

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
Zemědělská fakulta

HABILITAČNÍ PRÁCE

Nové poznatky v teplotní biologii hmyzu

RNDr. Tomáš Ditrich, Ph.D.

2019

Poděkování

V první řadě bych chtěl poděkovat profesorovi Miroslavovi Papáčkovi, který mne přivedl k profesionálnímu zájmu o hmyz a provázel mne celým mým studiem i vědeckou prací. Miroslav Papáček mi byl vzorem nejen ve smyslu biologa a vynikajícího pedagoga, ale především jako úžasný člověk s vynikajícími lidskými, profesionálními a morálními vlastnostmi. Jeho předčasný skon na jaře 2019 znamenal velkou ztrátu pro mne i stovky dalších, kteří k němu vzhlíželi.

Práci bych chtěl věnovat svým dětem, Adélce a Vojtíkovi. Děkuji jim za to, jak jsou skvělí, i když nemají lehký osud. Chci také touto cestou poděkovat Ivě Švábové, která se náhle zjevila v nesmírně těžkých chvílích, dodala mi životní sílu, pomohla mi a pomáhá zvládat vše, co život přinese. V neposlední řadě děkuji svým rodičům a sourozencům, kteří při mně vždy stáli a pomohli, kdykoli to bylo zapotřebí.

Samozřejmě děkuji všem spoluautorům publikací uvedených v této práci i všem ostatním, kteří se na nich jakkoli podíleli.

| | |
|--|----|
| 1. Úvod | 2 |
| 2. Přezimování semiakvatických ploštic (Heteroptera: Gerromorpha) | 3 |
| 2.1. Obecná charakteristika taxonu | 3 |
| 2.2. Strategie přezimování | 4 |
| 2.2.1. Efektivní strategie přezimování semiakvatických ploštic: přezimování hladinatky <i>Velia caprai</i> (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae)..... | 6 |
| 2.2.2. Jednotnost unikátní životní historie hladinatky <i>Velia caprai</i> (Heteroptera: Veliidae) v různých zeměpisných šířkách a poznámky k přípravě na přezimování vybraných bruslařek (Heteroptera: Gerridae)..... | 22 |
| 2.3. Chladová odolnost | 30 |
| 2.3.1. Srovnávací analýza fyziologie přezimování devíti druhů semikavatických ploštic (Heteroptera: Gerromorpha). | 33 |
| 3. Nové poznatky týkající se bodu podchlazení (SCP) | 44 |
| 3.1. Vhodnost používání SCP | 44 |
| 3.1.1. Bod podchlazení je u ruměnice <i>Pyrrhocoris apterus</i> individuálně fixní metrika chladové odolnosti..... | 46 |
| 3.2. Klimatická závislost SCP..... | 53 |
| 3.2.1. Klimatická závislost bodu podchlazení u ruměnice <i>Pyrrhocoris apterus</i> (Heteroptera: Pyrrhocoridae)..... | 53 |
| 3.3. Dědivost SCP..... | 62 |
| 3.3.1. Relativní příspěvek samců a samic hladinatky <i>Microvelia reticulata</i> (Heteroptera: Veliidae) k hodnotě bodu podchlazení (SCP) jejich potomků..... | 62 |
| 4. Vybrané aspekty vlivu teploty na vývoj hmyzu | 69 |
| 4.1. Pravidlo vývojové isomorfie..... | 69 |
| 4.1.1. Analýza vývojové izomorfie u ektotermů: uvedení Dirichletovy regrese..... | 71 |
| 4.2. Vývoj křídel hladinatky <i>Velia caprai</i> | 88 |
| 4.2.1. Souvislosti znaků ovlivňující disperzi: Suchozemský pohyb hladinatky <i>Velia</i> <i>caprai</i> (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae)..... | 89 |
| 5. Závěr..... | 95 |
| 6. Seznam použité literatury | 97 |

1. Úvod

Život v mírném pásu je fascinující v mnoha ohledech. Jednou z velkých výzev pro všechny organismy, hmyz nevyjímaje, je tolerance značného rozmezí teplot. Zejména zimní období, kdy teplota pravidelně klesá pod bod mrazu, představuje pro hmyz kritickou část roku. Adaptace na nízké teploty představuje pro mnohé druhy či skupiny hmyzu možnost rozšířit svůj areál mimo tropický či subtropický podnebný pás – zejména vzhledem k tomu, že se předpokládá tropický původ hmyzu (Rasnitsyn & Quicke 2002; Grimaldi & Engel 2005) a v tropech je největší druhová bohatost hmyzu. Není proto divu, že přezimování hmyzu zajímá biology již od 19. století (e.g. Cook 1881; Merrifield 1890; Lyman 1892), komplexní přehled dosavadních poznatků doplněný výsledky svých rozsáhlých výzkumů potom přinesl Bachmetjew (1901). Tyto první poznatky se vcelku očekávaně týkaly především hospodářsky významných skupin hmyzu. Orientace na hospodářsky významné a modelové druhy se potom nese i celým 20. stoletím (Chown & Nicolson 2004; Denlinger & Lee 2010). Způsob přezimování některých taxonů, hospodářsky méně významných, tak dlouho zůstával víceméně nepovšimnut. Jedním z těchto taxonů jsou i semiakvatické plošnice (Heteroptera: Gerromorpha), jejichž obecná ekologie se stala námětem mých prvních výzkumů. Pozdější zaměření na jejich přezimování přineslo několik zajímavých výsledků, zahrnujících například přezimování hladínatky člunohřbeté (*Velia caprai*). Strategie přezimování tohoto druhu je unikátní nejen mezi plošnicemi, ale i mezi hmyzem obecně. V první části práce jsou tak shrnuty poznatky výzkumů, týkající se přezimování semiakvatických ploštic.

Studium přezimování těchto nemodelových druhů přineslo několik otázek, týkající se obecně používaných metrik chladové odolnosti hmyzu. Jedna z nejpoužívanějších charakteristik chladové odolnosti hmyzu, bod podchlazení (supercooling point – SCP), je totiž pro některé skupiny hmyzu ekologicky nerelevantní a pravděpodobně je používán nadměru (Renault et al. 2002). Další část výzkumu, provedena především na modelovém druhu ekofyziologie hmyzu ruměnici pospolné (*Pyrrhocoris apterus*), se proto věnuje obecným vlastnostem bodu podchlazení (SCP).

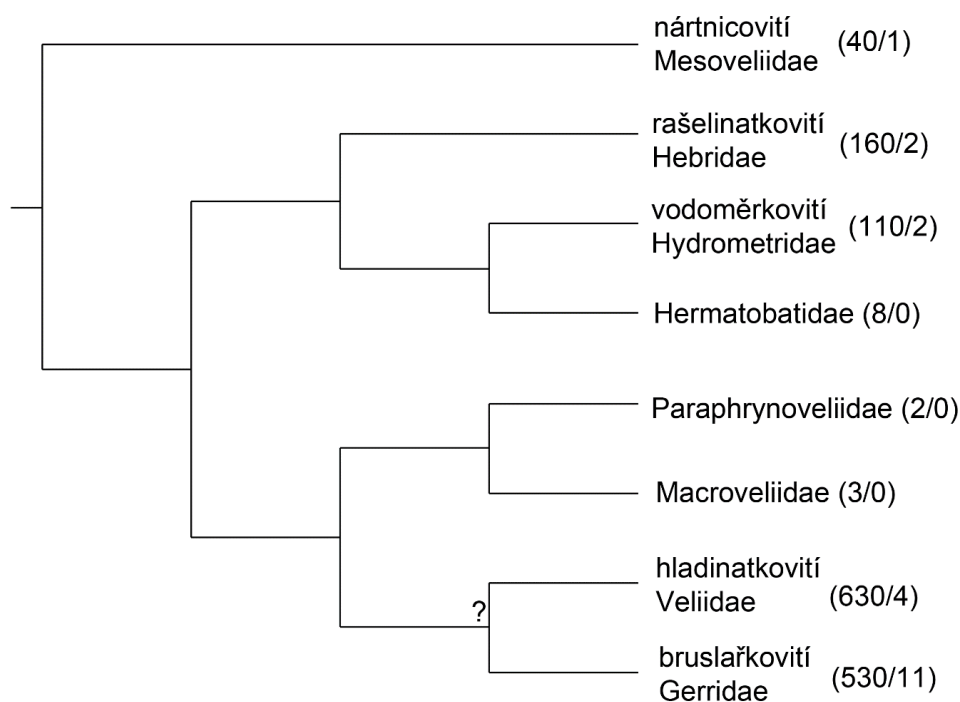
Hmyz je však teplotou významně ovlivněn nejen při přezimování, ale velice významně i během růstu a vývoje. Fakt, že rostoucí teplota (v rámci fyziologických mezí) zkracuje rychlost vývoje hmyzu, je znám již dlouhá desetiletí (e.g. Peairs 1914; Gullan & Cranston 2010). Od začátku 21. století se zdálo, že obecně platí poměrně překvapivé pravidlo tzv. vývojové izomorfie (Developmental rate isomorphy – DRI) (Jarošík et al. 2002), a to nejen u hmyzu, ale obecně u ektotermních organismů (Jarošík et al. 2004). Podle tohoto pravidla zůstává poměrná část vývoje, strávená v jednotlivých ontogenetických stádiích, konstantní i při vývoji v různých teplotách (a tedy při různých absolutních délkách vývoje; podrobněji viz kap. 4.1). Výzkumy zaměřené na vliv teploty na vývoj vybraných druhů ukázaly, že data o vývoji hmyzu byla pravděpodobně špatně interpretována a pravidlo vývojové izomorfie

obecnou platnost nemá. Tento, a další některé výsledky týkající se závislosti vývoje hmyzu na teplotě, jsou shrnuty v třetí části práce.

2. Přezimování semiakvatických ploštic (Heteroptera: Gerromorpha)

2.1. Obecná charakteristika taxonu

Jako semiakvatické ploštice se označují ploštice infrařádu Gerromorpha (Hemiptera: Heteroptera). Žijící semiakvatické ploštice řadíme do osmi čeledí, v ČR se vyskytují zástupci pěti z nich (viz obr. 1). Dosud bylo objeveno a popsáno přibližně 1500 druhů těchto ploštic ze všech světadílů, kromě Antarktidy. Nejvíce druhů žije v tropických oblastech Starého i Nového světa, nejpočetnější jsou hladinatkovití (Veliidae) a bruslařkovití (Gerridae) (Aukema & Rieger 1995).



Obr. 1. Zjednodušený kladogram čeledí a počty druhů (celkově / v ČR) semiakvatických ploštic. Příbuzenské vztahy v rámci dvou největších taxonů – Veliidae a Gerridae – nejsou dosud definitivně vyřešeny. Upraveno podle Aukema & Rieger 1995 a Damgaard 2008.

Nejmenší semiakvatické ploštice měří jen cca 1 mm (mnohé druhy podčeledi Microveliinae). Největší z nich je bruslařka *Gigantometra gigas* s délkou těla skoro 4 cm, přičemž zadní nohy samců mohou dosahovat délky 16 cm.

Semiakvatické ploštice žijí na hladině všech typů vod, od stojatých po mírně tekoucí, od permanentních po dočasné. Některé žijí na volné hladině, jiné v pobřežní vegetaci. Najdeme mezi nimi i vyloženě terestrické druhy (*Eotrechus* spp., *Chimarrhometra orientalis* (Gerridae: Eotrechinae), anebo jediné reprezentanty hmyzu plně adaptované k životu na širém oceánu (*Halobates germania*, *H. sericeus*, *H. sobrinus*, *H. micans* a *H. splendens*) (Gerridae: Halobatinae) (Andersen, 1982). Semiakvatické ploštice většinou nemají ustálený počet generací za sezónu, jsou univoltinní až polyvoltinní, i když některé druhy jsou obligátně univoltinní. Obecně mívají pět larválních instarů, i když některé druhy r. *Mesovelina* mají larvální instary jen čtyři. Délka larválního vývoje je kolem 40-65 dní a je většinou nepřímo závislá na teplotě. Nepříznivý vliv na rychlost vývoje má nedostatek potravy. Výsledky ukazují, že obecně se nejdéle vyvíjí vajíčka a poslední dva instary (Zimmermann 1984; Spence & Andersen 1994).

