vývoje u tohoto druhu. Mortalitu jedinců hladinatky pobřežní průkazně ovlivnil typ substrátu. Na vlhkém filtračním papíru přežilo pouze 3,5% jedinců, kdežto ve vodním prostředí 80,5%. Oba zbývající faktory (teplota, fotoperioda) neměly vliv na celkovou mortalitu jedinců. Celkový počet přeživších samců a samic se nelišil, nelze tedy konstatovat sexuálně závislou mortalitu. Stejně tak se nelišila celková doba vývoje mezi pohlavími. Z environmentálních faktorů má na délku vývoje významný vliv teplota, jejíž zvýšení zkracuje délku vývoje jedinců *M. reticulata*. V každém treatmentu se nejrychleji vyvíjeli nymfy druhého instaru a nejpomaleji nymfy pátého instaru.

Vzhledem k tomu, že nebyl nalezen vliv abiotických faktorů na křídelní polymorfismus hladinatky pobřežní, bylo by vhodné v dalších výzkumech zkoumat vliv dědičnosti na vývoj křídel u tohoto druhu.

Klíčová slova: křídelní polymorfismus, *Microvelia reticulata*, *Gerris lacustris*, teplota, fotoperioda, délka vývoje, mortalita

Vedoucí práce: RNDr. Tomáš Ditrich

Tato diplomová práce byla řešena v rámci výzkumného záměru Ekologické, evoluční a experimentálně biologické přístupy ke studiu vzniku a významu biodiverzity MSM6007665801.

Abstract:

Čermáková T. 2010: Effect of selected abiotic factors on wing polymorphism of semiaquatic bug *Microvelia reticulata* Burmeister, 1835. MSc. Thesis, University of South Bohemia, Pedagogical Faculty, České Budějovice. 71 pp.

Wing polymorphism of semiaquatic bugs is affected by environmental factors as temperature, photoperiod, population density or permanency of habitat. The heritability has its own specific part, too. A lot of field studies suggest that crucial effect on wing polymorphism has temperature, but laboratory experiments often do not confirm this hypothesis. The main aim of this thesis was to describe the effect of environmental factors (photoperiod, temperature and permanency of habitat) on wing polymorphism of *Microvelia reticulata*, additionally of *Gerris lacustris*. The partial tasks included description of effect of mentioned abiotic factors on mortality and rate of development.

The individuals of both species were kept at combinations of two levels of temperature, photoperiod and permanency of habitat (overall at eight treatments) from first larval instar to adult.

All adults of *Microvelia reticulata* emerged as apterous, so there was no response of wing polymorphism to tested environmental factors. The main influence of heritability is presumable. Only ten individuals of *G. lacustris* developed into the adult stage, so it was impossible to describe the influence of abiotic factors on wing polymorphism, mortality and length of development in this species. Mortality of individuals of *M. reticulata* was significantly influenced by the type of substrate. Only 3.5% of individuals survived when reared on wet filter paper, while 80.5% on the water surface. Both other factors (temperature, photoperiod) had no effect on total mortality. There was no difference between mortality of males and females, so it is impossible to note sexual dependent mortality. The length of development did not differ between sexes either. Length of development was significantly affected by temperature, as low temperature reduces development of *M. reticulata*. The fastest development showed nymphs of second instar and slowest development nymphs of fifth instar at all treatments. Since the effect of abiotic factors on wing polymorphism was not found in *M. reticulata*, it would be sufficient to study the effect of heritability on development of wings in this species in the future.

Key words: wing polymorphism, *Microvelia reticulata*, *Gerris lacustris*, temperature, photoperiod, length of development, mortality

Supervisor: RNDr. Tomáš Ditrich

This project was supported by the grant of the Czech Ministry of Education, Youth and Sports No. MSM6007665801.

Prohlašuji, že jsem předloženou diplomovou práci vypracovala pod supervizí s využitím konzultací vedoucího diplomové práce samostatně. Veškerá použitá literatura je citována a uvedena v seznamu literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb., v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě, Pedagogickou fakultou elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích 13. 4. 2010

.....

Děkuji RNDr. Tomáši Ditrichovi za odborné vedení mé práce, za zájem, čas a pomoc, kterou mi po celou dobu práce věnoval.

Děkuji Mirce Krovové za ochotu a poskytnutí technického zázemí.

Děkuji celé svojí rodině za podporu a trpělivost při vypracovávání této diplomové práce.

| | |
|--|----|
| 1 Úvod | 8 |
| 2 Literární přehled | 9 |
| 2.1 Křídelní polymorfismus..... | 9 |
| 2.2 Typy křídel u jednotlivých druhů | 12 |
| 2.3 Dědičnost křídelní morfy..... | 14 |
| 2.4 Environmentální faktory..... | 16 |
| 2.5 Observační studie vs. laboratorní experimenty | 17 |
| 2.6 Observační studie | 18 |
| 2.6.1 Stanoviště | 18 |
| 2.6.2 Fotoperioda..... | 23 |
| 2.6.3 Teplota..... | 24 |
| 2.6.4 Populační hustota..... | 25 |
| 2.6.5 Množství potravy | 26 |
| 2.7 Laboratorní experimenty | 27 |
| 2.7.1 Stanoviště | 27 |
| 2.7.2 Fotoperioda..... | 28 |
| 2.7.3 Teplota..... | 30 |
| 2.7.4 Populační hustota..... | 32 |
| 2.7.5 Množství potravy | 34 |
| 2.8 Shrnutí vlivu environmentálních faktorů..... | 35 |
| 3 Materiál a metodika | 38 |
| 3.1 Studované organismy | 38 |
| 3.2 Odchyt jedinců a laboratorní experiment | 40 |
| 3.3 Statistické vyhodnocování..... | 43 |
| 4 Výsledky..... | 44 |
| 4.1 Hladinatka pobřežní..... | 44 |
| 4.1.1 Křídelní polymorfismus..... | 44 |
| 4.1.2 Mortalita | 44 |
| 4.1.2.1 Celková mortalita | 44 |
| 4.1.2.2 Mortalita jednotlivých larválních instarů v rámci treatmentu | 45 |
| 4.1.2.3 Míra celkové mortality u jednotlivých instarů | 46 |
| 4.1.2.4 Míra mortality u jednotlivých instarů v rámci treatmentu..... | 47 |
| 4.1.3 Pohlaví | 50 |

| | |
|---|----|
| 4.1.3.1 Vliv prostředí na přežívání jedinců různého pohlaví..... | 50 |
| 4.1.4 Doba vývoje..... | 51 |
| 4.1.4.1 Celková doba vývoje jedinců v závislosti na pohlaví | 51 |
| 4.1.4.2 Délka vývoje v závislosti na prostředí..... | 53 |
| 4.1.4.3 Srovnání délky vývoje instaru mezi treatmenty | 55 |
| 4.1.4.4 Srovnání délky trvání instarů v rámci treatmentu | 57 |
| 4.2 Bruslačka obecná | 61 |
| 4.2.1 Křídelní polymorfismus a mortalita | 61 |
| 5 Diskuze a závěry..... | 64 |
| 5.1 Křídelní polymorfismus..... | 64 |
| 5.2 Mortalita | 65 |
| 5.3 Mortalita samců vs. samic | 66 |
| 5.4 Délka vývoje..... | 66 |
| 5.5 Závěr..... | 67 |
| 6 Seznam literatury..... | 69 |
| 7 Přílohy | |

1 Úvod

Hlavním cílem této diplomové práce bylo zjistit vliv vybraných environmentálních faktorů na vývoj křídel u druhu hladinatka pobřežní (*Microvelia reticulata* Burmeister, 1835) (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae). Pro nejistotu úspěšnosti odchovu byla jako doplňkový organismus vybrána bruslačka obecná (*Gerris lacustris* Linnaeus, 1758) (Heteroptera: Gerromorpha: Gerridae). Vybranými abiotickými faktory byly teplota, fotoperioda a stálost stanoviště. Druhy rodu *Gerris* bývají častými náměty podobných studií, ale druhy rodu *Microvelia* jsou zkoumány minimálně, proto byla hladinatka pobřežní pro tento výzkum vybrána. Vliv environmentálních faktorů na frekvenci křídelních morf ještě nebyl u hladinatky pobřežní zkoumán, proto by se tato práce mohla stát výchozí studií pro další experimenty. V průběhu výzkumu se ukázalo jako vhodné zhodnotit také vliv zmíněných abiotických faktorů na délku vývoje a mortalitu obou druhů.

Diplomová práce by měla zodpovědět tyto otázky:

1. Mají vybrané environmentální faktory vliv na vývoj křídel u druhu *Microvelia reticulata* a *Gerris lacustris*?
2. Mají u zmíněných druhů tytéž environmentální faktory vliv na délku larválního vývoje?
3. Je mortalita jedinců (celková; během vývoje) ovlivněna sledovanými abiotickými faktory?
4. Liší se mortalita samců a samic?

2 Literární přehled

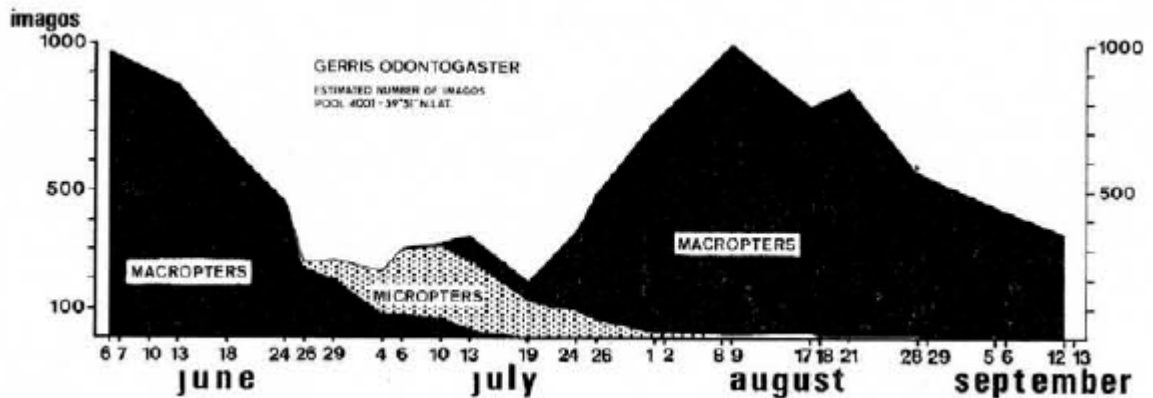
2.1 Křídelní polymorfismus

Křídelní polymorfismus, jinak označován jako pterygopolymorfismus, lze charakterizovat jako variabilitu vývoje křídel v rámci jednoho druhu. Vyskytuje se u mnoha druhů hmyzu včetně semiakvatických ploštic (Heteroptera: Gerromorpha). V rámci křídelního polymorfismu se rozlišují jedinci s křídly plně vyvinutými, různou měrou redukovanými nebo zcela nevyvinutými.

Jedinci s plně vyvinutými křídly jsou označováni jako dlouhokřídlí, popř. makropterní (LW - long-winged nebo MA - macropterous). Ti, kteří nemají vyvinutá křídla se nazývají bezkřídlí neboli apterní (WL - wingless, popř. AP - apterous). Jako brachypterní (BR - brachypterous) a mikropterní (MI - micropterous) jsou označováni jedinci s křídly redukovanými. Často se brachypterní a mikropterní jedinci označují zkratkou SW (short-winged).

Zatímco dlouhokřídlost a bezkřídlost je dobře definována přítomností zcela vyvinutých předních i zadních křídel, respektive jejich absolutní absencí, krátkokřídlost lze klasifikovat mnoha způsoby podle relativní délky křídel. Například Guthrie (1959) uvádí délku redukovaných křídel takto: brachypterní jedinci - délka křídel je 1/2 až 2/3 plně vyvinutých křídel, mikropterní jedinci - délka křídel je 1/4 až 1/3 délky plně vyvinutých křídel. V této studii však bude užita klasifikace dle Andersena (1982), který rozeznává 1) LW morfu - přední křídla dosahují téměř ke konci abdomenu a zadní křídla jsou skoro stejně dlouhá jako přední křídla; 2) SW morfu - křídla redukovaná, ale stále patrná; 3) WL morfu - křídla rudimentární, sotva viditelná. Makropterní jedinci jsou díky své délce křídel schopni letu, zatímco brachypterní, mikropterní a apterní jedinci létat nemohou. Pro ekologické studie se proto často rozlišují jen jedinci schopní letu (dlouhokřídlí) a nelétaví (krátkokřídlí a bezkřídlí).

Největší výhodou makropterních je tedy schopnost letu. Díky tomu mohou osidlovat nová stanoviště a odlétat ze stanoviště, které přestává být vyhovující. Také mohou migrovat v průběhu roku ze stanoviště, kde probíhá kladení vajíček na stanoviště, kde jsou jedinci v diapauze (Fairbairn, 1988). Toto je charakteristické pro sezónní dimorfismus, který je typický např. pro druhy *Gerris thoracicus*, *Gerris odontogaster* nebo *Aquarius paludum*. Jejich prezimující (diapauzující) generace je převážně dlouhokřídla, kdežto letní generace, která se rozmnožuje bez předchozí diapauzy je, dimorfní nebo krátkokřídla (Obr. 1).



Obr. 1. Změna frekvence křídelních morf v průběhu léta v roce 1970 v populaci druhu *G. odontogaster*. Převzato z Vepsäläinen (1971).

Schopnost letu je výhodou hlavně pro druhy obývající nestálá nebo dočasná heterogenní stanoviště (Vepsäläinen, 1978). Zároveň umožňuje únik před predátory a parazity (Spence, 1989) a také nedochází ke zvýšení hustoty jedinců, protože potomstvo se může přemístit na jiné stanoviště (Kaitala et al., 1989).

Naopak redukce křídel je obecně spojena s životním stylem, který vede k rychlému dozrání vajíček a vysoké produktivitě jedinců. Energie, dostupná během larválního vývoje, totiž může být investována do rychlejšího vývoje a maturace pohlavních orgánů na úkor vývoje křídel a křídelní svaloviny. Krátkokřídlí jedinci se proto ve srovnání s dlouhokřídlými rychleji vyvíjejí a mají zkrácené období před kladením vajíček. Krátkokřídlé samice bývají také plodnější než dlouhokřídlé, protože udržování mohutné křídelní svaloviny vyžaduje velké množství energie. Ušetřená energie je zase krátkokřídlými samicemi alokována do reprodukčních orgánů.

Dlouhokřídlé samice některých druhů mohou po „letovém období“ histolyzovat létací svaly, makropterní jedince tak můžeme dělit na flyers (nehistolyzující svaly) s plně funkčními létacími svaly a non-flyers (histolyzující) s nefunkčními létacími svaly (= redukovanou hrudní svalovinou). Samice mají po histolýze nepřímých létacích svalů v tělní dutině více místa pro vajíčka (Andersen, 1982; Guthrie, 1959; Roff, 1986; Vepsäläinen, 1978). Například Kaitala (1988) zjistila, že samice *G. thoracicus* s histolyzovanými křídelními svaly nakladly až dvojnásobný počet vajíček ve srovnání s těmi, které si létací svalovinu zachovaly. Velmi dobře je popsána životní strategie u finských populací tohoto druhu. Tato bruslařka obývá ve Finsku dva typy stanoviště - brakické mořské zátoky (trvalé stanoviště) a nádržky ve skalách (mohou v teplých sezónách vysychat). Přezimující dospělci mohou osidlovat obě tato stanoviště. Buď volí cestu maximální reprodukce (histolyzují létací svaly a nakladou

maximum vajíček a jedné lokality) nebo maximální disperze (kladou méně vajíček na více lokalitách, udržují schopnost letu po celý život). Ve stálejších mořských zátokách samice spíše volí strategii maximální reprodukce, kdežto v nestálých skalních nádržkách zachovávají křídla ve větší míře. Samci histolyzují své křídelní svaly významně méně často než samice. Křídelní polymorfismus se tedy dá považovat za jakousi rovnováhu mezi vysokou produktivitou v mezích stanoviště a mezi vyhnutí se a/nebo toleranci nevhodného nebo zhoršeného stanoviště (Fairbairn, 1988).

2.2 Typy křídel u jednotlivých druhů

Mezi různými druhy existuje značná variabilita s ohledem na délku křídel. Podle pozorování v jižním Finsku a Maďarsku se Vepsäläinen (1978) pokusil rozdělit některé bruslařky (Gerridae) následovně:

- 1) LW monomorfní druhy - sem byl zařazen druh *Limnporus rufoscutellatus*, který je dlouhokřídlý jak v přezimující generaci, tak v letní generaci a to ve Finsku i v Maďarsku.
- 2) Sezónně dimorfní druhy (vývoj křídel ovlivňují především environmentální podmínky) - *G. thoracicus*, *G. odontogaster*, *Gerris argentatus* a *A. paludum*. Jejich přezimující generace je dlouhokřídlá, zatímco letní generace je krátkokřídlá (nejčastěji ve Finsku) nebo dimorfní (např. Maďarsko).
- 3) Trvale dimorfní druhy (hlavní vliv zde má dědičnost a možná také environmentální faktory) - u těchto druhů *Gerris lacustris*, *Gerris lateralis* a *Gerris asper* není dimorfismus omezen jen na letní generaci, ale vyskytuje se v průběhu celého roku.
- 4) SW monomorfní druhy - např. *Aquarius najas* nebo *Gerris sphagnetorum* jsou obvykle krátkokřídlé v přezimující generaci. V Polsku je však *A. najas* také dimorfní a makropterní morfa je známá i u *G. sphagnetorum*.

Podle tohoto rozdělení můžeme zkusit zařadit i další druhy. Druh *Limnporus canaliculatus* nebo druh *Aquarius remigis* by se mohly zařadit do třetí skupiny (Fairbairn, 1988). Spence (1989) zařadil druh *Limnporus dissortis* do první skupiny, avšak byly nalezeny i druhy submakropterní (křídla dosahují k přednímu konci sedmého článku terga) (Calabrese, 1979). Další druhy, *Gerris buenoi*, *Gerris comatus* a *Gerris alacris* mohou být řazeny do druhé skupiny (Calabrese, 1979). Obtížné je zařadit např. druh *Gerris pingreensis*. Dimorfismus tohoto druhu má základ v dědičnosti, ale podle různých způsobů křížení se zdá, že frekvence křídelních morf je silně ovlivněna zatím nezjištěnými environmentálními faktory (Spence, 1989). Spence (2000) tedy křídelní polymorfismus *G. pingreensis* popisuje jako sezónně dimorfní. Guthrie (1959) rozděluje evropské druhy nadčeledi Gerroidea do dvou skupin. První skupinu tvoří vysoce polymorfní druhy, kam řadí *G. lacustris*, *G. asper*, *G. odontogaster* a *G. argentatus*. Ostatní druhy této nadčeledi jsou podle něj mírně polymorfní. Calabrese (1979) zkoumal křídelní morfy v Severní Americe i u dalších druhů rodu *Gerris* a *Aquarius*. *Gerris argenticollis*, *Gerris insperatus*, *Gerris marginatus* a *Aquarius conformis* jsou podle jeho výzkumů čistě makropterní druhy.

Andersen (1993) popisuje *Gerris gibbifer* jako druh s dimorfní nebo čistě makropterní přezimující generací. Typ morfy letní generace není znám, pravděpodobně jde o druh univoltinní (Brinkhurst, 1959; Vepsäläinen, 1974b).

Druhy rodu *Microvelia* (např. *Microvelia douglasi*, *Microvelia horvathi* a *Microvelia kyushuensis*) jsou dimorfní - apterní a makropterní (Muraji & Nakasuji, 1988).

Microvelia reticulata se vyskytuje jako ostatní druhy rodu *Microvelia* v apterní a makropterní formě. Až 60% makropterních jedinců v populaci zaznamenali v Japonsku Numazawa & Kobayashi (1985), naopak malý podíl makropterních jedinců dokumentuje Wróblewski (1980). Makropterní jedinci jsou poměrně vzácní i v populacích ve střední Evropě (Wróblewski, 1980). Hladinatka *Velia caprai*, u které jsou známé apterní i makropterní formy, je převážně monomorfní - makropterní forma je ve střední Evropě vzácná (Ditrich et al., 2008). Například ve Švédsku však byla nalezena lokalita, kde poměr dlouhokřídлых jedinců dosahoval až 16% (Bronmark et al., 1985).

2.3 Dědičnost křídelní morfy

Délka křídel je obecně určena geneticky i na základě environmentálních faktorů (Spence & Andersen, 1994). Podle Vepsäläinen (1978) jsou všechny druhy rodu *Gerris* schopny produkce jak krátkokřídle, tak dlouhokřídle morfy a jejich vznik je tedy ovlivněn geneticky nebo environmentálními faktory.

Andersen (1973) předpokládá, že u semiakvatických ploštic je genetický křídelní polymorfismus původním znakem a že sezónní polymorfismus se vyvinul relativně nedávno.

U některých druhů je délka křídel prokazatelně dědičná (Spence, 1989; Vepsäläinen, 1978; Zera et al., 1983). Např. Spence (1989) uvádí, že křídelní morfy u druhu *G. pingreensis* jsou určeny geneticky, ale ne pouze na základě jednoduché Mendelovské dědičnosti.

Vliv čistě genetický na určení křídel se podle Calabrese (1979) uplatňuje u druhu *A. remigis*. Naopak Fairbairn (1988) říká, že primární vliv na morfologii křídel u druhu *A. remigis* má prostředí. I při křížení apterního samce s apterní a makropterní samicí nebyl rozdíl v podílu makropterního potomstva. Tyto výsledky naznačují, že vliv dědičnosti je zde při nejlepším nízký. Pokud je tedy vliv prostředí silný a vliv dědičnosti nízký, změny fenotypu díky lokálním podmínkám mohou být zdrojem významných variací i za nepřítomnosti genetických změn. Stejná křížení však vykazovala signifikantní rozdíly v zastoupení křídelních morfů potomků jak u druhu *L. canaliculatus*, tak u druhu *G. lacustris*, kde byly prováděny rozsáhlejší experimenty a vliv dědičnosti byl prokázán (Vepsäläinen, 1974a; Zera et al., 1983). Přítomnost mikropterních i makropterních jedinců ve všech generacích v různých částech roku druhu *L. canaliculatus* signalizuje velmi silný genetický vliv (Calabrese, 1979). Podobně Zera et al. (1983) analýzou u téhož druhu našli silný vliv dědičnosti, ale výsledky byly v rozporu s určením dědičnosti dvěma alelami jednoho lokusu.

Laboratorní pokusy s křížením různých morfů u druhu *G. lacustris* také odpovídaly předpokládaným rozdílům mezi krátkokřídlejšími a dlouhokřídlejšími morfami (Vepsäläinen, 1974a). Křížením dvou brachypterních jedinců vznikalo více brachypterního potomstva než při křížení brachypterního a makropterního jedince. Rovněž toto křížení poskytovalo méně makropterních jedinců než křížení dvou makropterních jedinců. Podle těchto výsledků je tedy vliv dědičnosti silný, avšak jiné pokusy s druhem *G. lacustris* a *G. asper* naopak demonstrují silný vliv environmentálních faktorů (Guthrie, 1959). Stejně tak Brinkhurst (1959) ve své práci uvádí, že polymorfismus je určen environmentálními změnami u většiny druhů, s malým stupněm genové segregace u druhů *G. lacustris* a *G. lateralis*. Vliv dědičnosti i

environmentálních faktorů na vývoj křídel u druhu *A. najas* dokumentují ve své práci také Ahlroth et al. (1999). Andersen (1982) u druhu *Mesovelia mulsanti* neodhalil žádný genetický mechanismus, protože většina křížení dávala vysoký podíl bezkřídlých jedinců.

Jak je vidět z předchozích údajů, je velmi těžké jednoznačně určit vliv dědičnosti nebo environmentálních faktorů na typ křídlní morfy. Existují rozdíly ve výsledcích nejen mezi druhy, ale i v rámci jednoho druhu. Nejpravděpodobnější se zdá působení dědičnosti s menší či větší mírou modifikace environmentálními faktory u jednotlivých druhů.

