

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Pedagogická fakulta
Katedra biologie

**Životní cyklus a vývoj reprodukčních orgánů
hladinatky *Velia caprai* Tamanini, 1947
(Hemiptera: Heteroptera: Veliidae)**

Tomáš Ditrich

Vedoucí diplomové práce: Prof. RNDr. Miroslav Papáček, CSc.

České Budějovice
2005

Anotace:

DITRICH T. 2005: Životní cyklus a vývoj reprodukčních orgánů hladinatky *Velia caprai* Tamanini, 1947 (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae). Magisterská diplomová práce, PF JU, České Budějovice. 139 s.

Hlavními úkoly práce bylo (a) popsat stavbu, larvální a imaginální vývoj vnitřních reprodukčních orgánů hladinatky *Velia caprai* (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae), (b) na základě fenologie druhu a zjištění o vývoji reprodukčních orgánů rekonstruovat pravděpodobné schéma životního cyklu. Dílčí cíle zahrnovaly i (c) zjištění vlivu přítomnosti samců na vývoj pohlavní soustavy dospělých samic a (d) popis stavby vnějších genitálií. Hlavní výsledky studie a závěry jsou následující:

1. Vývoj vnitřních reprodukčních orgánů: Varle je tvořeno jediným folikulem, vysoký epitel semenných váčků a chámometu nahrazuje zřejmě funkci akcesorických žláz. Vaječníky tvoří 4+4 telotrofní ovarioly. U 1. larválního instaru je patrná diferenciací vaječníku na 4 germaria, jednotlivé ovarioly se začínají separovat u nymf L3. Vývodné pohlavní cesty mesodermálního a ektodermálního původu se propojují u larev 3. instaru u obou pohlaví. Spermatéka se vychlipuje u farátních nymf 4. instaru. Vývoj gonád larev 4. a 5. instaru je charakteristický značnými individuálními rozdíly rychlosti. Zatímco pohlavní orgány některých jedinců rapidně rostou, jiní jedinci mají vývoj gonád zabrzděn. Maturace dospělých samic je poměrně uniformní – pohlavně dospívají cca 5 týdnů po ekdysi. Maturace jednotlivých samců je rozdílná – cca 20 % samců dosahuje pohlavní zralosti po 6 týdnech imaginálního života, ostatní dozrávají až po více než 2 měsících.

2. Hypotetický model životního cyklu: Kladoucí samice se hromadně vyskytují nejen na jaře po přezimování, ale i na podzim. Tento fakt vede k hypotéze přezimujících vajíček. Nymfy se na jaře a v létě líhnou z vajíček kladených jak na jaře, tak i na podzim. Jedinci svlečení do stadia imaga počátkem léta, vstupují do estivace a po jejím skončení na podzim kladou přezimující vajíčka. Jedinci dosáhnuvší dospělosti v létě jsou aktivní po celou sezónu, přezimují a kladou na jaře. Obě časově a vývojově posunuté části populace se mohou překrývat v čase i prostoru. Rozhodující vliv na typ vývoje má pravděpodobně fotoperioda a teplota v preimaginálním vývoji. Samice mají navíc dlouhé období ovipozice, což může souviset s obecnou možností dosud nepopsaného aposematismu hladinatek *V. caprai*. Životní cyklus lze hodnotit jako univoltinní, uskutečňující se ve dvou vlnách produkce nové generace a s dlouhým obdobím ovipozice. Možnost bivoltinismu druhu nebyla zavržena; v teplejších letech nelze vyloučit produkci částečné druhé generace.

Klíčová slova: Veliidae, *Velia caprai*, vaječníky, varlata, pohlavní vývodné cesty, vývoj, pohlavní zralost, fenologie, životní cyklus

Vedoucí práce: Prof. RNDr. Miroslav Papáček, CSc.

Abstract:

DITRICH T. 2005: Life Cycle and Development of the Genitalia in the Riffle Bug *Velia caprai* Tamanini, 1947 (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae). MSc. Thesis, University of South Bohemia, Pedagogical Faculty, České Budějovice. 139 pp.

Main aims of this thesis were (a) to describe the architecture and the larval and imaginal development of both male and female internal reproductive system of the riffle bug *Velia caprai* (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae), and (b) to construct a probable scheme of life cycle based on the study of phenology and on the study of the development of reproductive systems. The partial tasks included were (c) the inquest of the influence of the adult males presence on adult female gonads development and (d) description of external genitalia. The main results and conclusions follows:

1. Development of internal reproductive system: Each testis is formed by single testicular follicle, high epithelium of the seminal vesicles and ejaculatory duct is supposed to substitute the role of accessory glands. The ovaries consist of 4+4 telotrophic ovarioles. The ovary differentiation to 4 germaria takes place during 1st larval stage, the differentiation to 4 ovarioles during 3rd larval stage. The mesodermal and ectodermal outflow ways connect together at instar 3. The invagination of spermatheca starts at 4th instar. The 4th and 5th larval instar gonads development is characteristic by different individual speed. Gonads of some specimens grow rapidly while other's retard. The adult female maturation is relatively uniform – it takes place ca 5 weeks after imaginal ecdysis. The adult male maturation is different in different specimens – ca 20 % of males matures in ca six weeks of imaginal life, others after more than two months.

2. Hypothetical life cycle model: The oviposition occurs not only during spring after overwintering, but also in autumn. This leads to the overwintering eggs hypothesis. Nymphs hatch during the spring and summer from both in the autumn and spring laid eggs. The specimens emerged to adults at the beginning of summer enter aestivation and after it's termination in autumn lay future overwintering eggs. The specimens emerged later are active during whole season, overwinter in the adult stage and females lay in the spring. Temporally and developmentally shifted populations may overlap in both time and area. The type of concrete life way is probably critically influenced by photoperiod and temperature during preimaginal development. Adult females have long oviposition period, which can have been connected with a common possibility of yet undescribed aposematism of *Velia caprai*. The life cycle can be rated as univoltine, realized in two waves of a new generation production and with a long oviposition period. The possibility of bivoltinism was not disclaimed, a production of the partial summer generation is more probable during warmer seasons.

Keywords: Veliidae, *Velia caprai*, ovaries, testes, outflow ways, development, sexual maturity, phenology, life cycle

Supervisor: Prof. RNDr. Miroslav Papáček, CSc.

This project was supported by grant of The Czech Ministry of Education No. 6007665801.

Prohlašuji, že jsem předloženou diplomovou práci vypracoval pod supervizí s využitím konzultací vedoucího diplomové práce samostatně. Veškerá použitá literatura a prameny získané „on line“ jsou citovány a uvedeny v seznamu literatury.

V Rudolfově 26.11.2005

.....

Děkuji Prof. RNDr. Miroslavu Papáčkovi, CSc. za odborné vedení mé diplomové práce, za zájem a čas, který mi po celou dobu mé práce věnoval.

Děkuji Mirce Krovové za trpělivost a poskytnutí technického zázemí.

Děkuji Mgr. Janu Petrovi, PhD. za pomoc při fotodokumentaci výsledků.

Děkuji RNDr. Tomáši Mrkvičkovi, PhD. za pomoc při statistickém vyhodnocování výsledků a všem ostatním zaměstnancům fakulty, kteří přispěli v jakékoli míře k vypracování této práce.

Děkuji Petře Letovské, Vítu Ditrichovi a svým rodičům za neocenitelnou pomoc a toleranci při vypracovávání této práce.

1	Úvod.....	8
2	Literární přehled.....	9
2.1	Reprodukční soustava hmyzu	9
2.2	Reprodukční soustava ploštic	9
2.2.1	Reprodukční soustava hladinatky člunohřbeté (<i>Velia caprai</i>) (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae).....	9
2.2.2	Vývoj samčích pohlavních orgánů vybraných ploštic.....	11
2.2.2.1	Znakoplavka obecná (<i>Notonecta glauca</i>) (Heteroptera: Nepomorpha: Notonectidae).....	11
2.2.2.2	Bodule obecná (<i>Ilyocoris cimicoides</i>) (Heteroptera: Nepomorpha: Naucoridae).....	12
2.2.3	Stavba a vývoj samičích pohlavních orgánů vybraných druhů ploštic	14
2.2.3.1	Znakoplavka obecná (<i>Notonecta glauca</i>) (Heteroptera: Nepomorpha: Notonectidae).....	15
2.2.3.2	Klešťanka tečkovaná (<i>Corixa punctata</i>) (Heteroptera: Nepomorpha: Corixidae).....	15
2.2.3.3	Bodule obecná (<i>Ilyocoris cimicoides</i>) (Heteroptera: Nepomorpha: Naucoridae).....	16
2.2.3.4	Jehlanka válcovitá (<i>Ranatra linearis</i>) (Heteroptera: Nepomorpha: Nepidae).....	17
2.2.3.5	Splešťule blátivá (<i>Nepa cinerea</i>) (Heteroptera: Nepomorpha: Nepidae).....	18
2.2.3.6	Zákeřnice <i>Triatoma infestans</i> (Heteroptera: Cimicomorpha: Triatomidae).....	18
2.2.4	Přidatné pohlavní žlázy vodních a semiakvatických ploštic	22
2.3	Životní cykly ploštic	22
2.3.1	Ruměnice pospolná (<i>Pyrrhocoris apterus</i>) (Heteroptera: Pentatomomorpha: Pyrrhocoridae).....	22
2.3.2	Životní cykly semiakvatických ploštic, se speciálním zřetelem k zástupcům čeledi Veliidae	23
2.3.2.1	Hladinatka <i>Microvelia hinei</i> (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae).....	24
2.3.2.2	Hladinatka člunohřbetá (<i>Velia caprai</i>) (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae).....	25
2.4	Etologie a vybrané aspekty autekologie <i>Velia caprai</i>	27
3	Materiál a metodika	28
3.1	Materiál	28
3.1.1	Chovy	28
3.1.1.1	Chovy vedené za účelem produkce materiálu pro studium reprodukčních orgánů.....	28
3.1.1.2	Chov vedený za účelem studia fenologie a biologie.....	29
3.1.2	Odchyty v terénu.....	31
3.1.3	Přehled zpracovaného materiálu	33