2.2. Strategie přezimování

Přezimování představuje pro temperátní hmyz kritickou vývojovou fází, protože úspěšná kolonizace jarních a letních habitatů je závislá na přežití zimního období. Většina temperátního hmyzu vstupuje již v létě do reprodukční diapauzy, během které se připravuje na přežití zimy. Největší část zimy potom přečkávají v chladem indukované kviescenci, po ukončení reprodukční diapauzy (Košťál, 2006).

Nelétavé druhy a formy semiakvatických ploštic přezimují blízko vodní hladiny, většinou v mechu či hrabance (Matthey 1974; Nummelin & Vepsäläinen 1982; Spence & Andersen 1994). Okřídlení jedinci většinou létají na různá zimoviště (hrabanka, úkryt pod kůrou stromů apod.), často značně vzdálená od letních habitatů (Spence 1989; Kaitala & Hulden 1990). Podle dostupných výsledků se zdá, že všechny temperátní bruslařky rodů *Gerris* a *Aquarius* přezimují jako dospělci, v kviescenci po reprodukční diapauze (Vepsäläinen 1971, 1974; Wróblewski 1980; Andersen 1982; Kopfli et al. 1987, Savage 1989; Spence 1989; Blanckenhorn et al. 1995; Harada et al. 2004). Neartické bruslařky *Neogerris hesione*, *Metrobates hesperius*, *Rheumatobates palosi*, *Trepobates* spp. a japonská *Metrocoris histrio* přezimují ve stadiu vajíčka (Hilsenhoff 1986; Ban et al. 1988; Taylor & McPherson 1998; Taylor 2009). Vývojové stadium, které přezimuje, se může lišit i v rámci jednoho rodu - hladinatky *Microvelia reticulata*, *M. douglasi*, *M. horvathi*, *M. hinei*, *M. americana*, *M. fontinalis*, *M. albonotata*, *M. buenoi* (Veliidae) přezimují jako dospělci (Wróblewski, 1980; Numazawa & Kobayashi 1985; Hilsenhoff 1986; Muraji et al. 1989; Chen et al. 1999; Taylor & McPherson 2003; Ditrich & Papáček 2009a), zatímco *Microvelia pulchella* přezimuje ve stadiu vajíčka (Hilsenhoff 1986; Taylor & McPherson 1999). Data týkající se ostatních hladinatek jsou poměrně chudá. Hladinatky *Rhagovelia oriander* and *R. obesa* ze severní Ameriky pravděpodobně přezimují ve stadiu vajíčka (Hilsenhoff 1986; Taylor, 2009). Nejasné bylo přezimování evropské hladinatky člunohřbeté (*Velia caprai*). Murray and Giller

(1991) v Irsku udávali přezimování tohoto druhu jako dospělce, ale v různých vývojových fázích, s možností přezimování posledního larválního instaru. Výsledky týkající se nártnic, evropské *Mesovelia furcata* a nearktické *M. mulsanti*, ukazují u obou druhů na přezimování ve stadiu vajíčka (Zimmermann 1984; Taylor & McPherson 2000).

Vývojové stadium, ve kterém jednotlivé druhy semiakvatických ploštic přezimují, se tedy mezi druhy liší. U téměř všech druhů je však toto stadium pevně dané, avšak hladinatka *V. caprai* může podle předběžných výsledků přezimovat v různých vývojových fázích. Výzkumy týkající se přezimování semiakvatických ploštic se právě proto převážně týkaly hladinatky *V. caprai*. První práce (A – Ditrich & Papáček 2009b) byla zaměřena čistě na přezimování tohoto druhu. Kombinací terénního výzkumu v Novohradských horách, sledováním uměle založených experimentálních kohort v nevytápěných sklenicích a laboratorními experimenty bylo prokázáno, že hladinatka *V. caprai* nemá pevně dané přezimující stadium. Dospělci přezimují jak v juvenilním, tak reprodukčně aktivním stavu. Většina samic dosáhne dospělosti před přezimováním, páří se, přezimuje aktivně na vodní hladině a během zimy klade vajíčka. Některé samice kladou vajíčka již na podzim, během zimy tak lze – většinou pod sněhovou pokrývkou na břehu kolonizovaných stanovišť – nalézt vajíčka v různé fázi vývoje. Vývoj dormantních vajíček může být vyvolán zvýšením teploty. Celá populace tak pravidelně přezimuje ve dvou zcela odlišných stádiích – jako dospělci a jako vajíčka. Přezimování dospělců i vajíček poskytuje šanci adaptovat se na změny v podmínkách místního prostředí a může být významný faktor určující širokou variabilitu životní historie. Tato strategie je přitom sdílena v geograficky i klimaticky odlišných oblastech, jak ukázal další výzkum, zahrnutý jako do této práce (B – Ditrich et al. 2011). V rámci tohoto výzkumu byly na začátku a konci září zkoumány skandinávské populace *V. caprai* a bruslařek *Gerris lacustris* a *G. lateralis* za účelem určit hlavní rysy životního cyklu. Oba druhy bruslařek začínají opouštět letní stanoviště v průběhu září, samice dříve než samci a dlouhokřídlí jedinci před krátkokřídlými. Všechny samice *G. lacustris* a *G. lateralis* před zimním obdobím vstupují do diapauzy. Hladinatka *V. caprai* i v Norsku přezimuje ve stadiu vajíčka i dospělce a pravděpodobně může přežít dvě zimní období. Středoevropské a skandinávské populace *V. caprai* tedy sdílejí neobvyklý způsob přezimování a pravděpodobně i celou životní historii. Prostřednictvím terénních srovnávacích výzkumů v České republice a Norsku se tak potvrdila unikátnost a konzistentnost přezimovací strategie hladinatky *V. caprai*.

2.2.1. Efektivní strategie přezimování semiakvatických ploštic: přezimování hladinatky *Velia caprai* (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae)

Výstup A: **Ditrich**, T. & Papáček, M. (2009b) Effective strategy of the overwintering of semiaquatic bugs: overwintering of *Velia caprai* (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae). *Journal of Natural History* 43, 529 - 543. DOI: 10.1080/00222930802610436

Effective strategy of the overwintering of semiaquatic bugs: overwintering of *Velia caprai* (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae)

Tomáš Ditrich^{a,b*} and Miroslav Papáček^a

^a*Pedagogical Faculty, University of South Bohemia, Department of Biology, České Budějovice, Czech Republic;* ^b*Faculty of Science, University of South Bohemia, Department of Ecosystem Biology, České Budějovice, Czech Republic*

(Received 30 October 2007; final version received 9 November 2008)

Overwintering of *Velia caprai* was studied during the winter months 2006–2007 in the area of South Bohemia (Czech Republic) by (1) field phenological observations and samples, (2) study of artificially established experimental cohorts in an unheated glasshouse, and (3) auxiliary experiments in a laboratory. *Velia caprai* has a unique way of overwintering within the gerromorphan bugs that is rare among insects generally; it can overwinter in both an adult and an egg stage. Most females reach sexual maturity before overwintering, mate with mature males, overwinter actively on the water surface and lay eggs during the winter. The dormant eggs can be induced to hatch by increasing temperatures. Winter oviposition can be interpreted as a sign of a risk-spreading reproductive strategy. The overwintering of both adults and eggs provides a chance to adapt to changes in the local environmental conditions and could be an important determinant in broad variability of life-history traits.

Keywords: life-history trait; maturation; oviposition; central Europe

*Corresponding author. Email: ditom@pf.jcu.cz

Plný obsah článku není zobrazen kvůli možnosti poškození práv vydavatele. Přístup k článku

Ditrich, T. & Papáček, M. (2009) Effective strategy of the overwintering of semiaquatic bugs: overwintering of *Velia caprai* (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae). *Journal of Natural History* 43, 529 - 543. DOI: 10.1080/00222930802610436

Je na adrese <https://doi.org/10.1080/00222930802610436>

2.2.2. Jednotnost unikátní životní historie hladinatky *Velia caprai* (Heteroptera: Veliidae) v různých zeměpisných šířkách a poznámky k přípravě na přezimování vybraných bruslařek (Heteroptera: Gerridae)

Výstup B: **Ditrich, T.**, Papáček, M. & Heino, M. (2011) The latitudinal uniformity of the unique life history of *Velia caprai* (Heteroptera: Veliidae) and notes to the pre-overwintering period of selected water striders (Heteroptera: Gerridae). *Entomologica Fennica* 22: 106 - 112. DOI: 10.33338/ef.84547

The latitudinal uniformity of the unique life history of *Velia caprai* (Heteroptera: Veliidae) and notes to the pre-overwintering period of selected water striders (Heteroptera: Gerridae)

Tomáš Ditrich, Miroslav Papáček & Mikko Heino

Ditrich, T., Papáček, M. & Heino, M. 2011: The latitudinal uniformity of the unique life history of *Velia caprai* (Heteroptera: Veliidae) and notes to the pre-overwintering period of selected water striders (Heteroptera: Gerridae). — Entomol. Fennica 22: 106–112.

Temperate water striders (Gerridae) overwinter as adults and die after spring reproduction. European water cricket *Velia caprai* (Veliidae) overwinters concurrently in egg and adult stage in Central Europe. This rare overwintering strategy goes with longevity of this species. Adults can survive two winters in Central Europe, unlike other semiaquatic bugs. Scandinavian populations of *V. caprai* and water striders *Gerris lacustris* and *G. lateralis* were examined at the beginning and end of September to determine their life histories. Both gerrids start to overwinter during September, females prior to males and macropterous individuals prior to brachypterous. All females of *G. lacustris* and *G. lateralis* enter reproductive diapause before winter. *V. caprai* overwinters in both adult and egg stage in Norway, and can probably survive two winters. Central European and Scandinavian populations of *V. caprai* share the same unusual way of overwintering and probably also the whole life history.

T. Ditrich, Faculty of Education, University of South Bohemia, Jeronýmova 10, 371 15 České Budějovice, Czech Republic, and Faculty of Science, University of South Bohemia, Branišovská 31, 370 05 České Budějovice, Czech Republic; E-mail: ditom@pf.jcu.cz

M. Papáček, Faculty of Education, University of South Bohemia, Jeronýmova 10, 371 15 České Budějovice, Czech Republic; E-mail: papacek@pf.jcu.cz

M. Heino, Department of Biology, University of Bergen, PO Box 7803, N-5020 Bergen, Norway; E-mail: mikko.heino@bio.uib.no

Received 2 September 2010, accepted 22 November 2010

Plný obsah článku není zobrazen kvůli možnosti poškození práv vydavatele. Přístup k článku

Papáček, M. & Heino, M. (2011) The latitudinal uniformity of the unique life history of *Velia caprai* (Heteroptera: Veliidae) and notes to the pre-overwintering period of selected water striders (Heteroptera: Gerridae). *Entomologica Fennica* 22: 106 - 112. DOI: 10.33338/ef.84547

je na adrese <https://doi.org/10.33338/ef.84547>

2.3. Chladová odolnost

Komplexnost a význam unikátní strategie přezimování hladinatky *V. caprai* vynikne až v kontextu chladové odolnosti. Schopnost přečkat teploty pod bodem mrazu je jedna z klíčových vlastností temperátního hmyzu (Bale 1989). Adaptace hmyzu na nízké teploty přitom mohou být (i) morfologické (změna velikosti těla; redukce křídel či změna zbarvení); (ii) behaviorální (výběr habitatu; migrace); (iii) ekologické (zejména univoltinismus) a (iv) fyziologické (schopnost tolerovat, anebo zabránění zmrznutí tělních tekutin) (Somme 1989; Block et al. 1990). Právě fyziologické adaptace dlouhodobě poutají největší pozornost fyziologů a entomologů (e.g. Zachariassen 1985; Clark & Worland 2008).