2.4 Environmentální faktory

Dostupná data naznačují, že neoptimálnější je obecný model polygenní dědičnosti s environmentálními faktory v závislosti na stanovišti a klimatu (Spence & Andersen, 1994). Environmentální faktory pozměňují vývoj křídel u většiny dimorfních druhů (Andersen, 1982; Fairbairn, 1988; Kaitala & Dingle, 1992; Muraji et al., 1989; Muraji & Nakasuji, 1988; Spence, 1989; Vepsäläinen, 1978; Zera & Tiebel, 1991). Přičemž největší vliv mají teplota, fotoperioda, populační hustota, množství potravy a stálost stanoviště (Guthrie, 1959; Harada & Spence, 2000; Harada et al., 1997; Harrison, 1980; Inoue & Harada, 1997; Jarvinen & Vepsäläinen, 1976). Ahlroth et al. (1999) studovali vliv zeměpisné šířky na vývoj křídel u druhu *A. najas* a bylo zjištěno, že podíl okřídlených jedinců se snižuje směrem k severu. Roff (1986) poukazuje na to, že nárůst ve frekvenci apterní morfy v populaci může být výsledkem zvýšené životaschopnosti této morfy nebo díky emigraci makropterních jedinců. Ahlroth et al. (1999) navrhuje tři možná vysvětlení. Okřídlení jedinci mohou mít sníženou chladovou odolnost, což by vysvětlovalo jejich nízký počet v severních podmínkách. Nebo se mohou morfy lišit svou délkou vývoje. Pokud okřídlení jedinci potřebují více času pro svůj vývoj, mohou pro ně být podmínky severu nepříznivé (Vepsäläinen, 1974b). Třetí možností je, že dochází k alokaci energie buď do vývoje křídel nebo do rozmnožování (Roff, 1990). Experimenty naznačují vliv fenotypových i genetických komponentů na vývoj křídel (Ahlroth et al., 1999). K podobným výsledkům došli Vepsäläinen & Krajewski (1974), kteří pozorovali snižující se frekvenci krátkokřídlných jedinců směrem od severu k jihu u druhu *G. lacustris*. Na jihu Finska je podíl SW morf obdobný jako v Polsku v přezimující generaci. Polymorfní druhy jsou obecně častější na horách, ve východní Evropě a v horších klimatických podmínkách (Brinkhurst, 1959). Vývoj křídel tedy může záviset na zeměpisné šířce či nadmořské výšce, ale tyto tendence samozřejmě souvisí spíše se změnou průměrných teplot a fotoperiody.

2.5 Observační studie vs. laboratorní experimenty

Přírodní populace semiakvatických ploštic obývají stanoviště, která jsou souborem abiotických podmínek. Pravděpodobně nejdůležitějšími podmínkami s ohledem na typy křídel jsou teplota, stálost prostředí, fotoperioda, populační hustota i množství potravy. Poznatky ohledně křídelního polymorfismu jsou založeny jak na výsledcích z observačních studií přírodních populací, tak z manipulativních laboratorních experimentů. Pozorování přírodních populací bývají základem pro tvorbu nových hypotéz. Není možné v nich však odlišit přesný vliv jednotlivých faktorů, jsou proto východiskem pro laboratorní experimenty. Laboratorní pokusy, kde se manipuluje s jednotlivými faktory a je tak možné stanovit jejich vliv, však hypotézy plynoucí z observačních studií ne vždy potvrzují.

Je proto nutné oddělovat poznatky získané pozorováním od poznatků získaných v laboratořích. V následujícím přehledu budou v první části zmíněna terénní pozorování podle pravděpodobného hlavního vlivu na vývoj křídel. Druhá část bude věnována laboratorním experimentům opět podle předpokládaného vlivu na vývoj křídel.

2.6 Observační studie

2.6.1 Stanoviště

Semiakvatické ploštice s dispozicemi k letu, obývající relativně stálé prostředí, mají snahu hledat jiné stanoviště. Tato snaha je patrná často i v případě, že nové stanoviště by bylo méně vhodné než předchozí. V tomto případě proto jedinci, kteří mají redukovanou schopnost letu nebo redukované fyziologické dispozice k letu, jsou přírodní selekcí favorizováni. Na druhou stranu existují stanoviště, kde jsou jeho obyvatelé neustále ohroženi případným vyschnutím. V tomto případě je výhodné, když alespoň část populace je schopna letu (Brinkhurst, 1959; Brown, 1951). Obecně proto předvídáme vyšší podíl makropterních jedinců u druhů, které obývají dočasná stanoviště. Naopak druhy, které žijí na trvalých stanovištích, mají tendenci migrační schopnosti ztrácet (Spence, 1989).

Podobně i Vepsäläinen (1973) předpokládá, že stálost stanoviště a frekvence výskytu křídelních morf spolu těsně souvisí. Rozdělil finské druhy rodu *Gerris* podle délky křídel a prostředí:

1) Stanoviště, kde je vysoké potenciaální nebezpečí vyschnutí.

Populace univoltinní (makropterní) nebo bivoltinní (dimorfní). Dimorfní je jen první generace, která žije za nestálých podmínek a tento dimorfismus není geneticky určen (Vepsäläinen, 1971). Do této skupiny zařadil druhy: *G. odontogaster*, *G. argentatus*, *G. thoracicus*, *A. paludum* a *L. rufoscutellatus*.

Stupeň migrace je v tomto případě vysoký a oblast stanoviště poměrně široká.

2) Stanoviště, kde je riziko vyschnutí v průběhu několika let zanedbatelné.

Populace jsou obvykle univoltinní a polymorfní. Takový habitat obývají druhy jako *G. lacustris* nebo *G. lateralis*. Polymorfismus je v tomto případě geneticky určen. Určitá část populace zůstává v průběhu roku (i přes zimu) na lokalitě, kde vznikla. Proto se dá očekávat vztah mezi frekvencí krátkokřídých jedinců a stálostí stanoviště. Populace *G. lacustris* na dočasných stanovištích vykazují nižší frekvenci výskytu krátkokřídých jedinců než populace na stanovištích trvalých.

3) Stanoviště, které je trvalé, ale omezené a izolované.

Populace jsou téměř úplně apterní - např. *A. najas*. Stupeň migrace je malý, ale několik dlouhokřídých jedinců stačí, aby zajistili tok genů mezi populacemi, které jsou od sebe často velmi vzdálené.

Dlouhokřídlení jedinci jsou zjevně zvýhodněni na dočasných stanovištích a relativní zastoupení této morfy se zvyšuje se zvyšující se nestabilitou stanoviště (Calabrese, 1979; Spence & Scudder, 1980; Vepsäläinen, 1978).

Dočasná nestálost stanovišť u druhů rodu *Gerris* se zvyšuje směrem k jihu a tento gradient se projevuje ve zvýšeném množství variací sezónních křídelních morf.

Souvislost teploty a stability stanoviště dokazují závěry Vepsäläinena (1974b). Pokud je pravděpodobnost vysokých teplot redukována, snižuje se pravděpodobnost vysychání stanoviště, roste jeho stálost a izolace směrem k severu a krátkokřídle morfy druhu *G. lacustris* jsou favorizovány.

Výhodami krátkokřídlelých jedinců na stálejších stanovištích jsou např. vyšší plodnost, produkce vajíček za kratší dobu než u dlouhokřídlelých (Spence, 1989) a také vývoj krátkokřídlelých jedinců je kratší (Muraji & Nakasuji, 1988). Roff (1986) předpokládá, že vývoj krátkokřídlelých jedinců je kratší z toho důvodu, že oproti makropterním jedincům nedodávají energii do vývoje křídelních svalů a jejich pohybu.

Na dočasných stanovištích volí druhy rodu *Gerris* dvě alternativní strategie. První možnost je vývoj monomorfních dlouhokřídlelých jedinců a druhá možnost je sezónní dimorfismus (Vepsäläinen, 1974b).

Na dlouhodobě poměrně stálém stanovišti se zdá být nejvýhodnější monomorfní krátkokřídlost. Tuto strategii používá např. *A. najas* nebo druhy rodu *Velia*, kteří jsou obyvateli permanentních toků (Vepsäläinen, 1974b). I u druhů dimorfních, s genetickým podkladem pro vývoj křídel, je v místních, izolovaných populacích tendence k monomorfní krátkokřídlosti. Byly pozorovány populace *G. lacustris*, kde dvě po sobě jdoucí generace byly kompletně brachypterní. Jejich stanoviště bylo velmi izolované (Vepsäläinen, 1974b).

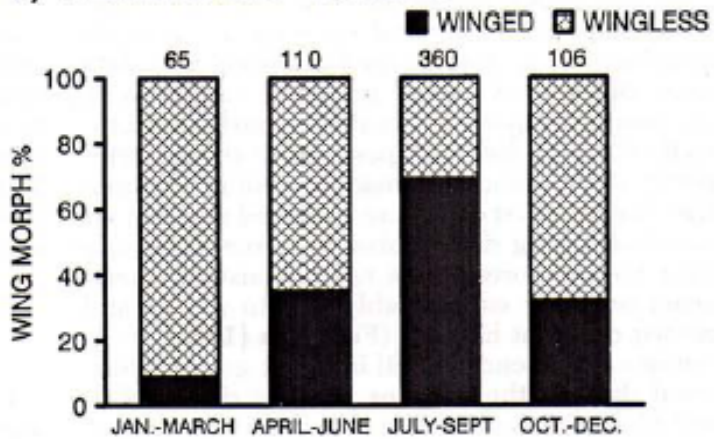
Calabrese (1979) studoval vztah mezi křídelními morfami a tekoucími/stojatými stanovišti deseti nearktických druhů. Podle sběrů v oblasti Connecticutu a sbírek v museu rozděluje druhy v rámci křídelního polymorfismu a stanoviště následovně:

- 1) *G. buenoi* - polymorfní druh - stojaté vody
- 2) *L. canaliculatus* - polymorfní druh - stojaté vody
- 3) *G. alacris* - dimorfní druh - blízký vztah ke stojatým vodám
- 4) *G. comatus* - dimorfní druh - stojaté vody
- 5) *A. remigis* - dimorfní druh - jediný druh spojen téměř výhradně s tekoucími vodami
- 6) *G. marginatus*, *G. argenticollis*, *G. insperatus*, *L. dissortis* a *A. conformis* - čistě makropterní druhy. Pouze *G. marginatus* je spojena se stojatými vodami, ostatní čtyři druhy se vyskytují v obou typech vod.

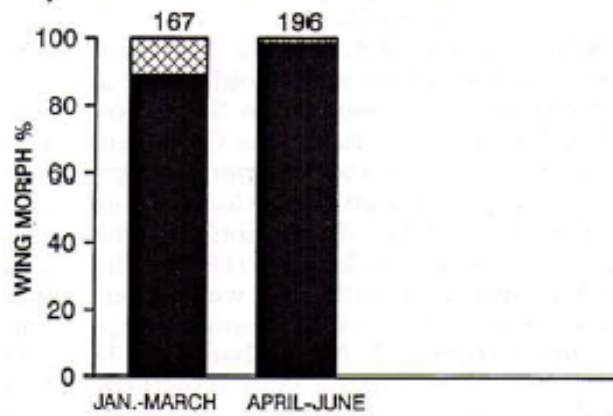
Druh *A. remigis* je řazen mezi dimorfní druhy, avšak Calabrese (1979) dokumentuje téměř 99,5% apterních jedinců. Jeho spojení s tekoucími vodami řek a absencí křídel je možné vysvětlit tím, že řeky zajišťují určitou stabilitu. Populace, kde bylo nalezeno více makropterních jedinců se vyskytovali na jiných stanovištích, jako jsou rybníky a jezera. Žádný podobný vztah nebyl nalezen u druhu *A. najas*, který je také především apterní (Brinkhurst, 1959).

Frekvence křídelních morf dimorfní populace druhu *A. remigis* byly také studovány ve vztahu ke stálému/dočasnému stanovišti v Kalifornii (Kaitala & Dingle, 1992). Byla stanovena tři základní stanoviště: A) stálý tok B) dočasný tok a C) stálé jezírko na dočasném toku (Obr. 2). Nejvíce se frekvence morf měnila na stanovišti A, kde byla na jaře většina jedinců apterní a postupně přibývali okřídlení v průběhu sezóny. Nejvíce jich bylo v červnu až září, tedy v době, kdy stanoviště B je vyschlé a okřídlení jedinci tohoto stanoviště migrují na jiná místa. Na stanovišti B jsou téměř pouze makropterní jedinci, kteří jsou schopni přemístění. Stanoviště C je opakem stanoviště A. Na jaře jsou zde jak okřídlení tak apterní jedinci, ale v suchém období jsou zde téměř výhradně apterní jedinci, což naznačuje, že okřídlení jedinci se přemístili jinam. Podíl makropterních jedinců stoupá s příchodem deště, z čehož se dá odvodit, že tyto jedinci mohou kolonizovat i stanoviště osídlené apterními jedinci.

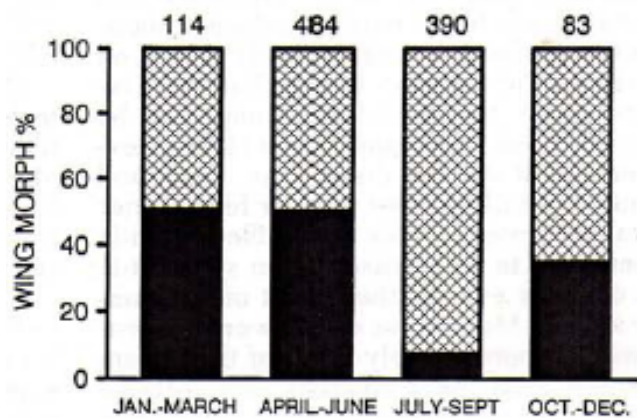
a) PERMANENT STREAM



b) TEMPORARY STREAM



c) PERMANENT POOL



Obr. 2. Frekvence křídelních morf v roce 1988 v oblastech Kalifornie druhu *A. remigis*.

Převzato z Kaitala & Dingle (1992).

Na jednotlivých stanovištích se mohou typy populací měnit. Dlouhokřídlí jedinci mohou odletět na jiné stanoviště, ale není přesně známo, jak krátkokřídlí jedinci kolonizují nová stanoviště za předpokladu genetického vlivu na křídelní morfu. Jedna z možností je kopulace dlouhokřídлых samic (recesivní homozygot) s krátkokřídlymi samci (nosiči dominantní alely pro krátkokřídlost) před odletem na jiné stanoviště. Další možností je tzv. „čekání na mutaci“. Avšak i kdyby genetická změna z dlouhokřídleho jedince na krátkokřídleho byla kontrolována supergenem, stále by byla méně pravděpodobná než kopulace před odletem (Vepsäläinen, 1978). Po nějaké přírodní katastrofě mohou po určitou dobu prázdná stanoviště disponovat dostatkem potravy a dlouhokřídlí jedinci mají šanci toto stanoviště osídlit. Pokud se podmínky na tomto stanovišti stabilizují, bude se kolonizace zvyšovat a postupně se bude snižovat výhoda dlouhokřídlych jedinců. Relativně izolovaná místa budou potom nejvýhodnější pro monomorfní krátkokřídle jedinci. Tímto způsobem mohlo dojít k vývoji krátkokřídlych populací z dlouhokřídlych přes dimorfní fázi (Vepsäläinen, 1978).

2.6.2 Fotoperioda

Existuje hypotéza, podle které je délka křídel řízena změnou fotoperiody a zároveň více či méně ovlivňována teplotou. Vepsäläinen (1974a) ve své práci vytvořil závěry ohledně vlivu fotoperiody a teploty s ohledem na místo výskytu. V severních oblastech, kde je reprodukční sezóna poměrně krátká, je podle něj fotoperioda jediný environmentální faktor potřebný k vysvětlení vzniku křídelních morf. V jižních oblastech, kde dočasná nejistota stoupá s postupem reprodukční sezóny, hraje důležitou roli teplota, která je méně předvídatelným faktorem než fotoperioda.

Je důležitá jak absolutní délka dne, tak také jeho zkracování nebo prodlužování (Vepsäläinen, 1971, 1974a). V přírodních populacích se makropterní jedinci objevovali nejčastěji na začátku léta. Tyto výsledky naznačují, že sezónní faktory jako fotoperioda a teplota mají vliv na typ morfy v přírodě (Muraji et al., 1989).

Hypotéza nepředpokládá genetické rozdíly mezi morfami sezónně dimorfních druhů. Předpokládá, že fotoperioda je primární činitel vedoucí k vyššímu podílu krátkokřídlých (prodlužující se den) nebo dlouhokřídlých jedinců (zkracující se den) (Vepsäläinen, 1974b). Když se krátce po letním slunovratu začaly dny zkracovat, jedinci, kteří dosáhli alespoň částečně čtvrtého instaru do této doby (tedy za dlouhých, prodlužujících se dní), se stávali mikropterní. Naopak ti, kteří se do čtvrtého instaru dostali až po slunovratu (tedy za dlouhého, zkracujícího se dne), se stávali makropterní. Tyto výsledky pro druh *G. odontogaster* získal svým pozorováním Vepsäläinen (1971).

Naopak Spence (1989) při pokusech v přírodě vyzoroval, že většina dlouhokřídlých jedinců druhu *G. pingreensis* se vyvinula z nymf, vystavených na začátku sezóny prodlužujícímu se dni, zatímco nymfy za zkracující se fotoperiody a vyšších teplot dávaly vznik pouze krátkokřídlým jedincům na konci sezóny. Při stejných pokusech s druhem *G. buenoi* vznikali pouze krátkokřídlí jedinci z nymf, které dosáhly dospělosti před slunovratem, tedy za prodlužujícího se dne, ačkoliv jak dlouhokřídlí tak krátkokřídlí dospělci se objevily za konstantního dlouhého dne.

2.6.3 Teplota

Také teplota se zdá být velmi důležitým faktorem pro vývoj křídelních morf. Obecně vyšší teploty způsobují v průběhu léta nárůst LW jedinců, kteří se ihned rozmnožují. Nižší teploty na podzim iniciují vznik SW jedinců, kteří se nerozmnožují, ale vstupují do diapauzy. Tento obecný princip potvrzují Spence & Andersen (1994) tvrzením, že vyšší teploty urychlují larvální vývoj a zvyšují podíl makropterních dospělců u řady semiakvatických ploštic. Vysoké frekvence dlouhokřídých jedinců jsou spojeny s teplými habitaty (Fairbairn, 1988), i teplotou sezónou (Andersen, 1982; Hauser, 1982b).

Následující terénní výzkumy většinou potvrzují tento obecný princip. Vysoké teploty a další neznámé faktory jsou zjevně nezbytné pro vyšší podíl (11-45%) nymf s křídelními pochvami u druhu *Mesovelia mulsanti* (Galbreath, 1975). Výzkumy na stanovištích s různými teplotami prováděli v Německu Pfenning & Poethke (2006) u druhu *G. lacustris*. Teplota na lesních zastíněných rybnících byla o okolo 2,6°C nižší než teplota na rybnících v otevřených prostorech. Na většině teplejších rybníků vykazovala *G. lacustris* bivoltinní životní cyklus s vysokým podílem okřídlených jedinců v generaci s diapausou. Naopak velký vzestup krátkokřídle morfy byl v letní generaci. Proti tomu skoro všechny populace lesních rybníků byli univoltinní a pouze velmi málo populací produkovalo druhou generaci. Dlouhokřídli jedinci na těchto stanovištích dominují celou sezónu. Současně s teplotou má vliv také fotoperioda. První generace *G. lacustris* se na teplejších rybnících vyvíjela za prodlužujícího se dne a jevila tendenci ke krátkokřídlosti, kdežto vývoj na lesních rybnících za zkracující se fotoperiody směřoval k makropterním jedincům.

Existují i další závěry ohledně vlivu teploty na vývoj křídel u druhu *G. lacustris*. Délka křídel je určena teplotou a zvláště vysoká teplota indukuje vývoj dlouhokřídých jedinců místo krátkokřídých uprostřed léta (Vepsäläinen & Krajewski, 1974). Efekt teploty závisí také na délce dne a genotypu jedince. Gen pro krátkokřídlost je dominantní a předpokládá se, že změna fotoperiody a teploty má největší vliv u recesivních homozygotů.

2.6.4 Populační hustota

Vysychání stanoviště v průběhu larválního vývoje způsobuje zvyšující se hustotu jedinců. Díky tomu, že se prostor zmenšuje a tím pádem počet jedinců na jednotku plochy zvětšuje, dochází k větším konkurenčním bojům o získání potravy. Obecně je proto výhodné rychle vyrůst a/nebo mít křídla a tím pádem možnost opustit stávající stanoviště a najít jiné s dostatkem potravy. Následkem zvyšující se hustoty jedinců je proto postembryonální vývoj urychlen a vzniklí dospělci by měli vykazovat vyšší frekvenci makropterních morf (Harada, 1996; Harada & Spence, 2000; Harada et al., 1997). Tento teoretický předpoklad však nebyl potvrzen u všech studovaných druhů a Jarvinen & Vepsäläinen (1976) se domnívají, že vliv samotné hustoty populace na určení křídel je málo pravděpodobný během jakéhokoliv stadia vývoje.

Je možné, že nízké hustoty i s dostatkem potravy jsou signálem nízké kvality stanoviště a je třeba hledat jiné, proto je naopak produkce dlouhokřídlých jedinců v malých hustotách vyšší. Obdobně se předpokládalo, že velká hustota bude podporovat vývoj makropterních jedinců u druhu *G. lacustris*, avšak byla pozorována malá závislost frekvence dlouhokřídlé morfy ve vysoké hustotě jedinců (Vepsäläinen, 1973). Vysoké procento makropterních jedinců hladinatky *V. caprai* (16%) bylo zjištěno na lokalitě s vysokou populační hustotou (Bronmark et al., 1985).

2.6.5 Množství potravy

Vznik křídel u dlouhokřídlých jedinců je energeticky náročný. Proto může být množství potravy jednou z možností, jak ovlivnit typ morfy. Pokud by množství potravy bylo primárním faktorem ovlivňujícím typ morfy, platilo by, že čím více potravy má jedinec k dispozici, tím větší je pravděpodobnost vzniku křídel. To by vysvětlovalo silný nárůst počtu krátkokřídlých jedinců na konci sezóny v přírodních populacích, kdy dochází k rychlému úbytku potravy. V přírodě však tato jednoduchá úměra pravděpodobně neplatí. Naopak Jarvinen & Vepsäläinen (1976) uvádí, že množství potravy je pravděpodobně důležitá, ale nikoli primární příčina ovlivňující vývoj křídel u rodu *Gerris*. Délka křídel je určena více než dva týdny předtím než je jedinec schopen letu, proto populační hustota ani množství potravy nejsou dostačující k tomu, aby byly základními determinanty určujícími vývoj křídelní morfy.

2.7 Laboratorní experimenty

2.7.1 Stanoviště

Vliv vysychání stanoviště v různých částech larválního vývoje zkoumali Kishi et al. (2002) u druhu *A. paludum*. Nezjistili žádný vliv na vývoj křídel. Vysychání stanoviště nezpůsobilo významný vzrůst v podílu makropterních jedinců ani u druhu *V. caprai* (Ditrich & Papáček, 2009a). U tohoto druhu však mohlo dojít ke ztrátě schopnosti vyvinout se jako makropterní, i když jsou okolní podmínky i stanoviště nevyhovující. Zdá se, že schopnost letu není pro tento druh důležitá a přemísťuje se jiným způsobem (Ditrich & Papáček, 2009a).

2.7.2 Fotoperioda

Již zmíněnou hypotézu o významném vlivu fotoperiody na vývoj křídel potvrzují mnohé experimenty. Například Vepsäläinen (1971) dělal pokusy s druhem *G. odontogaster* a potvrdil jimi svá pozorování v přírodě. Bylo zjištěno, že nejsou žádné genetické rozdíly mezi křídelními morfami, ale fotoperioda funguje jako přepínač a díky ní vývoj směřuje buď k dlouhokřídlé, nebo krátkokřídlé morfi. Podmínka nutná pro to, aby vznikala krátkokřídlá morfa, je zvyšující se délka dne během prvních čtyř larválních instarů a délka dne musí být více než 18 hodin během čtvrtého instaru. Čtvrtý instar je poslední stupeň, na kterém může být délka křídel určena. Během pátého instaru již nemůže být typ křídel změněn z toho, který byl určen v předchozích stupních. Pokud během prvních čtyř instarů dojde ke zkracování délky dne, bude vyvolána produkce dlouhokřídlých jedinců. Tento mechanismus funguje pouze směrem z krátkokřídlosti na dlouhokřídlost, ne naopak. Není vyloučeno také působení teploty.

U druhů, které jsou citlivé na fotoperiodu, vyvolává dlouhý den během kritických stádií vývoje reprodukci, která je spojena s krátkokřídlostí. Za podmínek krátkého dne se vyvíjí jedinci schopní letu a vstupující do diapauzy (Kopfli et al., 1987).