3.2	Metodika	33
3.2.1	Určování, fixace, preparace reprodukčních orgánů a příprava mikropreparátů	33
3.2.2	Metody morfologického studia, měření, statistické hodnocení dat a dokumentace	34
3.2.3	Hodnocení a kategorizace znaků vývoje vnitřních reprodukčních orgánů.....	35
3.2.4	Metodika studia vnějších genitálií	41
3.2.5	Metodika studia autekologie a etologie	42
4	Výsledky	43
4.1	Reprodukční orgány	43
4.1.1	Stavba pohlavní soustavy.....	43
4.1.1.1	Samčí pohlavní soustava.....	43
4.1.1.2	Samičí pohlavní soustava.....	44
4.1.2	Vývoj samčí pohlavní soustavy	46
4.1.2.1	Dospělci.....	46
4.1.2.2	Nymfy	61
4.1.3	Vývoj samičí pohlavní soustavy	67
4.1.3.1	Dospělci.....	67
4.1.3.2	Nymfy	92
4.1.4	Vnější genitálie.....	101
4.1.4.1	Samci.....	101
4.1.4.2	Samice.....	103
4.2	Fenologie.....	108
4.2.1	Chov	108
4.2.1.1	Chovy ve venkovním akváriu	108
4.2.1.2	Chovy v laboratorních podmínkách.....	109
4.2.2	Terén	111
4.3	Poznámky k etologii a autekologii druhu	115
5	Diskuse.....	118
5.1	Vývoj samčí pohlavní soustavy	118
5.1.1	Dospělci.....	118
5.1.2	Nymfy	119
5.2	Vývoj samičí pohlavní soustavy	119
5.2.1	Dospělci.....	119
5.2.2	Nymfy	121
5.3	Životní cyklus.....	121
5.4	Etologie a autekologie.....	128
6	Závěr	129
7	Seznam literatury	130
8	Seznam příloh.....	135
8.1	Příloha č. 1: podrobný popis sledovaných lokalit.....	136
8.2	Příloha č. 2: vybrané makrofotografie a mikrofotografie	138

1 Úvod

Životní cykly a vývoj pohlavních orgánů hmyzu je téma velkého množství vědeckých prací – vždyť nejpočetnější živočišná třída si určitě podobnou pozornost zaslouhuje. Zaměříme-li se na řád Heteroptera, najdeme mnoho studií zabývajících se vývojem gonád suchozemských a vodních druhů (např. Ibañez et al. 2004; Papáček et al. 1997; Papáček a Bohoněk 1989; Papáček a Gelbič 1989; Papáček a Soldán 1987; Papáček a Soldán 1992; Pospíšilová – Svobodová 2001; Stindl 1999), ale minimum prací o vývoji pohlavních orgánů semiaquatických ploštic. Životními cykly semiaquatických ploštic se zabývalo více autorů (Andersen 1996; Blanckenhorn 1991; Hauser 1982; Kittle 1985; Kittle and McCraw 1981; Taylor and McPherson 2003; Taylor and McPherson 1999; Wood and McPherson 1995), ale většina z nich sledovala hlavně bruslařky rodů *Gerris*, *Limnopus* a *Aquarius* (např. Andersen 1996, Hauser 1982). Skupina *Veliidae* byla sledována spíše nepravidelně, souvislou studii předkládá Murray a Giller 1991, u nás potom Papáček a Jandová 2003.

Prvním cílem diplomové práce bylo zdokumentovat vývoj pohlavních orgánů hladinatky *Velia caprai* Tamanini 1947 (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae), a to dospělých samců a samic i starších larválních instarů. Dosud nikdo ucelenou práci o vývoji pohlavních orgánů žádného zástupce skupiny Gerromorpha nepředložil, proto by se tato práce mohla stát modelovou studií vývoje gonád semiakvatických ploštic. Během vypracovávání diplomové práce se ukázalo, že by bylo užitečné zjistit případný vliv kopulace na vývoj vajíček. Dalším cílem je proto zjištění vlivu kopulace na dozrávání vajíček, případně na vývoj vaječníků.

Dalším cílem bylo doplnit poznatky o životním cyklu druhu v přírodních podmínkách České republiky. Většina druhů evropských semiakvatických ploštic je buď univoltinní nebo bivoltinní (Andersen 1996). *Velia caprai* se vyskytuje po téměř celé Evropě a autoři v různých zemích ji popisují jak univoltinní, tak částečně bivoltinní (Papáček a Jandová 2003). V Novohradských horách České republiky se ukazuje značná plasticita životních strategií hladinatky *Velia caprai*, kdy na některých lokalitách tvoří jednu, na jiných dvě generace (Papáček a Jandová 2003). Nejasnosti ohledně životního cyklu ale stále trvají, a proto se snažím tyto mezery zaplnit s využitím výsledků vývoje pohlavních orgánů.

Výsledkem studia životních projevů hladinatek *Velia caprai* v terénu i laboratorním chovu bylo také mnoho poznatků netýkajících se bezprostředně zadaných cílů, ale autekologie a etologie hladinatek. Tyto poznatky jsou také prezentovány.

2 Literární přehled

2.1 Reprodukční soustava hmyzu

Obecné schéma reprodukční soustavy zobrazují a popisují v učebnicích, monografiích nebo původních sděleních např. Büning 1994, Gillot 1995, Happ 1992, Kaulenas 1992, Štys and Biliński 1990.

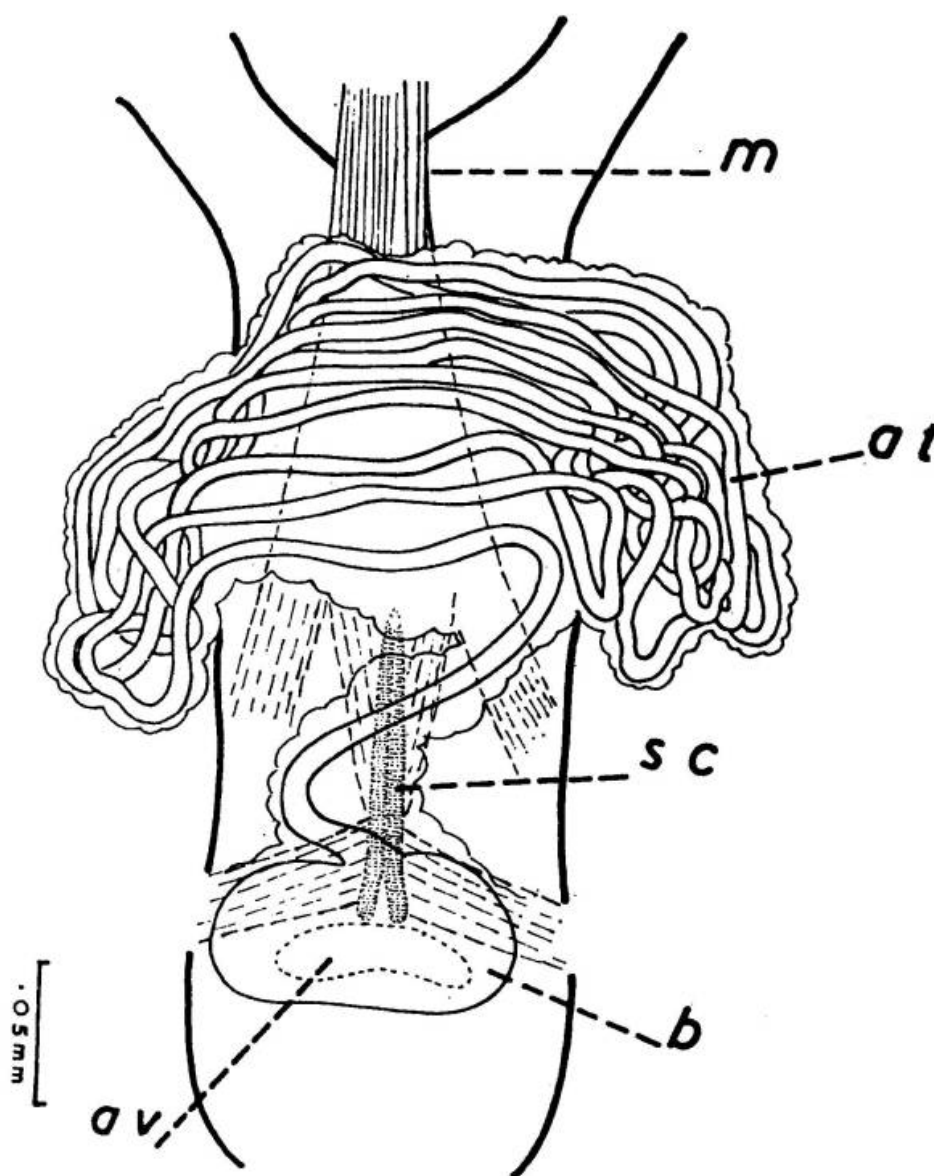
2.2 Reprodukční soustava ploštic

Pohlavní soustava ploštic (Hemiptera: Heteroptera) nevybočuje z obecného stavebního schématu pohlavní soustavy hmyzu. Blíže se problematikou zabýval hlavně Andersen 1982, Büning 1994, Pendergrast 1957.

2.2.1 Reprodukční soustava hladinatky člunohřbeté (*Velia caprai*) (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae)

Pohlavní soustavu hladinatky *Velia caprai* částečně popisuje Pendergrast (1957) - uvádí nákres vaginy a spermatéky (viz Obr. 2.1) (vaječníky nezobrazuje) a schéma samčí pohlavní soustavy (viz Obr. 2.2).

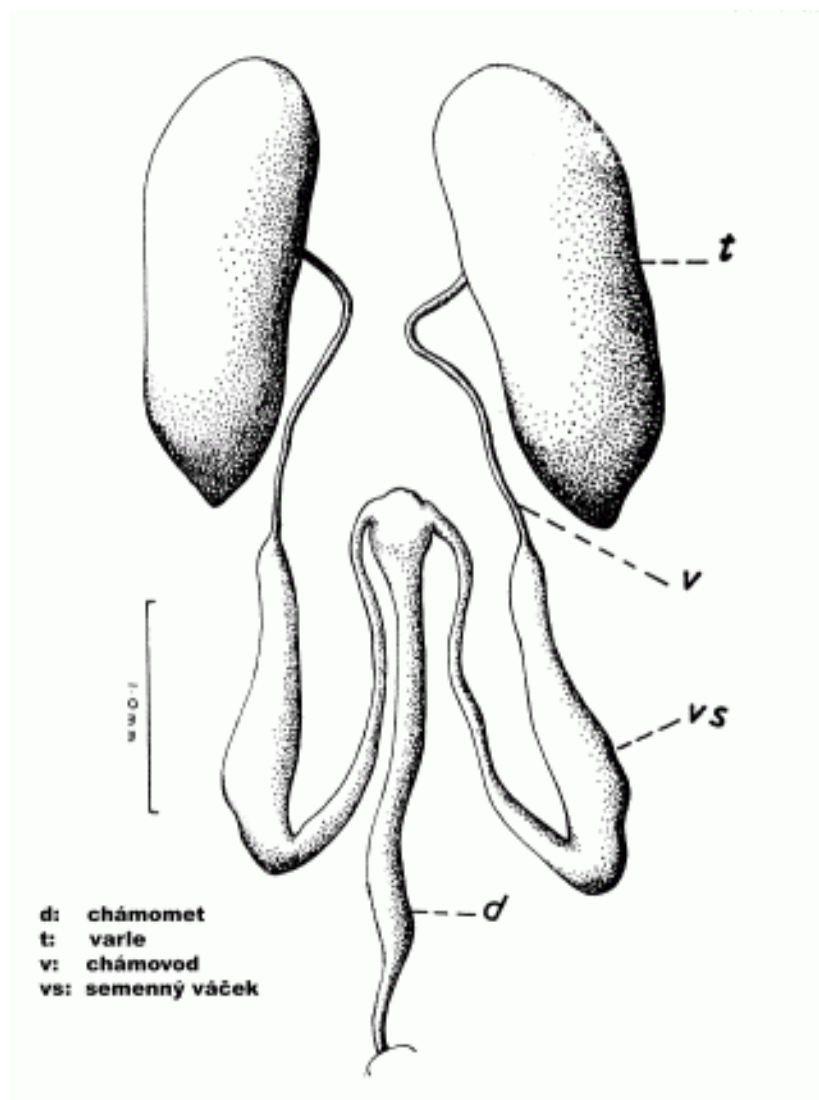
Obr. 2.1 Spermatéka a vagina *Velia caprai*. Převzato z Pendergrasta (1957), upraveno.



at: apikální trubice spermatéky, av: ústí spermatéky do vaginy, b: bulbus spermatéky, m: sval, sc: sklerotizovaný sval.