Tradičně se z hlediska fyziologie chladové odolnosti rozeznávají dvě hlavní strategie: (i) druhy tolerující zmrznutí (mimobuněčných) tělních tekutin (freeze tolerant) a (ii) druhy netolerující zmrznutí tělních tekutin (freeze avoidant). Evolučně původní je pravděpodobně strategie vyhýbání se promrznutí, zatímco tolerance zmrznutí se pravděpodobně vyvinula nejméně šestkrát nezávisle na sobě (Sinclair et al. 2003). Základní rozlišení dvou hlavních kategorií chladové odolnosti hmyzu, tolerance či netolerance zmrznutí, může být provedeno na základě porovnání bodu podchlazení (supercooling point – SCP) a dolní letální teploty (lower lethal temperature – LLT). Bod podchlazení označuje teplotu, kdy dochází ke krystalizaci vody v tělních tekutinách. Při postupném ochlazování tělních tekutin, po dosažení bodu tání (melting point), zůstávají tělní tekutiny v tzv. podchlazeném stavu. Teprve při dosažení SCP dochází k náhlému zmrznutí a uvolnění skupenského tepla tání. Při kontinuálním měření teploty zchlazovaného vzorku bývá toto uvolněné teplo zachyceno jako tzv. exoterma, indikující dosažení SCP. Druhy, které zmrznou (= dosáhnou SCP) a přitom ještě nezahynou (nedosáhnou LLT; $LLT < SCP$), jsou tolerantní k promrznutí (freeze tolerant, FT). Naopak druhy, které mají LLT vyšší než SCP, případně které zahynou právě v okamžiku promrznutí, jsou druhy zmrznutí netolerující (freeze avoidant, FA) (Turnock & Fields 2005).

Podrobnější klasifikaci chladové odolnosti hmyzu, rozeznávající více kategorií netolerujících promrznutí přináší Bale (1996). Druhy skutečně „freeze-avoidant“ tak mají mortalitu zanedbatelnou při teplotách nad SCP (zároveň nepřežijí zmrznutí). Jejich SCP je tak na úrovni LLT. Druhy s zanedbatelnou mortalitou při teplotách nad SCP potom klasifikuje jako „chladově odolné“ (chill tolerant), rozděluje ještě na druhy silně chladově odolné (highly chill tolerant, HCT) a středně chladově odolné (moderately chill tolerant, MCT). Jako druhy chladem zranitelné (chill susceptible) jsou označeny druhy, jejichž LLT je zpravidla poměrně vysoká a nezávislá na SCP. Podobně mortalitu nezávislou na SCP mají tzv. oportunisti, což jsou druhy, které zpravidla nepřežívají teploty pod 0°C. V chladných oblastech tak mohou přežít díky např. behaviorálním adaptacím (vyhledávání vhodných úkrytů pro přezimování apod.).

Zpřesnění kategorizace druhů tolerujících zmrznutí potom uvádí Sinclair (1999). Jako druhy částečně tolerující zmrznutí (partial freeze tolerant) označuje ty, které v relativně vysokých teplotách přežívají zmrznutí jen malé části tělních tekutin. Druhy mírně tolerující zmrznutí (moderately freeze tolerant) promrznou při relativně vysokých teplotách, v těchto podmínkách potom mohou přežít i dlouhé období, ale zpravidla nepřežijí snížení teploty o několik °C. Nejnižší teploty většinou přežívají druhy silně tolerující zmrznutí (strong freeze tolerant), které sice také většinou zmrznou při relativně vysokých teplotách, přežívají však teploty nižší než -20°C, často i nižší než -50°C. Jako poslední kategorii Sinclair (1999) uvádí druhy tolerující zmrznutí s nízkým SCP (freeze tolerant with low SCP), které mají SCP nižší než -25°C, ale přežijí i další snížení teploty o několik °C.

Chladová odolnost však není závislá pouze na jediné proměnné - teplotě. Další velmi důležitou složkou chladové odolnosti je čas, po který nízká teplota působí. Velmi užitečné proto může být kategorizovat druhy podle příčin mortality, způsobených nízkou teplotou (Nedvěd, 2000). Ten rozeznává tyto příčiny tři: mrznutí tělních tekutin, chladový šok (cold shock) a kumulativní chladové poškození (cumulative chill injury). Zavádí tak multidimenzionální klasifikaci chladové odolnosti s celkem osmi kategoriemi (podle kombinací tří příčin mortality, v některých z těchto kategoriích přitom žádné druhy nejsou).

Kromě toho se nově ukazuje, že rozlišování kategorií chladové odolnosti může být ještě mnohem problematičtější, než se předpokládalo. Ukázalo se totiž, že minimálně ruměnice pospolná (*P. apterus*), standardně modelový druh netolerující promrznutí, může za jistých (ale přirozených) podmínek tolerovat promrznutí značné části tělních tekutin (Rozsypal & Košťál 2018).

Přesné mechanismy snížení bodu podchlazení (tj. oddálení krystalizace vody při postupném zchlazování) nejsou detailně známy. Obecně se jedinci musí zbavit nukleátorů, kolem kterých začíná voda promrzat při již relativně vysokých teplotách. To je pravděpodobně důvod, proč hmyz před přezimováním vyprazdňuje střeva – částičky potravy ve střevě působí jako účinné nukleátory (Hodková & Hodek 1997). Důležitý je také koligativní efekt nízkomolekulárních kryoprotektantů, jako jsou polyoly (např. glycerol, ribitol, sorbitol, mannitol) a cukry (např. trehalóza, glukóza, fruktóza) v hemolymfě. Další možností je produkce tzv. protimrznoucích látek (nejčastěji bílkovin - antifreeze proteins (AFPs)). Ty mohou obalovat vznikající ledová nukleační jádra a bránit jejich růstu (Chown & Nicolson 2004; Denlinger & Lee 2010). Díky jejich působení potom vzniká tzv. termální hystereze (thermal hysteresis) – odpovídající rozdíl teplot mezi rovnovážným bodem tání a mezi hysteretickým bodem mrznutí. Při měření se postupuje tak, že se zmrzlý vzorek hemolymfy pomalu zahřívá tak, až je ve vzorku jen nepatrný ledový krystal. Po opětovném snižování teploty hemolymfy bez AFPs začne tento krystal okamžitě znovu růst. Pokud jsou však v hemolymfě přítomny AFPs, protimrznoucí látky krystal obalují, brání jeho růstu a krystal se tak nezvětšuje. Až po

zchlazení k určité teplotě dojde náhle ke skokovému růstu krystalu - teplota klesla k hysteretickému bodu mrznutí. Tento rozsah mezi teplotou tání a hysteretickému zmrznutí se tedy nazývá termální hystereze.

Ekofyziologie chladové odolnosti semiakvatických ploštic byla donedávna v podstatě neznámá. Jediné poznatky se týkaly bruslařky rybníční (*Aquarius paludum*), u které Harada (2003) konstatoval strategii vyhýbání se promrznutí (FA), a bruslařky *Limnoporus dissortis*, u které Duman et al. (2004) zjistil termální hysterezi. Bezprostředním cílem výzkumu, uvedeného v rámci této práce jako C (Ditrich & Košťál 2011), bylo tedy doplnit znalosti o ekofyziologii chladové odolnosti semiakvatických ploštic. Prostřednictvím laboratorních experimentů bylo hodnoceno celkem devět druhů – vodoměrka *Hydrometra stagnorum* (Hydrometridae), bruslařky *Aquarius paludum*, *G. argentatus*, *G. gibbifer*, *G. lacustris*, *G. odontogaster* (Gerridae) a hladinatky *Microvelia reticulata*, *V. caprai* a *V. saulii* (Veliidae). Výsledky ukázaly, že všechny druhy nepřežívají promrznutí tělních tekutin, jsou tedy v kategorii FA. Značně se však lišil rozsah podchlazení – zatímco oba druhy hladinatek *Velia* měly medián SCP relativně vysoký (*V. caprai*: -3.6°C, *V. saulii*: -6.5 °C), všechny ostatní druhy měly medián SCP pod -10 °C a dosahoval až k -20.5°C (bruslařka *G. odontogaster*). Kromě dalších výsledků se ukázala poměrně těsná korelace mezi SCP a LLT, což ukazuje na vhodnost použití SCP jakožto metriky (ukazatele) chladové odolnosti této skupiny jako celku. Různé druhy využívají jiné mechanismy ke zvýšení pravděpodobnosti přežití nízké teploty. Ty zahrnují stabilizaci podchlazeného stavu díky aktivním protimrznoucím látkám, způsobující termální hysterezi mezi rovnovážným bodem tání hysteretickým bodem mrznutí; dále akumulaci nízkomolekulárních cukrů a polyolů (kryoprotektantů); anebo poměrně vysokou osmolalitu tělních tekutin, spojenou s celkovou dehydratací.

Nejzajímavější jsou ale zjištění týkající se hladinatky *Velia caprai*, vymykající se unikátním způsobem přezimování ve stadiu dospělce i vajíčka. Tato hladinatka má totiž extrémně vysoké SCP a LLT, pohybující se kolem -4°C. Již takto mírné podmínky (v kontextu střeoevropské zimy) jsou pro dospělce tohoto druhu letální. V jedincích tohoto druhu se nepodařilo ani detekovat žádné nízkomolekulární kryoprotektanty. Celková kapacita podchlazení *V. caprai* tedy není dostatečná, aby zabránila riziku promrznutí a tím úhynu jedince, dospělci zimu přežívají pouze oportunisticky ve vhodných mikrohabitatech a/ nebo během mírných, teplých zim. Přezimující vajíčka *V. caprai* mají na druhou stranu dostatečně nízké SCP (medián -20°C) a LLT (přibližně -12°C) pro přežití i velmi chladných zim. Zdá se, že hladinatka *V. caprai* k přezimování používá strategii rozdělení rizik (risk-spreading; resp. bet-hedging strategy) - část populace tráví zimu ve stadiu dospělců, část ve stadiu vajíček. V případě mírné zimy, anebo dostatečné sněhové pokrývky (která odizoluje extrémně nízké teploty), přežije většina dospělců. V případě extrémně nízkých teplot, spojených

s nedostatečnou vrstvou sněhové pokrývky, zajistí přežití populace vajíčka nakladená před zimním obdobím.

Hladinatka *V. caprai* se tak vyznačuje další, dříve nepopsanou ekologickou adaptací na přežití nízkých teplot. Příčinou je pravděpodobně absence reprodukční diapauzy tohoto druhu – během podzimu i zimy jsou běžně nalézáni jedinci s vyvinutými pohlavními orgány (Ditrich & Papáček, 2009b). Protože diapauza bývá u hmyzu nutnou podmínkou pro maximalizaci chladové odolnosti (Denlinger 1991; Košťál & Šimek 2000; Šlachta et al. 2002), přežití hladinatky *V. caprai* v zimním období (a tedy možnost osídlení téměř celého evropského kontinentu) je umožněno jen díky této strategii přezimování. Tato *flexibilní* strategie přezimování (na rozdíl od obvyklé *fixní*, přítomné u většiny temperátního hmyzu) může hrát značnou roli při adaptaci hmyzu na změny klimatu – i přes oteplování, pozorované v posledních letech, bývá přežití zimy kritickým „hrdlem lahve“ rozhodující o přežití původně tropického či subtropického druhu. Druhy potenciálně rozšiřující svůj areál na sever by se tak na přežití mohly adaptovat nejen úpravou obecně přepokládaných parametrů (e.g. Williams et al. 2015), ale i ekologicky, podobně jako hladinatka *Velia caprai*. Z tohoto hlediska je důležité zmínit fakt, že hladinatky tohoto rodu mají obecně mediteránní rozšíření a do severní Evropy pronikla pouze právě *V. caprai*.