Tento obecný princip se potvrdil u populací *A. paludum*, kde konstantní dlouhý den zajišťuje vývoj krátkokřídlých jedinců a reprodukci, zatímco konstantní krátký den způsobuje dlouhokřídlost a diapausu (Harada & Numata, 1993). Inoue & Harada (1997) svými pokusy zjistili, že u tohoto druhu je fotosenzitivní třetí a čtvrtý larvální instar. Krátké dny do konce třetího instaru a déle způsobily vývoj pouze dlouhokřídlých jedinců. Dlouhé dny během čtvrtého či pátého instaru indukovaly vznik mnoha krátkokřídlých jedinců.

U druhu *L. canaliculatus* fotoperioda ovlivňuje již druhý instar (Zera & Tiebel, 1991). Vyšší podíl dlouhokřídlých jedinců byl za krátkého, klesající dne (Zera et al., 1983).

Fotosenzitivní stadia pro vznik křídel se tedy mezi populacemi v přírodě dosti liší.

Mnohé experimenty však původní hypotézu nepotvrzují. Při laboratorních pokusech s dimorfním druhem *G. comatus* bylo zjištěno, že fotoperioda sama o sobě nerozhoduje o délce křídel (Calabrese, 1979). Za fotoperiody 12L12D byli produkováni mikropterní jedinci, což se v přírodě očekává za fotoperiody 15L9D. Je zde možnost, že samice dostali stimul díky chladným teplotám v přírodě a produkovaly krátkokřídlé jedince i za konstantní fotoperiody. Podobný mechanismus se uplatňuje u druhu *G. lacustris* (Brinkhurst, 1959). Vepsäläinen

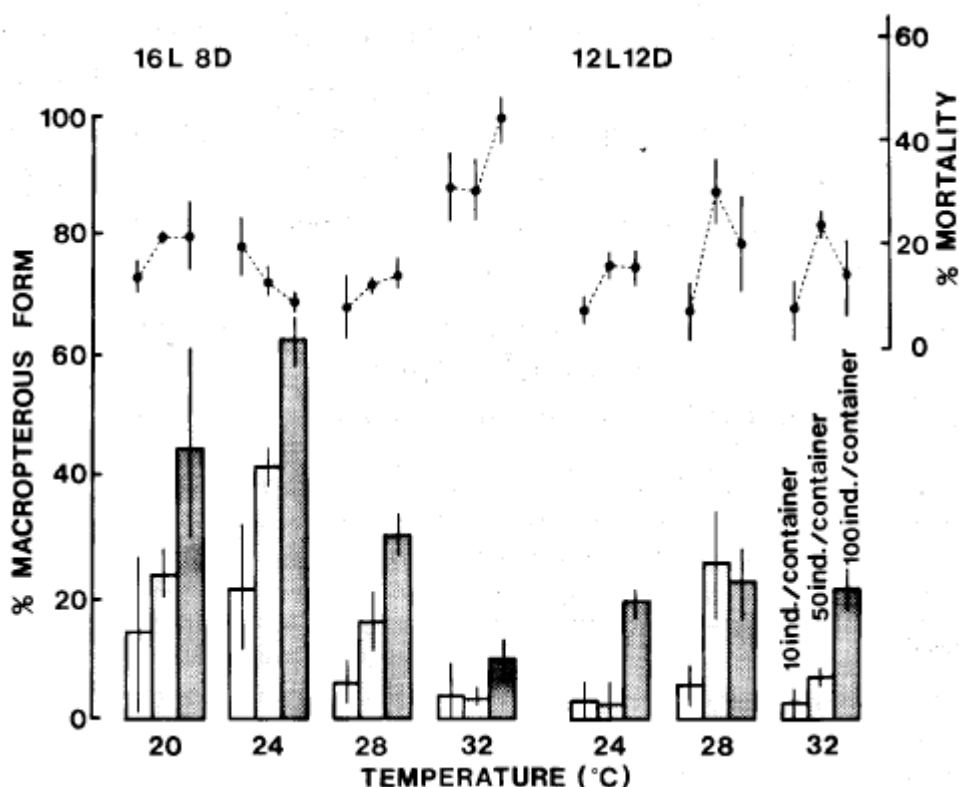
(1974a) při laboratorních pokusech s *G. lacustris* očekával obdobné výsledky jako u druhu *G. odontogaster*. Nejmenší množství brachypterních jedinců však bylo produkováno za dlouhého, prodlužujícího se dne, tedy přesně naopak než bylo očekáváno na základě původní hypotézy. To naznačuje vliv zkracujícího se rytmu fotoperiody, kdy potenciální makropterní jedinci mohou měnit typ vývoje směrem ke krátkokřídlym. Tento výsledek by vysvětloval vysokou frekvenci brachypterních jedinců na konci léta v přírodních populacích (Vepsäläinen, 1974c), která je částečně vysvětlována tím, že v přezimující populaci mají brachypterní jedinci větší životaschopnost než makropterní. U druhu *G. buenoi* Calabrese (1979) zjistil, že v laboratoři se vyvinuli mikropterní jedinci za podmínek, které by v přírodě odpovídaly vzniku makropterních jedinců. Opět připadá v úvahu vysvětlení o stimulu chladných teplot stejně jako u druhu *G. comatus*.

U druhu *A. remigis* měla fotoperioda stejný účinek jako v přírodních populacích. Množství okřídlených jedinců bylo velmi malé a i ti se vyvinuli za dlouhého dne (Blanckenhorn & Fairbairn, 1995). Fairbairn (1988) našla obdobný závěr. Podle její studie dlouhé dny a vyšší teploty iniciovaly vznik podobného množství (12-25%) makropterních jedinců jak v laboratorních podmínkách, tak v přírodě, bez ohledu na fenotyp rodičovských jedinců.

Změny fotoperiody nezpůsobily významný vzrůst v podílu makropterních jedinců u druhu *V. caprai* (Ditrich & Papáček, 2009a) a zdá se, že ani u druhu *M. mulsanti* nemá fotoperioda vliv na vývoj křídel (Andersen, 1982).

2.7.3 Teplota

Harada (1992) zjistil, že vysoké teploty vedou k většímu podílu makropterních jedinců u druhu *A. paludum*. Stejně experimenty však neodhalily vliv teploty u druhů *G. buenoi* a *G. pingreensis* (Spence & Andersen, 1994). Svým způsobem teplota ovlivňuje vývoj křídel i u druhu *M. douglasi* (Muraji et al., 1989). U tohoto druhu bylo zjištěno, že na vývoj makropterních jedinců je má významný vliv hustota, teplota, fotoperioda a množství potravy. Za dlouhého dne (16L8D) byl při všech hustotách nejvyšší podíl makropterních jedinců při teplotě 24°C. Dále sestupně při 20°C, 28°C a nakonec 32°C. Není zde významná interakce mezi efektem teploty a hustoty, což naznačuje, že citlivost na hustotu se nemění s teplotou. Za fotoperiody 12L12D zde byla vzájemná interakce mezi teplotou a fotoperiodou. Podíl makropterních jedinců zde byl vyšší při 32°C a nižší při 24°C než za fotoperiody 16L8D při odpovídajících hustotách (Obr. 3).



Obr. 3. Efekt hustoty, teploty a fotoperiody na podíl makropterních jedinců *M. douglasi*.

Převzato z Muraji et al. (1989).

Vliv teploty byl u druhu *G. lacustris* sledován také v rámci délky vývoje jednotlivých morf. Pfenning et al. (2008) ve svých pokusech zjistili, že potřeba tepelné energie k vývoji od vajíčka po dospělé je cca o 20% nižší u krátkokřídých než u makropterních morf. Zároveň má teplota vliv na počet generací během roku. Při pokusu s dvěma prostředími, kde se teplota lišila o cca 7°C, vznikly dvě generace v teplejším prostředí, letní generace SW a přezimující generace LW. V chladnějším prostředí bylo málo energie na vznik dvou generací, vznikla pouze jedna generace LW jedinců.

Teplota má pravděpodobně pozitivní vliv na vývoj křídel u druhu *Mesovelia mulsanti* (Galbreath, 1975). Při křížení jedinců vznikalo vyšší procento nymf s křídelnými pochvami tam, kde byla průměrná teplota vyšší než 25,6 °C.

Teplota neměla vliv na množství makropterních jedinců u druhu *V. caprai* (Ditrich & Papáček, 2009a).

2.7.4 Populační hustota

Muraji & Nakasuji (1988) studovali vliv hustoty populace na vývoj křídel u druhů *M. horvathi*, *M. douglasi* a *M. kyushuensis*. Makropterní formy druhů *M. horvathi* a *M. douglasi* se objevily při všech zkoumaných hustotách a jejich podíl se zvyšoval se zvyšující se hustotou. U druhu *M. kyushuensis* se makropterní formy objevovaly až při vyšších hustotách a jejich podíl byl významně nižší než u předchozích dvou druhů. Rozdíl mezi těmito druhy se zdá být spojen se stabilitou stanoviště. První dva druhy se vyskytují na různých typech vod včetně dočasných nestabilních stanovišť jako kaluže nebo malé rybníky. *M. kyushuensis* má stanoviště omezené na jezera a velké rybníky v nížinách. Z toho je patrné, že první druhy obývající nestabilní stanoviště reagují citlivěji na hustotu populace než druh žijící na permanentních stanovištích.

Další pokusy s druhem *M. douglasi* prováděli Muraji et al. (1989). Efekt hustoty zde byl obdobný jako u předchozích druhů rodu *Microvelia*. Se zvyšující se hustotou populace se zvyšoval podíl makropterních jedinců, kteří následně mohou z přeplněných stanovišť migrovat. Obdobně u druhu *A. paludum* byl při laboratorních experimentech podíl dlouhokřídlých jedinců prokazatelně vyšší ve skupině s vysokou populační hustotou než ve skupině s nízkou hustotou (Harada et al., 1997). I Harada & Spence (2000) při svých experimentech u druhu *G. buenoi* očekávali, že podíl dlouhokřídlých jedinců se bude zvyšovat se zvyšující se hustotou populace, ale dostali opačný výsledek. Významně méně dlouhokřídlých jedinců vzniklo v prostředích s vyšší hustotou populace. Nymfy, předurčené k tomu stát se LW, dokončily svůj vývoj rychleji a mnoho z nich změnilo svůj programovaný vývoj směrem k redukci letových struktur a letového chování. Vzniklí LW jedinci dokončili svůj vývoj rychleji než při nižších hustotách populace. Možný je i další výklad - za nízké populační hustoty během larválního vývoje je stanoviště pravděpodobně v nějakém ohledu nepříznivé (např. predační tlak). Vyšší poměr letuschopných jedinců v nízkých hustotách jedinců by tak mohl umožnit většině dospělců *G. buenoi* z takového stanoviště uniknout (Harada & Spence, 2000).

Při pokusech s druhem *G. pingreensis* vznikali v různých populačních hustotách pouze bezkřídlí jedinci, efekt hustoty na vývoj křídel byl tedy žádný nebo velmi malý (Harada & Spence, 2000). Stejně tak žádný nebo zanedbatelný vliv larvální populační hustoty na poměr zastoupení různých křídelních morf byl zjištěn u *G. latiabdominis* (Harada, 1996). Dlouhokřídlí jedinci tohoto druhu jsou relativně málo častí (Spence, 1989). Stejně tak nebyl

nalezen žádný vztah mezi hustotou populace a frekvencí křídelních morf u druhu *L. canaliculatus*, což naznačuje, že hustota populace nemá vliv na určení křídel (Zera et al., 1983).

Všichni dospělci i larvy pátého instaru druhu *M. reticulata* se vyvinuli jako apterní při laboratorních pokusech s různými prostředími dle počtu jedinců (Ditrich & Papáček, 2009b).

U druhu *Mesovelia furcata* vznikaly jak dlouhokřídle, tak krátkokřídle morfy v různých prostředích. Když byli jedinci chováni samostatně, všichni se vyvinuli jako apterní. V prostředí s nízkou hustotou populace byl podíl makropterních necelých 5% a v prostředí s vysokou hustotou jedinců bylo nalezeno 17,8% makropterních a 2,2% brachypterních morf. Efekt hustoty byl v tomto případě signifikantní (Ditrich & Papáček, 2009b).

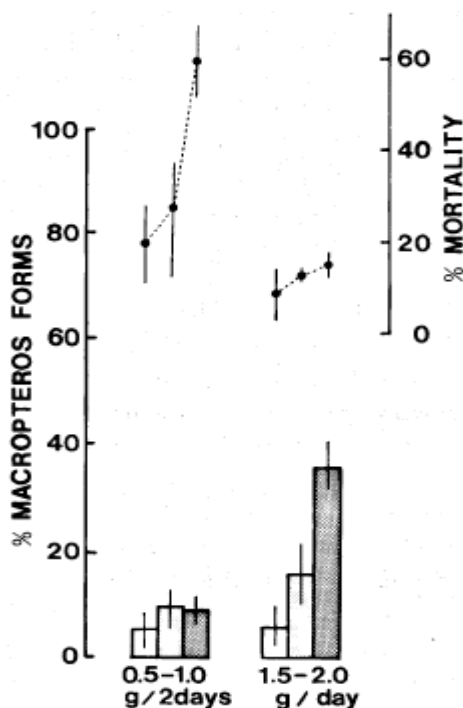
U posledního testovaného druhu, *V. caprai*, se neobjevili makropterní jedinci ani v prostředí, kde byli chováni samostatně ani v nízké hustotě osídlení. Objevili se však tři nymfy se zřetelnými křídelními pochvami, které indikují makropterní morfu v prostředí s vysokou hustotou populace. Zde ale nebyl efekt hustoty signifikantní (Ditrich & Papáček, 2009b).

2.7.5 Množství potravy

Kaitala (1988) svými pokusy u druhu *G. thoracicus* potvrdila, že množství potravy není primární determinant určující vývoj křídelní morfy. Zjistila, že samice nereagují na množství potravy v průběhu reprodukce přepnutím z jedné morfy na druhou, protože podíl apterních jedinců se nelišil v různých potravních podmínkách.

Vliv dostatku a nedostatku potravy na vývoj křídel byl dále testován u druhu *G. lacustris* (Pfenning et al., 2007). Výsledkem této studie bylo zjištění, že skoro 20% jedinců s malým množstvím potravy se vyvinulo s krátkými křídly, zatímco ve skupině s dostatkem potravy se všichni jedinci vyvinuli makropterní. Z toho můžeme vyvodit, že nedostatek potravy a tím pádem nedostatek energie znamená redukovaný nebo žádný vývoj křídel. Avšak tento výsledek nebyl signifikantní, protože v průběhu experimentu došlo k vysoké úmrtnosti jedinců v posledních dvou instarech.

Určitý vliv na vývoj křídel má potrava u druhu *M. douglasi* (Muraji et al., 1989). Zde nebyl studován efekt množství potravy samostatně, ale spolu s dalšími environmentálními faktory. Podíl makropterních jedinců se zvyšoval se zvyšující se hustotou při dostatku potravy. Pokud bylo potravy málo, podíl makropterních jedinců se v různých hustotách nelišil a bylo jich podstatně méně (Obr. 4)



Obr. 4. Vztahy mezi hustotou jedinců a podílem LW jedinců s různým množstvím potravy u druhu *M. douglasi*. Převzato z Muraji et al. (1989).

2.8 Shrnutí vlivu environmentálních faktorů

Mnoho observačních studií naznačuje, že klíčovým efektem je teplota, avšak laboratorních experimentů bylo provedeno dosud poměrně málo a jejich výsledky nejsou přesvědčivé - efekt teploty byl nalezen pouze u čtyř druhů ze sedmi testovaných.

Obdobně při laboratorních experimentech se změnou fotoperiody byl u čtyř druhů efekt pozitivní, u čtyř druhů negativní a dva druhy na změnu fotoperiody neodpovídaly.

Druhy se také lišily v reakcích na zvýšenou populační hustotu, kde se opět téměř v polovině případů objevovalo více makropterních jedinců. U dalších pěti druhů efekt hustoty prokázán nebyl a u druhu *G. buenoi* byl předpokládaný výsledek opačný.

Podle laboratorních experimentů se zdá, že vysychání stanoviště nemá žádný efekt, avšak byly testovány pouze dva druhy.

Množství potravy jako primární vliv na vývoj křídel bylo testováno jen u tří druhů. V jednom případě nebyl efekt žádný, ve druhém byl pozitivní a ve třetím případě byl sice pozitivní, avšak výsledek nebyl signifikantní kvůli vysoké úmrtnosti jedinců v posledních dvou instarech.

Obecně je laboratorních dat velmi málo a zatím nelze ani potvrdit ani vyvracet hypotézy vytvořené na základě terénních pozorování.

Následující tabulka shrnuje výše uvedené laboratorní experimenty (Tab. 1).

Tab. 1. **Vliv environmentálních faktorů na typ křídelní morfy.**

Vysychání stanoviště: pozitivní efekt = vysychání stanoviště iniciuje vyšší podíl LW jedinců; negativní efekt = vysychání stanoviště iniciuje vyšší podíl SW jedinců;

Fotoperioda: pozitivní efekt = dlouhý den iniciuje vyšší podíl LW jedinců; negativní efekt = krátký den iniciuje vyšší podíl SW jedinců;

Teplota: pozitivní efekt = vyšší teploty iniciují vyšší podíl LW jedinců; negativní efekt = nižší teploty iniciují vyšší podíl SW jedinců;

Populační hustota: pozitivní efekt = vyšší populační hustota iniciuje vyšší podíl LW jedinců; negativní efekt = vyšší populační hustota iniciuje vyšší podíl SW;

Množství potravy: pozitivní efekt = vyšší množství potravy iniciuje vyšší podíl LW jedinců

| | druh | pozitivní efekt | negativní efekt | žádný efekt |
|-----------------------------|-------------------------|--|--|------------------------------|
| vysychání stanoviště | <i>A. paludum</i> | | | • (Kishi et al., 2002) |
| | <i>V. caprai</i> | | | • (Ditrich & Papáček, 2009a) |
| fotoperioda | <i>A. paludum</i> | | • (Harada & Numata, 1993) • (Inoue & Harada, 1997) | |
| | <i>A. remigis</i> | • (Fairbairn, 1988) • (Blanckenhorn & Fairbairn, 1995) | | |
| | <i>L. canaliculatus</i> | | • (Zera et al., 1983) | |
| | <i>G. comatus</i> | • (Calabrese, 1979) | | |
| | <i>G. lacustris</i> | • (Brinkhurst, 1959) • (Vepsäläinen, 1974a) | | |
| | <i>G. buenoi</i> | • (Calabrese, 1979) | | |
| | <i>G. odontogaster</i> | | • (Vepsäläinen, 1971) | |
| | <i>V. caprai</i> | | | • (Ditrich & Papáček, 2009a) |
| | <i>M. douglasi</i> | | • (Muraji et al., 1989) | |
| | <i>M. mulsanti</i> | | | • (Andersen, 1982) |

| | | | | |
|--------------------------|-------------------------|--|---------------------------|------------------------------|
| teplota | <i>A. paludum</i> | • (Harada, 1992) | | |
| | <i>M. douglasi</i> | • (Muraji et al., 1989) | | |
| | <i>G. lacustris</i> | • (Pfenning et al., 2008) | | |
| | <i>V. caprai</i> | | | • (Ditrich & Papáček, 2009a) |
| | <i>G. buenoi</i> | | | • (Spence & Andersen, 1994) |
| | <i>G. pingreensis</i> | | | • (Spence & Andersen, 1994) |
| | <i>M. mulsanti</i> | • (Galbreath, 1975) | | |
| populační hustota | <i>M. horvathi</i> | • (Muraji & Nakasuji, 1988) | | |
| | <i>M. douglasi</i> | • (Muraji & Nakasuji, 1988) • (Muraji et al., 1989) | | |
| | <i>M. kyushuensis</i> | • (Muraji & Nakasuji, 1988) | | |
| | <i>G. buenoi</i> | | • (Harada & Spence, 2000) | |
| | <i>G. pingreensis</i> | | | • (Harada & Spence, 2000) |
| | <i>L. canaliculatus</i> | | | • (Zera et al., 1983) |
| | <i>M. reticulata</i> | | | • (Ditrich & Papáček, 2009b) |
| | <i>M. furcata</i> | • (Ditrich & Papáček, 2009b) | | |
| | <i>V. caprai</i> | | | • (Ditrich & Papáček, 2009b) |
| | <i>A. paludum</i> | • (Harada et al., 1997) | | |
| | <i>G. latiabdominis</i> | | | • (Harada, 1996) |
| množství potravy | <i>M. douglasi</i> | • (Muraji et al., 1989) | | |
| | <i>G. thoracicus</i> | | | • (Kaitala, 1988) |
| | <i>G. lacustris</i> | • * (Pfenning et al., 2007) | | |

* - kvůli vysoké úmrtnosti v posledních dvou instarech nebyl výsledek signifikantní

3 Materiál a metodika

3.1 Studované organismy

V této práci je zkoumán vliv abiotických environmentálních faktorů (teplota, fotoperioda a stálost stanoviště¹) na podíl křídelních morf. Pro laboratorní experiment byly vybrány dva druhy semiakvatických ploštic. Hladinatka pobřežní *Microvelia reticulata* Burmeister, 1835 (Veliidae: Microveliinae) a bruslařka obecná *Gerris lacustris* Linnaeus, 1758 (Gerridae: Gerrinae). Prvotním cílem bylo získat údaje týkající se hladinatky pobřežní. Avšak vzhledem k poměrně vysoké mortalitě semiakvatických ploštic a proto k nejistotě získaného výsledku byla vybrána jako doplňkový organismus ještě bruslařka obecná. Oba tyto druhy jsou v jižních Čechách poměrně rozšířené.

Ploštice infrařádu Gerromorpha obývají různé typy vod, od stojatých po mírně tekoucí, od trvalých po dočasné. Některé žijí na volné hladině, jiné v pobřežní vegetaci (Andersen, 1982). Semiakvatické ploštice většinou nemají ustálený počet generací za sezónu, jsou univoltinní až polyvoltinní, i když některé druhy jsou obligátně univoltinní. Obecně mají pět larválních instarů, přičemž délka larválního vývoje bývá u semiakvatických ploštic kolem 40-65 dní a je většinou nepřímo závislá na teplotě (Spence & Andersen, 1994). Většinou přezimují ve stadiu dospělce.

Hladinatka pobřežní i bruslařka obecná se vyskytují jak v apterní, tak makropterní formě. Konkrétně v jižních Čechách při odchytu jedinců bylo dokumentováno 3.8% makropterních jedinců hladinatky pobřežní z celkového počtu 699 chycených dospělců (Ditrich & Papáček, 2009c). Bruslařka obecná se i ve střední Evropě vyskytuje v populacích téměř výlučně krátkokřídlejších po téměř výlučně dlouhokřídle. Fotoperioda s teplotou mají pravděpodobně největší vliv na určení křídel u tohoto druhu (Hauser, 1982a; Pfenning et al., 2008).

Hladinatka pobřežní (*M. reticulata*) (Obr. 5.) se vyskytuje v celé palearktické oblasti a v České republice je poměrně hojně rozšířená. Je to druh obývající vodní hladiny rybníků, jezer a dalších stojatých vod. Velikost těla se pohybuje od cca 1,6 do 2 mm. Jako většina semiakvatických ploštic je hladinatka pobřežní predátor (Andersen, 1982). Ve střední Evropě je ve většině případů trivoltinní. Má pět larválních instarů a přezimuje ve stadiu dospělce.

¹ chov na vlhkém filtračním papíře jako simulace nestálého, vysychajícího prostředí, chov na vodní hladině jako simulace stálého stanoviště



Obr. 5. *Microvelia reticulata*. Autor Gerard Visser (Almelo, Netherlands).

Převzato z <http://www.microcosmos.nl/bugs1gal.htm>.

Bruslařka obecná (*G. lacustris*) (Obr. 6.) kolonizuje otevřené a polootevřené klidné vody, nejčastěji mírnou vegetací pokryté vodní hladiny (Vepsäläinen, 1973), podobně jako *M. reticulata* (Andersen, 1982). V Evropě patří mezi běžné obyvatele stojatých nebo mírně tekoucích vod. Bruslařka je větší než hladinatka, měří většinou 8 až 10 mm. Tři páry nohou jsou nestejně dlouhé. Přední pár je nápadně kratší a slouží k chytání a přidržování kořisti. Stejně jako hladinatka patří bruslařka obecná mezi predátory. Její životní cyklus je univoltinní popř. bivoltinní s pěti larválními instary. Také bruslařka obecná přezimuje ve stádiu dospělého.