Konstatuje, že varle je tvořeno jediným testikulárním folikulem. Andersen (1982) uvádí, že vaječníky většiny zástupců čeledi Veliidae jsou tvořeny 4 ovariolami; dále detailně popisuje externí pohlavní struktury samce a zobrazuje „peříčkovitý výrůstek“ (featherlike outgrowth) 2. gonadofýzy samic.

Obr. 2.2 Samčí pohlavní soustava *Velia caprai*. Převzato z Pendergrasta (1957), upraveno



2.2.2 Vývoj samčích pohlavních orgánů vybraných ploštic

2.2.2.1 Znakoplavka obecná (*Notonecta glauca*) (Heteroptera: Nepomorpha: Notonectidae)

Vývojem samčích pohlavních orgánů znakoplavky *Notonecta glauca* se podrobně zabývali Papáček a Soldán (1992).

Varlata 1. instaru mají oválný tvar, jsou uložena ve 3. zadečkovém článku a měří 0.2 – 0.3 mm. V průběhu druhého instaru dochází k rozdělení varlat na dva váčky, jeden obsahuje 3 testikuly, druhý 4. Varlata jsou podlouhlá, délka 0.6 – 0.9 a asymetricky uložena. Ve třetím instaru se varlata pouze zvětšují na 0.8 – 1.1 mm. U 4. instaru dochází k šnekovitému zatočení proximálních částí varlat,

délka 1.3 – 2 mm, u 5. instaru jsou proximální části minimálně dvakrát zatočeny, délka 3.2 – 4.4 mm, chámovody se zakrucují do tvaru spirály.

Po imaginální ekdysi měří varlata 5.4 – 5.5 mm a během jednoho měsíce rostou na 14.3 – 17.4 mm, maximální délka varlat (18 – 21.2 mm) nastává 1.5 – 2 měsíce po ekdysi. Před přezimováním (stáří 4.5 – 5.5 měsíců) tvoří prstencovitou strukturu kolem trávicí trubice. Po přezimování se délka varlat nemění, ale testikulární folikuly mají zřetelně větší objem. Celá varlata zaujímají veškerou tělní dutinu zadečkových článků II a III, částečně IV a kraniálně dosahují až k metapostnotu. Tukové těleso, od 1. instaru obklopující varlata, je redukováno.

Přídavné pohlavní žlázy samce znakoplavky můžeme rozlišit na dvojité „dlouhé přídavné žlázy“ (1+1) ($\approx$ ektadenia), ústící do chámometu, a na „krátké přídavné žlázy“ (3+3) ($\approx$ mesadenia), ústící do chámometu společně s chámovodem. Dlouhé žlázy jsou zatočeny společně s chámovody až do 4. zadečkového článku, krátké žlázy jsou propleteny pod trávicí trubicí v 5. a 6. zadečkovém článku. Základ dlouhých akcesorických žláz je patrný od 2. larválního instaru mediálně od dutiny chámovodu, základ krátkých žláz se objevuje až v průběhu 4. instaru jako 3 krátké trubice. V dalším vývoji se obě žlázy prodlužují.

2.2.2.2 Bodule obecná (*Ilyocoris cimicoides*) (Heteroptera: Nepomorpha: Naucoridae)

Vývojem samčích pohlavních orgánů bodule obecné se podrobně zabývali Papáček a Gelbič (1989).

Varlata larev 1. instaru jsou oválná, umístěna v prostoru 3. a 4. zadečkového článku, pravé varle leží anteriorálněji než levé. Chámovody (vasa deferentia) končí slepě v oblasti 9. zadečkového článku. V průběhu druhého instaru dochází k významnému prodloužení varlat, k rozdělení na 2 dobře viditelné skupiny testikul (3 + 4) a k hákovitému zakřivení v apexu. Jsou zřetelné základy akcesorických žláz (mesadenia i ektadenia) i chámometu (ejaculatory duct). Ve 3. a 4. instaru k podstatným změnám velikosti a tvaru nedochází, akcesorické části se otvírají do chámovodu (mesadenium) a chámometu (ektadenium). Varlata čerstvě vysvlečených jedinců 5. instaru jsou dlouhá, tvaru S, skupina 4 folikul je delší než skupina 3. Před ekdysí dochází k částečnému narovnání

varlat – jsou tvaru L, rozdělení testikul na 2 skupiny je nezřetelné. Akcesorické žlázy se významně prodlužují.

Varlata dospělců jsou asymetricky uložena vedle a pod trávicí trubicí, zasahují do oblasti 2. – 6. zadečkového segmentu, přichyceny vzdušnicemi 2. a 3. zadečkového článku. Z varlat vedou chámovody, ústící do dlouhých semenných váčků. Přídatné žlázy se skládají z párových mesadení a nepárové ektadenie. Semenné váčky, mesadenia a ektadenia jsou zamotána a propletena pod trávicí trubicí v 5. – 7. zadečkovém článku.

Nejvyvinutější varlata jsou u jedinců do 1 měsíce od ekdyse. U dospělých samců 2 – 6 měsíců starých je patrná redukce, nezasahují do 6. zadečkového článku. Ještě více jsou redukovány varlata v průběhu páření, kdy zasahují jen do 2. – 4. abdominálního článku. Někteří samci (30 – 40 %) první dekády dubna měli pravé varle normálně vyvinuté, ale levé velmi redukovány. Všichni samci sbíraní později měli redukována obě varlata.

Tab. 2.1 Srovnání některých aspektů pohlavního samčího vývoje nymf vybraných druhů vodních ploštic

nymfy		<i>Ilyocoris cimicoides</i>	<i>Notonecta glauca</i>
		% maximálního rozměru	% maximálního rozměru
L1			
	délka varlat	3,96	1,25
	délka chámovodu		3,48
	délka chámometu	0,28	
L2			
	délka varlat	8,85	4,04
	délka chámovodu		4,21
	délka chámometu	0,35	1,36
L3			
	délka varlat	17,19	5,04
	délka chámovodu		5,78
	délka chámometu	0,63	3,25
L4			
	délka varlat	19,27	9,18
	délka chámovodu		5,78
	délka chámometu	1,09	3,25
L5 - mladší			
	délka varlat	38,33	17,14
	délka chámovodu		6,97
	délka chámometu	32,81	18,16
L5 - starší			
	délka varlat	78,33	21,73
	délka chámovodu		7,57
	délka chámometu	100,00	18,16

Tab. 2.II Srovnání některých aspektů vývoje samčích pohlavních orgánů dospělců
vybraných druhů vodních ploštic

Imaga		<i>Ilyocoris cimicoides</i>	<i>Notonecta glauca</i>
		% maximálního rozměru	% maximálního rozměru
mladší			
	délka varlat		28,39
	délka chámovodu		9,04
	délka chámometu		82,66
1 měsíc			
	délka varlat	100,00	82,55
	délka chámovodu		23,32
	délka chámometu	100,00	100,00
2 - 6 měsíce			
	délka varlat	85,73	100,00
	délka chámovodu		33 - 87
	délka chámometu	100,00	100,00
páření			
(březen - květen)	délka varlat	53,96	100,00
	délka chámovodu		100,00
	délka chámometu	100,00	100,00
po páření			
	délka varlat	26,67	100,00
	délka chámovodu		100,00
	délka chámometu	100,00	100,00

.

2.2.3 Stavba a vývoj samičích pohlavních orgánů vybraných druhů ploštic

Základní schéma pohlavní soustavy ploštic a mnoha vybraných druhů popsal Pendergrast (1957). Vývojem pohlavních soustav během larválního vývoje se zabývali spíše pozdější autoři. Pro srovnání vývoje gonád hladinatky *Velia caprai* se známými situacemi u některých dalších druhů vodních i terestrických ploštic jsou níže uvedeny příklady koncipované na základě excerptce literárních dat.

2.2.3.1 Znakoplavka obecná (*Notonecta glauca*) (Heteroptera: Nepomorpha: Notonectidae)

Vývojem samičích pohlavních orgánů znakoplavky *Notonecta glauca* se podrobně zabývali Papáček a Soldán (1987). Jejich výsledky a závěry ve stručnosti reprodukuji.

Vaječníky 1. a 2. larválního instaru jsou tvořeny masou oogonií, bez spojení s vývodnými pohlavními cestami. V průběhu 3. instaru dochází k makroskopickému rozlišení 7 ovariol, každá je tvořena pouze germariem a terminálním filamentem a je spojena s postranním vejcovodem. Starší nymfy 4. instaru mají ovariole tvořené navíc previtellariem a pedicellem. Až na konci 5. instaru se objevuje vitellarium s 1 – 2 vaječnými komůrkami, celé vaječníky intenzivně rostou.

U dospělců dochází ke značnému vývoji vitellaria, velikost germaria se téměř nemění. Vitellarium bezprostředně po ekdysi měří 4.5 – 5.2 mm, počet vaječných komůrek proti 5. larválnímu instaru nezměněn. Tři týdny staré samice mají 4 – 10 vaječných komůrek, vitellarium dlouhé 5.9 – 8.0 mm. Maximální počet vaječných komůrek, 10 – 15 (vzácně i 25), se objevuje před přezimováním, kdy vitellarium dosahuje kolem 9.8 mm. Celé vaječníky obtáčejí trávicí trubici. Během přezimování se proces zrání vaječníků zastavuje. V březnu, kdy dozrávají oocyty, velikost vaječníků dosahuje 14 mm, první zralá vajíčka (vytvořen chorion) se objevují až v průběhu dubna.

Velmi dlouhé vitellarium znakoplavky obecné souvisí s krátkou dobou ovipozice. Znakoplavka z velkého množství téměř zralých vaječných komůrek vyprodukuje mnoho vajíček za krátkou dobu. Potvrzuje se, že reprodukční cyklus znakoplavky se ve Střední Evropě uskutečňuje v jediné vlně.