2.3.1. Srovnávací analýza fyziologie přezimování devíti druhů semikavatických ploštic (Heteroptera: Gerromorpha).

Výstup C: **Ditrich, T. & Košťál, V.** (2011) Comparative analysis of overwintering physiology in nine species of semi-aquatic bugs (Heteroptera: Gerromorpha). *Physiological Entomology* 36, 261–270. DOI: 10.1111/j.1365-3032.2011.00794.x

Comparative analysis of overwintering physiology in nine species of semi-aquatic bugs (Heteroptera: Gerromorpha)

TOMÁŠ DITRICH^{1,2} and VLADIMÍR KOŠTÁL^{2,3}

¹Faculty of Education, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic, ²Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic and ³Biology Centre ASCR, Institute of Entomology, České Budějovice, Czech Republic

Abstract. In semi-aquatic bugs (Heteroptera: Gerromorpha), the strategies of overwintering in a cryothermic state (i.e. at body temperatures below the equilibrium freezing point) remain largely unexplored. The present study provides an analysis of the ecophysiological aspects of overwintering in nine gerromorphan species. All nine species avoid ice formation by means of a more or less extensive supercooling of their body fluids. There is a tight correlation between the supercooling point (SCP) and the lower lethal temperature. Different species use different physiological adjustments to increase the likelihood of survival in a supercooled state. These include stabilization of the supercooled state by active antifreeze factors that cause thermal hysteresis between equilibrium melting and freezing points, the accumulation of low-molecular weight sugars and polyols with putative cryoprotective functions, or by having a relatively high body fluid osmolality, combined with a low level of hydration. The majority of species under study overwinter only as adults, whereas *Velia caprai* Tamanini can overwinter either as an adult or in the egg stage. The supercooling capacity of *V. caprai* adults is insufficient to prevent the risk of lethal freezing. The adults therefore survive only opportunistically in suitable microhabitats, and/or during mild winters. The survival of *V. caprai* in winter is assured by extensive supercooling and having overwintering eggs that are highly cold tolerant.

Key words. Cold tolerance, overwintering, risk-spreading, supercooling, *Velia*.

Correspondence: Tomáš Ditrich, Faculty of Education, University of South Bohemia, Jeronýmova 10, 371 15 České Budějovice, Czech Republic. Tel.: +420 387 773 065; e-mail: ditom@pf.jcu.cz

© 2011 The Authors

Physiological Entomology © 2011 The Royal Entomological Society

261

Plný obsah článku není zobrazen kvůli možnosti poškození práv vydavatele. Přístup k článku

Ditrich, T. & Košťál, V. (2011) Comparative analysis of overwintering physiology in nine species of semi-aquatic bugs (Heteroptera: Gerromorpha). *Physiological Entomology* 36, 261–270. DOI: 10.1111/j.1365-3032.2011.00794.x

je na adrese <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2011.00794.x>

3. Nové poznatky týkající se bodu podchlazení (SCP)

Výzkum ekofyziologie přezimování semiakvatických ploštic naznačil některé nové, potenciálně zajímavé skutečnosti týkající se vlastností bodu podchlazení (SCP) jakožto ukazatele chladové odolnosti. Použití této metriky chladové odolnosti je totiž z mnoha hledisek velice výhodné. Měření SCP je při dodržení základních pravidel velice jednoduché a přesné a tato metrika může být určena individuálně, pro každého jedince. Naproti tomu např. LLT, což je vlastně jediný skutečný ukazatel chladové odolnosti – ukazuje, jaká teplota je pro daný organismus opravdu smrtelná – může být stanovena pouze populačně, pro skupinu jedinců. Problémem je totiž to, že při postupném snižování teploty hmyz vstupuje do stavu tzv. chladové strnulosti (chill coma), přestane se hýbat a rozeznat, kdy přesně (tzn. při jaké teplotě) dojde k úhynu, není jednoduché (ačkoli v nějakých případech to – s určitými těžkostmi – možné je, viz např. Calosi et al. (2008; 2010). LLT se proto stanovuje tak, že se několik skupin jedinců vystaví různě nízkým teplotám (každá skupina jině) po určitý časový úsek ideálně tak, aby mortalita (vyhodnocená po vyjmutí jedinců do pokojové teploty) pokrývala rozsah 0 – 100 % (Sinclair et al. 2015). Z těchto výsledků se potom nejčastěji počítá LLT50 – teplota, při které mortalita jedinců dosahuje 50 %. Tento ukazatel chladové odolnosti je tedy značně náročný na počet dostupných jedinců, což nebývá problém pro modelové druhy hmyzu (např. *Drosophila melanogaster*), ale pro mnohé další může být dostupnost jedinců limitující. Dalším omezením je to, že ve skupinkách uhynulých či naopak přeživších jedinců není možné rozpoznat ty, kteří nepřežili, anebo by naopak přežili extrémní teplotu. V přirozených populacích je přitom možné si představit, že např. přežití nějakého extrémního výkyvu počasí v řádu i pouhého procenta či promile jedinců může zachránit celou populaci. Právě tito jedinci mohou zásadně určovat úspěšnost celého druhu, standardní analýzou LLT však nejsou zachyceni.

3.1. Vhodnost používání SCP

Určení SCP tedy bývá první analýzou, provedenou v rámci výzkumu chladové odolnosti téměř jakéhokoli druhu (Sinclair et al. 2015). Používání a nadužívání SCP však bývá kritizováno (Renault et al. 2002). Analýza SCP bývá totiž často provedena i u druhů tropických a subtropických (e.g. Harada et al. 2013) – u takových, které se s teplotami pod bodem mrazu nikdy nepotkají a SCP, ať už jakékoli, pro ně bývá ekologicky irelevantní. Ale ani pro druhy, setkávající se pravidelně s mrazovými teplotami, nemusí hrát SCP důležitou roli. Zjevně nepřilíš významná je hodnota SCP pro druhy tolerující promrznutí. Tyto druhy mívají SCP poměrně vysoké, jen několik stupňů pod 0°C. Jedinci tedy při snižování teploty brzy, ale pomalu promrznou, a v promrznutém stavu mohou přežít další snižování teploty (některé druhy více, některé méně – viz Sinclair 1999). Každopádně hodnota jejich SCP je sice z fyziologického hlediska zajímavá, ale z ekologického spíše nevýznamná. Dalším případem jsou druhy, které mají dolní letální teplotu výrazně vyšší, než je SCP. Tito jedinci,

ať již uhynou v teplotách nad nebo pod 0°C, mohou být v podchlazeném stavu i poměrně dlouhou dobu při dalším snižování teploty, ale přitom jsou již mrtví. Snižování jejich SCP je potom zcela jistě neadaptivní a pro takové druhy či jedince je znovu hodnota SCP ekologicky nerelevantní.

Ovšem ani u druhů, jejichž SCP těsně souvisí s individuální LLT, nemusí být SCP vypovídajícím ukazatelem chladové odolnosti. Chladová odolnost se totiž může měnit (a většinou mění) v závislosti na sezóně, a zejména diapauzující druhy potřebují projít diapauzou pro maximalizaci chladové odolnosti (Denlinger 1991; Košťál & Šimek 2000; Šlachta et al. 2002). Určení SCP jednoho druhu, ale v různých fázích sezóny a vývoje (e.g. Hiiesaar et al. 2018; Liu et al. 2018; Sitz et al. 2019) tak nemusí vypovídat nic o skutečné chladové odolnosti, dosažené během přezimování v příslušném vývojovém stádiu. Nicméně ani vypovídající hodnota SCP, změřeného ve správné části sezóny, relevantního stádia a druhu odpovídající kategorie chladové odolnosti, není přijímána bez výhrad (Renault et al. 2002). Existuje totiž námitka o stochasticitě SCP, měřeného opakovaně v kapce vodního roztoku (Wilson et al. 2003). Protože dosažení SCP vlastně zahubí jedince, jehož chladovou odolnost tímto popisujeme, neexistuje možnost opakovaného měření SCP u stejného individua. Provedeme-li totiž jedno či více opakovaných měření SCP na stejném jedinci (viz Hawes 2006), a opakované SCP uhynulého jedince se nebude lišit, pořád není možné vyloučit stochasticitu SCP v rámci např. několika hodin. Pokud by totiž SCP bylo totiž skutečně náhodně fluktuovalo v rozmezí hodin, smrt jedince by mohla změřenou hodnotu SCP zafixovat a my bychom měřili sice stále stejnou, ale náhodnou hodnotu.

Pro zjištění stochasticity SCP byl proto v dalším výzkumu zvolen jiný přístup, popsáný v práci [D \(Ditrich 2018\)](#). V této studii byla posouzena opakovatelnost SCP u post-diapauzních, chladově aklimovaných ruměnic *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae). K tomu byly použity dvě metody: a) opakované mrznutí jedinců, dříve promrzlých a ohřátých nad bod tání; b) opakované chlazení skupin jedinců k jejich skupinovému mediánu SCP. Výsledky dle první metody ukázaly významnou pozitivní korelaci mezi SCP a zopakovaným SCP. V rámci druhé metody byly skupiny ruměnic *P. apterus* opakovaně ochlazovány na skupinový medián SCP. Při perfektně stabilním, neměnném SCP by při druhém a dalším zchlazení nebyl žádný další SCP detekován, naopak při zcela stochastickém SCP by byl pokaždé SCP změřen u přibližně poloviny přežívajících jedinců. Ukázalo se, že všichni jedinci zahynuli, jakmile zmrzli a žádný nezahynul při teplotách nad SCP. Většina přeživších jedinců přežila i opakované chlazení ke skupinovému mediánu SCP, přičemž míra přežití se zvýšila z 85% na 97% (během prvního až čtvrtého opakovaného chlazení), jestliže se zmrznutí v intervalu do 0.5°C pod skupinový medián SCP hodnotilo jako přežití (většina jedinců, kteří zmrzli při opakovaném zchlazení, zmrzli až těsně před dosažením skupinového mediánu SCP anebo při jeho dosažení). SCP je u post-

diapauzního, chladově aklimovaného hmyzu tedy fixní, skutečná metrika chladové odolnosti s mírnou individuální stochasticitou v rozmezí ± 0.5 °C.

3.1.1. Bod podchlazení je u ruměnice *Pyrrhocoris apterus* individuálně fixní metrika chladové odolnosti.

Výstup D: Ditrich T. 2018: Supercooling point is an individually fixed metric of cold tolerance in *Pyrrhocoris apterus*. *Journal of Thermal Biology* 74: 208-213, DOI: 10.1016/j.jtherbio.2018.04.004



ELSEVIER

Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Thermal Biology

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jtherbio

Supercooling point is an individually fixed metric of cold tolerance in *Pyrrhocoris apterus*

Tomáš Ditrich

Faculty of Education, University of South Bohemia, Jeronýmova 10, 371 15 České Budějovice, Czech Republic



ARTICLE INFO

Keywords:

Cold tolerance
SCP
Freeze avoidance
Repeated cooling

ABSTRACT

Measuring the supercooling point (SCP) is a standard procedure to describe the cold tolerance of freeze-avoiding arthropods. The SCP of an individual animal is a stochastic event that will occur with increasing probability as the temperature is lowered below the freezing point of that animal. Nevertheless, the repeatability and extent of stochasticity of the SCP has not previously been determined. The repeatability of the SCP in post-diapause, laboratory cold-acclimated and naturally acclimated field-collected linden bugs (*Pyrrhocoris apterus*; Heteroptera: Pyrrhocoridae) was investigated in this study. Two methods were used: (a) repeated freezing of previously frozen and thawed individuals, and (b) repeated cooling of groups of individuals to the population median SCP. The results showed a significant positive correlation between the SCP and repeated SCP. All individuals died when frozen, whereas none died at temperatures above the SCP. Most of the individuals survived repeated cooling to the population median SCP. Survivorship increased from 85% to 97% (first to fourth repeated cooling to the population median SCP) when individuals were frozen to within 0.5 °C above the population median SCP. The SCP in post-diapause, cold-acclimated insects is a fixed, intrinsic cold tolerance metric with slight individual stochastic variance ($SD < 1\text{ }^{\circ}\text{C}$).

E-mail address: ditom@pf.jcu.cz.