Obr. 6. *Gerris lacustris* (brachypterní morfa). Autor Tomáš Ditrich.

3.2 Odchyt jedinců a laboratorní experiment

Dospělci obou druhů byli nachytáni na rybnících Jarval (GPS souřadnice: 48°59'30``N, 14°32'51``E) a Motovidlo v jižních Čechách (GPS souřadnice: 48°59'58.169``N, 14°22'50.496``E). Odchyt byl prováděn v první polovině dubna roku 2009 semikvantitativní metodou za použití cedníku o průměru 20 cm a velikostí ok 1 mm. V místech s vysokou hustotou osídlení bylo zalovenou jednosměrným pohybem do hejna jedinců. Tam, kde se nevyskytovala hejna, byli jedinci loveni jednotlivě z hladiny nebo tažením cedníku podél břehu tak, aby byli zachyceni jedinci odpočívající na pobřežní vegetaci. Takto chycené semiakvatické ploštice byly v plastové nádobě s vodou z rybníka převezeny do laboratoře, kde byly přendány do skleněných akvárií. Akvária byla napuštěna studenou pitnou vodou do výšky cca 4-5 cm. Po napuštění byla nechána alespoň 10 minut odstát, aby došlo k vyprchání chloru. Poté do nich byly umístěny kousky polystyrenu, které měly sloužit jako

místo odpočinku i podklad pro nakladená vajíčka, a nakonec nachytání jedinci. Všichni nasbíraní jedinci druhu *M. reticulata* byli apterní, naopak jedinci druhu *G. lacustris* byli makropterní. Každý den byli krmeni mraženými jedinci druhu *Drosophila melanogaster* (octomilka obecná) a voda byla vyměňována každých cca 5 dní (podle potřeby). Tito jedinci byli nachytáni za účelem rozmnožení se. Z vajíček vylíhlé nymfy prvního instaru byly použity pro vlastní pokus.

Byly stanoveny tři základní podmínky prostředí: a) vysoká teplota (25°C) x nízká teplota (20°C); b) fotoperioda dlouhého dne (16L8D) x fotoperioda krátkého dne (12L12D) a c) vodní prostředí (jedinci chováni v akváriích s vodou) x vysychající prostředí (jedinci chováni v akváriích s vlhkým filtračním papírem). Kombinací těchto podmínek bylo vytvořeno 8 typů prostředí (tzv. treatmenty²):

- 1) vysoká teplota, dlouhý den, vodní prostředí
- 2) vysoká teplota, dlouhý den, vysychající prostředí
- 3) vysoká teplota, krátký den, vodní prostředí
- 4) vysoká teplota, krátký den, vysychající prostředí
- 5) nízká teplota, dlouhý den, vodní prostředí
- 6) nízká teplota, dlouhý den, vysychající prostředí
- 7) nízká teplota, krátký den, vodní prostředí
- 8) nízká teplota, krátký den, vysychající prostředí

Bylo použito celkem 400 nymf prvního instaru druhu *M. reticulata* a 400 nymf prvního instaru druhu *G. lacustris*. Tyto nymfy byly odebírány postupně každý den podle toho, jak se líhly z vajíček a byly umísťovány do jednotlivých akvárií. Každé akvárium obsahovalo 10 jedinců (odebrání vždy v jeden den). Nymfy druhu *M. reticulata* byly v akváriích o velikosti 10x12 cm, nymfy druhu *G. lacustris* byly ve větších akváriích o velikosti 15x20 cm. Pro každý druh bylo tedy potřeba 40 akvárií, 5 akvárií pro každé prostředí.

Pokud bylo použito vodní prostředí, akvárium bylo naplněno pitnou vodou cca do výšky 3 cm. Ve vysychajícím prostředí byl použit filtrační papír nastříhaný podle velikosti akvária. Byl položen na dno a navlhčen pitnou vodou pomocí stříčky. Na akvária byla ve všech případech položena skleněná destička. Ta sloužila jako víko pro udržení stálého prostředí a zároveň měla zabránit úniku jedinců z akvárií.

Potravou pro oba druhy byly mražené octomilky druhu *D. melanogaster*. Množství potravy se lišilo podle druhu i podle instaru (Tab. 2).

² treatment = prostředí s konkrétně nastavenými hodnotami sledovaných environmentálních faktorů; z důvodu chybějícího jednoduchého českého ekvivalentu je v tomto smyslu v celé práci používán

Tab. 2. Schéma krmení na jedince a den.

| | 1., 2. a 3. instar | 4. a 5. instar |
|----------------------|---------------------------|-----------------------|
| <i>M. reticulata</i> | ½ octomilky | 1 octomilka |
| <i>G. lacustris</i> | 1 octomilka | 2 octomilky |

Akvária byla každý den kontrolována. Nejprve byla odstraněna zbylá potrava, dále svlečky a mrtví jedinci. Svlečky i mrtví jedinci byly ukládány do ependorfky s lihem spolu s datem svlečení popř. úmrtí a označením akvária. Poté byli nakrmeni odpovídajícím množstvím potravy. Voda v akváriích byla vyměňována cca 1x za 6 dní, popř. častěji podle potřeby. Stejně tak filtrační papír byl vyměňován jednou týdně, popř. častěji. Byla zaznamenávána data ohledně svlékání jedinců do dalších instarů, popř. do dospělosti. Dospělci byli fixováni do Bouinova roztoku. Po ukončení pokusu byla u všech dospělců určena křídelní morfa a pohlaví.

V každém akváriu byla zaznamenávána data svlečení každého jedince do každého dalšího instaru. Pro všechny testy byla použita data pouze těch jedinců, kteří dosáhli dospělosti. Je totiž možné, že jedinci, kteří nedosáhli dospělosti, nemuseli být fyziologicky zcela v pořádku. Délka jejich vývoje proto nemůže být považována za normální nebo přirozenou. Pro zjištění délky vývoje od prvního instaru do druhého instaru (L1-L2) od sebe byla odečtena data svlečení do prvního instaru od data svlečení do druhého instaru. Obdobně pro zjištění délky vývoje od prvního instaru do třetího instaru (L1-L3) bylo odečteno datum svlečení jedince do prvního instaru od data svlečení jedince do třetího instaru. Stejný postup byl pro zjišťování délky vývoje L1-L4, L1-L5 a L1-AD. Toto testování je přesnější a je zatíženo menší chybou než testování pro zjišťování délky trvání jednotlivých instarů. V tomto případě bylo v rámci každého akvária vypočítáno průměrné datum svlečení do prvního instaru, do druhého instaru, do třetího instaru, do čtvrtého instaru, do pátého instaru a do dospělosti. Pro zjištění délky druhého instaru bylo použito datum svlečení jedince do třetího instaru a od tohoto data bylo odečteno průměrné datum svlečení do druhého instaru. Stejným způsobem byly zjištěny délky třetího, čtvrtého a pátého instaru.

3.3 Statistické vyhodnocování

Veškerá statistická vyhodnocování byla zpracována pomocí programu Statistica, verze 9.1. Výsledky ohledně mortality jedinců v různých kombinacích environmentálních faktorů a v různých instarech byly analyzovány pomocí χ^2 testu kontingenčních tabulek (nulová hypotéza: mortalita je shodná ve všech kombinacích environmentálních faktorů i ve všech larválních instarech). Rozdíl počtu samců a samic v jednotlivých treatmentech a celkově byl analyzován χ^2 testem (nulová hypotéza: poměr samců a samic je v různých treatmentech 1:1). Pro zjištění, jestli se liší délka vývoje mezi pohlavími v rámci jednotlivých prostředí, byl použit dvouvýběrový t-test (nulová hypotéza: samci a samice se v různých treatmentech vyvíjí stejnou rychlostí). Pro testování délky vývoje v závislosti na prostředí a pro srovnání délky vývoje instaru mezi treatmenty byla použita faktoriální ANOVA (nulová hypotéza: na délku vývoje nemají vliv podmínky prostředí; respektive na délku vývoje instaru nemají vliv podmínky prostředí). Při srovnávání délky trvání instarů v rámci treatmentu byla použita jednocestná ANOVA (nulová hypotéza: délky trvání všech instarů jsou shodné). V případě statisticky průkazného výsledku jednocestné ANOVY bylo provedeno post-hoc Tukeyho mnohonásobné porovnání pro zjištění, které instary se svojí délkou vývoje lišily od ostatních.

4 Výsledky

4.1 Hladinatka pobřežní

4.1.1 Křídelní polymorfismus

Ze 400 nymf použitých pro tuto studii se vyvinulo do dospělosti 168 z nich. Všichni tito přeživší jedinci byli apterní, stejně jako rodičovská generace. Vybrané abiotické faktory (fotoperioda, teplota ani stálost stanoviště) tedy neovlivnily vývoj křídel u tohoto druhu.

4.1.2 Mortalita

4.1.2.1 Celková mortalita

Jako první byla testována celková mortalita v závislosti na stálosti stanoviště (Tab. 3). Z kontingenční tabulky je patrné, že zatímco ve vodním prostředí přežilo 161 jedinců, na filtračním papíru přežilo pouze 7 jedinců. Z důvodu extrémní mortality nymf hladinatky pobřežní chovaných na filtračním papíře, nebyly tyto skupiny zahrnuty do statistických analýz.

Tab. 3. Celková mortalita v závislosti na typu substrátu. Rozdíl v přežívání byl statisticky průkazný ($\chi^2 = 243,39$; $df = 1$; $p < 10^{-5}$).

| prostředí | přežil | nepřežil | počet |
|-----------------|--------|----------|-------|
| filtrační papír | 7 | 193 | 200 |
| voda | 161 | 39 | 200 |
| celkem | 168 | 232 | 400 |

Dále byla testována celková mortalita jedinců vzhledem k jednotlivým abiotickým faktorům.

Efekt teploty ani fotoperiody na mortalitu jedinců nebyl statisticky průkazný ($\chi^2 = 1,56$; $df = 1$; $p = 0,21$; respektive $\chi^2 = 2,58$; $df = 1$; $p = 0,11$). Stejně tak nebyl statisticky významný ani efekt kombinace teploty a fotoperiody (Tab. 4). K největšímu úhynu jedinců docházelo za vysoké teploty a krátkého dne, naopak pro přežití nejlepší podmínky byly nízká teplota a dlouhý den. Celková mortalita jedinců tedy závisela pouze na typu substrátu.

Tab. 4. Celková mortalita v závislosti na kombinace různých hladin teploty a fotoperiody. Rozdíl v přežívání nebyl statisticky průkazný ($\chi^2 = 4,94$; $df = 4$; $p = 0,29$).

| teplota | fotoperioda | přežil | nepřežil | celkový počet |
|----------------|--------------------|---------------|-----------------|----------------------|
| nízká | dlouhý den | 43 | 7 | 50 |
| nízká | krátký den | 41 | 9 | 50 |
| vysoká | dlouhý den | 42 | 8 | 50 |
| vysoká | krátký den | 35 | 15 | 50 |

4.1.2.2 Mortalita jednotlivých larválních instarů v rámci treatmentu

Z celkových 200 nymf prvního instaru přežilo do druhého instaru 194 nymf. Opět zde nebyl statisticky významný vliv teploty ($\chi^2 < 10^{-6}$; $df = 1$; $p > 0,99$), fotoperiody ($\chi^2 < 10^{-6}$; $df = 1$; $p > 0,99$) ani kombinace obou těchto faktorů ($\chi^2 = 0,68$; $df = 4$; $p = 0,95$). U nymf druhého instaru vliv fotoperiody na mortalitu tohoto instaru také nebyl průkazný ($\chi^2 = 1,81$; $df = 1$; $p = 0,18$), avšak byl průkazný vliv teploty (Tab. 5) i kombinace teploty a fotoperiody (Tab. 6). Lépe se dařilo nymfám při nízkých teplotách (mortalita pouze 3,1%), naopak největší mortalita byla u nymf z kombinace vysoké teploty a krátkého dne (mortalita 18,75%). Ovšem tato signifikance byla v obou případech marginální.

Tab. 5. Mortalita nymf druhého instaru v závislosti na teplotě. Rozdíl v přežívání byl statisticky průkazný ($\chi^2 = 5,85$; $df = 1$; $p = 0,02$).

| teplota | přežil | nepřežil | celkový počet |
|---------|--------|----------|---------------|
| nízká | 94 | 3 | 97 |
| vysoká | 85 | 12 | 97 |

Tab. 6. Mortalita nymf druhého instaru v závislosti na kombinaci teploty a fotoperiody. Rozdíl v přežívání byl statisticky průkazný ($\chi^2 = 11,38$; $df = 4$; $p = 0,02$).

| teplota | fotoperioda | přežil | nepřežil | celkový počet |
|---------|-------------|--------|----------|---------------|
| nízká | dlouhý den | 46 | 2 | 48 |
| nízká | krátký den | 48 | 1 | 49 |
| vysoká | dlouhý den | 46 | 3 | 49 |
| vysoká | krátký den | 39 | 9 | 48 |

U třetího instaru nebyl průkazný vliv teploty ($\chi^2 = 1,39$; $df = 1$; $p = 0,24$), fotoperiody ($\chi^2 = 0,18$; $df = 1$; $p = 0,67$) ani kombinace teploty a fotoperiody ($\chi^2 = 4,32$; $df = 4$; $p = 0,36$). Stejně tak u čtvrtého instaru neměla teplota ($\chi^2 = 3,56$; $df = 1$; $p = 0,06$), fotoperioda ($\chi^2 = 1,18$; $df = 1$; $p = 0,28$) ani kombinace obou podmínek ($\chi^2 = 5,76$; $df = 4$; $p = 0,22$) prokazatelný vliv na mortalitu tohoto instaru. Ani mortalita jedinců pátého instaru nebyla ovlivněna teplotou ($\chi^2 = 0,12$; $df = 1$; $p = 0,73$), fotoperiodou ($\chi^2 = 0,32$; $df = 1$; $p = 0,57$) a společným působením teploty a fotoperiody ($\chi^2 = 2,44$; $df = 4$; $p = 0,66$).

4.1.2.3 Míra celkové mortality u jednotlivých instarů

Příslušnost k larválnímu stádiu neměla signifikantní vliv na celkovou mortalitu jedinců (Tab. 7). Ovšem i když rozdíl nebyl statisticky průkazný, je marginální. Nejvíce jedinců hynulo ve druhém instaru (7,73%), naopak nejlépe na tom byl instar čtvrtý, kde uhynulo pouze 2,35% jedinců.

Tab. 7. Míra celkové mortality u jednotlivých instarů ($\chi^2 = 8,86$; $df = 4$; $p = 0,06$).

| instar | přežil | nepřežil | celkový počet |
|-----------|--------|----------|---------------|
| L1 | 194 | 6 | 200 |
| L2 | 179 | 15 | 194 |
| L3 | 170 | 9 | 179 |
| L4 | 166 | 4 | 170 |
| L5 | 161 | 5 | 166 |

4.1.2.4 Míra mortality u jednotlivých instarů v rámci treatmentu

Příslušnost k larválnímu stádiu neměla signifikantní vliv v prostředí nízké teploty a krátkého dne (Tab. 8). Ve třetím i čtvrtém instaru uhynulo pouze o dva jedince více oproti instaru prvnímu, čtvrtému a pátému.

Tab. 8. Míra mortality u jednotlivých instarů za nízké teploty a krátkého dne ($\chi^2 = 2,85$; $df = 4$; $p = 0,58$).

| instar | přežil | nepřežil | celkový počet |
|-----------|--------|----------|---------------|
| L1 | 49 | 1 | 50 |
| L2 | 48 | 1 | 49 |
| L3 | 45 | 3 | 48 |
| L4 | 42 | 3 | 45 |
| L5 | 41 | 1 | 42 |

Stejně tak neměla příslušnosti k larválnímu stádiu signifikantní vliv na mortalitu jedinců v prostředí nízké teploty a dlouhého dne (Tab. 9) a v prostředí vysoké teploty a dlouhého dne (Tab. 10). Za nízké teploty a dlouhého dne se nymfám dařilo nejlépe ve třetím instaru, kde nedošlo k úhynu žádného jedince. Za vysoké teploty a dlouhého dne na tom byli nejlépe nymfy čtvrtého a pátého instaru, kde také nedošlo k žádnému úhynu.

Tab. 9. Míra mortality u jednotlivých instarů za nízké teploty a dlouhého dne ($\chi^2 = 2,26$; df = 4; p = 0,69).

| instar | přežil | nepřežil | celkový počet |
|---------------|---------------|-----------------|----------------------|
| L1 | 48 | 2 | 50 |
| L2 | 46 | 2 | 48 |
| L3 | 46 | 0 | 46 |
| L4 | 45 | 1 | 46 |
| L5 | 43 | 2 | 45 |

Tab. 10. Míra mortality u jednotlivých instarů za vysoké teploty a dlouhého dne ($\chi^2 = 8,07$; df = 4; p = 0,89).

| instar | přežil | nepřežil | celkový počet |
|---------------|---------------|-----------------|----------------------|
| L1 | 49 | 1 | 50 |
| L2 | 46 | 3 | 49 |
| L3 | 42 | 4 | 46 |
| L4 | 42 | 0 | 42 |
| L5 | 42 | 0 | 42 |

Jediný průkazný vliv na mortalitu jedinců měla příslušnost k larválnímu stádiu v prostředí vysoké teploty a krátkého dne (Tab. 11). Ve druhém instaru uhynulo téměř 19% jedinců, což bylo průkazně více, než se očekávalo.

Veškeré údaje o počtu a úmrtnosti nymf v jednotlivých instarech a stejně tak o počtu dospělců a celkové úmrtnosti jsou shrnuté v Tab. 12.

Tab. 11. Míra mortality u jednotlivých instarů za vysoké teploty a krátkého dne ($\chi^2 = 13,81$; $df = 4$; $p < 10^{-2}$).

| instar | přežil | nepřežil | celkový počet |
|--------|--------|----------|---------------|
| L1 | 48 | 2 | 50 |
| L2 | 39 | 9 | 48 |
| L3 | 37 | 2 | 39 |
| L4 | 37 | 0 | 37 |
| L5 | 35 | 2 | 37 |

Tab. 12. Souhrnná tabulka celkového počtu a úmrtnosti nymf v jednotlivých larválních stádiích, celkového počtu dospělců a celkové úmrtnosti. N = počáteční počet jedinců daného stádia; m = mortalita jedinců; LDF = prostředí nízké teploty, dlouhého dne a vysychajícího stanoviště; LKF = prostředí nízké teploty, krátkého dne a vysychajícího stanoviště; HDF = prostředí vysoké teploty, dlouhého dne a vysychajícího prostředí; HKF = prostředí vysoké teploty, krátkého dne a vysychajícího prostředí; LDV = prostředí nízké teploty, dlouhého dne a stálého prostředí; LKV = prostředí nízké teploty, krátkého dne a stálého prostředí; HKV = prostředí vysoké teploty, krátkého dne a stálého prostředí; HDV = prostředí vysoké teploty, dlouhého dne a stálého prostředí.

| Druh | | <i>Microvelia reticulata</i> | | | | | | | |
|------------------|--------------------|------------------------------|-----|-----|------|-----|-----|-----|-----|
| Larvální stadium | Treatment proměnná | LDF | LKF | HDF | HKF | LDV | LKV | HKV | HDV |
| L1 | N | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 |
| | m | 100% | 72% | 62% | 94% | 4% | 2% | 4% | 2% |
| L2 | N | 0 | 14 | 19 | 3 | 48 | 49 | 48 | 49 |
| | m | | 50% | 37% | 100% | 4% | 2% | 19% | 6% |
| L3 | N | 0 | 7 | 12 | 0 | 46 | 48 | 39 | 46 |
| | m | | 14% | 42% | | 0% | 6% | 5% | 9% |
| L4 | N | 0 | 6 | 7 | 0 | 46 | 45 | 37 | 42 |
| | m | | 33% | 29% | | 2% | 7% | 0% | 0% |
| L5 | N | 0 | 4 | 5 | 0 | 45 | 42 | 37 | 42 |
| | m | | 0% | 40% | | 4% | 2% | 5% | 0% |
| AD | N | 0 | 4 | 3 | 0 | 43 | 41 | 35 | 42 |
| Celkem | N | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 |
| | m | 100% | 92% | 94% | 100% | 14% | 18% | 30% | 16% |

4.1.3 Pohlaví

4.1.3.1 Vliv prostředí na přežívání jedinců různého pohlaví

Protože vajíčka byla do jednotlivých experimentálních kohort rozdělována náhodně (viz. Materiál a metody), počáteční sexuální index v každé kombinaci environmentálních faktorů byl předpokládán 1:1. Při odlišném výsledném sexuálním indexu dospělců v některém treatmentu by bylo možno konstatovat sexuálně závislou mortalitu. V žádném ze čtyř typů však nebyla zjištěna průkazná odchylka od předpokládaného poměru pohlaví. Poměry samic a samců v rámci prostředí jsou shrnuty v následujících tabulkách 13 - 16.

Tab. 13. Vliv vysoké teploty a dlouhého dne na mortalitu jedinců různého pohlaví ($\chi^2 = 0,1$; $df = 1$; $p = 0,76$).

| pohlaví | pozorovaný počet | očekávaný počet |
|----------------|-------------------------|------------------------|
| samice | 22 | 21 |
| samec | 20 | 21 |

Tab. 14. Vliv vysoké teploty a krátkého dne na mortalitu jedinců různého pohlaví ($\chi^2 = 0,03$; $df = 1$; $p = 0,87$).

| pohlaví | pozorovaný počet | očekávaný počet |
|----------------|-------------------------|------------------------|
| samice | 18 | 17,5 |
| samec | 17 | 17,5 |

Tab. 15. Vliv nízké teploty a dlouhého dne na mortalitu jedinců různého pohlaví ($\chi^2 = 1,14$; $df = 1$; $p = 0,29$).

| pohlaví | pozorovaný počet | očekávaný počet |
|----------------|-------------------------|------------------------|
| samice | 25 | 21,5 |
| samec | 18 | 21,5 |

Tab. 16. Vliv nízké teploty a krátkého dne na mortalitu jedinců různého pohlaví ($\chi^2 = 2,95$; $df = 1$; $p = 0,09$).

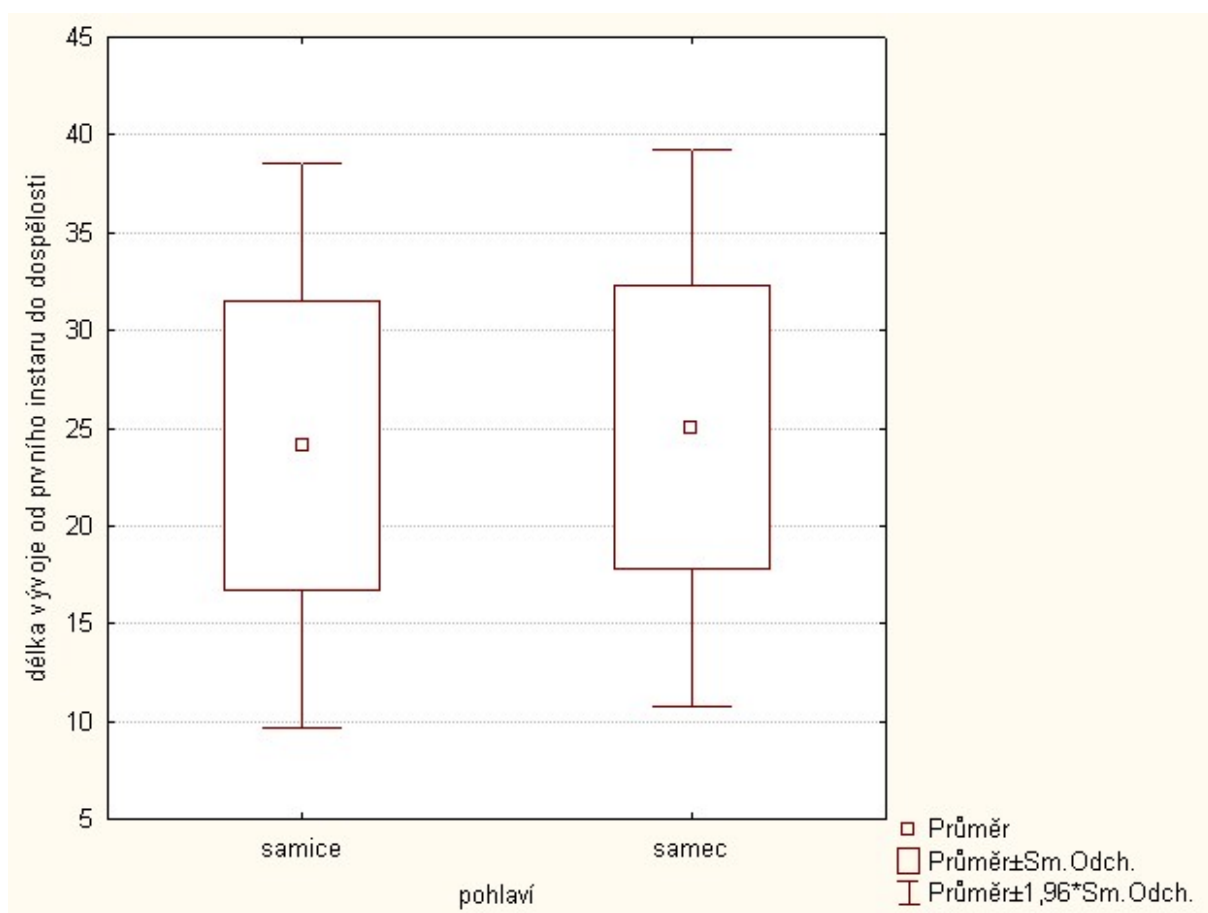
| pohlaví | pozorovaný počet | očekávaný počet |
|----------------|-------------------------|------------------------|
| samice | 15 | 20,5 |
| samec | 26 | 20,5 |

Celkový počet jedinců, kteří dosáhli dospělosti, byl 161. Podle předpokladu vyrovnanosti sexuálního indexu byl tedy očekávaný poměr samců a samic 80,5 : 80,5. Byl testován vliv pohlaví na celkovou mortalitu jedinců. Celkový pozorovaný počet byl 80 samic a 81 samců. Tento test byl stejně jako předchozí vysoce neprůkazný ($\chi^2 < 10^{-2}$; $df = 1$; $p = 0,94$), tedy celková mortalita samců a samic se nelišila.