2.2.3.2 Klešťanka tečkovaná (*Corixa punctata*) (Heteroptera: Nepomorpha: Corixidae)

Životním cyklem a vývojem pohlavní soustavy klešťanky tečkované se zabývali Papáček a Bohoněk (1989).

U dospělých samic těsně po ekdysi (indikováno nedokonale sklerotizovanou kutikulou) z konce června jsou vaječníky kratší než laterální vejcovody,

germarium válcovité a vitellarium prázdné. V průběhu července se vaječníky i laterální vejcovody prodlužují, a v proximální části vitellaria se objevují 1 – 2 vaječné komůrky. V první polovině srpna nedochází k významným změnám, jen největší oocyt mění tvar z válcovitého na elipsoidní. V druhé polovině srpna se prodlužuje vitellarium, zatímco laterální vejcovody se mírně zkracují. Ve vitellariu se nachází 4 – 5 vaječných komůrek, největší oocyt téměř tvaru pravidelného elipsoidu. Samice odchycené v září vykazují zřetelné prodloužení germarií, která mění tvar z válcovitého přes elipsoidní na téměř kulovitý. Vitellarium se také prodlužuje, postranní vejcovod zkracuje. Počet vaječných komůrek vzrůstá ze 4 – 5 (začátek září) na 7 – 11 (konec září), poslední oocyt nejkratší ovarioley sestoupil do oblasti pedicellu. Vzorky z konce října obsahují 13 – 18 vaječných komůrek v každé ovariole. Velikost a tvar germaria se nemění až do přezimování (sběry z konce listopadu), kdy počet vaječných komůrek vzrůstá na 17 – 20 a poslední oocyt téměř všech ovariol, vyživovaný trofickým provazcem, je sestoupený do pedicellu.

Samice odlovené pod ledem v průběhu zimy (pouze 4 jedinci) nevykazují žádné podstatné změny, jen celková velikost vaječníků se mírně zvětšuje. Autoři proto předpokládají pozastavení vývoje pohlavních orgánů.

Po přezimování (březen a počátek dubna) je skoro celý zadeček vyplněn reprodukčními orgány, distálně položená vajíčka mají vytvořen chorion a poslední z nich leží těsně před začátkem společného vejcovodu. Oocyty proximálních tří čtvrtin vitellaria jsou vyživovány trofickým provazcem.

Chorion se pravděpodobně tvoří bezprostředně po diapauze nebo na konci přezimování. Vývoj vaječníků klešťanek tečkovaných z jihočeských lokalit tedy trvá 9 – 9,5 měsíců, samice vylíhlé z vajíček nakladených na jaře dosahují pohlavní dospělosti na jaře následujícího roku. Populace je tedy univoltinná.

2.2.3.3 Bodule obecná (*Ilyocoris cimicoides*) (Heteroptera: Nepomorpha: Naucoridae)

Vývoj samičí pohlavní soustavy bodule obecné sledovali Papáček a kol. (1997).

Vaječníky 1. a 2. larválního instaru jsou tvořeny homogenní masou oogonií, měřící 0.1 – 0.2 mm, spojeny se slepě končícími postranními vejcovody.

Diferenciace na jednotlivé ovariooly (7 + 7) začíná ve 3. instaru, kdy jsou tvořeny pouze germariem. V tomto období se také začíná tvořit vagina a spermatéka. Ve 4. instaru ovariooly rostou, tvoří se společný vejcovod. V 5. instaru je zřetelné krátké vitellarium se 4 – 6 oocyty, spermatéka nabývá definitivního tvaru. Ovariooly všech larválních instarů vykazují asymetrický růst.

Po imaginální ekdysi se vaječníky výrazně neliší, ale ovariooly srovnávají svoji velikost. Dospělci 2 – 4 týdny staří mají 4 – 7 lineárně uspořádaných oocytů se zřetelným trofickým provazcem, nejstarší ve stadiu vitelogeneze. V polovině listopadu, před začátkem přezimování, je utvořeno 14 – 15 vaječných komůrek. Po skončení diapauzy, od poloviny března, následuje intenzivní růst ovariol. Sekrece chorionu probíhá od konce března do poloviny dubna, kdy začíná období kladení. Uložení zralých vajíček v laterálních vejcovodech je asymetrické (Papáček et al. 1997, p. 81, fig. 11), což je výhodné využití prostoru.

2.2.3.4 Jehlanka válcovitá (*Ranatra linearis*) (Heteroptera: Nepomorpha: Nepidae)

Vývojem samičí pohlavních orgánů jehlanky válcovité se zabýval Stindl (1999) ve své diplomové práci.

Vaječníky 1. a 2. instaru jsou tvořeny homogenní masou oogonií. Vaječníky 3. instaru jsou diferenciovány na 5 ovariol a laterální vejcovod, objevuje se i základ vagíny. Ovariooly 4. instaru se člení na terminální filament, germarium, vitellarium a pedicellus. Spermatéka, vývodné pohlavní cesty i vaječníky 5. instaru nabývají definitivní podoby, ve vitellariu však nejsou vaječné komůrky.

Dospělci 3 dny po ekdysi (konec července) mají 3 vaječné komůrky, vitellarium poměrně intenzivně roste asi do stáří jednoho týdne, kdy obsahuje 8 vaječných komůrek. Ve třech oocytech začala vitelogeneze. Samice zhruba 2 měsíce staré mají maximální počet vaječných komůrek (13 – 14), vitelogeneze probíhá zhruba u 6 oocytů. Před přezimováním (konec listopadu) zůstává počet vaječných komůrek, vitelogeneze probíhá u 7 oocytů. Po diapauze nasává tvorba chorionu.

2.2.3.5 Splešťule blátivá (*Nepa cinerea*) (Heteroptera: Nepomorpha: Nepidae)

Vývojem samičích pohlavních orgánů splešťule blátivé se zabývala Pospíšilová - Svobodová (2001) ve své diplomové práci. Vývoj vnitřních pohlavních orgánů je podobný vývoji odpovídajících struktur u jehlanky válcovité (poplatný morfologickým odlišnostem obou druhů). Navíc, autorčin text není co do podrobnosti dobře komparabilní se Stindlovými (1999) údaji. Proto výsledky nejsou v rámci zde uvedené komparace zahrnuty explicitně.

2.2.3.6 Zákeřnice *Triatoma infestans* (Heteroptera: Cimicomorpha: Triatomidae)

Vzhledem ke způsobu života semiakvatických ploštic, odlišnému od způsobu života skutečně vodních ploštic, byla do srovnání vývoje gonád zařazena jako srovnávací model i suchozemská krev sající ploštice, zákeřnice *Triatoma infestans*. Vývojem samičích pohlavních orgánů larválních instarů ploštice *Triatoma infestans* se nejnověji zabývali Ibañez de Barrett et al. (2004). Jejich výsledky ve stručnosti reprodukuji.

Vaječníky samic 1. larválního instaru jsou již diferenciovány na 7 dobře rozlišitelných ovariol. Autoři uvádějí, že již bezprostředně po ekdysi je možné spolehlivě rozlišit samčí a samičí gonády, hlavně díky větší velikosti samčích pohlavních orgánů. Velikost podlouhlých, téměř rovnoběžných vaječníků se pohybuje kolem 0,19 mm. Terminální filamenty se kraniálně sbíhají. Vaječníky larev druhého larválního instaru vykazují růst na cca 0,21 mm. Trofarium může být rozlišeno v každé jednotlivé ovariole. Velikost vaječníků larev 3. instaru vzrůstá na cca 0,3 mm, ovariole jsou rozlišeny na 3 oblasti: trofarium, střední (přechodná) zóna a pedicel. U ovariol larev 4. instaru je navíc možné rozlišit vznikající vitellarium. Celé vaječníky měří cca 0,41 mm. Vaječníky larev 5. instaru budí dojem menší kompaktnosti díky větší separaci ovariol. Tracheoly, v průběhu celého postembryonálního vývoje obklopující vaječníky, nyní gonádami prostupují. Pro tento poslední larvální instar je charakteristický intenzivní růst vaječníků – od cca 0,77 mm do 3,79 mm. Vitellarium je dobře rozpoznatelné, u některých jedinců se tvoří i vaječné komůrky.

Pozn. Ibañez de Barrett et al. (2004) se zaměřili na sledování mírně odlišných znaků a charakteristik, než autoři, kteří studovali situaci u nepomorfních ploštic (např. preference sledování trofaria před germariem) a užívají i poněkud odlišnou terminologii (např. incipient vitellarium = previtellarium?).

Tab. 2.III Srovnání některých aspektů vývoje samičí pohlavní soustavy u nymf
vybraných druhů ploštic

	<i>Notonecta glauca</i>	<i>Ilyocoris cimicoides</i>	<i>Ranatra linearis</i>	<i>Triatoma infestans</i>
L1	masa oogeníí	masa oogeníí	masa oogeníí	rozlišení ovariol
L2	masa oogeníí	masa oogeníí	masa oogeníí	trofarium
L3	rozlišení ovariol	rozlišení ovariol	rozlišení ovariol	trofarium
	jen germarium	jen germarium	jen germarium	přechodná zóna
				pedicell
L4	previtellarium		vitellarium	počáteční vitellarium
	pedicel		pedicel	
L5 mladší	oocyty IV			
L5 starší	vitellarium	vitellarium	vitellarium	vitellarium
	1 -2 vaječných komůrek	4 - 6 vaječných komůrek	0 vaječných komůrek	
	intenzivní růst			intenzivní růst
	oocyty III			
pozn.	oocyty IV: v previtelogenezi oocyty III: ve vitelogenezi	asymetrický růst ovariol		

Tab. 2.IV Srovnání některých aspektů samičího pohlavního vývoje dospělců vybraných druhů vodních ploštic

	<i>Notonecta glauca</i>		<i>Ilyocoris cimicoides</i>		<i>Ranatra linearis</i>		<i>Corixa punctata</i>	
mladší imaga								
		34,5		-		-		22,5
velikost vitellaria % maximálního rozměru		-		-		71		-
počet VK		1 – 2		-		3		-
typ, délka největšího oocyty - % zralého vaj.		-		-		8,00		-
3-4 týdny								
		49,5		-		-		28
velikost vitellaria % maximálního rozměru		-		-		100		-
počet VK		4 – 10		4 – 7		9 – 12		-
typ, délka největšího oocyty - % zralého vaj.	III	24		25		22		7
2 měsíce								
		57,5		-		-		43,5
velikost vitellaria % maximálního rozměru		-		-		100		-
počet VK		15–20 (25) = MAX		-		13–14 = MAX		-
typ, délka největšího oocyty - % zralého vaj.	II	25		42				21
před přezimováním								
		70		-		-		93
velikost vitellaria % maximálního rozměru		-		-		100		-
počet VK		-		14 – 15 = MAX		12 – 14		-
typ, délka největšího oocyty - % zralého vaj.	II	31		53		30		40

Tab. 2.IV - pokračování

přezimování								
		75,5		-		-		-
velikost vitellaria % maximálního rozměru		-		-		-		-
počet VK		-		-		-		-
typ, délka největšího oocyty - % zralého vaj.	II	60		53		-		-
po přezimování								
		100		-		-		-
velikost vitellaria % maximálního rozměru		-		-		-		-
počet VK		-		-		-		-
typ, délka největšího oocyty - % zralého vaj.	I	65		58		-		-
měsíc po přezimování								
		100		-		-		-
velikost vitellaria % maximálního rozměru		-		-		-		-
počet VK		-		-		-		-
typ, délka největšího oocyty - % zralého vaj.	chorion	100	chorion	100	chorion	100	chorion	100

2.2.4 Přídavné pohlavní žlázy vodních a semiakvatických ploštic

O přídavných pohlavních žlázách vodních a semiakvatických ploštic lze nalézt jen sporé informace. Kaulenas (1992) se ploštícím věnuje jen okrajově, pouze zmiňuje přítomnost mesadenií. Morfologii i vývoj samčích akcesorických žláz podrobně popisují Papáček a Gelbič (1989) u bodule obecné (*Ilyocoris cimicoides*), v r. 1992 popsali Papáček a Soldán totéž u znakoplavky obecné (*Notonecta glauca*). Jejich poznatky jsou uvedeny v přehledu vývoje samčích pohlavních orgánů (viz výše).