<https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.04.004>

Received 25 October 2017; Received in revised form 12 March 2018; Accepted 4 April 2018

Available online 05 April 2018

0306-4565/ © 2018 Elsevier Ltd. All rights reserved.

Plný obsah článku není zobrazen kvůli možnosti poškození práv vydavatele. Přístup k článku

Supercooling point is an individually fixed metric of cold tolerance in *Pyrrhocoris apterus*. *Journal of Thermal Biology* 74: 208-213, DOI: 10.1016/j.jtherbio.2018.04.004

je na adrese <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2018.04.004>

3.2. Klimatická závislost SCP

Použitelná metrika chladové odolnosti, s dobrou vypovídající hodnotou, by měla reflektovat klimatické podmínky různých populací jednoho druhu. Poměrně překvapivě neexistuje příliš výzkumů, které by studovaly SCP či jinou metriku chladové odolnosti v rámci několika, geograficky a klimaticky odlišných populací jednoho druhu. V souvislosti s výzkumem obecných vlastností SCP byla proto tato metrika změřena u celkem 16 populací ruměnice *P. apterus*, pocházejících původně z geograficky a klimaticky rozličných oblastí od jižní po severní Evropu – Aachen (Německo), Alatskivi, Toila (Estonsko), Cordoba (Španělsko), České Budějovice (Česká republika), Glyfada (Řecko), Hoge Veluwe (Nizozemsko), Lanna, Stockholm (Švédsko), Marseille, Rennes (Francie), Novi Sad (Srbsko), Padova, Řím (Itálie), Sofia (Bulharsko), Vilnius (Litva) (E - Ditrich et al. 2018). Před samotným výzkumem však byly jednotlivé linie chovány ve shodných laboratorních podmínkách, případné rozdíly mezi populacemi jsou tak dány geneticky. Ukázalo se, že SCP dobře koreluje s klimatickou charakteristikou dané oblasti - především s minimální teplotou v zimním období, která vysvětlila 85% variace SCP mezi liniemi ($r = 0.92$). Další klimatologické charakteristiky (průměrná teplota v zimním období, počet mrazových dní a počet dní s teplotou $< -5^{\circ}\text{C}$) také s SCP těsně korelovali, ale korelační koeficienty (a tedy i koeficienty determinace) dosahovaly nižších hodnot (postupně $r = 0.8$; $r = -0.83$ a $r = -0.79$). Znovu se tedy SCP ukazuje jako vhodný ukazatel chladové odolnosti daného druhu. Nejlepší prediktor hodnoty SCP – nejnižší teplota v zimním období – naznačuje, že minimální teplota v zimním období může být skutečně limitující podmínkou, rozhodující o rozšíření populace.

3.2.1. Klimatická závislost bodu podchlazení u ruměnice *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae)

Výstup E: **Ditrich, T.**; Janda, V.; Vaněčková, H.; Doležel, D. 2018: Climatic Variation of Supercooling Point in the Linden Bug *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae). *Insects* 2018, 9, 144. DOI: 10.3390/insects9040144

Article

Climatic Variation of Supercooling Point in the Linden Bug *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae)

Tomáš Ditrich ^{1,*} , Václav Janda ¹, Hana Vaněčková ² and David Doležel ²

¹ Faculty of Education, University of South Bohemia, Branisovska 31a, 37005 Ceske Budejovice, Czech Republic; vaclav.jandaa@gmail.com

² Biology Center, Academy of Sciences of the Czech Republic, 37005 Ceske Budejovice, Czech Republic; vanhan@seznam.cz (H.V.); dolezel@entu.cas.cz (D.D.)

* Correspondence: ditom@pf.jcu.cz; Tel.: +420-387-773-014

Received: 30 June 2018; Accepted: 15 October 2018; Published: 19 October 2018



Abstract: Cold tolerance is often one of the key components of insect fitness, but the association between climatic conditions and supercooling capacity is poorly understood. We tested 16 lines originating from geographically different populations of the linden bug *Pyrrhocoris apterus* for their cold tolerance, determined as the supercooling point (SCP). The supercooling point was generally well explained by the climatic conditions of the population's origin, as the best predictor—winter minimum temperature—explained 85% of the average SCP variation between populations. The supercooling capacity of *P. apterus* is strongly correlated with climatic conditions, which support the usage of SCP as an appropriate metric of cold tolerance in this species.

Keywords: cold tolerance; supercooling point; overwintering; diapause

Plný obsah článku není zobrazen kvůli možnosti poškození práv vydavatele. Přístup k článku

Ditrich, T.; Janda, V.; Vaněčková, H.; Doležel, D. 2018: Climatic Variation of Supercooling Point in the Linden Bug *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae). *Insects* 2018, 9, 144. DOI: 10.3390/insects9040144

je na adrese <https://doi.org/10.3390/insects9040144>

3.3. Dědivost SCP

Měření SCP umožní jednotlivým jedincům přiřadit jejich konkrétní hodnotu, najít díky tomu jedince s extrémně nízkým či vysokým SCP a podrobit je dalšímu zkoumání. Toto je výhodné například při výzkumu heritability chladové odolnosti. Dědivost komponent chladové odolnosti je poměrně důležitá pro popis evoluce chladové odolnosti, která je však zatím převážně neznámá. Dosavadní znalosti týkající se dědivosti libovolné charakteristiky chladové odolnosti jsou téměř výhradně limitovány na octomilku *D. melanogaster* (Overgaard et al. 2010). V rámci dalšího výzkumu, jehož výsledky jsou zahrnuty do této práce (F - Ditrich & Boukal 2016), tak byla provedena první analýza heritability SCP u nemodelového druhu, konkrétně u hladinatky *M. reticulata*. V této studii jsme použili smíšený rodičovský model (half-sib/full-sib design) k odhadu relativního příspěvku rodičovské generace k bodu podchlazení (SCP) jejich potomků. Zjistili jsme, že rodiče významně ovlivňují hodnotu SCP svých potomků. Celkový rozsah variance příspěvku k SCP svých potomků byl podobný u rodičů obou pohlaví, ale rozdělení individuálního příspěvku k SCP svých potomků se mezi pohlavími rodičů lišilo, což poukazuje na pohlavně závislý genetický či rodičovský efekt na dědivost SCP u tohoto druhu. Použitý „animal model“ nedokázal odhadnout realistickou hodnotu dědivosti (h^2) bodu podchlazení, což napovídá, že dědivost SCP nemůže být charakterizována čistě aditivními efekty.

3.3.1. Relativní příspěvek samců a samic hladinatky *Microvelia reticulata* (Heteroptera: Veliidae) k hodnotě bodu podchlazení (SCP) jejich potomků.

Výstup F: **Ditrich T.**, & Boukal DS. 2016: Relative male and female contributions to the supercooling point of their offspring in *Microvelia reticulata* (Heteroptera: Veliidae). *Entomological Science* 19: 222–227. DOI: doi.org/10.1111/ens.12196

ORIGINAL ARTICLE

Relative male and female contributions to the supercooling point of their offspring in *Microvelia reticulata* (Heteroptera: Veliidae)Tomáš DITRICH^{1,2} and David S. BOUKAL^{2,3}

¹Department of Biology, Faculty of Education, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic, ²Department of Ecology and Biosystematics, Institute of Entomology, Biology Centre of the Czech Academy of Sciences, vvi, České Budějovice, Czech Republic and ³Department of Ecosystem Biology, Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

Abstract

Cold hardiness is a key life history trait in temperate and polar ectothermic species, as it affects survival during overwintering, but its evolution is poorly understood. While many studies of cold hardiness in insects have shown differences between species, populations or developmental stages, data on the relative contribution of individual genotypes to cold hardiness are scarce and mainly limited to drosophilid fly species. We used a sib-analysis (paternal half-sib/full-sib breeding design) to estimate the relative contributions of parental generation to the supercooling point (SCP) of the offspring of a heteropteran non-model insect species, *Microvelia reticulata* (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae). We found that parent identity affected significantly SCP values of their offspring. Magnitudes of estimated sire and dam variance components were similar but the distributions of individual contributions to SCP differed between sires and dams, which points to sex-specific genetic or parental effects on SCP in this species. The animal model failed to find a realistic estimate of heritability (h^2) of SCP, suggesting that the underlying genetics of SCP in *M. reticulata* can not be characterized by purely additive effects.

Key words: animal model, cold hardiness, GLMM, heritability, sex-specific parental effects.

Correspondence: Tomáš Ditrich, Department of Biology, Faculty of Education, University of South Bohemia, Jeronýmova 10, České Budějovice, CZ 371 15, Czech Republic.
Email: ditom@pf.jcu.cz

Received 1 August 2015; accepted 3 February 2016; first published 10 June 2016

Plný obsah článku není zobrazen kvůli možnosti poškození práv vydavatele. Přístup k článku

Ditrich T., & Boukal DS. 2016: Relative male and female contributions to the supercooling point of their offspring in *Microvelia reticulata* (Heteroptera: Veliidae). *Entomological Science* 19: 222–227.
DOI: doi.org/10.1111/ens.12196

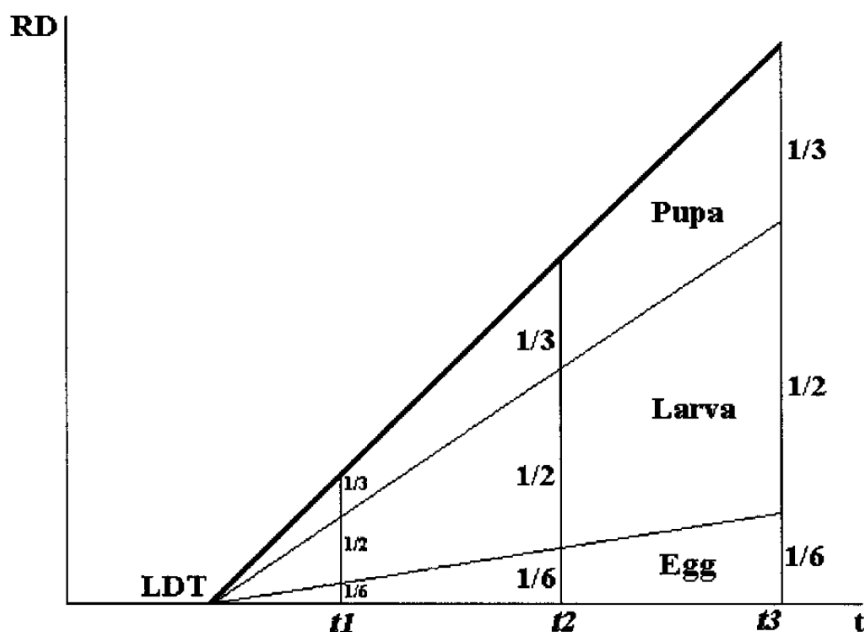
je na adrese <https://doi.org/10.1111/ens.12196>

4. Vybrané aspekty vlivu teploty na vývoj hmyzu

Hmyz patří mezi ektotermní, poikilotermní živočichy, a jeho vývoj je proto kriticky závislý na okolní teplotě. Obecně platí, že pokud se teplota pohybuje ve fyziologických mezích daného druhu, zrychluje vývoj hmyzu (Gullan & Cranston 2010). Poznatků v této oblasti je velmi mnoho, starší z nich shrnují mnohé monografie a literární přehledy (e.g. Ratte 1984; Gilbert & Raworth 1996). Vliv teploty na rychlost vývoje se zkoumal i v závislosti na geografické poloze zdrojové populace (Honěk 1996), novější práce se často zabývají modely, popisujícími závislosti rychlosti vývoje na teplotě (e.g. Briere et al. 1999; Damos & Savopoulou-Soultani 2012; Régnière et al. 2012). Velkou pozornost v současné době vzbuzují poznatky, týkající se vlivu fluktuujících teplotních režimů na vývoj hmyzu (Colinet et al. 2015) a také informace o vlivu vzrůstajících teplot v kontextu klimatických změn (e.g. Forrest 2016; Sinclair et al. 2016; Buckley et al. 2017).