4.1.4 Doba vývoje

4.1.4.1 Celková doba vývoje jedinců v závislosti na pohlaví

Pomocí t-testu byla testována celková doba vývoje všech samců a samic. Samice se vyvíjely nepatrně rychleji, avšak tento rozdíl nebyl signifikantní ($t(159) = -0,79$; $p = 0,43$) (Obr. 7).

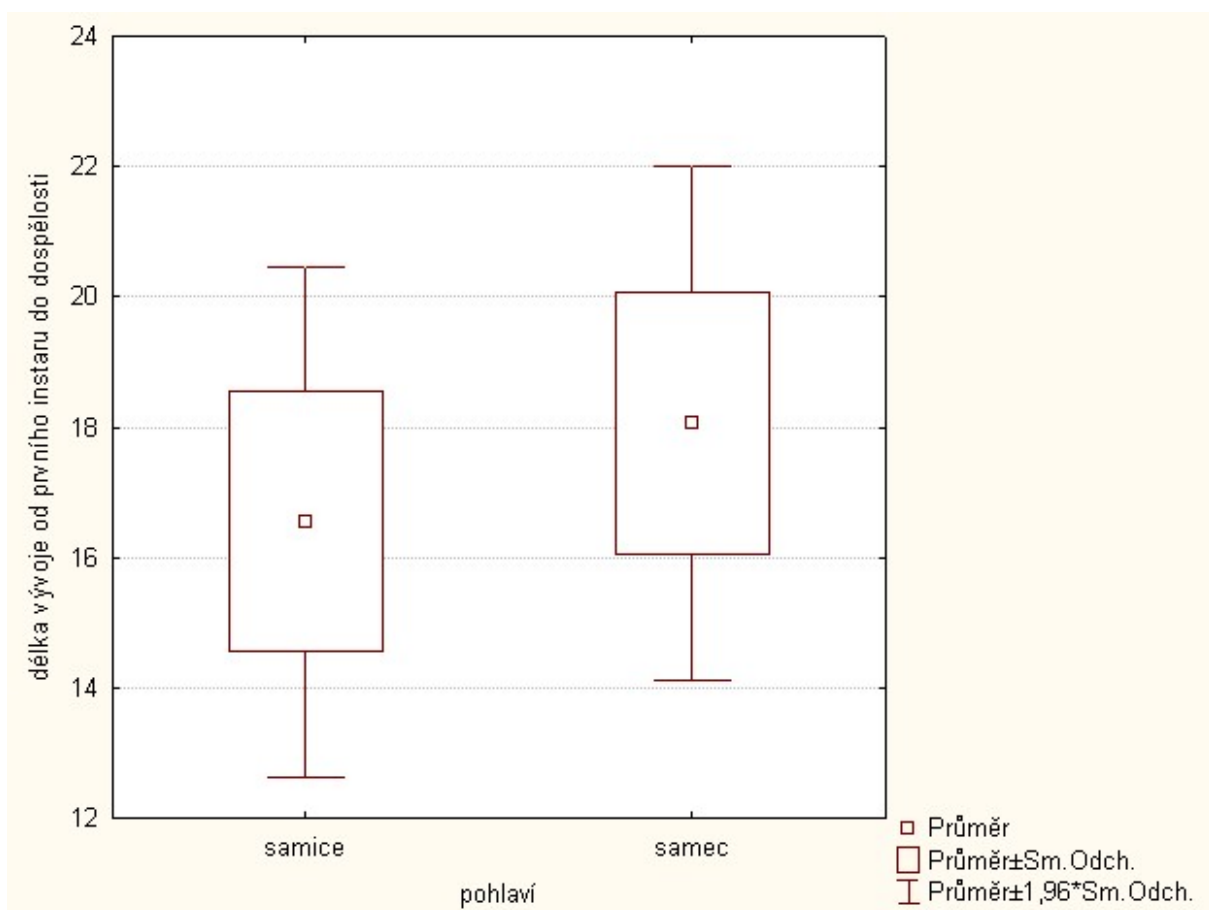


Obr. 7. Celková doba vývoje samců a samic.

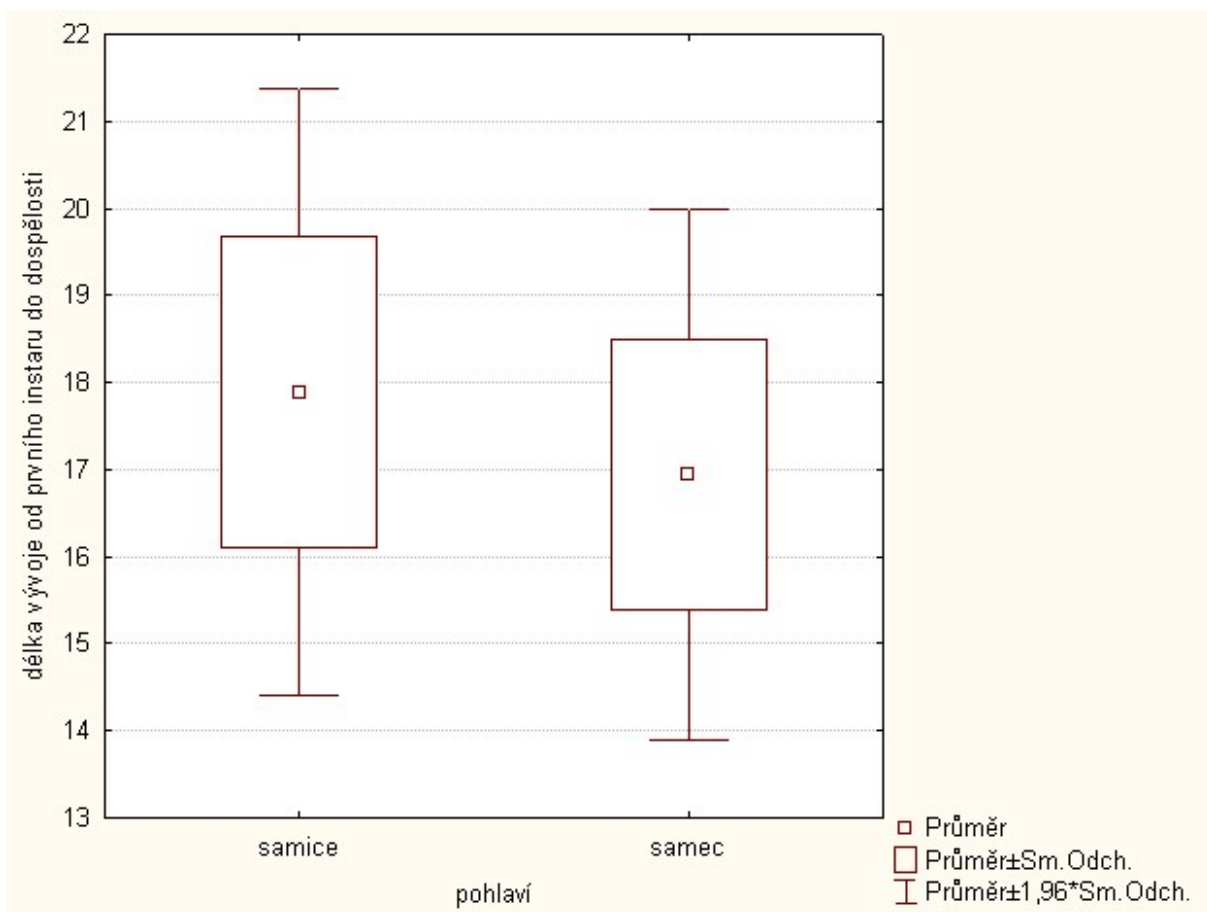
Obdobně byla testována doba vývoje obou pohlaví v různých podmínkách. V rámci různé teploty, a to nízké i vysoké, nebyl také vliv pohlaví průkazný ($t(82) = -0,44$; $p = 0,66$,

respektive $t(75) = -0,88$; $p = 0,38$). Stejně tak nebyl průkazný vliv pohlaví za krátkého dne ($t(74) = -0,98$; $p = 0,33$) ani za dlouhého dne ($t(83) = -0,18$; $p = 0,86$). I když výsledky nejsou signifikantní, samice se vždy vyvíjely nepatrně rychleji. Dále byla testována doba vývoje obou pohlaví v různých kombinacích teploty a fotoperiody. V případě nízké teploty a dlouhého dne nebyl vliv pohlaví na dobu vývoje průkazný ($t(41) = -0,97$; $p = 0,34$). Průkazný vliv byl nalezen u kombinace vysoké teploty a dlouhého dne ($t(40) = -2,43$; $p = 0,02$). Samice se v tomto případě vyvíjely rychleji (Obr. 8), avšak tato signifikance je pouze marginální. Při nízké teplotě a za krátkého dne opět nebyl vliv pohlaví na dobu vývoje signifikantní ($t(39) = -0,09$; $p = 0,93$). I když ani v podmínkách vysoké teploty a krátkého dne nebyl vliv průkazný ($t(33) = 1,67$; $p = 0,1$), samci se v tomto případě vyvíjely nepatrně rychleji než samice (Obr. 9).

T-test vyšel tedy vždy neprůkazně (kromě marginální signifikance za vysoké teploty a dlouhého dne), proto jsou v dalších analýzách uváděni samci i samice společně.



Obr. 8. Doba vývoje samců a samic v prostředí vysoké teploty a dlouhého dne.



Obr. 9. Doba vývoje samců a samic v prostředí vysoké teploty a krátkého dne.

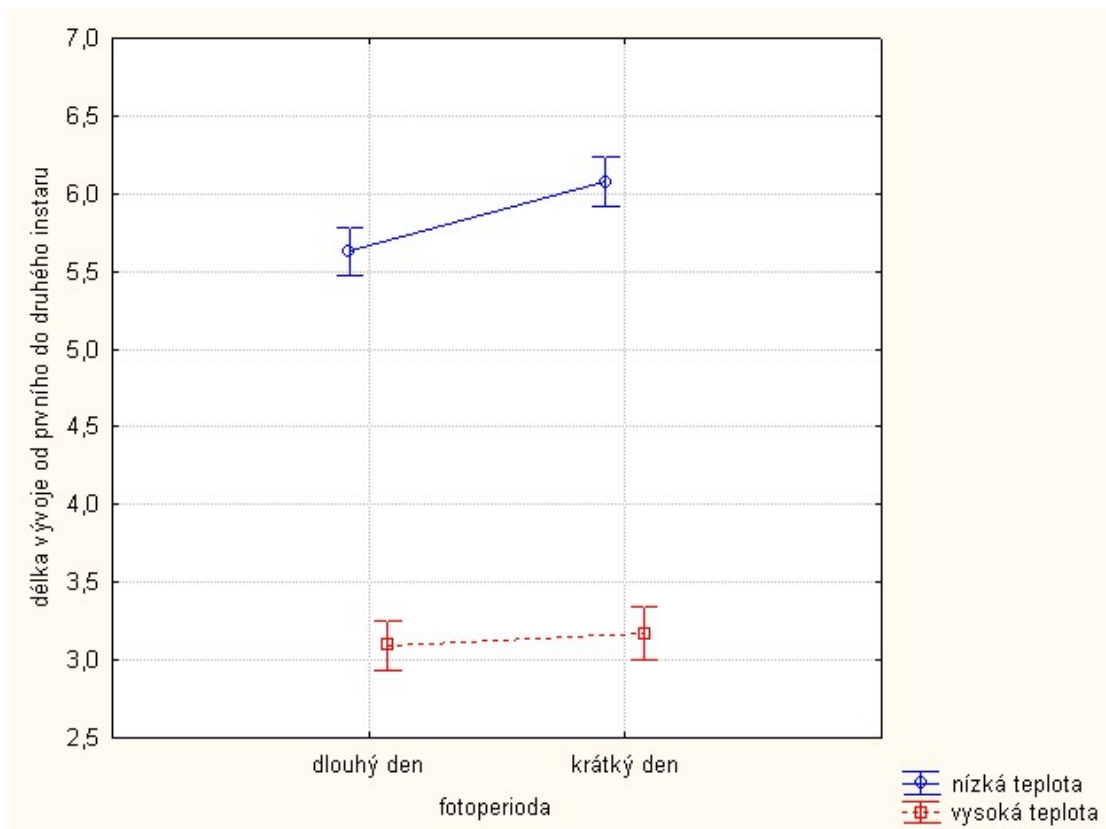
4.1.4.2 Délka vývoje v závislosti na prostředí

Na celkovou dobu vývoje (období od vstupu do prvního instaru až do dospělosti = L1-AD) má průkazný vliv pouze teplota. Fotoperioda ani interakce teploty a fotoperiody neovlivňují celkovou dobu vývoje (Tab. 17).

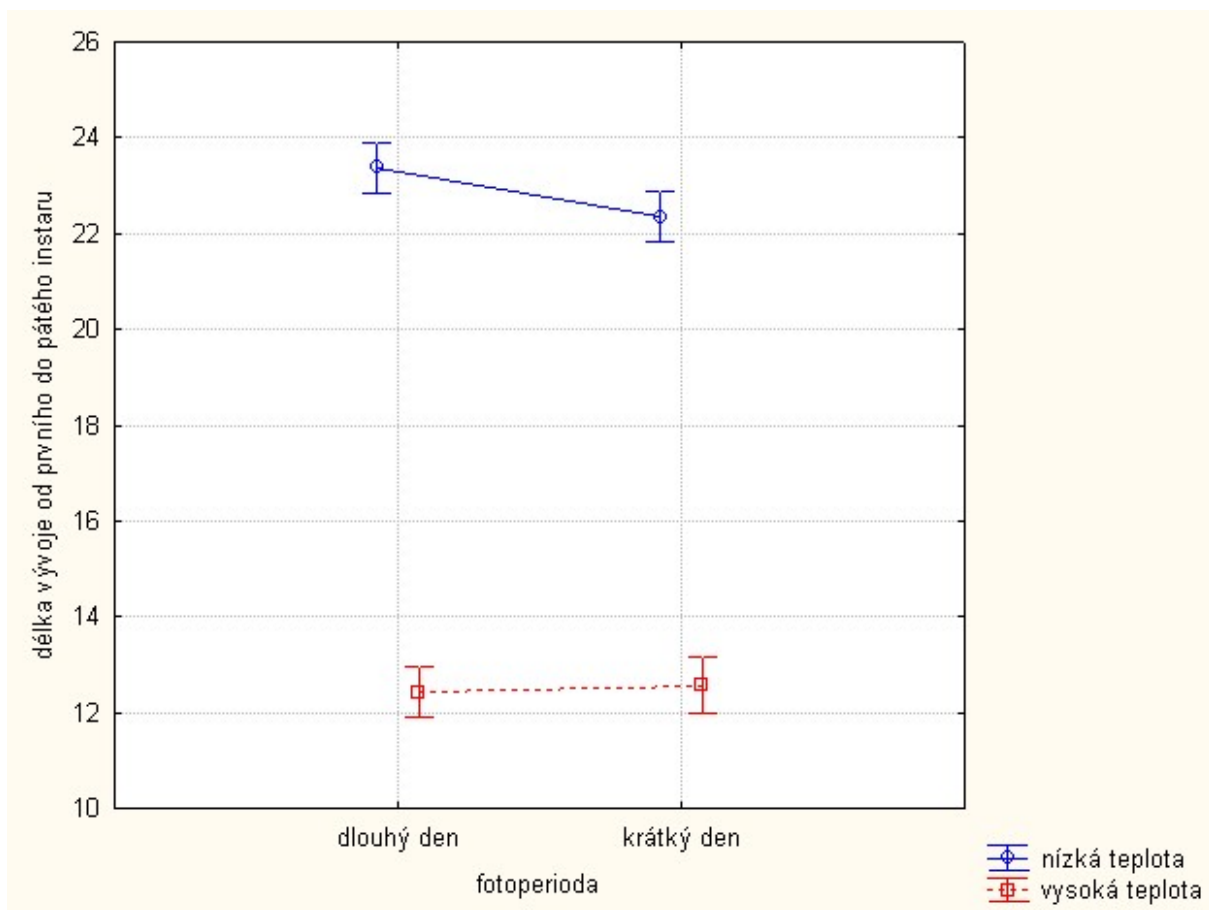
Tab. 17. Výsledky ANOVY vlivu prostředí na dobu vývoje L1-AD.

| efekt | SS | Stupně volnosti | MS | F | p |
|-----------------------|---------|-----------------|---------|---------|-------------|
| teplota | 7667,87 | 1 | 7667,87 | 1501,08 | $< 10^{-6}$ |
| fotoperioda | 4,32 | 1 | 4,32 | 0,85 | 0,36 |
| teplota x fotoperioda | 9,81 | 1 | 9,81 | 1,92 | 0,17 |
| chyba | 801,99 | 157 | 5,11 | | |

Obdobně byla testována všechna období vztažená ke vstupu do prvního instaru. Délka vývoje L1-L2 je statisticky průkazně ovlivněna teplotou ($F(1,157) = 1119,19; p < 10^{-6}$), fotoperiodou ($F(1,157) = 10,30; p = 1,6 \cdot 10^{-3}$) a také kombinací teploty a fotoperiody ($F(1,157) = 5,16; p = 0,024$). Současný vliv teploty a fotoperiody je znázorněn na následujícím Obr. 10. Nejrychleji se nymfy vyvíjely za dlouhého dne při vyšší teplotě, naopak nejdéle za krátkého dne za nižší teploty. Na dobu vývoje od vstupu do prvního instaru do třetího instaru (L1-L3) měla průkazný vliv teplota ($F(1,157) = 938,48; p < 10^{-6}$) a stejně tak fotoperioda ($F(1,157) = 12,46; p < 10^{-3}$). Kombinace teploty a fotoperiody dobu vývoje v tomto případě neovlivnila ($F(1,157) = 1,19; p = 0,28$). Doba vývoje L1-L4 byla průkazně ovlivněna pouze teplotou ($F(1,157) = 650,54; p < 10^{-6}$). Fotoperioda ($F(1,157) = 0,47; p = 0,49$) ani kombinace obou podmínek ($F(1,157) = 0,59; p = 0,45$) neměly vliv. Jako v ostatních případech měla na dobu vývoje L1-L5 signifikantní vliv teplota ($F(1,157) = 1444,74; p < 10^{-6}$). Zároveň měla statisticky významný vliv také kombinace teploty a fotoperiody ($F(1,157) = 4,64; p = 0,03$) (Obr. 11). Nejkratší doba vývoje byla za podmínek dlouhého dne a vyšší teploty. Naopak nejdéle za dlouhého dne a nižší teploty. Fotoperioda samotná neměla v tomto případě průkazný vliv ($F(1,157) = 2,65; p = 0,11$).



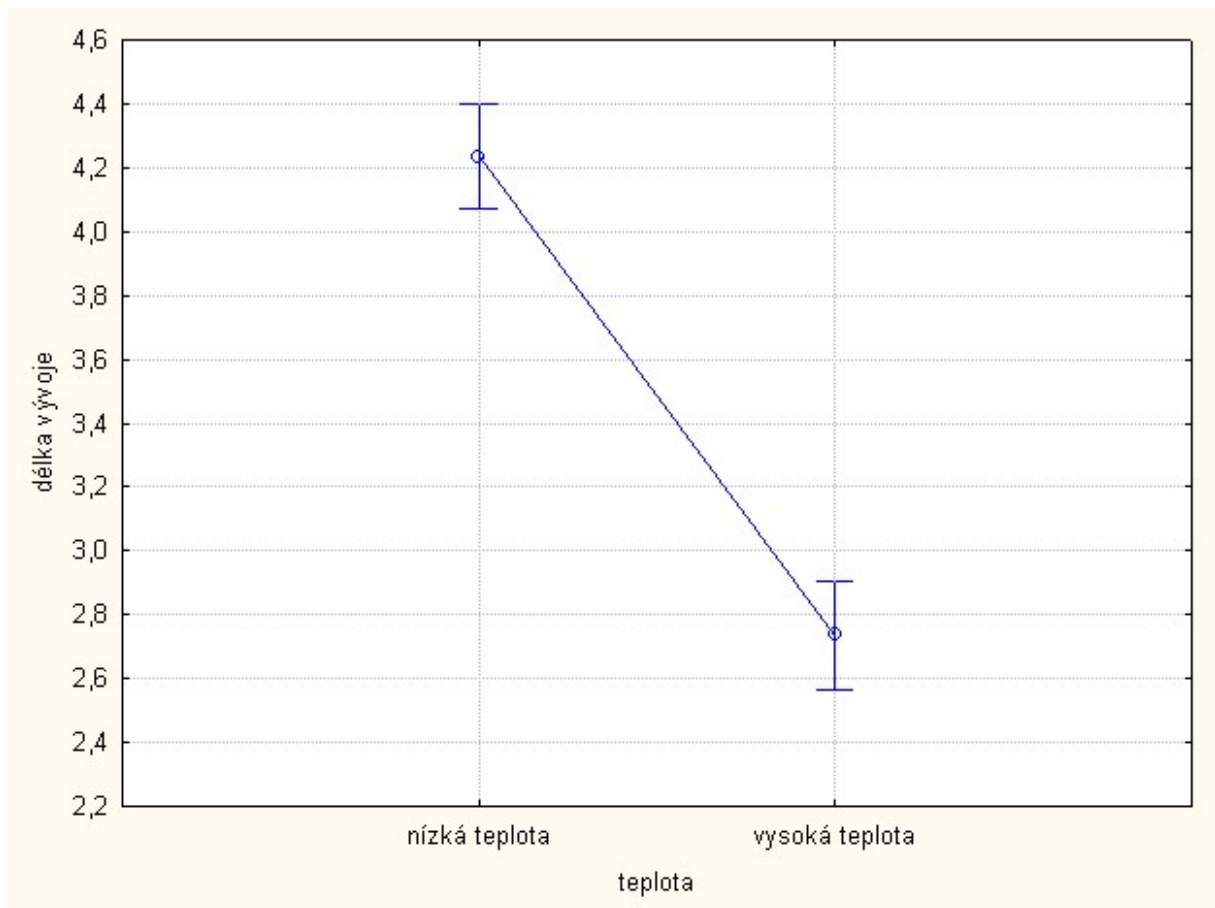
Obr. 10. Současný vliv fotoperiody a teploty na dobu vývoje nymf L1-L2. Vertikální úsečka udává 95% konfidenční interval.



Obr. 11. Současný vliv fotoperiody a teploty na dobu vývoje L1-L5. Vertikální úsečka udává 95% konfidenční interval.