Pokud nevezmu v úvahu spermatéku, jsou samičí přídavné pohlavní žlázy ploštic popsány velmi nedostatečně. Základní schéma samičích akcesorických žláz hmyzu poskytne Kaulenas (1992) nebo Büning (1994).

2.3 Životní cykly ploštic

Obecnou problematiku životních cyklů hmyzu uvádí např. Gilbert 1990. Problematiku životních cyklů některých ploštic popisují například Saulich a Musolin (1996). Jako příklad jsem z jejich práce vybral (pro obdobný problém uni – či bivoltinismu jako v případě *V. caprai*) životní cyklus ruměnice pospolné (*Pyrrhocoris apterus*.) (Pyrrhocoridae).

2.3.1 Ruměnice pospolná (*Pyrrhocoris apterus*) (Heteroptera: Pentatomomorpha: Pyrrhocoridae)

Starší práce popisují ruměnici pospolnou jako univoltinní, v některých oblastech připouští i možnost druhé, letní generace. V tomto případě se druhá generace vyvíjí z vajíček snesených samičkami, které prošly imaginální ekdysí mezi červnem a začátkem srpna. Samice vysvlečené později vstupují do stadia diapauzy bez kladení vajíček.

V přirozených podmínkách se ruměnice objevují před koncem dubna, kdy probíhá páření a ovipozice. Potom až do pozdního podzimu jsou zjistitelní jak dospělci, tak larvy. Experimentálním chovem v roce 1991 bylo zjištěno, že samice vysvlečené do 10.7. byly aktivní (bez diapauzy), začaly snášet vajíčka. V období mezi 12. – 21.7 se objevovaly samice vstupující do diapauzy i kladoucí. Všechny samice vysvlečené po 22. 7. vstoupily do diapauzy. Tento

scénář se změnil v následujícím, chladnějším roce, kdy v létě nekladla vajíčka žádná samice.

Z výsledků autoři vyvozují, že v místních populacích se vyskytuje univoltinismus i bivoltinismus: vajíčka z období dubna až května dávají vznik larvám vyvíjecím se v podmínkách dlouhé fotoperiody, což indukuje reprodukci, zatímco kratší fotoperioda způsobí, že dospělci vstupují do stádia diapauzy. Poměr reprodukčně aktivních a neaktivních samic závisí také na teplotě – chladnější rok zapříčiní většinu samic diapauzujících, teplý naopak kladoucích. Další důležitý fakt je, že samice ruměnice pospolné mají velmi dlouhou dobu ovipozice (až 6 týdnů) .

2.3.2 Životní cykly semiakvatických ploštic, se speciálním zřetelem k zástupcům čeledi Veliidae

Životní cykly ploštic infrařádu Gerromorpha byla dokumentována mnoha autory. Andersen (1996) rozlišil tři typy životních cyklů gerromorph:

- 1) Univoltinismus (ovipozice na jaře, přítomnost nymf do podzimu, přezimování dospělců
- 2) Bivoltinismus 1 (ovipozice od jara do podzimu, přezimování dospělců)
- 3) Bivoltinismus 2 (ovipozice od léta do podzimu, přezimování ve stádiu vajíčka).

Nejvíce poznatků existuje o čeledi Gerridae. Například Hauser (1982) identifikoval univoltinismus i zřejmý bivoltinismus u bruslařky *Gerris lacustris*, kdy reprodukčně aktivní jsou jedinci, kteří prodělali imaginální ekdysi před 15. červencem. Jedinci vylíhnutí později nastoupili po 4 – 5 týdnech diapauzu. Životní cyklus druhů *Trepobates subnitidus* a *Trepobates knighti* v laboratorních podmínkách dokumentovali Kittle and McCraw (1981) a Kittle (1985). Životní cyklus vodoměrky *Hydrometra hungerfordi* z čeledi Hydrometridae popsali Wood a McPherson (1995). Mezi zástupce čeledi Veliidae s alespoň částečně dokumentovaným životním cyklem patří *Velia saulii* (Mielewcyk 1980), který ho srovnával s podobným druhem *Velia caprai*, a dále například druhy *Microvelia pulchella* a *M. hinei* (Taylor and McPherson 1999, 2003). Krátce

shrnu jejich poznatky vyplývající z laboratorního chovu a terénních sběrů týkající se druhu *Microvelia hinei*.

2.3.2.1 Hladinatka *Microvelia hinei* (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae)

Hladinatky *Microvelia hinei* v Illinois (USA) přezimují jako dospělci a v přírodě se objevují koncem dubna. Larvy 1. instaru se objevují od poloviny května do konce června, 2. instar byl zachycen od počátku května do konce října, 3. instar od poloviny května do poloviny července. Přítomnost 4. instaru byla potvrzena od poloviny května do poloviny srpna, stejně jako přítomnost posledního, 5. larvální instaru. Dospělci byli zachyceni ve dvou obdobích, od konce dubna do konce června a potom od začátku srpna do konce září. Z výsledků autoři usuzují na bivoltinismus druhu, nicméně připouští, že výsledky mohou být zkresleny nízkým počtem ($n = 124$) odchycených jedinců. Z laboratorních pokusů vyplynula průměrná doba od vykladení vajíček do vylíhnutí 1. instaru 6,41 dní, průměrná doba trvání jednotlivých instarů ukazuje následující Tab. 2.V:

Tab. 2.V Průměrná doba inkubace jednotlivých instarů *Microvelia hinei*. (Podle Taylora a McPhersona 2003; upraveno)

instar	průměrný počet dní
L1	4,28
L2	2,76
L3	2,52
L4	3,00
L5	4,08

Průměrná doba od naklazení vajíčka do imaginální ekdyse je 25 dní, nebyl zjištěn signifikantní rozdíl mezi délkou vývoje u samců a samic. Z počátečního počtu 71 vajíček se vyvinulo pouze 14 dospělců, což mohlo způsobit nepřesnost údajů zejména o starších instarech.

2.3.2.2 Hladinatka člunohřbetá (*Velia caprai*) (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae)

Fenologie zástupců druhu *Velia caprai* byla dokumentována mnoha autory, ale pozorování byla většinou omezena na letní měsíce. Životní cyklus byl odhadován jen na základě výskytu nymf jednotlivých instarů, a poznatky se velmi lišily. Poisson (1924) ve Francii uvádí pro *Velia currens* (pravděpodobně *caprai* – Murray and Giller 1991, cf. Papáček a Jandová 2003) několik generací ročně, přezimování možné i ve stadiu vajíčka. Andersen (1996) v severní Evropě uvádí rod *Velia* jako univoltinní s jedinou jarní generací, kdy přezimují dospělci a brzy na jaře kladou vajíčka. Zároveň ale uvádí možnost přezimování i v larválním stadiu. Erlandsson (1993) sledoval hlavně relativní zastoupení samic a samců v průběhu roku. Nicméně okrajově sledoval aspoň počet vajíček s chorionem, a podle výsledků můžeme taktéž usuzovat na univoltinnost v jižním Švédsku. Podle Mielewczyka (1980) a Brönmarka et al. (1985) může *Velia caprai* v Polsku a jižním Švédsku mít částečně i druhou, letní generaci. Konečně Jandová (2003) ve své diplomové práci zjišťuje bivoltinnost druhu na některých lokalitách v Novohradských horách České republiky. Souvislou studii životního cyklu hladinatky předkládá Jandová (2003), Papáček a Jandová (2003) a Murray a Giller (1991). V krátkosti shrnu výsledky jejich prací.

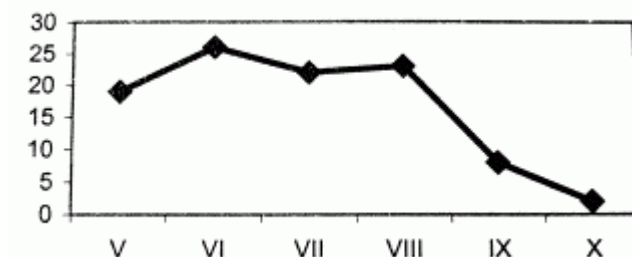
Papáček a Jandová (2003) sledovali v letech 2000 – 2003 celkem 29 lokalit v Novohradských horách, z toho 7 pravidelně. Kromě sledování absolutního i relativního množství výskytu larev jednotlivých instarů prováděli kontrolu pohlavní zralosti samic preparací pohlavní soustavy a vyhodnocením stupně oogeneze.

Kombinací těchto metod došli k závěru, že životní cyklus hladinatky *Velia caprai* v podmínkách Novohradských hor může mít trojí podobu:

- 1) Částečný bivoltinismus s jednou úplnou (jarní) a druhou částečnou (letní) generací. Tento životní cyklus je charakterizován hlavně dvoupíkovou křivkou znázornění relativního výskytu nymf, neostré píky v červnu a srpnu. (viz Obr. 2.3)

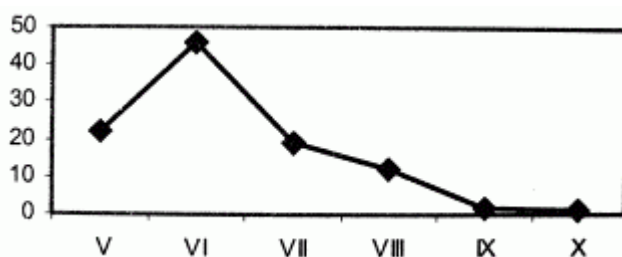
Bivoltinnost byla potvrzena i studiem stupně oogeneze.