4.1. Pravidlo vývojové isomorfie

Zajímavé pravidlo, týkající se vývoje hmyzu při různých teplotách, formalizoval Jarošík et al. (2002). Na základě analýzy více než 400 populací 342 hmyzích druhů a sedmi druhů roztočů ukázali platnost tzv. pravidla vývojové izomorfie (Developmental – rate isomorphy). Podle tohoto pravidla zůstává proporce, strávená v jednotlivých vývojových stádiích během celého vývoje, konstantní v celém rozmezí fyziologicky relevantních teplot (obr. 2). Toto pravidlo bylo později vztaženo i na další ektodermy (Jarošík et al. 2004).



Obr. 2. Pravidlo vývojové izomorfie. V různých teplotách ($t_1 - t_3$) sice vzrůstá vývojová rychlost (RD), proporce celého vývoje strávené v jednotlivých stádiích (vajíčko, larva, kukla)

však zůstávají konstantní. T = teplota, LDT = spodní vývojový práh. Převzato z Jarošík et al. 2002.

Při prokazování platnosti vývojové izomorfie použili Jarošík et al. (2002) poměrně jednoduché statistické metody – jako závislou proměnnou použili proporci vývoje, strávenou v daném stádiu (po arcsin odmocninové transformaci), jako faktor či covariátu potom teplotu. Vývojová izomorfie potom platí, jestliže se sklon regresní přímky, proložené jednotlivými závislými proměnnými, neodlišuje významně od nuly. Později Kuang et al. (2012) navrhuje další statistické metody pro test vývojové izomorfie. Všechny navržené metody však mají mnohé nedostatky, plynoucí hlavně z toho, že jednotlivé proporce vývoje (strávené v jednotlivých vývojových stádiích) nejsou na sobě nezávislé – změna v rozsahu jedné proporce zákonitě ovlivní rozsah dalších proporcí. Všechny užívané metody pro hodnocení vývojové izomorfie tak porušují pravidla pro své použití.

Ve výzkumu, zařazeném jako výstup **G** (Boukal et al. 2015), je navržena nová metoda pro hodnocení platnosti vývojové izomorfie. Tato metoda je založena na využití Dirichletova rozdělení, které je přímo navrženo na rozdělení proporcí (se součtem 1). Nová metoda byla otestována na datech o rychlosti vývoje celkem devíti druhů hmyzu (*Acilius canaliculatus*, *Amara communis*, *Gastrophysa viridula*, *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera); *Loxostege sticticalis* (Lepidoptera), *Microvelia reticulata*, *Notonecta glauca*, *Velia caprai* (Heteroptera) a *Cloeon dipterum* (Ephemeroptera). Zahrnuté druhy hmyzu pokrývají široké spektrum habitatových i potravních strategií nebo fylogenetického postavení. Zjistili jsme, že výsledky získané Dirichletovou regresí ukazují na narušení vývojové izomorfie u osmi z devíti druhů, ačkoli standardní statistické metody ukázaly narušení vývojové izomorfie jen u čtyř druhů. Zjištěné odchylky od vývojové izomorfie jsou navíc mnohem většího rozsahu, než odchylky dříve udávané. Výsledky ukazují, že celý koncept vývojové izomorfie u hmyzu by měl být kriticky přezkoumán. Tento výsledek má poměrně důležitý praktický přesah – v případě platnosti vývojové izomorfie by bylo možné použít hodnotu LDT (spodní vývojový práh, spodní teplota, při níž ustává vývoj hmyzu) zjištěnou pro jedno stádium i pro stádium jiné. Stádia hmyzu, se kterými se lépe pracuje (např. kukly) by potom bylo možno použít k predikci teplotních charakteristik i dalších stádií (larva, dospělec – viz obr. 2). Pokud však pravidlo vývojové izomorfie nemá obecnou platnost, není možné na shodu LDT různých stádií spoléhat.

4.1.1. Analýza vývojové izomorfie u ektotermů: uvedení Dirichletovy regrese

Výstup G: Boukal DS, **Ditrich T**, Kutcherov D, Sroka P, Dudová P, Papáček M (2015) Analyses of Developmental Rate Isomorphy in Ectotherms: Introducing the Dirichlet Regression. *PLoS ONE* 10(6): e0129341. doi:10.1371/journal.pone.0129341

RESEARCH ARTICLE

Analyses of Developmental Rate Isomorphy in Ectotherms: Introducing the Dirichlet Regression

David S. Boukal^{1,2*}, Tomáš Ditrich^{3,2}, Dmitry Kutcherov⁴, Pavel Sroka², Pavla Dudová^{2,5}, Miroslav Papáček³

1 Department of Ecosystem Biology, Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic, **2** Department of Ecology and Biosystematics, Institute of Entomology, Biology Centre of the Czech Academy of Sciences, vvi, České Budějovice, Czech Republic, **3** Department of Biology, Faculty of Education, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic, **4** Department of Entomology, Faculty of Biology, St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia, **5** Department of Zoology, Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

* boukal@entu.cas.cz



OPEN ACCESS

Citation: Boukal DS, Ditrich T, Kutcherov D, Sroka P, Dudová P, Papáček M (2015) Analyses of Developmental Rate Isomorphy in Ectotherms: Introducing the Dirichlet Regression. PLoS ONE 10(6): e0129341. doi:10.1371/journal.pone.0129341

Editor: Hans G. Dam, University of Connecticut, UNITED STATES

Received: March 1, 2015

Accepted: May 8, 2015

Published: June 26, 2015

Copyright: © 2015 Boukal et al. This is an open access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original author and source are credited.

Data Availability Statement: All relevant data are within the paper and its Supporting Information files.

Funding: The study was supported by Grant Agency of the Czech Republic (www.gacr.cz) project P505/2010/0096 awarded to DSB. The authors also acknowledge additional funding from the European Community's Seventh Framework Programme (cordis.europa.eu/mariecurie-actions/erg/home.html) under grant agreement nr. PERG04-GA-2008-239543 to DSB, Grant Agency of the University of South Bohemia to PŠ (www.jcu.cz/veda-a-vyzkum/grantova-agentura-ju), project GAJU 145/2013/P awarded to DSB), and the Russian Foundation for

Abstract

Temperature drives development in insects and other ectotherms because their metabolic rate and growth depends directly on thermal conditions. However, relative durations of successive ontogenetic stages often remain nearly constant across a substantial range of temperatures. This pattern, termed ‘developmental rate isomorphy’ (DRI) in insects, appears to be widespread and reported departures from DRI are generally very small. We show that these conclusions may be due to the caveats hidden in the statistical methods currently used to study DRI. Because the DRI concept is inherently based on proportional data, we propose that Dirichlet regression applied to individual-level data is an appropriate statistical method to critically assess DRI. As a case study we analyze data on five aquatic and four terrestrial insect species. We find that results obtained by Dirichlet regression are consistent with DRI violation in at least eight of the studied species, although standard analysis detects significant departure from DRI in only four of them. Moreover, the departures from DRI detected by Dirichlet regression are consistently much larger than previously reported. The proposed framework can also be used to infer whether observed departures from DRI reflect life history adaptations to size- or stage-dependent effects of varying temperature. Our results indicate that the concept of DRI in insects and other ectotherms should be critically re-evaluated and put in a wider context, including the concept of ‘equiproportional development’ developed for copepods.

Plný obsah článku není zobrazen kvůli možnosti poškození práv vydavatele. Přístup k článku

Boukal DS, Ditrich T, Kutcherov D, Sroka P, Dudová P, Papáček M (2015) Analyses of Developmental Rate Isomorphy in Ectotherms: Introducing the Dirichlet Regression. PLoS ONE 10(6): e0129341. doi:10.1371/journal.pone.0129341

je na adrese <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129341>

4.2. Vývoj křídel hladinatky *Velia caprai*

Teplota však neovlivňuje jen rychlost vývoje hmyzu. Teplota může ovlivňovat i to, jestli se u daného jedince vyvinou úplná či zkrácená křídla, nebo jestli bude jedinec úplně bezkřídlý. Jedním z důležitých aspektů ekologie semiakvatických ploštic je totiž jejich křídelní polymorfismus, kdy se jediný druh často vyskytuje v několika křídelních morfách (apterní, brachypterní (SW – short winged) a makropterní (LW – long winged)). Přechody mezi jednotlivými formami nejsou ostré a někdy ani jednoznačně morfologicky definovatelné, nicméně jedinec s jakkoli redukovaným křídlem má sníženou možnost migrace a je proto označen jako SW. U některých LW jedinců mohou histolyzovat létací svaly, makropterní jedince tak můžeme dělit na flyers (nehistolyzují svaly) s plně funkčními létacími svaly a non-flyers (histolyzují) s nefunkčními létacími svaly (= redukovanou svalovinou hrudi). V pterypolymorfismu dceřiných generací hraje určitou roli dědičnost (výlučnou u několika druhů). Důležitějším iniciujícím momentem pro vývoj křídel v průběhu ontogeneze je ale vliv okamžitých vnějších podmínek. Více brachypterních a apterních jedinců bývá ve stálých, predikovatelných podmínkách, naopak v podmínkách nepříznivých (vysychání habitatu, potravní stres) vzniká více makropterních morf umožňujících alespoň části subpopulace přesídlit do příznivějších podmínek. Rozdíl v situaci pterypolymorfizmu je u bivoltinních a polyvoltinních druhů také mezi jednotlivými generacemi během sezóny. Klasická představa říká, že přezimující generace je makropterní (migrace na a ze zimovišť), zatímco letní generace bývá spíše brachypterní/apterní. Významný vliv může mít i fotoperioda – nymfy 1. až 4. instaru *G. odontogaster* vyvíjející se za prodlužujícího se dne (jarní podmínky) jeví tendenci k brachypterii a k „neodložené“ (= bezprostřední) reprodukci, zatímco zkracující se fotoperioda indukuje vývoj více makropterních jedinců, kteří vstupují do diapauzy a reprodukují se až po určitém časovém úseku. Křídelní polymorfismus je silně ovlivněn jak zejména fotoperiodou, tak také teplotou během larválního vývoje. Tento logický model jako celek však platí jen pro některé druhy gerromorfních ploštic, další od něj vykazují větší či menší odchylky (Spence & Andersen 1994; Ditrich & Papáček 2010).

Protože teplota může být významným faktorem, ovlivňující vývoj křídel semiakvatických ploštic (Muraji et al. 1989; Pfenning & Poethke 2006; Pfenning et al. 2008), bylo provedeno několik experimentů se zaměřením na podrobnější popis tohoto jevu. Nejzajímavější výsledky přinesl výzkum H - Ditrich & Papáček (2009c), zaměřený na hladinatku *Velia caprai*. Tato ploštice se obvykle vyskytuje v apterní formě, ale existují i zprávy významném výskytu okřídlených jedinců (Brönmark et al. 1985). V rámci výzkumu její ekologie byla provedena série experimentů s manipulací environmentální proměnné (teplota, fotoperioda, vysychání habitatu a populační hustota) za účelem zjistit, jestli některý z těchto faktorů prostředí vyvolá vývoj makropterních jedinců. Vysoká teplota zkrátila období larválního vývoje, ale žádný dlouhokřídlý jedinec se nevyvinul v žádné kombinaci vysoké a nízké teploty, dlouhé a krátké fotoperiody či během chovu na vodní hladině a vlhkém filtračním

papíře. Tento zdánlivě negativní výsledek začal dávat smysl v kontextu další biologie tohoto druhu - mesocosmové experimenty prokázaly schopnost hladinatek pohybu v suchozemském terénu – samci i samice se v semi-přírodních podmínkách šířili chůzí. Bezokřídli jedinci mohou kompenzovat proudový drift terestrickou migrací proti směru vodního toku a kolonizovat nově vzniklé tůně a kalužiny i několik desítek metrů od zdrojového stanoviště. Vývin dlouhokřídle morfy jako odpověď na environmentální podmínky je u hladinatky *V. caprai* potlačen a nahrazen terestrickým šířením. Tento výsledek je do práce zařazen jako výstup H (Ditrich & Papáček 2009c).