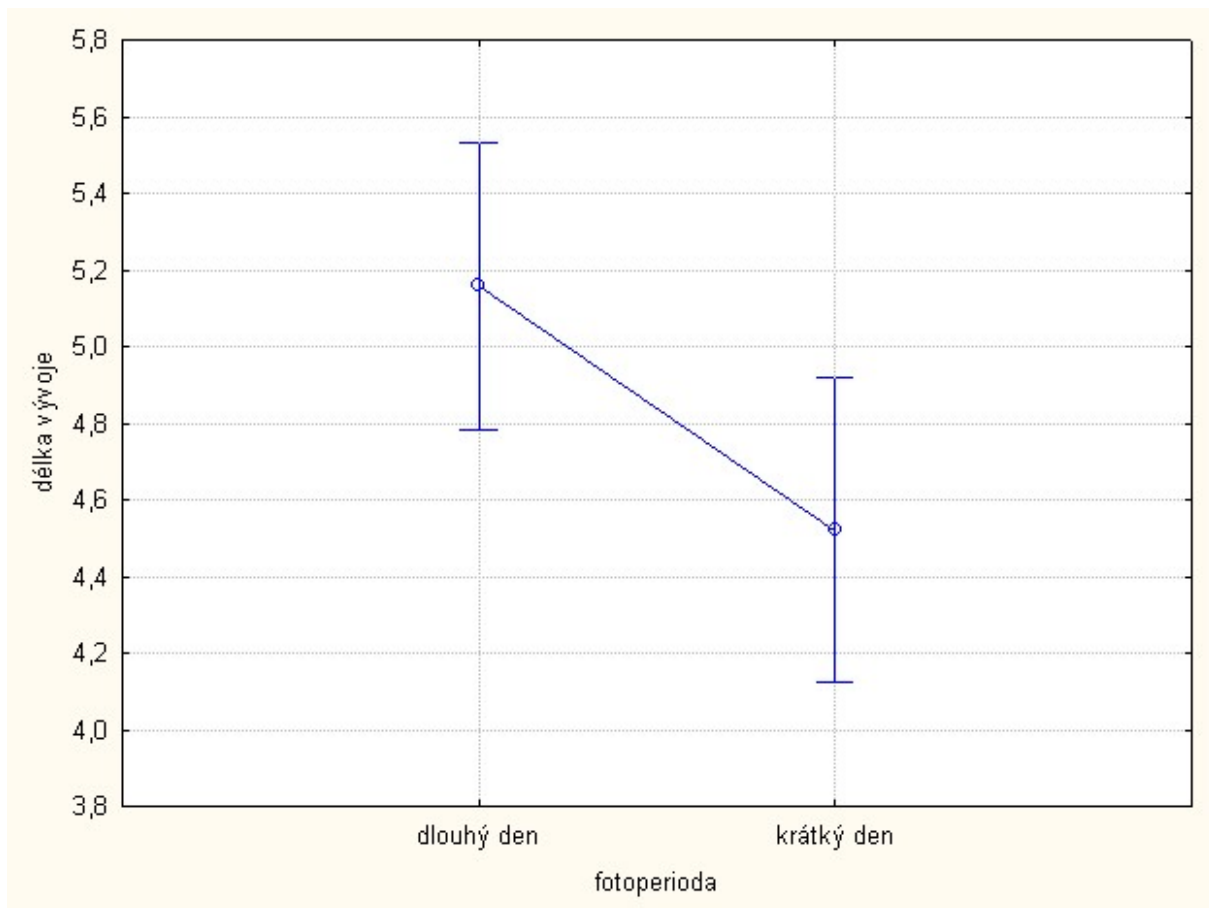
4.1.4.3 Srovnání délky vývoje instaru mezi treatmenty

Délka prvního instaru byla významně ovlivněna teplotou ($F(1,157) = 1119,19; p < 10^{-6}$), fotoperiodou ($F(1,157) = 10,30; p = 1,6 \cdot 10^{-3}$) a také kombinací teploty a fotoperiody ($F(1,157) = 5,16; p = 0,02$). Délku druhého instaru signifikantně ovlivňuje pouze teplota ($F(1,157) = 155,94; p < 10^{-6}$). Fotoperioda ani kombinace obou podmínek vliv neměla ($F(1,157) = 2,17; p = 0,14$; respektive $F(1,157) = 0,04; p = 0,85$). Významně rychleji se druhý instar nymf vyvíjel za vysoké teploty (Obr. 12).



Obr. 12. Vliv teploty na délku vývoje druhého instaru. Vertikální úsečka udává 95% konfidenční interval.

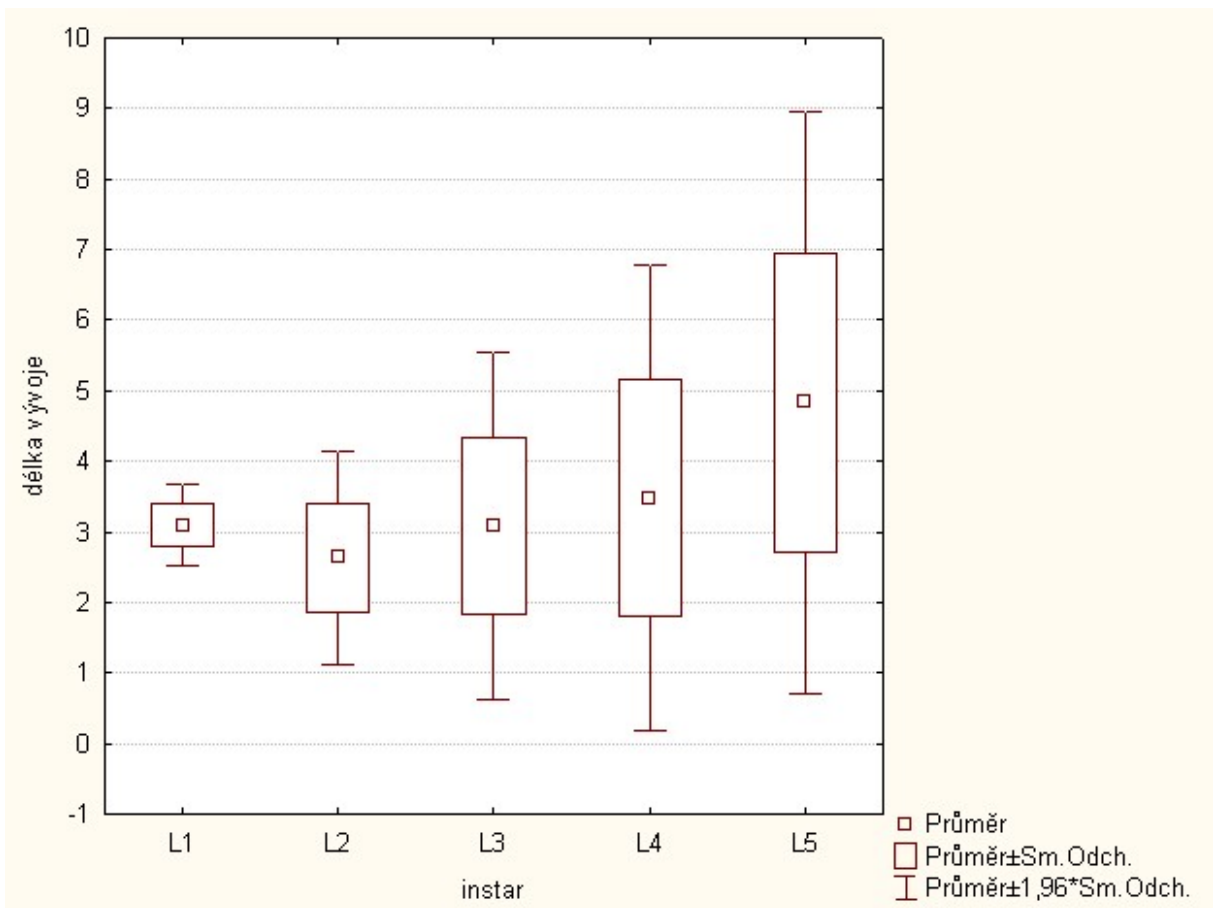
Na délku třetího instaru měla prokazatelný vliv opět jen teplota ($F(1,157) = 158,63$; $p < 10^{-6}$). Kombinace hladin teploty a fotoperiody a ani samotná fotoperioda vliv neměly ($F(1,157) = 1,6$; $p = 0,21$; respektive $F(1,157) = 1,34$; $p = 0,25$). Stejně jako u druhého instaru se i tady vyvíjely nymfy rychleji za vysoké teploty. Pro délku vývoje čtvrtého instaru byl zjištěn signifikantní vliv teploty ($F(1,157) = 127,51$; $p < 10^{-6}$) a také fotoperiody ($F(1,157) = 5,33$; $p = 0,02$). I zde vysoká teplota vývoj nymf čtvrtého instaru urychlovala. Signifikantní vliv fotoperiody je sice pouze marginální, avšak z grafu je patrné, že se nymfy čtvrtého instaru rychleji vyvíjely za krátkého dne (Obr. 13). Kombinace teploty a fotoperiody neměly na délku čtvrtého instaru vliv ($F(1,157) = 0,78$; $p = 0,38$). Pro délku pátého instaru byl nalezen pouze vliv teploty ($F(1,157) = 112,15$; $p < 10^{-6}$). A stejně jako u předcházejících instarů i zde se nymfy vyvíjely rychleji za vysoké teploty. Fotoperioda ani kombinace teploty a fotoperiody neměly na délku vývoje pátého instaru vliv ($F(1,157) = 0,38$; $p = 0,54$; respektive $F(1,157) = 0,01$; $p = 0,93$).



Obr. 13. Vliv fotoperiody na délku vývoje čtvrtého instaru. Vertikální úsečka udává 95% konfidenční interval.

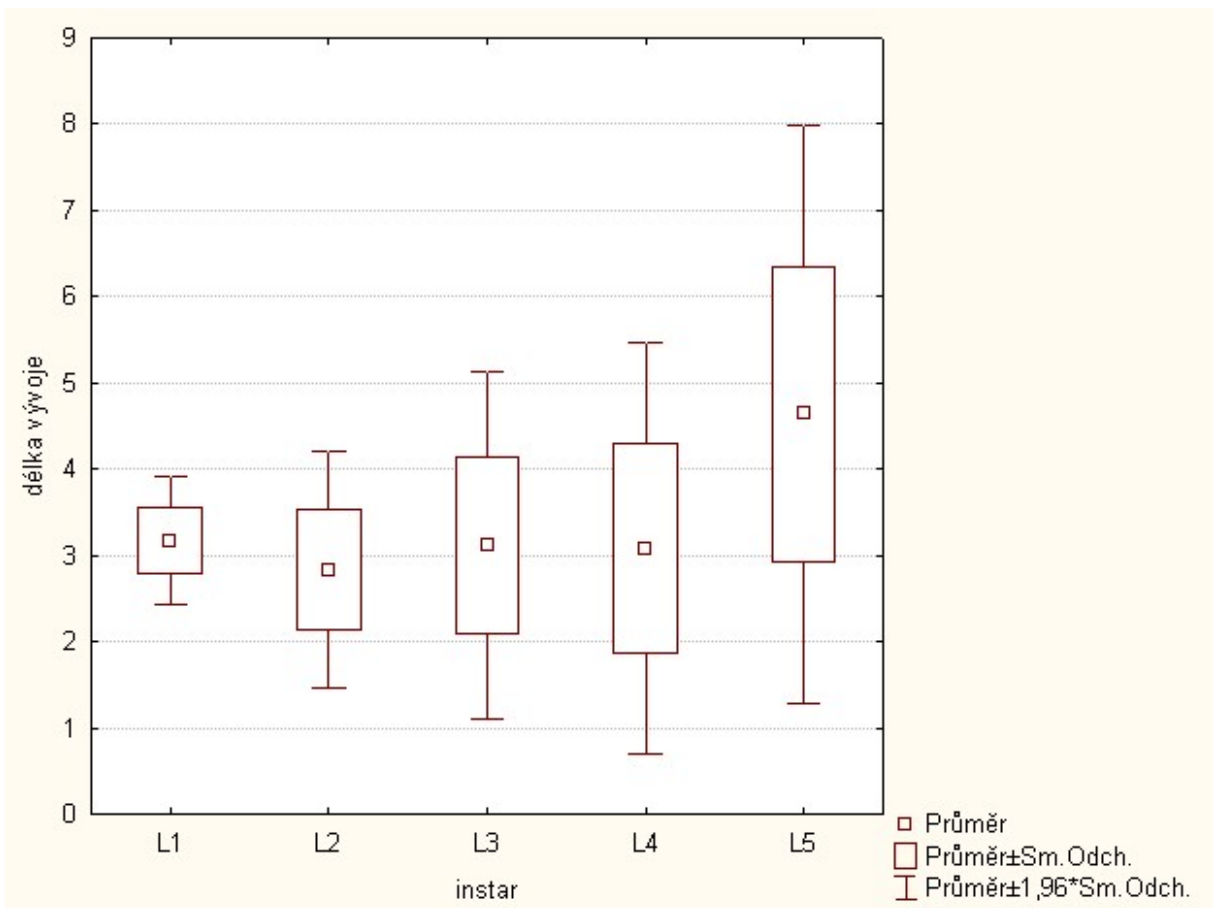
4.1.4.4 Srovnání délky trvání instarů v rámci treatmentu

Délky trvání jednotlivých instarů se významně lišily v každém ze čtyř treatmentů. V prostředí s vysokou teplotou za dlouhého dne ($F(4,205) = 15,59; p < 10^{-6}$) se nymfy ve druhém instaru vyvíjely nejrychleji ze všech larválních stádií. Významně, avšak pouze marginálně se lišila délka trvání druhého instaru proti čtvrtému instaru ($p = 0,04$), délka vývoje pátého instaru se signifikantně lišila proti prvnímu, druhému, třetímu (všechna $p < 10^{-4}$) i čtvrtému instaru ($p < 10^{-4}$). Pomalejší vývoj v tomto prostředí byl u prvního a třetího instaru, jejichž délky trvání byly téměř stejné. Délka trvání čtvrtého byla kratší než předcházející a nejkratší doba vývoje byla u nymf pátého instaru (Obr. 14).



Obr. 14. Délka vývoje jednotlivých larválních stádií v prostředí s vysokou teplotou za dlouhého dne.

Za vysoké teploty a krátkého dne ($F(4,170) = 15,01; p < 10^{-6}$) se opět nejrychleji vyvíjely nymfy druhého instaru. Dále sestupně nymfy čtvrtého, třetího, prvního a pátého instaru (Obr. 15). Podle post-hoc Tukeyho mnohonásobného porovnání se signifikantně lišila délka vývoje nymf pátého instaru proti všem ostatním instarům (všechna $p < 10^{-4}$).

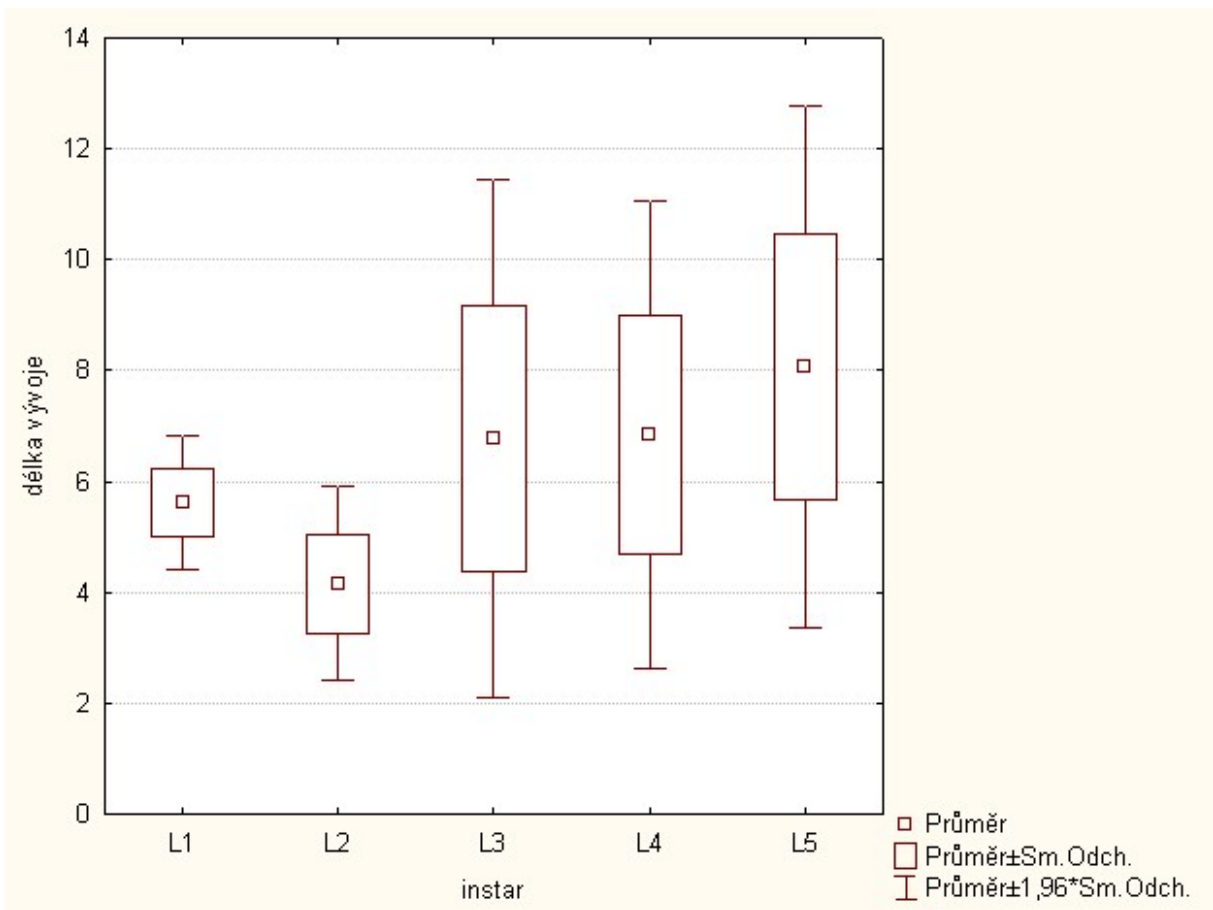


Obr. 15. Délka vývoje jednotlivých larválních stádií v prostředí s vysokou teplotou za krátkého dne.

Jako v předešlých prostředích se i za nízké teploty a dlouhého dne nejrychleji vyvíjely nymfy druhého instaru a nejpomaleji nymfy pátého instaru ($F(4,210) = 27,1; p < 10^{-6}$) (Obr. 16). Poměrně dlouhá je zde i doba vývoje nymf třetího instaru oproti předcházejícím prostředím. V tomto případě se podle post-hoc Tukeyho mnohonásobného porovnání liší významně délky vývoje všech instarů kromě třetího a čtvrtého (Tab. 18).

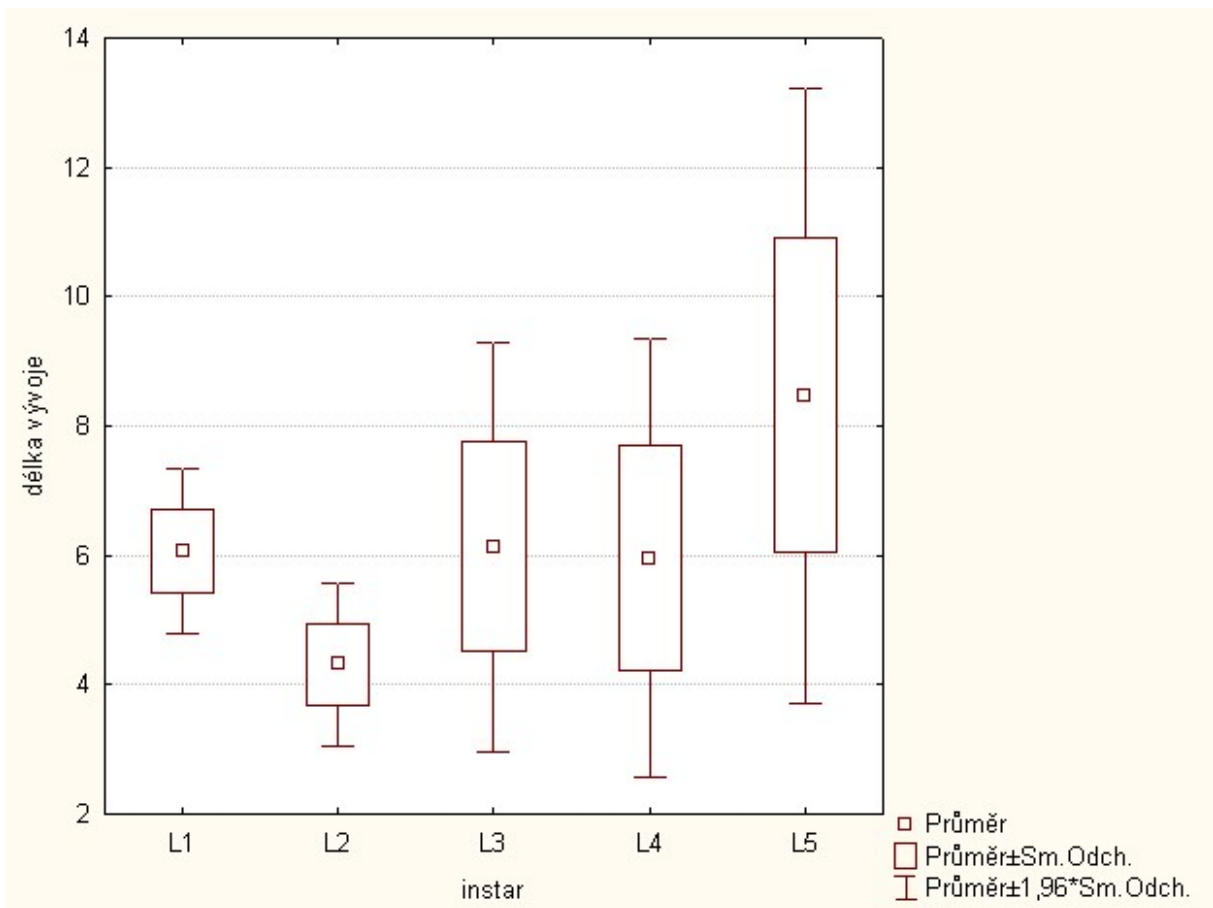
Tab. 18. Rozdíl délky vývoje jednotlivých instarů v prostředí nízké teploty a dlouhého dne. Výsledky Tukeyho mnohonásobného porovnání.

| instar | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
|-----------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| L2 | | $< 10^{-4}$ | $< 10^{-2}$ | $< 10^{-4}$ | $< 10^{-4}$ |
| L3 | $< 10^{-4}$ | | 0,03 | $> 0,99$ | 0,01 |
| L1 | $< 10^{-2}$ | 0,03 | | 0,02 | $< 10^{-4}$ |
| L4 | $< 10^{-4}$ | $> 0,99$ | 0,02 | | 0,02 |
| L5 | $< 10^{-4}$ | 0,01 | $< 10^{-4}$ | 0,02 | |



Obr. 16. Délka vývoje jednotlivých larválních stádií v prostředí s nízkou teplotou za dlouhého dne.

V posledním testovaném prostředí, za nízké teploty a krátkého dne, byla opět nejkratší doba vývoje nymf druhého instaru a nejdelší u nymf pátého instaru ($F(4,200) = 36,64; p < 10^{-6}$) (Obr. 17). V tomto treatmentu se podle post-hoc Tukeyho mnohonásobného porovnání liší délka trvání pátého instaru proti všem ostatním (všechna $p < 10^{-4}$) a dále délka trvání druhého instaru proti prvnímu ($p < 10^{-4}$), třetímu ($p < 10^{-4}$) a čtvrtému instaru ($p < 10^{-4}$).



Obr. 17. Délka vývoje jednotlivých larválních stádií v prostředí s nízkou teplotou za krátkého dne.

V obou prostředích s vysokou teplotou jsou celkově doby trvání jednotlivých instarů zřetelně kratší než v prostředích s teplotou nízkou.

4.2 Bruslařka obecná

4.2.1 Křídelní polymorfismus a mortalita

Při pokusu s bruslařkou obecnou došlo k vysoké úmrtnosti jedinců. Do stadia dospělé se dostalo pouze 10 jedinců z celkových čtyř set (Tab. 19). Nebyl průkazný rozdíl v mortalitě jedinců mezi treatmenty ($\chi^2 = 4,51$, $df = 11$, $p = 0,95$). Z těchto deseti jedinců bylo 9 makropterních a jeden brachypterní (Tab. 20). Z důvodu vysoké mortality nebyla prováděna další testování. Veškeré údaje o počtu a úmrtnosti nymf v jednotlivých instarech a stejně tak o počtu dospělců a celkové úmrtnosti jsou shrnuté v poslední tabulce (Tab. 21).