Obr. 2.3 Relativní četnost výskytu nymf *Velia caprai* na jedné ze sledovaných lokalit. Převzato z Papáček a Jandová (2003).



2) Univoltinismus s dlouhým obdobím výskytu nymf. Larvy byly nalézány od poloviny května do října, křivka relativního výskytu nymf kulminuje v jediném bodě. (viz Obr. 2.4)

Obr. 2.4 Relativní četnost výskytu nymf *Velia caprai* na jedné ze sledovaných lokalit. Převzato z Papáček a Jandová 2003



3) Univoltinismus s krátkým obdobím výskytu nymf. Tento životní cyklus byl zaznamenán na jedné, do jisté míry kuriózní lokalitě. V temnostním habitatu studny byl výskyt nymf zaznamenán pouze od června do srpna. Autoři uvádějí několik hypotéz, snažící se vysvětlit tento neobvyklý, pravděpodobně dosud nezaznamenaný jev.

Murray a Giller (1991) sledovali v letech 1986 – 1987 dvě nepříliš vzdálené lokality v Irsku, v povodí řeky Caha. Jedinci byli označeni barvou (různé barvy v různých datech) a puštěni zpět. Jen malá část (5 – 15 %) samic byla usmrcena a později vypitvána pro zjištění pohlavní zralosti.

Hlavně díky sběrům v průběhu zimy (říjen – březen) konstatovali tři různé strategie přezimování hladinatek *Velia caprai*, kdy přezimují jako:

1) Samice v diapauze s pozastaveným vývojem reprodukční soustavy, přítomno tukové těleso – 17 %.

2) Samice se zralou pohlavní soustavou, minimálním tukovým tělesem a plným střevem, indikující aktivní přezimování (bez diapauzy) – 83 %.

3) Nymfy pátého instaru. Přímě nymfy nebyly v průběhu zimy odchyceny, tento způsob přezimování je předpokládán z výskytu imág s měkkou, neúplně sklerotizovanou kutikulou. Tento stav kutikuly odpovídá jedincům stáří maximálně 2 dny.

Sběry v průběhu roku zase ukazují na výskyt larev kulminující ve dvou bodech. Tuto skutečnost je ale nyní možné vysvětlit různým způsobem přezimování. Samice potom snášejí vajíčka ve dvou vlnách. Nicméně výskyt larev 1. instaru už v polovině března a nových dospělců v polovině června nechává otázku druhé generace otevřenou.

2.4 Etologie a vybrané aspekty autekologie *Velia caprai*

Chováním a autekologií hladinatky člunohřbeté se zabývali Brönmark et al. (1985), Erlandsson et al. (1988). Brönmark et al. (1984) popsali různé vzorce chování hladinatek *Velia caprai* vystavené predáčnímu tlaku pstruha obecného (*Salmo trutta*). Interspecifickou kompetici (kleptoparazitismus) konstatoval Erlandsson (1988) a intersexuální Erlandsson (1993).

3 Materiál a metodika

Pro studium vývoje pohlavní soustavy je nutné určit alespoň přibližně stáří zkoumaných jedinců. Nejistota životního cyklu a vysoká plasticita životních strategií hladinatek *Velia caprai* (Papáček a Jandová 2003), kdy mnoho pozorování připouští možnost bivoltinismu a univoltinismu na blízkých neizolovaných lokalitách, nedovoluje odhadovat stáří odchycených jedinců jen podle poznatků získaných studiem fenologie. Proto byl kromě terénního výzkumu prováděn ještě chov hladinatek v laboratorních podmínkách a venkovních podmínkách, což mělo zpřesnit fenologická pozorování a zajistit dostatek jedinců s přesně definovatelným stářím.

3.1 Materiál

3.1.1 Chovy

3.1.1.1 Chovy vedené za účelem produkce materiálu pro studium reprodukčních orgánů

Chov hladinatek *Velia caprai* v laboratorních podmínkách byl realizován ve dvou časových úsecích.

První úsek zahrnuje období přibližně jednoho roku od dubna 2003 a byl zaměřen spíše na fenologii druhu. Jako chovné nádoby byly použity sklenice o průměru 8 – 30 cm. Do sklenic byla nalévána pitná voda do výšky 3 – 5 cm a vložena 15 – 30 cm dlouhá větévka, pocházející z potoka původního výskytu hladinatek. Větvička měla simulovat pobřežní vegetaci, kde hladinatky tráví většinu času (Erlandson et al. 1988). Na odstátou vodu byli zvlášť umisťováni jedinci všech larválních instarů i dospělci, odchyceni na nejrůznějších lokalitách (popis lokalit viz dále). Každé 2 – 4 dny byla měněna voda. Mladší larvy (1., 2. a 3. instar) byly denně krmeny převážně různými druhy chvostoskoků (Collembolla), octomilkami (*Drosophila* sp.) a dalšími drobnými jedinci dvoukřídlých (Diptera), blíže neurčovanými. Starší nymfy a imaga byly pravidelně krmeny hlavně dvoukřídlým, ale i blanokřídlým hmyzem, vzácně jiným. V každé sklenici bylo 1 – 15 jedinců (podle velikosti sklenice). U nymf všech instarů byla sledována délka jednotlivých instarů, tedy čas mezi dvěma ekdysemi, a to jak v normálních laboratorních podmínkách, tak v změněných (viz dále). Do výsledných statistik byli zahrnuti pouze jedinci, kteří prošli všemi ekdysemi až do dospělosti. „Normální podmínky“ byly charakterizovány přirozenou fotoperiodou a relativně stálou teplotou pohybující se kolem 21°C. „Změněné podmínky“ byly dány umístěním sklenic do chladnější, cca 15°C teplé místnosti s tlumeným osvětlením. Dospělci obou pohlaví byli chováni

dohromady, sledovala se hlavně četnost a délka kopulace, případná ovipozice, náhodně potom další životní projevy.

Podruhé byl chov realizován od dubna do listopadu 2005. Použity byly stejné sklenice, voda a potrava, jen místo větvičky byl použit filtrační papír na stěně nádoby a voda byla měněna každé 2 dny. Tento způsob chovu vedl k pozitivním výsledkům vyvolání ovipozice u *Microvelia douglasi* (Muraji a Nakasuji 1990) a *Microvelia hinei* (Taylor a McPherson 2003). Všechny sklenice byly umístěny v normálních laboratorních podmínkách (viz výše). Pro chov byli chytáni hlavně jedinci starších larválních instarů (4. a 5.), odchycení náhodně na různých lokalitách. Každý den byli identifikováni nově vysvlečení jedinci, a dáni do jiných sklenic kvůli možnosti sledování a co nejpřesnějšího určení věku jednotlivých stadií. Imaga byla chována ve dvou variantních chovech – (1) samci i samice dohromady, (2) jen samotné samice. Toto rozdělení izolující jednotlivá pohlaví mělo zamezit kopulaci u vybraných jedinců. V předem stanovených časových intervalech byli potom odebíráni jedinci (v počtech : $n = 10 - 15$) k preparaci pohlavní soustavy a přípravy jejích mikropreparátů:

starší nymfy (4. a 5. instaru):

L4 – 72 hod (± 12 hod) po ekdysi – ozn. D3

L5 – 12 hod (± 12 hod) po ekdysi – D0

L5 – 7 dní (± 1 den) po ekdysi – D7

dospělci (samci i samice, s možností (ozn. „sm“) i bez možnosti (ozn. „bm“) kopulace):

12 hod (± 12 hod) po ekdysi – D0

7 dní (± 1 den) po ekdysi – D7

25 dní (± 1 den) po ekdysi – D25

42 dní (± 2 dny) po ekdysi – D42

2 měsíce (± 2 dny) po ekdysi – D60

3.1.1.2 Chov vedený za účelem studia fenologie a biologie

Základním materiálem použitým pro studium fenologie druhu byly sběry provedené pro potřeby studia vývoje reprodukčních orgánů. Navíc bylo při odchycích prováděno pozorování a sledování některých významných vzorců chování, hlavně projevy kopulace. Součástí studia etologie a autekologie bylo souvislé pozorování hladínek *Velia caprai* blízko lokality 2 (stejný vodní tok, cca 200 m po proudu), které se uskutečnilo ve dnech 8. a 9. srpna 2003. V těchto dnech bylo sledováno chování a výskyt hladínek od nejčasnější ranní aktivity až do večerního klidu, s pauzami nejdéle 1 hodina. Fenologie a chování byly studovány soustavně i v laboratorním chovu detailně popsáném v kapitole 3.1.1.1. Pro podrobnější a souvislejší sledování fenologie hladínek *Velia*

caprai bylo v dubnu 2005 zřízeno venkovní akvárium, kde až do podzimu probíhal chov. Akvárium o rozměrech 100 x 40 cm (půdorys) a 50 cm (výška) bylo upraveno následujícím způsobem (Obr. 3.1):

Obr. 3.1 Akvárium pro chov hladinatek *Velia caprai*. Poloha odpovídá pozici levá strana = západ. Desky chránící břeh před deštěm sundány.



Dno bylo pokryto nepropraným pískem a kamínky z Rudolfovského a Pašínovického potoka (lokality 1 a 12, viz Tab. Přehled lokalit) do výšky cca 3 cm. Akvárium bylo naplněno vodou zčásti z obou výše zmíněných lokalit a doplněno odstátou vodou z vodovodního řádu do výšky cca 12 cm. Na pravé (budoucí západní straně, viz dále) byl po délce celé kratší strany vybudován umělý břeh do výšky cca 4 cm nad hladinou a „hloubky“ (ve směru dovnitř akvária) cca 10 cm. Menší břeh o rozměrech cca 5 x 3 cm a výšce cca 14 cm byl vybudován na přední (jižní) straně. Větší břeh byl osázen rostlinami ploník ztenčený (*Polytrichum formosum*) a hvězdoš háčkatý (*Callitriche hamulata*) získaných z různých lokalit sběru. V průběhu sledování se mezi vegetací objevila ještě řeřišnice hořká (*Cardamine amara*) a porost řasy *Mougeotia* sp.. Akvárium bylo umístěno cca 1 m od severní stěny rodinného domu v Rudolfově u Českých Budějovic delší stranou souběžně s touto stěnou. Kratší strana akvária s vegetací byla orientována na západ. Akvárium bylo z východu zastíněno zídrou. Ze západu byly ke stěně akvária položeny dvě dřevěné desky tak, že zastínily cca $\frac{3}{4}$ plochy stěny. Dřevěné desky byly na akvárium položeny i shora tím způsobem, že kryly zhruba západní $\frac{1}{3}$ plochy akvária (tzn. včetně břehu s vegetací). Takto byl vybudován úkryt před deštěm a zamezilo se také nadměrné erozi břehu. Při silných deštích však hladina stoupala (i přes uvedená opatření a polohu v dešťovém stínu), potom tedy byla voda opatrně vybírána a výška hladiny regulována na původní, výše uvedenou hloubku vodního sloupce. Poloha akvária byla zvolena tak, že v letních měsících přímé sluneční světlo nikdy nedopadalo na celou plochu akvária. Podle pozorování na akvárium dopadalo sluneční záření cca od 7 do 10 hodin dopoledne, a potom od 18 hodin

večer. Začátkem dubna 2005 bylo do akvária dáno 12 samic a 8 samečků *Velia caprai* z lokalit 1, 3 a 12 (Rudolfovský potok, Borkovická blata a Pašínovický potok). Kvůli redukci fytoplanktonu a fyto bentosu bylo akvárium osazeno dalšími vodními živočichy:

Daphnia hyalina (Daphnidae), *Bosmina* sp. (Bosminidae) (Cladocera), *Cyclops strenuus* (Cyclopidae), *Eudiaptomus vulgaris* (Diaptomidae) (Copepoda) a další zástupci perlooček a klanonožců. Tito planktonní korýši byli odchyceni v rybníku Stojčín (3 km severovýchodně od Ševětína).