4.2.1. Souvislosti znaků ovlivňující disperzi: Suchozemský pohyb hladinatky *Velia caprai* (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae)

Výstup H:

Ditrich, T. & Papáček, M. (2009c) Correlated traits for dispersal pattern: Terrestrial movement of the water cricket *Velia caprai* (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae). *European Journal of Entomology* **106**, 551-555. DOI: 10.14411/eje.2009.069

Correlated traits for dispersal pattern: Terrestrial movement of the water cricket *Velia caprai* (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae)

TOMÁŠ DITRICH^{1,2} and MIROSLAV PAPÁČEK¹

¹Department of Biology, Pedagogical Faculty, University of South Bohemia, Jeronýmova 10, 371 15 České Budějovice, Czech Republic; e-mail: ditom@pf.jcu.cz

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

Key words. Wing dimorphism, development rate, longevity, terrestrial dispersal, upstream dispersal, *Velia caprai*, Gerromorpha

Abstract. Macropterous individuals of wing polymorphic semiaquatic bugs (Heteroptera: Gerromorpha) usually occur at a high frequency if there is a need to leave an unfavorable habitat or in a generation migrating to/from an overwintering site. *Velia caprai* (Veliidae) is usually found in unpredictable habitats, but the macropterous morph is rare. Laboratory, mesocosm and field experiments were used to test the hypothesis that individuals of this species migrate by walking rather than by flight. Laboratory experiments that focused on the development of macropterous morph under conditions that usually stimulate the development of this morph in water striders were unsuccessful. A high temperature shortened the duration of nymphal development, but no winged specimens of *Velia caprai* developed in the laboratory when reared under either high or low temperatures, long or short photoperiods or on the surface of water or wet filter paper. Mesocosm experiments with apterous adults revealed they are able to walk on land. Both the males and females dispersed by walking in semi-natural conditions. Long-term field experiments using mark and recapture confirmed that this species can disperse by walking. Apterous individuals can compensate for downstream drift by upstream terrestrial migration and colonize newly established pools and ditches even several tens of meters from source sites. The development of a macropterous morph in response to environmental factors is replaced by terrestrial dispersal in *V. caprai*.

Plný obsah článku není zobrazen kvůli možnosti poškození práv vydavatele. Přístup k článku

Ditrich, T. & Papáček, M. (2009) Correlated traits for dispersal pattern: Terrestrial movement of the water cricket *Velia caprai* (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae). *European Journal of Entomology* 106, 551-555. DOI: 10.14411/eje.2009.069

je na adrese <https://doi.org/10.14411/eje.2009.069>

5. Závěr

Během výzkumů, předložených v této práci, se ukázalo mnoho nových, dosud nepopsaných skutečností. Studium přezimování semiakvatických ploštic (Heteroptera: Gerromorpha) přineslo především poznání zajímavé a unikátní strategie přezimování hladinatky člunohřbetě (*Velia caprai*). Dospělci této ploštice mají velmi vysoké SCP i LLT (spadá tedy do kategorie netolerující zmrznutí - freeze avoidant). Protože však nemusí přežít obvyklé podmínky během středoevropské zimy, lze na dospělé pohlízet jako na oportunisty, přežívající zimu v teplotně pufovaných habitatech (zejm. pod sněhovou vrstvou). Vajíčka tohoto druhu spadají také do kategorie netolerující zmrznutí, avšak s mnohem nižším SCP i LLT. Celkově – jako druh – tak lze hladinatku *Velia caprai* (a pravděpodobně i *V. saulii*) díky své strategii rozdělení rizik (risk-spreading) charakterizovat jako druh adaptovaný na zimní období ekologicky, úpravou životního cyklu a pravidelně přezimující ve stádiu dospělého i vajíčka. Tato hladinatka je zajímavá i z dalšího pohledu – vyskytuje se téměř pouze v apterní formě, její disperze probíhá terestricky. Během vývoje nedokáže vyvinout křídla jako odpověď na nepříznivé environmentální podmínky.

Vlastnosti hladinatky *V. caprai* by se mohly stát důležitým vodítkem při výzkumu evoluce chladové odolnosti a biologie rozšiřování areálu teplomilných druhů. Celý rod *Velia* má především mediteránní rozšíření, kde teplota během zimy nedosahuje tak nízkých teplot jako ve střední a severní Evropě. *V. caprai* je přitom jediný zástupce tohoto rodu, který dokázal úspěšně osídlit celou Evropu včetně severovýchodních oblastí. Je možné, že celý tento rod je poměrně málo chladově odolný, zároveň lze předpokládat obvyklé přezimování ve stádiu dospělého (typické pro většinu druhů infrařádu Gerromorpha). Adaptace ve smyslu úpravy životního cyklu (ztráta diapauzy, resp. kladení přezimujících vajíček), anebo ve smyslu vývoje chladově odolných vajíček, se tak mohla stát událostí, která umožnila rozsáhlou změnu areálu. Pro podložené závěry by bylo nutné získat více informací o životních cyklech a chladové odolnosti dalších druhů r. *Velia*.

Další výzkumy, zaměřené na bod podchlazení (SCP), přinesly především nové poznatky o této metrice chladové odolnosti. Na modelovém druhu, ruměnici pospolné (*Pyrrhocoris apterus*) bylo ukázáno, že bod SCP je individuálně stabilní metrika chladové odolnosti s relativně nízkou stochasticitou. Pro výzkum chladové odolnosti vhodných druhů (přezimujícího stádia, chladově aklimovaných jedinců) netolerující zmrznutí (ve smyslu kategorizace dle Bale (1996)) tak SCP může být nanejvýš vhodnou metrikou, dobře popisující jejich skutečnou chladovou odolnost. Pro takový druh potom tato jediná, snadno změřitelná metrika může ukázat rozdíl mezi populacemi z klimaticky odlišných oblastí, resp. jediná klimatická charakteristika – minimální teplota v zimním období – může predikovat rozšíření či vlastnosti populace daného druhu. Schopnost snižovat SCP je tak určitě daná geneticky, není závislá pouze např. na environmentálních podmínkách během ontogenetického vývoje.

Konkrétní aspekty dědivosti SCP jsou však složité, což ukázaly experimenty s hladinatkou *Microvelia reticulata*.

Teplota samozřejmě ovlivňuje přežívání hmyzu nejen svými extrémními hodnotami během přezimování, ale také během rychlosti jeho vývoje. I v této oblasti vznikají neustále nové, především zpřesňující poznatky popisující zákonitosti závislosti rychlosti vývoje na teplotě. Jedno z relativně recentně popsaných pravidel vývoje, pravidlo vývojové izomorfie, však bude pravděpodobně nutné revidovat – zdá se, že statistický aparát dosud používaný pro hodnocení vývojové izomorfie má některé nedostatky. Neplatnost pravidla vývojové izomorfie zkomplikuje např. hodnocení LDT (spodního vývojového prahu) pro hospodářské škůdce (i samozřejmě jiný hmyz), kdy pro posouzení kompletní teplotní charakteristiky vývoje druhu bude nutné zkoumat všechna vývojová stádia daného druhu namísto pouze jediného.

6. Seznam použité literatury

- Aukema, B. & Rieger, C. (1995) *Catalogue of the Heteroptera of the Palaearctic Region, Vol. 1*. The Netherlands Entomological Society, Amsterdam.
- Bachmetjew, P. (1901) *Experimentelle Entomologische Studien (vol. 1): Temperaturverhältnisse bei Insekten*. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann.
- Bale, J. S. (1996). Insect cold hardiness: A matter of life and death. *European Journal of Entomology*, 93(3), 369-382.
- Bale, J.S. (1989) Cold hardiness and overwintering survival of insects. *Agricultural Zoology Reviews* 3, 157-192.
- Bale, J.S. (1996) Insect cold hardiness: A matter of life and death. *European Journal of Entomology* 93, 369-382.
- Ban, Y., Shigeaki, S. & Ishikawa, M. (1988) Life history of the water strider *Metrocoris histrio* B. White (Hemiptera: Gerridae) in Aichi Prefecture, Japan. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 23, 2145-2151.
- 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
- Block, W., Baust, J., Franks, F., Johnston, I., & Bale, J. (1990). Cold Tolerance of Insects and Other Arthropods [and Discussion]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 326(1237), 613-633.
- Boukal DS, Ditrich T, Kutcherov D, Sroka P, Dudová P, Papáček M (2015) Analyses of Developmental Rate Isomorphy in Ectotherms: Introducing the Dirichlet Regression. *PLoS ONE* 10(6): e0129341
- Briere, J. F., Pracros, P., Le Roux, A. Y., & Pierre, J. S. (1999). A novel rate model of temperature-dependent development for arthropods. *Environmental Entomology*, 28(1), 22-29.
- Brönmark, C. , Malmqvist, B. and Otto, C. (1985), Dynamics and structure of a *Velia caprai* (Heteroptera) population in a South Swedish stream. *Ecography*, 8: 253-258.
- Buckley, L. B., Arakaki, A. J., Cannistra, A. F., Kharouba, H. M., & Kingsolver, J. G. (2017). Insect development, thermal plasticity and fitness implications in changing, seasonal environments. *Integrative and comparative biology*, 57(5), 988-998.
- Calosi, P., Bilton, D. T., Spicer, J. I. and Atfield, A. (2008), Thermal tolerance and geographical range size in the *Agabus brunneus* group of European diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae). *Journal of Biogeography*, 35: 295-305.
- Calosi, P., Bilton, D. T., Spicer, J. I., Votier, S. C. and Atfield, A. (2010), What determines a species' geographical range? Thermal biology and latitudinal range size

- relationships in European diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae). *Journal of Animal Ecology*, 79: 194-204.
- Clark, M.S. & Worland, M.R. (2008) How insects survive the cold: molecular mechanisms—a review. *Journal of Comparative Physiology B-Biochemical Systemic and Environmental Physiology* 178, 917-933.
- Colinet, H., Sinclair, B. J., Vernon, P., & Renault, D. (2015). Insects in fluctuating thermal environments. *Annual Review of Entomology*, 60, 123-140.
- Cook, A. J. (1881) Insects in Winter. *Psyche*, 3(83), 183-185.
- Damgaard, J. (2008) Phylogeny of the semiaquatic bugs (Hemiptera-Heteroptera, Gerromorpha). *Insect Systematics & Evolution*, 39(4), 431-460.
- Damos, P., & Savopoulou-Soultani, M. (2012). Temperature-driven models for insect development and vital thermal requirements. *Psyche: A Journal of Entomology*, 2012.
- Denlinger, D. L., & Lee, R. E. (2010). *Low temperature biology of insects*. Cambridge; New York: Cambridge University Press.
- Denlinger, D.L. (1991) *Relationship between cold hardiness and diapause*. In *Insects at Low Temperature*; Lee, R.E. Denlinger, D.L., Eds.; Springer: Boston, MA, USA, pp. 174–198.
- Ditrich T. 2018: Supercooling point is an individually fixed metric of cold tolerance in *Pyrrhocoris apterus*. *Journal of Thermal Biology* 74: 208-213.
- Ditrich T., & Boukal DS. 2016: Relative male and female contributions to the supercooling point of their offspring in *Microvelia reticulata* (Heteroptera: Veliidae). *Entomological Science* 19: 222–227.
- Ditrich, T.; Janda, V.; Vaněčková, H.; Doležel, D. 2018: Climatic Variation of Supercooling Point in the Linden Bug *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera: Pyrrhocoridae). *Insects* 2018, 9, 144
- Ditrich, T. & Košťál, V. (2011) Comparative analysis of overwintering physiology in nine species of semi-aquatic bugs (Heteroptera: Gerromorpha). *Physiological Entomology* 36, 261–270.
- Ditrich, T. & Papáček, M. (2009a) A question of voltinism of *Microvelia reticulata* (Veliidae) and *Mesovelia furcata* (Mesoveliidae) (Heteroptera: Gerromorpha) in Central Europe. p. 20 – 23. 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.
- Ditrich, T. & Papáček, M. (2009b) Effective strategy of the overwintering of semiaquatic bugs: overwintering of *Velia caprai* (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae). *Journal of Natural History* 43, 529 - 543.