Tab. 19. Celková mortalita jedinců bruslařky obecné v různých treatmentech. L = nízká teplota; H = vysoká teplota; D = dlouhý den; K = krátký den; F = vlhký filtrační papír; V = vodní prostředí

| teplota | fotoperioda | prostředí | přežil | nepřežil | celkový počet |
|----------------------|-------------|-----------|--------|----------|---------------|
| L | D | F | 1 | 49 | 50 |
| L | D | V | 3 | 47 | 50 |
| L | K | F | 0 | 50 | 50 |
| L | K | V | 1 | 49 | 50 |
| H | D | F | 2 | 48 | 50 |
| H | D | V | 1 | 49 | 50 |
| H | K | F | 1 | 49 | 50 |
| H | K | V | 1 | 49 | 50 |
| Celkový počet | | | 10 | 390 | 400 |

Tab. 20. Křídelní morfy všech dospělců *Gerris lacustris* v různých treatmentech. L = nízká teplota; H = vysoká teplota; D = dlouhý den; K = krátký den; F = vlhký filtrační papír; V = vodní prostředí; M = makropterní morfa; B = brachypterní morfa

| teplota | fotoperioda | prostředí | typ morfy | počet jedinců |
|----------------------|-------------|-----------|-----------|---------------|
| L | D | F | M | 1 |
| L | D | V | M | 3 |
| L | K | V | M | 1 |
| H | D | F | M | 2 |
| H | D | V | M | 1 |
| H | K | F | B | 1 |
| H | K | V | M | 1 |
| Celkový počet | | | | 10 |

Tab. 21. Souhrnná tabulka celkového počtu a úmrtnosti nymf v jednotlivých larválních stádiích, celkového počtu dospělců a celkové úmrtnosti. N = počáteční počet jedinců daného stádia; m = mortalita jedinců; LDF = prostředí nízké teploty, dlouhého dne a vysychajícího stanoviště; LKF = prostředí nízké teploty, krátkého dne a vysychajícího stanoviště; HDF = prostředí vysoké teploty, dlouhého dne a vysychajícího prostředí; HKF = prostředí vysoké teploty, krátkého dne a vysychajícího prostředí; LDV = prostředí nízké teploty, dlouhého dne

a stálého prostředí; LKV = prostředí nízké teploty, krátkého dne a stálého prostředí; HKV = prostředí vysoké teploty, krátkého dne a stálého prostředí; HDV = prostředí vysoké teploty, dlouhého dne a stálého prostředí.

| Druh | | <i>Gerris lacustris</i> | | | | | | | |
|------------------|------------------------|-------------------------|------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| Larvální stadium | Treatment/ proměnná | LDF | LKF | HDF | HKF | LDV | LKV | HKV | HDV |
| L1 | N | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 |
| | m | 10% | 8% | 20% | 8% | 10% | 0% | 12% | 10% |
| L2 | N | 45 | 46 | 40 | 46 | 45 | 50 | 44 | 45 |
| | m | 9% | 11% | 18% | 4% | 2% | 16% | 23% | 18% |
| L3 | N | 41 | 41 | 33 | 44 | 44 | 42 | 34 | 37 |
| | m | 80% | 83% | 39% | 75% | 23% | 38% | 47% | 65% |
| L4 | N | 8 | 7 | 20 | 11 | 34 | 26 | 18 | 13 |
| | m | 88% | 71% | 55% | 55% | 85% | 58% | 61% | 69% |
| L5 | N | 1 | 2 | 9 | 5 | 5 | 11 | 7 | 4 |
| | m | 0% | 100% | 78% | 80% | 40% | 91% | 86% | 75% |
| AD | N | 1 | 0 | 2 | 1 | 3 | 1 | 1 | 1 |
| Celkem | N | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 | 50 |
| | m | 98% | 100% | 96% | 98% | 94% | 98% | 98% | 98% |

5 Diskuze a závěry

5.1 Křídelní polymorfismus

Z celkového množství 161 dospělých jedinců hladinatky pobřežní byli všichni jedinci apterní, stejně jako rodičovská generace. Tento výsledek ukazuje, že různé úrovně teplot, fotoperiody ani stálost stanoviště nemají vliv na křídelní polymorfismus hladinatky pobřežní. Žádný efekt na frekvenci křídelních morf tohoto druhu neměla ani zvýšená populační hustota (Ditrich & Papáček, 2009b). Stejně tak u příbuzného druhu *V. caprai* také nebyl nalezen vliv teploty, fotoperiody, populační hustoty ani stálosti stanoviště na frekvenci křídelních morf (Ditrich & Papáček, 2009a). Tyto výsledky se však liší od výsledků získaných laboratorními pokusy s dalšími druhy rodu *Microvelia* (Muraji et al., 1989; Muraji & Nakasuji, 1988). Muraji et al. (1989) svými pokusy zjistili, že podíl makropterních jedinců druhu *Microvelia douglasi* se zvyšuje se zvyšující se hustotou jedinců. Byl nalezen i vliv teploty, fotoperiody a množství potravy. Obdobně Muraji & Nakasuji (1988) dokumentují zvýšené množství okřídlených jedinců ve vyšších populačních hustotách u druhů *M. horvathi*, *M. kyushuensis* a *M. douglasi*. U bruslačky *G. lacustris* se do dospělosti vyvinulo pouze 10 jedinců. Z těchto deseti jedinců bylo devět makropterních a jeden brachypterní. Vzhledem k velmi malému počtu přeživších dospělců se nedá usuzovat na vliv environmentálních podmínek na typ křídelní morfy.

Vzhledem k těmto rozporuplným výsledkům je třeba navrhnout vysvětlení, proč byl pokus neúspěšný. Mnoho observačních studií naznačuje, že klíčovým efektem je teplota. Při pokusu byla nízká teplota nastavena na 20°C, vysoká na 25°C. Je možné, že tento rozdíl teplot nebyl dostatečný k tomu, aby způsobil rozdíl v podílu křídelních morf. Na druhou stranu Muraji et al. (1989) chovali jedince *M. douglasi* při čtyřech různých teplotách o srovnatelném rozpětí (20°C, 24°C, 28°C a 32°C) a za dlouhého dne (16L8D) byl při všech hustotách nejvyšší podíl makropterních jedinců při teplotě 24°C. Dále sestupně při 20°C, 28°C a nakonec 32°C. Za fotoperiody 12L12D byl podíl makropterních jedinců vyšší při 32°C a nižší při 24°C než za fotoperiody 16L8D při odpovídajících hustotách. Je tedy málo pravděpodobné, že by teploty 20°C a 25°C byly nedostatečné pro rozdílný vývoj křídel. Fotoperioda byla nastavena pro dlouhý den 16L8D a pro krátký den 12L12D, stejně jako v mnoha dalších studiích. Avšak podle Vepsäläinen (1971, 1974a) je důležitá jak absolutní délka dne, tak také jeho zkracování nebo prodlužování. Je možné, že vliv fotoperiody na typ křídelní morfy u tohoto

druhu je spjatý právě s prodlužováním nebo zkracováním dne. Vliv stanoviště na typ křídelní morfy lze těžko posoudit vzhledem k vysoké úmrtnosti jedinců obývajících vysychající prostředí. Vzhledem k tomu, že rodičovská generace byla apterní a všichni přeživší dospělci se vyvinuli také jako apterní, je zde také možnost silného vlivu dědičnosti. U některých druhů je délka křídel prokazatelně dědičná (Spence, 1989; Vepsäläinen, 1978; Zera et al., 1983). Tato možnost se zdá nejpravděpodobnější, avšak pro potvrzení by bylo nutné provést další testy.

5.2 Mortalita

Na celkovou mortalitu jedinců druhu *M. reticulata* měla velký vliv stálost stanoviště. Z celkových dvou set jedinců chovaných na vlhkém filtračním papíře se jich do dospělosti vyvinulo pouze sedm (3,5%). Naopak na stálém, vodním prostředí jich přežilo 161, tedy 80,5%. Z toho je patrné, že pro přežití hladinatky pobřežní je nutné vodní prostředí. Na vlhkém filtračním papíru se jí nedařilo, stejně tak v přírodních populacích by se dala očekávat vyšší mortalita na stanovištích s nedostatkem vody. Při obdobných testech s příbuzným druhem *V. caprai* však nebyl nalezen rozdíl v přežívání mezi prostředími. Této hladinatce se na vlhkém filtračním papíru dařilo stejně jako ve vodním prostředí (Ditrich & Papáček, 2009a). Oba zbývající faktory (teplota, fotoperioda) neměly vliv na celkovou mortalitu jedinců ani na mortalitu jednotlivých larválních stádií kromě druhého instaru. Nymfy druhého instaru nejlépe přežívaly za nízkých teplot, kdežto nejhůře se jim dařilo za vysokých teplot a krátkého dne.

Celková mortalita bruslařky *G. lacustris* byla 97,5% (n = 400). Jedinci hynuly ve všech prostředích stejnou měrou, nebyl nalezen signifikantní vliv prostředí na mortalitu jedinců. Takto vysoký úhyn jedinců dokumentují také Pfenning et al. (2007). Při jejich výzkumu uhynulo 87,5% jedinců (n = 240), přičemž nejvyšší mortalita byla zaznamenána během posledních dvou larválních instarů.

Příslušnost k larválnímu stadiu sice neměla signifikantní vliv na celkovou mortalitu jedinců *M. reticulata*, ale nejvíce hynuly nymfy druhého instaru. Celkem uhynulo 7,73% nymf (n = 194). Míra mortality u jednotlivých instarů v rámci treatmentu se signifikantně nelišila v prostředí nízké teploty a krátkého dne; nízké teploty a dlouhého dne ani v prostředí vysoké teploty a dlouhého dne. Jediný průkazný vliv na mortalitu jedinců měla příslušnost k larválnímu stadiu v prostředí vysoké teploty a krátkého dne. Ve druhém instaru zde uhynulo

téměř 19% jedinců, což bylo průkazně více, než se očekávalo. Podle těchto výsledků se zdá, že pro přežití jedinců je nejkritičtější fází období druhého instaru.

5.3 Mortalita samců vs. samic

Nebyl nalezen rozdíl v celkovém počtu samců a samic ani v rámci jednotlivých treatmentů. Tento výsledek byl očekáván, protože rodičovská generace jedinců byla vybrána náhodně a tedy poměr samců a samic byl předpokládán 1:1. V rámci jednotlivých treatmentů ani celkově tedy není možno konstatovat sexuálně závislou mortalitu.

5.4 Délka vývoje

Celková doba vývoje samců a samic se průkazně neliší. Při zjišťování, jestli se liší délka vývoje samců a samic v různých prostředích, byl nalezen signifikantní vliv pouze za vysoké teploty a dlouhého dne. V tomto prostředí se samice vyvíjely rychleji, avšak signifikance byla pouze marginální. Pravděpodobně tedy není rozdíl v rychlosti vývoje samců a samic.

Při testování vlivu environmentálních faktorů na celkovou délku vývoje lze konstatovat významný vliv teploty. Za vysoké teploty se jedinci vyvíjeli výrazně rychleji než za teploty nízké. Toto zjištění není nijak překvapivé, vyšší teplota znamená pro jedince vyšší rychlost biochemických reakcí a metabolismu, díky čemuž se vyvíjejí rychleji (Andersen, 1982; Spence & Andersen, 1994). K obdobnému závěru dospěli také Muraji & Nakasuji (1988) u *M. douglasi*. Potvrzují, že čím tepleji, tím je larvální vývoj rychlejší.

Vliv abiotických faktorů byl zkoumán i na délku vývoje od prvního instaru do druhého, třetího, čtvrtého i pátého. U všech byl signifikantní vliv teploty na délku vývoje, tedy za vysoké teploty se jedinci vyvíjeli rychleji. U délky vývoje L1-L2 měla významný vliv i fotoperioda, kdy se jedinci rychleji vyvíjeli za dlouhého dne. Zároveň měla vliv i interakce teploty a fotoperiody. Vysoká teplota a dlouhý den iniciovaly rychlejší vývoj jedinců oproti nízké teplotě a krátkému dni. Vzhledem k tomu, že tento závěr platí pouze pro délku vývoje L1-L2, je otázkou, zda má tento výsledek ekologický význam. Dlouhý den je v přírodě cca začátkem léta, je tedy výhodou, že se budou nejmladší instary vyvíjet začátkem léta rychleji než na podzim? Pravděpodobně by bylo výhodnější se rychleji vyvíjet na podzim, aby jedinci stihli dosáhnout dospělosti před nástupem zimy. Výsledky u dalších larválních instarů však

vycházely neprůkazně (několik málo průkazných rozdílů může být vlivem náhody), proto lze usuzovat, že fotoperioda nemá vliv na rychlost vývoje a tedy že se jedinci na jaře i na podzim vyvíjí stejně rychle.

Významný vliv teploty byl zjištěn při srovnání délky instaru mezi treatmenty. Teplota měla významný vliv pro délku všech pěti larválních instarů. Vyšší teplota opět délku vývoje zkracovala. Na délku prvního a čtvrtého instaru měla také průkazný vliv fotoperioda, ovšem ovlivňovala každý instar odlišně. V prvním instaru se nymfy vyvíjeli rychleji za fotoperiody dlouhého dne, kdežto ve čtvrtém instaru se vyvíjeli rychleji za fotoperiody krátkého dne.

Srovnáním délky trvání instarů v rámci treatmentu bylo zjištěno, že v každém treatmentu se nejrychleji vyvíjeli nymfy druhého instaru a nejpomaleji nymfy pátého instaru. Tento závěr potvrzují i další výzkumy. Poslední dva instary a období vajíčka trvají obecně nejdelší dobu (Andersen, 1982; Spence et al., 1980).

5.5 Závěr

Závěrem je nutné zodpovědět otázky uvedené v úvodu diplomové práce, tedy:

1. Mají vybrané environmentální faktory vliv na vývoj křídel u druhu *Microvelia reticulata* a *Gerris lacustris*?
2. Mají u zmíněných druhů vliv tytéž environmentální faktory na délku vývoje?
3. Je mortalita jedinců (celková; během vývoje) ovlivněna abiotickými faktory?
4. Liší se mortalita samců a samic?

Podle výsledků této práce nemají environmentální faktory vliv na vývoj křídel u hladinatky *M. reticulata*. U bruslařky *G. lacustris* nemohly být získány výsledky z důvodu vysoké úmrtnosti v průběhu výzkumu. Ze stejného důvodu nemohly být získány výsledky ohledně délky vývoje u tohoto druhu. Z environmentálních faktorů má na délku vývoje významný vliv teplota, která vývoj u jedinců *M. reticulata* zkracuje. Na celkovou mortalitu jedinců hladinatky pobřežní měla velký vliv stálost stanoviště. Ve vysychajícím prostředí se jim dařilo signifikantně hůře než v prostředí stálém. U bruslařky obecné neměl žádný z abiotických faktorů významný vliv na celkovou mortalitu, jedinci hynuly ve všech prostředích stejnou měrou. Nedá se ani říci, že by abiotické faktory měly významný vliv na mortalitu během larválního vývoje u hladinatky pobřežní. Signifikantních vlivů bylo odhaleno velmi

málo a tyto byly pouze marginální. Počet samců a samic se významně nelišil ani celkově ani v jednotlivých treatmentech. Mortalita samců a samic byla tedy rovnoměrná.

Vzhledem k tomu, že nebyl nalezen vliv abiotických faktorů na křídelní polymorfismus hladinatky pobřežní, bylo by vhodné v dalších výzkumech zkoumat vliv dědičnosti na vývoj křídel u tohoto druhu. Pro další výzkum v této oblasti by bylo vhodné zopakovat pokus s bruslařkou obecnou, který zde kvůli vysoké úmrtnosti nemohl být vyhodnocen.

7 Seznam literatury

- Ahlroth, P., Alatalo, R.V., Hyvarinen, E., & Suhonen, J. (1999) Geographical variation in wing polymorphism of the waterstrider *Aquarius najas* (Heteroptera, Gerridae). *Journal of Evolutionary Biology*, **12**, 156-160.
- Andersen, N.M. (1973) Seasonal polymorphism and developmental changes in organs of flight and reproduction in bivoltine pondskaters (Hem. Gerridae). *Entomologica Scandinavica* **4**, 1-20.
- Andersen, N.M. (1982) The Semiaquatic Bugs (Hemiptera, Gerromorpha). Phylogeny, adaptations, biogeography, and classification. *Entomonograph*, **3**, 1-455.
- Andersen, N.M. (1993) The Evolution of Wing Polymorphism in Water Striders (Gerridae) - a Phylogenetic Approach. *Oikos*, **67**, 433-443.
- Blanckenhorn, W.U. & Fairbairn, D.J. (1995) Life-History Adaptation Along a Latitudinal Cline in the Water Strider *Aquarius remigis* (Heteroptera, Gerridae). *Journal of Evolutionary Biology*, **8**, 21-41.
- Brinkhurst, R.O. (1959) Alary Polymorphism in the Gerroidea (Hemiptera-Heteroptera). *Journal of Animal Ecology*, **28**, 211-230.
- Bronmark, C., Malmqvist, B., & Otto, C. (1985) Dynamics and Structure of a *Velia caprai* (Heteroptera) Population in a South Swedish Stream. *Holarctic Ecology*, **8**, 253-258.
- Brown, E.S. (1951) The relation between migration-rate and type of habitat in aquatic insects, with special reference to certain species of Corixidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **121**, 539-545.
- Calabrese, D.M. (1979) Pterygomorphism in 10 Nearctic Species of Gerris. *American Midland Naturalist*, **101**, 61-68.
- Ditrich, T. & Papáček, M. (2009a) Correlated traits for dispersal pattern: Terrestrial movement of the water cricket *Velia caprai* (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae). *European Journal of Entomology*, **106**, 551-555.
- Ditrich, T. & Papáček, M. (2009b) Effect of population density on the development in *Mesovelvia furcata* (Mesoveliidae), *Microvelia reticulata* and *Velia caprai* (Veliidae) (Heteroptera: Gerromorpha). *European Journal of Entomology*, **Accepted**.
- Ditrich, T. & Papáček, M. (2009c) A question of voltinism of *Microvelia reticulata* (Veliidae) and *Mesovelvia furcata* (Mesoveliidae) (Heteroptera: Gerromorpha) in Central Europe. In SIEEC 21 (ed. by T. Soldán, M. Papáček & J. Boháč), pp. 20-23. University of South Bohemia, České Budějovice, 96 pp.
- Ditrich, T., Papáček, M., & Broum, T. (2008) Spatial distribution of semiaquatic bugs (Heteroptera: Gerromorpha) and their wing morphs in a small scale of the Pohořský Potok stream spring area (Novohradské Hory Mts.). *Silva Gabreta* **14**, 173 - 178.
- Fairbairn, D.J. (1988) Adaptive Significance of Wing Dimorphism in the Absence of Dispersal - a Comparative-Study of Wing Morphs in the Waterstrider, *Gerris remigis*. *Ecological Entomology*, **13**, 273-281.
- Galbreath, E.J. (1975) Thoracic Polymorphism in *Mesovelvia mulsanti* (Hemiptera: Mesoveliidae). *The University of Kansas Science bulletin*, **50**, 457-482.
- Guthrie, D.M. (1959) Polymorphism in the Surface-Water Bugs (Hemipt-Heteropt, Gerroidea). *Journal of Animal Ecology*, **28**, 141-152.
- Harada, T. (1992) Experimental analysis of the environmental factors that control alary dimorphism and reproduction in the water strider *Aquarius paludum* (Fabricius). *Osaka City Univ.*

- Harada, T. (1996) Effects of Population Density on the Duration of Nymphal Period and Diapause-posture at the Adult Stage in a Water Strider, *Gerris latiabdominis* (Hemiptera: Gerridae). *Japanese Journal of Entomology* **64**, 413 - 419.
- Harada, T. & Numata, H. (1993) 2 Critical Day Lengths for the Determination of Wing Forms and the Induction of Adult Diapause in the Water Strider, *Aquarius paludum*. *Naturwissenschaften*, **80**, 430-432.
- Harada, T. & Spence, J.R. (2000) Nymphal density and life histories of two water striders (Hemiptera : Gerridae). *Canadian Entomologist*, **132**, 353-363.
- Harada, T., Tabuchi, R., & Koura, J. (1997) Migratory syndrome in the water strider *Aquarius paludum* (Heteroptera: Gerridae) reared in high versus low nymphal densities. *European Journal of Entomology*, **94**, 445-452.
- Hauser, R. (1982a) Observations on Wing-Polymorphism and Voltinism of the Pond-Skater *Gerris lacustris* (Hemiptera, Gerridae). *Revue Suisse de Zoologie*, **89**, 903-917.
- Hauser, R. (1982b) Untersuchungen zu Voltinismus und Flugelpolymorphismus beim Wasserläufer *Gerris lacustris* (Hemiptera, Gerridae). *Revue Suisse de Zoologie*, **89**, 903-917.
- Inoue, T. & Harada, T. (1997) Sensitive stages in the photoperiodic determination of wing forms and reproduction in the water strider, *Aquarius paludum* (Fabricius). *Zoological Science*, **14**, 21-27.
- Jarvinen, O. & Vepsäläinen, K. (1976) Wing Dimorphism as an Adaptive Strategy in Water-Striders (*Gerris*). *Hereditas*, **84**, 61-68.
- Kaitala, A. (1988) Wing Muscle Dimorphism - 2 Reproductive Pathways of the Waterstrider *Gerris thoracicus* in Relation to Habitat Instability. *Oikos*, **53**, 222-228.
- Kaitala, A. & Dingle, H. (1992) Spatial and Temporal Variation in Wing Dimorphism of California Populations of the Waterstrider *Aquarius remigis* (Heteroptera, Gerridae). *Annals of the Entomological Society of America*, **85**, 590-595.
- Kaitala, V., Kaitala, A., & Getz, W.M. (1989) Evolutionarily Stable Dispersal of a Waterstrider in a Temporally and Spatially Heterogeneous Environment. *Evolutionary Ecology*, **3**, 283-298.
- Kishi, M., Harada, T., & Spence, J.R. (2002) Adult flight in a water strider exposed to habitat drydown in the larval stages. *Naturwissenschaften*, **89**, 552-554.
- Kopfli, R., Hauser, R., & Zimmermann, M. (1987) Diapause Determination in Gerridae (Hemiptera). *Revue Suisse de Zoologie*, **94**, 533-543.
- Muraji, M., Miura, T., & Nakasuji, F. (1989) Phenological Studies on the Wing Dimorphism of a Semi-Aquatic Bug, *Microvelia douglasi* (Heteroptera, Veliidae). *Researches on Population Ecology*, **31**, 129-138.
- Muraji, M. & Nakasuji, F. (1988) Comparative Studies on Life-History Traits of Three Wing Dimorphic Water Bugs, *Microvelia* Spp Westwood (Heteroptera, Veliidae). *Researches on Population Ecology*, **30**, 315-327.
- Numazawa, K. & Kobayashi, S. (1985) Predatory Characteristics of *Microvelia reticulata* Burmeister (Hemiptera, Veliidae) and Its Seasonal Prevalence in Paddy Fields. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, **29**, 210-215.
- Pfenning, B., Gerstner, S., & Poethke, H.J. (2008) Alternative life histories in the water strider *Gerris lacustris*: time constraint on wing morph and voltinism. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, **129**, 235-242.
- Pfenning, B. & Poethke, H.J. (2006) Variability in the life history of the water strider *Gerris lacustris* (Heteroptera : Gerridae) across small spatial scales. *Ecological Entomology*, **31**, 123-130.
- Pfenning, B., Poethke, H.J., & Hovestadt, T. (2007) Dealing with time constraints on development: the effect of food availability. *Ecological Entomology*, **32**, 273-278.