Blešivec potoční (*Gammarus fossarum*) z lokality 1 a 12.

Beruška vodní (*Asellus aquaticus*) z lokality 3.

Další, hlavně bentičtí živočichové se s velkou pravděpodobností vyskytovali v navezeném písku, nebyli však záměrně hledáni a určováni.

Podmínky v akváriu už potom nebyly měněny, hladinatky nebyly krmeny. Pravidelně (v intervalech 1 – 3 dny) byl kontrolován stav akvária a sledován výskyt hladinatek – hlavně výskyt larválních stadií. Identifikace stadií byla prováděna pouze subjektivně vzhledem, podle celkového habitu bez exaktního ověření pod stereomikroskopem (důvod: snaha nesnížit životaschopnost populace); proto nelze vyloučit jistou míru nepřesnosti.

Stejně situované bylo i menší akvárium (40 x 20 x 20 cm), založené v listopadu roku 2003 pro zjištění přezimování hladinatek *Velia caprai*. Dno bylo pokryto pískem do výšky cca 2-3 cm, břeh na východní straně byl navršen do výšky cca 8 – 10 cm a osázen ploníkem ztenčeným (*Polytrichum formosum*). Do akvária bylo umístěno 7 samic a 8 samců, odchycených na lokalitě 1.

3.1.2 Odchyty v terénu

Pro studium vývoje reprodukčních orgánů hladinatky *Velia caprai* v terénu bylo od dubna 2003 do října 2005 sledováno 16 lokalit hlavně v jižních Čechách, ale náhodné sběry byly autorem i vedoucím diplomové práce konány i jinde. Popis lokalit viz Tab. 3.I. Pro pravidelný sběr byla vybrána lokalita 1 na Rudolfovském potoku, ale vzhledem k nestálosti zdejší populace byl pravidelný odchyt jedinců přerušen v červenci 2003 a lokalita byla sledována jen orientačně. Jako náhradní byla vybrána lokalita 2 na bezejmenném přítoku Jiřické (Pohořské) nádrže, která byla pravidelně sledována od července 2003 do listopadu téhož roku autorem a vedoucím diplomové práce. Náhodné sběry na této lokalitě byly prováděny i v zimním období roku 2004 a 2005. Stejná lokalita byla potom pravidelně sledována od dubna do listopadu 2005. Další místo, kde byl prováděn pravidelný odchyt, byla lokalita 3 v Borkovických blatech. Zde byl sběr prováděn od října 2004 do listopadu 2005.

Při každém sběru byla změřena teplota vody a vzduchu lihovým teploměrem o rozsahu $-10^{\circ}\text{C} - 50^{\circ}\text{C}$.

Tab. 3.I Přehled lokalit sběru hladinatky *Velia caprai*. Pravidelně byly sledovány lokality 2 a 3, které jsou podrobně popsány v příloze 8.1.

lokalita	místo	povodí	nadmořská výška (m n.m.)	období sledování	sbíral
1	Rudolfovský potok	Vltava	480	04/2003- 10/2005	DIT
2	bezejmenný přítok Pohořského potoka, "U tří můstků"	Pohořský potok	920	07/2003- 10/2005	DIT,PAP
3	bezejmenná strouha, Borkovická Blata	Bechyňský potok	420	11/2004- 10/2005	DIT
4	Dobechovský potok nad Dobechovskou nádrží	Dobechovský potok	580	05/2003- 06/2003	PAP
5	Dobrovodský potok, České Švýcars	Vltava	480	05/2003	PAP
6	Kabelský potok, pod Ulrychovem	Malše	820	07/2003- 09/2003	PAP
7	Uhlištský potok, výpusť Uhlištského rybníka	Pohořský potok	730	07/2003	PAP
8	Tichá, u rybníku Tichá 1	Tichá	600	07/2003	PAP
9	Stropnice, les nad Šejbami	Stropnice	630	07/2003	PAP
10	Veverský potok, Veveří	Veverský potok	520	07/2003	PAP
11	Meliorační skruž, Pohoří na Šumavě	Pohořský potok	900	07/2003- 08/2003	PAP
12	Pašínovický potok, Závlahovy strouhy	Stropnice	500	04/2004- 04/2005	DIT
13	Rapačovský potok, mezi Hrbovem a Ovčínem	Netolický potok	440	05/2004	DIT
14	Lužnice, odtok z Kapelníkova rybníku	Lužnice	850	08/2003	DIT
15	bezejmenný potok v oboře u Sedliště u Nepomuku	Úslava	470	07/2003	JIN
16	potok v Labinu, Chorvatsko	-	-	07/2003	JIN

Na lokalitách ozn. PAP prováděl sběr(y) vedoucí diplomové práce, ozn. DIT znamená sběr autorem diplomové práce a ozn. JIN znamená jiného autora sběru

Hladinatky byly chytány z hladiny a pobřežní vegetace cedníkem o průměru 20 cm, velikost ok 1 mm. Metoda odchytu se různila podle hustoty jedinců. V místech intenzivního výskytu bylo jednoduchým jednosměrným pohybem zaloveno do hejna hladinatek. Tam, kde se početná hejna hladinatek *Velia caprai* nevyskytovala, byli jedinci chytáni jednotlivě z hladiny, anebo tažením cedníku podél břehu tak, že byly chyceny hladinatky odpočívající nebo krmící se na pobřežní vegetaci.

Odchycené hladinatky byly smrceny a konzervovány ve fixáži (viz dále). Některé byly živé vloženy do plastových lahví s trochou vody. Ty byly potom použity buď k chovu, nebo nativní preparaci (viz dále). Pokud byla pro chov přednostně potřeba některá pohlaví či larvální instary, byla jejich selekce uskutečněna buď po uzavření kontrolního sběru, nebo častěji na jiné, avšak nevzdálené neizolované lokalitě. Ke sledování vývoje reprodukčních orgánů bylo vybíráno 30 dospělců – 15 samic a 15 samců z každého sběru (pokud byl chycen dostatečný počet jedinců). Souvislé sledování gonád nymf z terénu nebylo prováděno – výzkum larválního vývoje pohlavní soustavy byl prováděn na odchovaných jedincích. K tomuto kroku vedl předpoklad, že postembryonální vývoj pohlavních orgánů hladinatek z chovu se nebude lišit od vývoje v terénu. Nicméně pro kontrolu bylo prováděno i orientační sledování pohlavní soustavy larev z terénních sběrů.

3.1.3 Přehled zpracovaného materiálu

Celkem bylo v průběhu let 2003 – 2005 odchyceno 3464 jedinců hladinatek *Velia caprai*, z nichž bylo pro účel studia stavby a vývoje pohlavní soustavy vypreparováno 357 dospělých samic, 262 dospělých samců a 127 nymf.

3.2 Metodika

3.2.1 Určování, fixace, preparace reprodukčních orgánů a příprava mikropreparátů

Rod *Velia* je na našem území zastoupen dvěma druhy. *V. caprai* a *V. sauli*. *V. caprai* je relativně hojným „většinovým“ druhem rodu na území ČR. Je i poměrně dobře identifikovatelný. Na sledovaných lokalitách se vyskytoval pouze tento druh, *V. sauli* zde nebyla nalezena. Příslušnost k druhu byla ověřována podle Savageova (1989) klíče, určení larválních stadií podle práce Jandové (2003).

K preparaci reprodukčních orgánů bylo přistoupeno dvěma způsoby. Jedinci fixovaní Bouinovým roztokem (ethanolová verze) byli pitváni ve fyziologickém roztoku (roztok 0,9 % NaCl), gonády byly následně odvodněny v izopropanolu a na podložním sklíčku zality projasňujícím médiem Euparal (producent – firma Merck). Někteří jedinci byli usmrceni ve výparech ethanolu, a bezprostředně poté pitváni rovněž ve fyziologickém roztoku. Vyjmuté orgány byly buď obarveny Bouinovým roztokem, odvodněny izopropanolem a zakonzervovány Euparalem, nebo (u preparátů zhotovovaných v počátečních fázích práce, hlavně z lokality 3) bylo vynecháno barvení.

3.2.2 Metody morfologického studia, měření, statistické hodnocení dat a dokumentace

Hotové preparáty byly prohlíženy pod běžným laboratorním mikroskopem DN 45, výrobce Lambda Praha, při zvětšení 48x – 600x. Pro účely měření byl obraz snímán kamerou CCTV CCD 1, výrobce Arsenal s. r. o., a převeden do počítače. Zde byl obraz zpracován pomocí softwaru Mikroskop 3.0 firmy Diram, s. r. o. Tento program byl zkalibrován pomocí objektivového mikrometru. Program nabízí funkci pro měření úseček, pro zjištění délek zakřivených linií byla použita metoda měření lomené čáry. Měřeny byly všechny odpovídající si struktury jednoho jedince (např. u samic tedy všech 8 germarií, protože samice mají 2 vaječníky, každý složen ze 4 ovariol – viz dále), pokud to kvalita preparátu dovozovala.

Naměřená data byla zpracovávána statistickým programem Excel firmy Microsoft. Zjišťován byl průměr naměřených hodnot, jejich směrodatná odchylka, minimum a maximum pro jednotlivé sběry (za sběr označují i soubor jedinců z chovu shodného stáří). Průměr však nemohl být počítán najednou ze všech změřených struktur, protože nebyl shodný počet změřených struktur u všech jedinců (vlivem nedokonalosti preparátů) a nelze zaručit nezávislost velikostí orgánů (či jejich částí) jednoho jedince. U samic byl proto spočítán průměr pro každý vaječník, z těchto hodnot znovu průměr a ten byl pokládán za průměrnou hodnotu jednoho jedince. Analogický postup byl zvolen pro samce – za průměrnou hodnotu jedince byla pokládána průměrná délka párových struktur. Směrodatná odchylka byla počítána z průměrných hodnot jedinců, minima a maxima ze všech změřených struktur.