- Ditrich, T. & Papáček, M. (2009c) 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. (2010). Effect of population density on the development of *Mesovelia furcata* (Mesoveliidae), *Microvelia reticulata* and *Velia caprai* (Veliidae) (Heteroptera: Gerromorpha). *European Journal of Entomology*, 107(4), 579-587.
- Ditrich, T., Papáček, M. & Heino, M. (2011) The latitudinal uniformity of the unique life history of *Velia caprai* (Heteroptera: Veliidae) and notes to the pre-overwintering period of selected water striders (Heteroptera: Gerridae). *Entomologica Fennica* 22: 106 - 112.
- Duman, J.G., Bennett, V., Sformo, T., Hochstrasser, R. & Barnes, B.M. (2004) Antifreeze proteins in Alaskan insects and spiders. *Journal of Insect Physiology* 50, 259-266.
- Forrest, J. R. (2016). Complex responses of insect phenology to climate change. *Current opinion in insect science*, 17, 49-54.
- Gilbert, N., & Raworth, D. A. (1996). Insects and temperature - a general theory. *The Canadian Entomologist*, 128(1), 1-13.
- Grimaldi, D.A. & Engel, M.S. (2005) *Evolution of the insects*. Cambridge University Press, Cambridge [U.K.]; New York.
- Gullan, P. J., & Cranston, P. S. (2005). *The insects : an outline of entomology* (3rd ed.). Malden, MA: Blackwell Pub.
- Harada, T. (2003) Hardiness to low temperature and drought in a water strider, *Aquarius paludum* in comparison with other insect groups. *Trends in Entomology* 3, 29 – 41
- Harada, T., Ito, K., Hodkova, M. & Hodek, I. (2004) Diapause development in *Aquarius paludum* (Heteroptera : Gerridae). *European Journal of Entomology* 101, 427-430.
- Harada, T., Takenaka, S., Iyota, K., Shiraki, T., Moku, M., Katagiri, C., & Košťál, V. (2013). Supercooling points and heat coma temperatures in four species of oceanic sea skaters of the genus *Halobates* (Heteroptera: Gerridae: Halobatinae). *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 16(3), 219-222.
- Hawes, T.C., 2006. Re-crystallisation temperature (T-rc) in an Antarctic springtail. *Cryoletters* 27, 333–340.
- Hiisaar, K., Kaart, T., Williams, I. H., Luik, A., Metspalu, L., Ploomi, A., Kruus, E., Jõgar, K. & Mänd, M. (2018). Dynamics of Supercooling Ability and Cold Tolerance of the Alder Beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). *Environmental Entomology*, 47(4), 1024-1029.
- Hilsenhoff, W.L. (1986) Semiaquatic Hemiptera of Wisconsin. *Great Lakes Entomologist* 19, 7-19.

- Hodková, M., & Hodek, I. (1997). Temperature regulation of supercooling and gut nucleation in relation to diapause of *Pyrrhocoris apterus* (L) (Heteroptera). *Cryobiology*, 34(1), 70-79.
- Honěk, A. (1996) Geographical variation in thermal requirements for insect development. *European Journal of Entomology*, 93(3), 303-312.
- Chen, J.M., Yu, X.P. & Zheng, X.S. (1999) Effects of temperatures and densities on starvation-endurance and reproductive capacity of hibernating adults of *Microvelia horvathi* Lundblad. *Acta Agriculturae Zhejiangensis* 11, 349-352 (in Chinese, English abstract).
- Chown, S. & Nicolson, S.W. (2004) *Insect physiological ecology: mechanisms and patterns*. Oxford University Press, Oxford; New York.
- Jarošík, V., Honěk, A., & Dixon, A. F. G. (2002). Developmental rate isomorphy in insects and mites. *American Naturalist*, 160(4), 497-510.
- Jarošík, V., Kratochvíl, L., Honěk, A., & Dixon, A. F. G. (2004). A general rule for the dependence of developmental rate on temperature in ectothermic animals. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 271, S219-S221.
- Kaitala, A. & Hulden, L. (1990) Significance of Spring Migration and Flexibility in Flight-Muscle Histolysis in Waterstriders (Heteroptera, Gerridae). *Ecological Entomology* 15, 409-418
- Kopfli, R., Hauser, R. & Zimmermann, M. (1987) Diapause Determination in Gerridae (Hemiptera). *Revue Suisse de Zoologie* 94, 533-543
- Košťál, V. (2006). Eco-physiological phases of insect diapause. *Journal of Insect Physiology*, 52(2), 113-127. doi: DOI 10.1016/j.jinsphys.2005.09.008
- Košťál, V.; Šimek, P. (2000) Overwintering strategy in *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera): The relations between life-cycle, chill tolerance and physiological adjustments. *Journal of Insect Physiology* 46, 1321–1329.
- Kuang, X. J., Parajulee, M. N., Shi, P. J., Ge, F., & Xue, F. S. (2012). Testing the rate isomorphy hypothesis using five statistical methods. *Insect Science*, 19(1), 121-128.
- Liu, L., Zhang, B., & Tong, X. (2018). Supercooling Point of Selected Developmental Stages of *Culex pipiens pallens* (Diptera: Culicidae). *Journal of Entomological Science*, 53(1), 55-61. doi:10.18474/jes17-24.1
- Lyman, H. H. (1892) Can insects survive freezing? *Canadian Entomologist*, 24: 1-5.
- Matthey, W. (1974) Contribution a l'ecologie de *Gerris remigis* Say. sur deux etangs des Montagnes Rocheuses. *Bulletin de la société entomologique suisse* 47, 85-95.
- Merrifield, F. (1890), IV. Systematic temperature experiments on some Lepidoptera in all their stages.. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 38: 131-159.

- 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
- Murray, A.M. & Giller, P.S. (1991) Life-History and Overwintering Tactics of *Velia-Caprai* Tam (Hemiptera, Veliidae) in Southern Ireland. *Aquatic Insects* 13, 229-243.
- Nedvěd, O. (2000) Snow white and the seven dwarfs: A multivariate approach to classification of cold tolerance. *Cryo-Letters* 21, 339-348.
- 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.
- Nummelin, M. & Vepsäläinen, K. (1982) Densities of Wintering Waterstriders *Gerris-Odontogaster* (Heteroptera) around a Breeding Pond. *Annales Entomologici Fennici* 48, 60-62.
- Overgaard J, Sørensen JG, Loeschcke V (2010) *Genetic variability and evolution of cold-tolerance*. In: Denlinger DL, Lee RE (eds) *Low Temperature Biology of Insects*, pp 276–296. Cambridge University Press, New York.
- Peairs, L. M. (1914). The relation of temperature to insect development. *Journal of Economic Entomology*, 7(2), 174-181.
- 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., 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.
- Rasnitsyn, A.P. & Quicke, D.L.J. (2002) *History of insects*. Kluwer Academic, Dordrecht.
- Ratte, H. T. (1984). *Temperature and insect development*. In *Environmental physiology and biochemistry of insects* (pp. 33-66). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Régnière, J., Powell, J., Bentz, B., & Nealis, V. (2012). Effects of temperature on development, survival and reproduction of insects: experimental design, data analysis and modeling. *Journal of Insect Physiology*, 58(5), 634-647.
- Renault, D., Salin, C., Vannier, G., & Vernon, P. (2002). Survival at low temperatures in insects: what is the ecological significance of the supercooling point? *CryoLetters*, 23(4), 217-228.
- Rozsypal, J., & Košťál, V. (2018). Supercooling and freezing as eco-physiological alternatives rather than mutually exclusive strategies: A case study in *Pyrrhocoris apterus*. *Journal of insect physiology*, 111, 53-62.
- Savage, A.A. (1989) Adults of the British aquatic Hemiptera Heteroptera: a key with ecological notes. *Freshwater Biological Association Scientific Publication*, 1-173

- Sinclair, B. J. (1999). Insect cold tolerance: How many kinds of frozen? *European Journal of Entomology*, 96(2), 157-164.
- Sinclair, B. J., Alvarado, L. E. C., & Ferguson, L. V. (2015). An invitation to measure insect cold tolerance: methods, approaches, and workflow. *Journal of Thermal Biology*, 53, 180-197.
- Sinclair, B. J., Marshall, K. E., Sewell, M. A., Levesque, D. L., Willett, C. S., Slotsbo, S., Dong, Y., Harley, C. D., Marshall, D. J., Helmuth, B. S. and Huey, R. B. (2016), Can we predict ectotherm responses to climate change using thermal performance curves and body temperatures? *Ecology Letters*, 19: 1372-1385.
- Sinclair, B.J., Addo-Bediako, A. & Chown, S.L. (2003) Climatic variability and the evolution of insect freeze tolerance. *Biological Reviews* 78, 181-195.
- Sitz, R. A., Peirce, E. S., Luna, E. K., Cockrell, D. M., Newhard, L., & Peairs, F. B. (2019). Temperature Limits for the Brown Wheat Mite, in Colorado. *Journal of Economic Entomology*, 112(5), 2507-2511.
- Somme, L. (1989) Adaptations of Terrestrial Arthropods to the Alpine Environment. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 64, 367-407.
- 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. (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
- Šlachta, M.; Vambera, J.; Zahradníčková, H. & Košťál, V. (2002) Entering diapause is a prerequisite for successful cold-acclimation in adult *Graphosoma lineatum* (Heteroptera: Pentatomidae). *Journal of Insect Physiology* 48, 1031–1039.
- Taylor, S.J. & Mcpherson, J.E. (1998) Voltinism in *Neogerris hesione* (Heteroptera : Gerridae) in southern Illinois. *Entomological News* 109, 233-239.
- Taylor, S.J. & Mcpherson, J.E. (1999) Morphological variation and polyvoltinism of *Microvelia pulchella* (Heteroptera: Veliidae) in southern Illinois, USA. *Acta Societatis Zoologicae Bohemiae* 63, 237-249.
- Taylor, S.J. & Mcpherson, J.E. (2000) Comparison of two population sampling methods used in field life history studies of *Mesovelia mulsanti* (Heteroptera: Gerromorpha: Mesoveliidae) in southern Illinois. *Great Lakes Entomologist* 33, 223-230.
- Taylor, S.J. & Mcpherson, J.E. (2003) Voltinism and laboratory rearing of *Microvelia hinei* (Heteroptera : Gerromorpha : Veliidae). *Great Lakes Entomologist* 36, 1-9.
- Taylor, S.J. (2009) Concurrent Phenologies of Three Semiaquatic Bugs (Heteroptera: Gerridae, Veliidae) on a Small River in Central Illinois, USA. *Psyche* 2009, 5

- Turnock, W.J. & Fields, P.G. (2005) Winter climates and coldhardiness in terrestrial insects. *European Journal of Entomology* 102, 561-576
- 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. (1974) The life cycles and wing lengths of Finnish *Gerris* Fabr. species (Heteroptera: Gerridae). *Acta Zoologica Fennica* 141, 1-73
- Williams, C. M., Henry, H. A. and Sinclair, B. J. (2015), Cold truths: how winter drives responses of terrestrial organisms to climate change. *Biological Reviews*, 90: 214-235.
- Wilson, P.W., Heneghan, A.F., Haymet, A.D.J., 2003. Ice nucleation in nature: supercooling point (SCP) measurements and the role of heterogeneous nucleation. *Cryobiology* 46, 88–98.
- Wróblewski, A. (1980) *Pluskawiaki (Heteroptera). Fauna słodkowodna polski. [True Bugs (Heteroptera). Freshwater fauna of Poland]. Vol. 8. . Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa, Poznań.*
- Zachariassen, K.E. (1985) Physiology of cold tolerance in insects. *Physiological Reviews* 65, 799-832.
- Zimmermann, M. (1984) Population-Structure, Life-Cycle and Habitat of the Pondweed Bug *Mesovelia-Furcata* (Hemiptera, Mesoveliidae). *Revue Suisse de Zoologie* 91, 1017-1035.