- 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. *Ecological Monographs*, **60**, 389-421.
- Spence, J.R. (1989) The Habitat Templet and Life-History Strategies of Pond Skaters (Heteroptera, Gerridae) - Reproductive Potential, Phenology, and Wing Dimorphism. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **67**, 2432-2447.
- Spence, J.R. (2000) Seasonal Aspects of Flight in Water Striders (Hemiptera : Gerridae). *Entomological science*, **3**, 399-417.
- Spence, J.R. & Andersen, N.M. (1994) Biology of Water Striders - Interactions between Systematics and Ecology. *Annual Review of Entomology*, **39**, 101-128.
- Spence, J.R., Spence, D.H., & Scudder, G.G.E. (1980) The Effects of Temperature on Growth and Development of Water Strider Species (Heteroptera, Gerridae) of Central British-Columbia and Implications for Species Packing. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, **58**, 1813-1820.
- Vepsäläinen, K. (1971) The role of gradually changing daylength in determination of wing length, alary dimorphism and diapause in a *Gerris odontogaster* (Zett.) population (Gerridae, Heteroptera) in South Finland. *Annales Academiae scientiarum Fennicae, Series A 4, Biologica*, **183**, 1-25.
- Vepsäläinen, K. (1973) The distribution and habitats of *Gerris* Fabr. species (Heteroptera, Gerridae) in Finland. *Annales Zoologici Fennici*, **10**, 419-444.
- Vepsäläinen, K. (1974a) Determination of Wing Length and Diapause in Water-Striders (*Gerris* Fabr, Heteroptera). *Hereditas*, **77**, 163-176.
- Vepsäläinen, K. (1974b) The life cycles and wing lengths of Finnish *Gerris* Fabr. species (Heteroptera: Gerridae). *Acta Zool Fennica*, **141**, 1-73.
- Vepsäläinen, K. (1974c) The wing lengths, reproductive stages and habitats of Hungarian *Gerris* Fabr. species (Heteroptera, Gerridae). *Annales Academiae scientiarum Fennicae, Series A 4, Biologica*, 1-18.
- Vepsäläinen, K. (1978). Wing Dimorphism and Diapause in *Gerris*: Determination and Adaptive Significance. In *Evolution of insect migration and diapause* (ed. by H. Dingle), pp. 218-253. Springer-Verlag, New York.
- Vepsäläinen, K. & Krajewski, S. (1974) The life cycle and alary dimorphism in *Gerris lacustris* (L.) (Heteroptera, Gerridae) in Poland. *Notulae Entomologicae*, **54**, 85-89.
- Wróblewski, A. (1980) Pluskawiaki (Heteroptera). Fauna słodkowodna polski. [True Bugs (Heteroptera). Freshwater fauna of Poland]. Vol. 8. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa, Poznań.
- Zera, A.J., Innes, D.J., & Saks, M.E. (1983) Genetic and Environmental Determinants of Wing Polymorphism in the Waterstrider *Limnoporus canaliculatus*. *Evolution*, **37**, 513-522.
- Zera, A.J. & Tiebel, K.C. (1991) Photoperiodic Induction of Wing Morphs in the Waterstrider *Limnoporus canaliculatus* (Gerridae, Hemiptera). *Annals of the Entomological Society of America*, **84**, 508-516.

7 Přílohy

7.1 Příloha č. 1: Příspěvek ve sborníku mezinárodní konference SIEEC 21 (Symposium Internationale Entomofaunisticum Europae Centralis 21).

7.2 Příloha č. 2: Poster prezentovaný na mezinárodní konferenci SIEEC 21 (Symposium Internationale Entomofaunisticum Europae Centralis 21).

7.1 Příloha č. 1: Příspěvek ve sborníku mezinárodní konference SIEEC 21 (Symposium Internationale Entomofaunisticum Europae Centralis 21).

Zkrácená verze literární rešerše byla prezentována formou posteru a příspěvku ve sborníku na mezinárodní konferenci SIEEC 21 (Symposium Internationale Entomofaunisticum Europae Centralis 21), konané 28. 6. - 3. 7. 2009 v Českých Budějovicích.

Úplná citace:

Čermáková, T. & Ditrich, T. 2009: Influence of environmental factors on wing polymorphism of semiaquatic bugs (Heteroptera: Gerromorpha): expectations and exact data (a review). P. 16 – 19. In Soldán, T., Papáček, M. & Boháč, J. (Eds) Communications and Abstracts, SIEEC 21, June 28 – July 3, 2009. University of South Bohemia, České Budějovice, 96 pp.

Influence of environmental factors on wing polymorphism of semiaquatic bugs (Heteroptera: Gerromorpha): expectations and exact data (a review)

TÁŇA ČERMÁKOVÁ¹ and TOMÁŠ DITRICH^{1,2}

¹*Pedagogical Faculty, University of South Bohemia, Jeronýmova 10, České Budějovice, Czech Republic*

²*Faculty of Sciences, University of South Bohemia, Branišovská 31, České Budějovice, Czech Republic*

Abstract. The data on wing polymorphism are usually based on either field observations or laboratory experiments. Temperature, photoperiod, population density, food availability and desiccation are expected to be the most significant factors affecting development of wings. Numerous field observations indicate crucial effect of temperature, but there are only a few laboratory experiments with contradictory results. More data from manipulative experiments are needed for more comprehensive conclusions.

Key words: semiaquatic bugs, wing polymorphism, photoperiod, temperature, Gerromorpha, flight dispersal

Introduction

Wing polymorphism is present in many insects. In these species, some individuals within a population are macropterous (MP) and thus capable of flight, whereas others are brachypterous or apterous (BP, AP), incapable of flight. These non-dispersal specimens have allocated energy into reproduction rather to migration (ROFF & FAIRBAIRN, 1991). Semiaquatic bugs exhibit characteristic wing polymorphism and they are traditional object of wing polymorphism research (e.g. ANDERSEN, 1993; BRINKHURST, 1959; GUTHRIE, 1959; HAUSER, 1982; ZERA et al., 1983). The data on wing polymorphism are usually based on either field observations or laboratory experiments. This contribution is focused on a coherence of these two data sources, and it serves as a preliminary review of wing polymorphism in semiaquatic bugs for a thesis.

Field observations

A knowledge on wing dimorphism of Palaearctic water striders natural populations is mainly based on work of VEPSÄLÄINEN (1973). He supposes a strong connection between habitat permanence and wing morph frequency, and differed three groups of gerrids with respect to their wing polymorphism and habitats. 1) Species colonizing temporary habitats should be macropterous in overwintering generation; summer generation of bivoltine species (usually present on stable habitats) have different proportion of apterous / brachypterous individuals. Wing dimorphism in these species should not be genetically controlled. 2) Species from more permanent habitat are expected to be polymorphic, with genetically controlled mechanism of wing development. 3) Species occurring in isolated stable water bodies are predominantly apterous and thus forms third group of water striders. His findings are supported by several later surveys (e.g. DITRICH et al., 2008). CALABRESE (1979) also suppose

connection between wing morph and type of habitat in Nearctic water striders, with effect of temperature, photoperiod and genetic mechanism in some species. In general, both genetic and environmental factors during egg and larval development are thought to affect wing dimorphism in gerrids, as previously assumed by (BRINKHURST, 1959). Most important environmental factors considered are temperature and photoperiod, causing low proportion of macropterous morph in summer generation. More long-winged specimens thus occur in overwintering generation. Possibility to leave unfavorable habitat is also clear advantage. High proportion of macropterous individuals can thus be supposed in inhospitable or unstable habitats. Ephemeral habitat (drying out) should be recognized by increased temperature, population density and probably also by food shortage (see MURAJI et al., 1989).

Laboratory experiments

The genetic control and effect of five environmental conditions (photoperiod, temperature, population density, food availability and drying out of the habitat = rearing on wet filtrate paper) on wing polymorphism has been tested in gerromorphan bugs. We found results for 15 gerromorphan bugs (eight Gerridae, five Veliidae and two Mesoveliidae). Among these species, nine were tested for population density (five positive (DITRICH & PAPÁČEK, 2009b; HARADA et al., 1997; MURAJI et al., 1989; MURAJI & NAKASUJI, 1988), three none (DITRICH & PAPÁČEK, 2009b; HARADA & SPENCE, 2000) and one negative effect (HARADA & SPENCE, 2000) on development of MP specimens. Effect of photoperiod was proved in six (ANDERSEN, 1982; BLANCKENHORN & FAIRBAIRN, 1995; INOUE & HARADA, 1997; MURAJI et al., 1989; VEPSÄLÄINEN, 1974; ZERA et al., 1983) out of eight species tested (zero effect: ANDERSEN, 1982; DITRICH & PAPÁČEK, 2009a), effect of temperature in three (HARADA, 1992; MURAJI et al., 1989; PFENNING et al., 2008; VEPSÄLÄINEN, 1974) out of six species (zero effect: DITRICH & PAPÁČEK, 2009a; SPENCE & ANDERSEN, 1994). Wing development was not affected by habitat desiccation in both species tested (DITRICH & PAPÁČEK, 2009a; KISHI et al., 2002). Increased food availability increased a proportion of macropters in *Microvelia douglasi* (MURAJI et al., 1989). Genetic mechanisms were found in three (AHLROTH et al., 1999; SPENCE, 1989; ZERA et al., 1983) out of five species tested (zero effect: ANDERSEN, 1982; FAIRBAIRN, 1988).

Conclusion

According to field observations, wing polymorphism is at least partially controlled by environmental conditions in most species. The most significant factors are photoperiod and temperature (seasonal, eventually latitudinal polymorphism) and temperature, population density, food shortage and substrate desiccation during larval development (when needed to leave unfavorable or drying habitat). Temperature thus seems to have crucial effect on wing polymorphism. Laboratory experiments have validated the photoperiod effect in most cases, and the change in wing morphs proportions followed life history of particular species. However, the effect of temperature was studied in few species only and the results were not convincing - the effect of temperature was found only in a half of species. Some species differed in their response to increased population density when usually more macropterous individuals occurred, but the effect was opposite in one species. Substrate desiccation seems to have no effect, however only two species has been tested. In general, the laboratory experiments data are poor and can neither verify nor falsify

hypotheses based on field observations. Especially different temperatures treatments are needed for more species, if we want to describe temperature effect on wing polymorphism in semiaquatic bugs.

References

- AHLROTH, P., ALATALO, R.V., HYVARINEN, E., & J. SUHONEN (1999) Geographical variation in wing polymorphism of the waterstrider *Aquarius najas* (Heteroptera, Gerridae). *Journal of Evolutionary Biology*, 12: 156-160.
- ANDERSEN, N.M. (1982) The Semiaquatic Bugs (Hemiptera, Gerromorpha). Phylogeny, adaptations, biogeography, and classification. *Entomonograph*, 3: 1-455.
- ANDERSEN, N.M. (1993) The Evolution of Wing Polymorphism in Water Striders (Gerridae) - a Phylogenetic Approach. *Oikos*, 67: 433-443.
- BLANCKENHORN, W.U. & D.J. FAIRBAIRN (1995) Life-History Adaptation Along a Latitudinal Cline in the Water Strider *Aquarius-Remigis* (Heteroptera, Gerridae). *Journal of Evolutionary Biology*, 8: 21-41.
- BRINKHURST, R.O. (1959) Alary Polymorphism in the Gerroidea (Hemiptera-Heteroptera). *Journal of Animal Ecology*, 28: 211-230.
- CALABRESE, D.M. (1979) Pterygomorphism in 10 Nearctic Species of *Gerris*. *American Midland Naturalist*, 101: 61-68.
- DITRICH, T. & M. PAPÁČEK (2009a) Correlated traits for dispersal pattern: terrestrial migration in the water cricket *Velia caprai* (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae). *European Journal of Entomology*, accepted.
- DITRICH, T. & M. PAPÁČEK (2009b) Effect of population density on the development in *Mesovelgia furcata* (Mesoveliidae), *Microvelia reticulata* and *Velia caprai* (Veliidae) (Heteroptera: Gerromorpha). *Publ. in prep.*
- DITRICH, T., PAPÁČEK, M., & T. BROUM (2008) Spatial distribution of semiaquatic bugs (Heteroptera: Gerromorpha) and their wing morphs in a small scale of the Pohořský Potok stream spring area (Novohradské Hory Mts.). *Silva Gabreta* 14: 173 - 178.
- FAIRBAIRN, D.J. (1988) Adaptive Significance of Wing Dimorphism in the Absence of Dispersal - a Comparative-Study of Wing Morphs in the Waterstrider, *Gerris-Remigis*. *Ecological Entomology*, 13: 273-281.
- GUTHRIE, D.M. (1959) Polymorphism in the Surface-Water Bugs (Hemipt-Heteropt, Gerroidea). *Journal of Animal Ecology*, 28: 141-152.
- HARADA, T. (1992) Experimental analysis of the environmental factors that control alary dimorphism and reproduction in the water strider *Aquarius paludum* (Fabricius). Ph.D. thesis, Osaka City University, Osaka, Japan.
- HARADA, T. & J.R. SPENCE (2000) Nymphal density and life histories of two water striders (Hemiptera : Gerridae). *Canadian Entomologist*, 132: 353-363.
- HARADA, T., TABUCHI, R., & J. KOURA (1997) Migratory syndrome in the water strider *Aquarius paludum* (Heteroptera: Gerridae) reared in high versus low nymphal densities. *European Journal of Entomology*, 94: 445-452.
- HAUSER, R. (1982) Observations on Wing-Polymorphism and Voltinism of the Pond-Skater *Gerris-Lacustris* (Hemiptera, Gerridae). *Revue Suisse de Zoologie*, 89: 903-917.
- INOUE, T. & T. HARADA (1997) Sensitive stages in the photoperiodic determination of wing forms and reproduction in the water strider, *Aquarius paludum* (Fabricius). *Zoological Science*, 14: 21-27.
- KISHI, M., HARADA, T., & J.R. SPENCE (2002) Adult flight in a water strider exposed to habitat drydown in the larval stages. *Naturwissenschaften*, 89: 552-554.
- MURAJI, M., MIURA, T., & F. NAKASUJI (1989) Phenological Studies on the Wing Dimorphism of a Semi-Aquatic Bug, *Microvelia-Douglasi* (Heteroptera, Veliidae). *Researches on Population Ecology*, 31: 129-138.

- MURAJI, M. & F. NAKASUJI (1988) Comparative Studies on Life-History Traits of Three Wing Dimorphic Water Bugs, *Microvelia* Spp Westwood (Heteroptera, Veliidae). *Researches on Population Ecology*, 30: 315-327.
- PFENNING, B., GERSTNER, S., & H.J. POETHKE (2008) Alternative life histories in the water strider *Gerris lacustris*: time constraint on wing morph and voltinism. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 129: 235-242.
- ROFF, D.A. & D.J. FAIRBAIRN (1991) Wing Dimorphisms and the Evolution of Migratory Polymorphisms among the Insecta. *American Zoologist*, 31: 243-251.
- SPENCE, J.R. (1989) The Habitat Templet and Life-History Strategies of Pond Skaters (Heteroptera, Gerridae) - Reproductive Potential, Phenology, and Wing Dimorphism. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, 67: 2432-2447.
- SPENCE, J.R. & N.M. ANDERSEN (1994) Biology of Water Striders - Interactions between Systematics and Ecology. *Annual Review of Entomology*, 39: 101-128.
- VEPSÄLÄINEN, K. (1973) The distribution and habitats of *Gerris* Fabr. species (Heteroptera, Gerridae) in Finland. *Annales Zoologici Fennici*, 10: 419-444.
- VEPSÄLÄINEN, K. (1974) Determination of Wing Length and Diapause in Water-Striders (*Gerris* Fabr, Heteroptera). *Hereditas*, 77: 163-176.
- ZERA, A.J., INNES, D.J., & M.E. SAKS (1983) Genetic and Environmental Determinants of Wing Polymorphism in the Waterstrider *Limnoporus-Canaliculatus*. *Evolution*, 37: 513-522.

7.2 Příloha č. 2: Poster prezentovaný na mezinárodní konferenci SIEEC 21 (Symposium Internationale Entomofaunisticum Europae Centralis 21).

Influence of environmental factors on wing polymorphism of semiaquatic bugs (Heteroptera: Gerromorpha): expectations and exact data (a review)

Taňa Čermáková (1*) and Tomáš Ditrich (1, 2)

1 University of South Bohemia, Pedagogical Faculty, Jeronýmova 10, 371 15 České Budějovice, Czech Republic;

2 University of South Bohemia, Faculty of Science, Branišovská 31, 370 05 České Budějovice, Czech Republic;

*beruska-007@seznam.cz

Introduction:

Wing polymorphism is present in many insects. Temperature, photoperiod, population density, food availability and desiccation are expected to be the most significant factors affecting development of wings.

In these species, some individuals within a population are macropterous (Fig. 1, 4) and thus capable of dispersion, whereas others are brachypterous or apterous (Fig. 2, 3), incapable of flight. The data on wing polymorphism are usually based on either field observations or laboratory experiments. This contribution is focused on a coherence of these two data sources, and it serves as a preliminary review of wing polymorphism in semiaquatic bugs for a thesis.

Field observations:

A knowledge on wing dimorphism of Palearctic water striders natural populations is mainly based on work of Vepsäläinen (1973). He differed three groups of gerrids with respect to their wing polymorphism and habitats:

1) Species colonizing temporary habitats should be macropterous in overwintering generation; summer generation of bivoltine species (usually present on stable habitats) have different proportion of apterous / brachypterous individuals (wing polymorphism should not be genetically controlled).

2) Species from more permanent habitat are expected to be polymorphic (genetically controlled mechanism of wing development).

3) Species occurring in isolated stable water bodies are predominantly apterous.

In general, both genetic and environmental factors during egg and larval development are thought to affect wing dimorphism in gerrids (Brinkhurst, 1959). Most important environmental factors considered are temperature and photoperiod.



Fig. 1. Macropterous *Gerris lacustris*.



Fig. 2. Brachypterous *Gerris lacustris*

Laboratory experiments:

The genetic control and effect of five environmental conditions (photoperiod, temperature, population density, food availability and drying out of the habitat = rearing on wet filtrate paper) on wing polymorphism has been tested in gerridophan bugs.

We found data for 15 gerridophan bugs (eight Gerridae, five Veliidae and two Mesoveliidae) (Table 1).

Tab 1. Environmental factors tested for influence of wing dimorphism in semiaquatic bugs

| factor | positive effect | negative effect | zero effect |
|-------------------------------|-----------------|-----------------|-------------|
| population density | 5 | 1 | 3 |
| photoperiod | 6 | - | 2 |
| temperature | 3 | - | 3 |
| habitat desiccation | - | - | 2 |
| increase of food availability | 1 | - | - |
| genetic mechanism | 3 | - | 2 |

Conclusion:

According to field observations, wing polymorphism is at least partially controlled by environmental conditions in most species. Temperature thus seems to have crucial effect on wing polymorphism.

However, the effect of temperature was studied in few species only and the results were not convincing - the effect of temperature was found only in a half of species.

Some species differed in their response to increased population density and substrate desiccation seems to have no effect, however only two species has been tested.

In general, the laboratory experiments data are poor and can neither verify nor falsify hypotheses based on field observations. Especially different temperatures treatments are needed for more species, if we want to describe temperature effect on wing polymorphism in semiaquatic bugs.



Fig. 3. Apterous *Gerris lateralis*



Fig. 4. Macropterous *Gerris lateralis*. All photos T. Ditrich

Acknowledgements

The project is supported by MSM 6007665801.

References:

- Ahroth, P., Alatalo, R.V., Hyvärinen, E., & Suhonen, J. (1999) Geographical variation in wing polymorphism of the waterstrider *Aquarius najas* (Heteroptera, Gerridae). *Journal of Evolutionary Biology*, 12, 156-160.
- Andersen, N.M. (1982) The Semiaquatic Bugs (Hemiptera, Gerromorpha). Phylogeny, adaptations, biogeography, and classification. *Entomograph*, 3, 1-455.
- Andersen, N.M. (1993) The Evolution of Wing Polymorphism in Water Striders (Gerridae) - a Phylogenetic Approach. *Oikos*, 67, 433-443.
- Blancher, W.J. & Fairbairn, D.J. (1995) Life-History Adaptation Along a Latitudinal Cline in the Water Strider *Aquarius remigis* (Heteroptera, Gerridae). *Journal of Evolutionary Biology*, 8, 21-41.
- Brinkhurst, R.O. (1959) Alary Polymorphism in the Gerridae (Hemiptera-Heteroptera). *Journal of Animal Ecology*, 28, 211-230.
- Calabrese, D.M. (1979) Pterygomorphism in 10 Nearctic Species of Gerris. *American Midland Naturalist*, 101, 61-68.
- Ditrich, T. & Pápaček, M. (2009a) Correlated traits for dispersal pattern: terrestrial migration in the water cricket *Vella caprai* (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae). *European Journal of Entomology*, accepted.
- Ditrich, T. & Pápaček, M. (2009b) Effect of population density on the development in *Mesovelia furcata* (Mesoveliidae), *Microvelia reticulata* and *Vella caprai* (Veliidae) (Heteroptera: Gerromorpha). *Publ. in prep.*
- Ditrich, T., Pápaček, M., & Broum, T. (2008) Spatial distribution of semiaquatic bugs (Heteroptera: Gerromorpha) and their wing morphs in a small scale of the Poho sky Potok stream spring area (Novohradské Hory Mts.). *Silva Gabreta* 14, 173 - 178.
- Fairbairn, D.J. (1988) Adaptive Significance of Wing Dimorphism in the Absence of Dispersal - a Comparative Study of Wing Morphs in the Waterstrider, *Gerris remigis*. *Ecological Entomology*, 13, 273-281.
- Guthrie, D.M. (1959) Polymorphism in the Surface-Water Bugs (Hemiptera-Heteroptera, Gerridae). *Journal of Animal Ecology*, 28, 141-152.
- Harada, T. (1992) Experimental analysis of the environmental factors that control alary dimorphism and reproduction in the water strider *Aquarius paludum* (Fabricius). PhD. thesis, Osaka City University, Osaka, Japan.
- Harada, T. & Spence, J.R. (2000) Hymenial density and life histories of two water striders (Hemiptera: Gerridae). *Canadian Entomologist*, 132, 353-363.
- Harada, T., Tsuchi, K., & Kouya, J. (1997) Migratory syndrome in the water strider *Aquarius paludum* (Heteroptera: Gerridae) reared in high versus low nymphal densities. *European Journal of Entomology*, 94, 445-452.
- Hausser, R. (1982) Observations on Wing Polymorphism and Voltinism of the Pond-Skater *Gerris lacustris* (Hemiptera, Gerridae). *Revue Suisse de Zoologie*, 89, 903-917.
- Issue, T. & Harada, T. (1997) Sensitive stages in the photoperiodic determination of wing forms and reproduction in the water strider, *Aquarius paludum* (Fabricius). *Zoological Science*, 14, 21-27.
- Kishi, M., Harada, T., & Spence, J.R. (2002) Adult flight in a water strider exposed to habitat drydown in the larval stages. *Naturwissenschaften*, 89, 552-554.
- Muraji, M., Mura, T., & Nakasujii, F. (1989) Phenological Studies on the Wing Dimorphism of a Semi-Aquatic Bug, *Microvelia douglasi* (Heteroptera, Veliidae). *Researches on Population Ecology*, 31, 129-138.
- Muraji, M. & Nakasujii, F. (1988) Comparative Studies on Life-History Traits of Three Wing Dimorphic Water Bugs, *Microvelia* spp. Westwood (Heteroptera, Veliidae). *Researches on Population Ecology*, 30, 315-327.
- Pfennig, B., Gerstner, S., & Poethke, H.J. (2008) Alternative life histories in the water strider *Gerris lacustris*: time constraint on wing morph and voltinism. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 129, 235-242.
- Roff, D.A. & Fairbairn, D.J. (1991) Wing Dimorphisms and the Evolution of Migratory Polymorphisms among the Insecta. *American Zoologist*, 31, 243-251.
- Spence, J.R. (1989) The Habitat Template and Life-History Strategies of Pond Skaters (Heteroptera, Gerridae) - Reproductive Potential, Phenology, and Wing Dimorphism. *Canadian Journal of Zoology - Revue Canadienne De Zoologie*, 67, 2432-2447.
- Spence, J.R. & Andersen, N.M. (1994) Biology of Water Striders - Interactions between Systematics and Ecology. *Annual Review of Entomology*, 39, 101-128.
- Vepsäläinen, K. (1973) The distribution and habitats of Gerris Fabr. species (Heteroptera, Gerridae) in Finland. *Annales Zoologici Fennici*, 10, 419-444.
- Vepsäläinen, K. (1974) Determination of Wing Length and Diapause in Water-Striders (Gerris Fabr. Heteroptera). *Hereditas*, 71, 162-176.
- Zera, A.J., Innes, D.J., & Saks, M.E. (1983) Genetic and Environmental Determinants of Wing Polymorphism in the Waterstrider *Limnoporus canaliculatus*. *Evolution*, 37, 513-522.