Bylo-li třeba statistického srovnání dvou různých souborů, byl použit t-test implementovaný v programu MS Excel, hladina statistické významnosti byla zvolena: $\alpha = 0,05$. Tento test ale bylo možné bez námitek použít jen pro srovnání struktur singulárních v rámci jednoho jedince (případně srovnání průměrných hodnot jedince, čímž by ale došlo ke „znehodnocení“ získaných dat a větší „hrubosti“ výsledků), použitím pro srovnání párových a vícečetných struktur by došlo k mírnému zkreslení vlivem nezávislosti struktur jednoho jedince (viz výše). Pro přesnější testování byl tedy použit dvouvýběrový test s variabilním rozptylem (sestaven podle Mrkvičky 2005, ústní sdělení) následujícím způsobem:

$$U = \frac{X'' - Y''}{\sqrt{S_x^2 \frac{\sum_{i=1}^m \frac{1}{k_i}}{m^2} + S_y^2 \frac{\sum_{i=1}^n \frac{1}{l_i}}{n^2}}}$$

kde

$$S_x^2 = \frac{1}{m-1} \sum_{i=1}^m k_i (X'_i - X'')^2 \qquad S_y^2 = \frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^n l_i (Y'_i - Y'')^2$$

$$X'' = \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m X'_i \qquad Y'' = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n Y'_i$$

X'_i = průměr měřených struktur i-tého jedince jednoho chovu

Y'_i = průměr měřených struktur i-tého jedince druhého chovu

m = počet měřených jedinců jednoho chovu

n = počet měřených jedinců druhého chovu

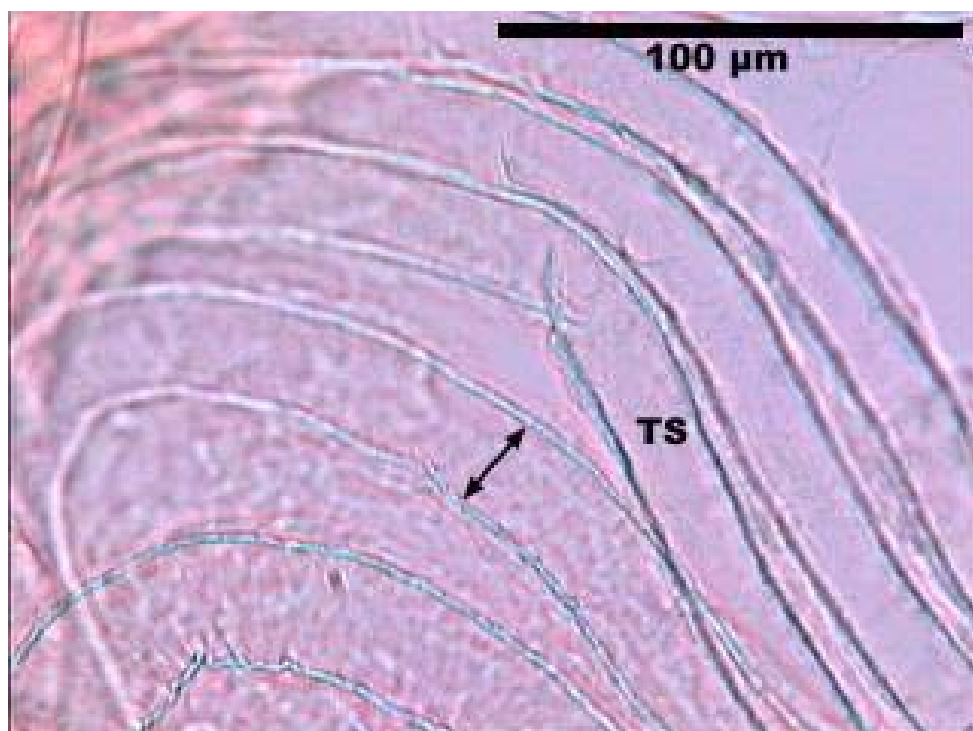
Hypotéza shodnosti byla zamítnuta, pokud $|U| \geq u(1-\alpha/2)$. Pro zvolenou hladinu významnosti ($\alpha = 0,05$) je kvantil normálního rozdělení $u(0,975) = 1,96$.

Fotografie lokalit byly pořízeny pomocí fotoaparátu Sony F717. Mikrofotografie (měřítko uvedeno v μm) byly zhotoveny programem Mikroskop 3.0 (viz výše). Makrofotografie (měřítko v mm) byly pořízeny fotoaparátem Nikon E995 připevněným k okuláru stereolupy Nikon SMZ 645. Perokresby byly zhotoveny podle mikro a makrofotografií pomocí tabletu Genius MousePen.

3.2.3 Hodnocení a kategorizace znaků vývoje vnitřních reprodukčních orgánů

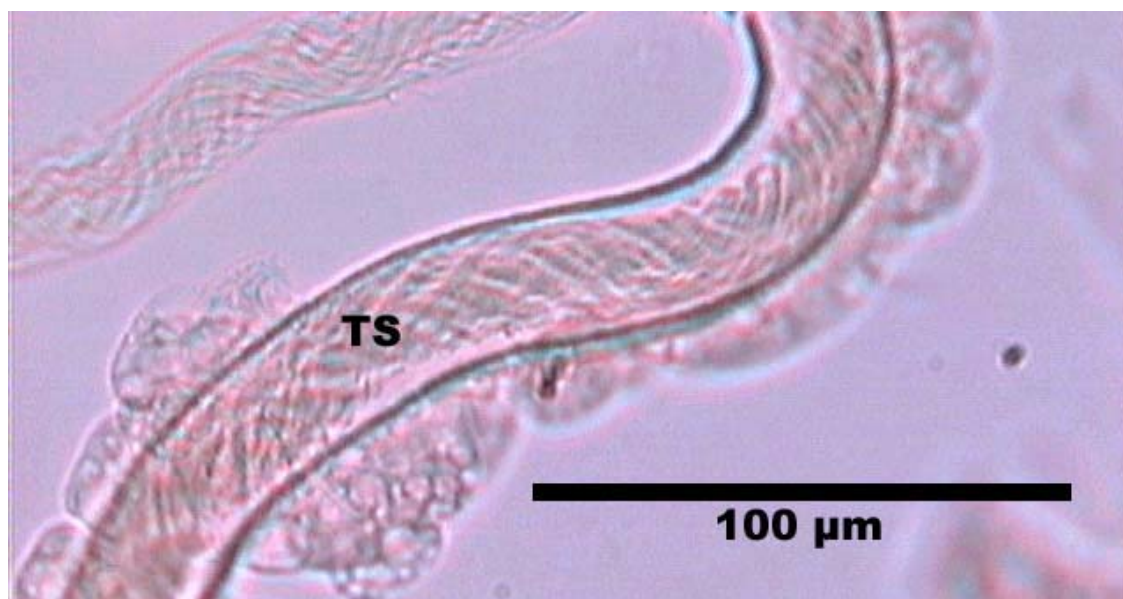
Pro studium vývoje samičí pohlavní soustavy byly sledovány tyto charakteristiky: celková poloha, rozměry germaria, previtellaria, vitellaria a spermatéky, délka postranních a společného vejcovodu, počet vaječných komůrek, délka distálního oocyty, stupeň oogeneze, počet zralých vajíček (tzn. vajíček s vytvořeným chorionem) a stav spermatéky (viz Obr. 3.2 a Obr. 3.3).

Obr. 3.2 Prázdná spermatéka



TS = trubice spermatéky, šipka vyznačuje lumen trubice

Obr. 3.3 Spermatéka se spermiemi. Uvnitř trubice jsou viditelné bičíky spermií



TS = trubice spermatéky

Jako rozměry spermatéky byly prakticky hodnoceny délka a šířka celého plošného útvaru, přičemž jako délka byl zvolen rozměr v transversální rovině (vzdálenost nejvzdálenějších okrajů), jako šířka rozměr v mediální rovině (od kraniálního okraje k vyústění trubice spermatéky k bulbu spermatéky).

Stupeň oogeneze byl vyhodnocován podle kategorizace, kterou použili Papáček a Jandová (2003), která byla v této studii modifikována:

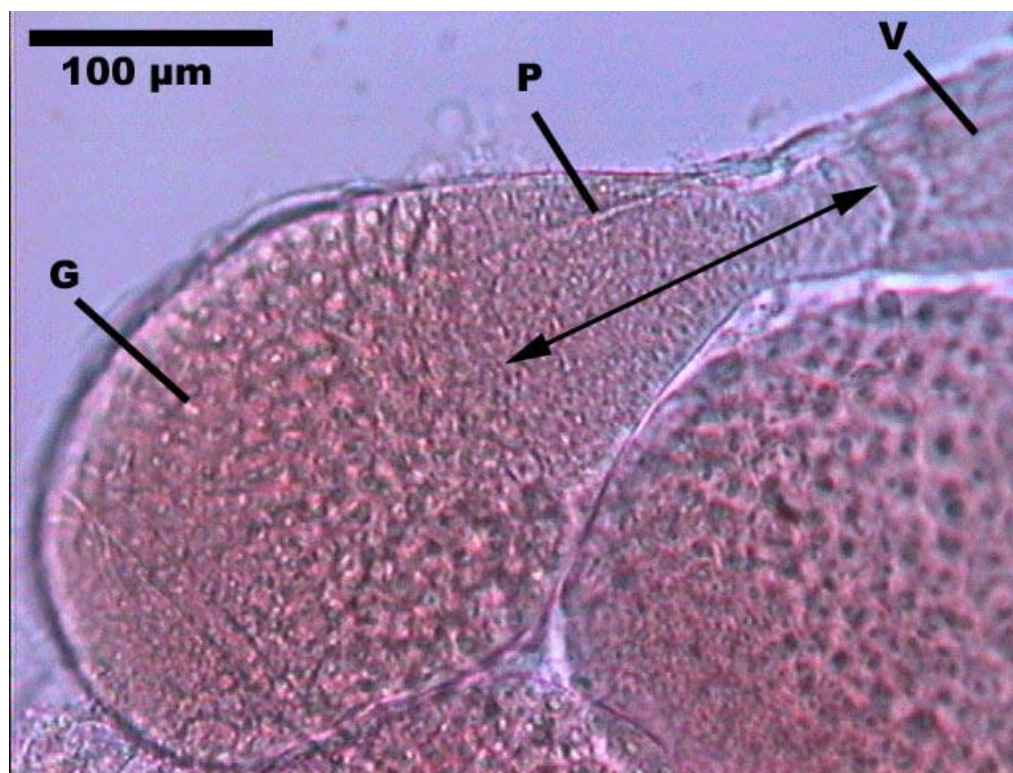
- I. ovariola pouze s oogoniemi v germariu, bez sestupujících oocytů ve vitellariu (viz Obr. 3.4)
- II. oocyty ve vitellariu přítomny (viz Obr. 3.6)
- III. oocyty s uloženým žloutkem (zřetelná granulace), popř. vajíčko s chorionem ve vitellariu (viz Obr. 3.7)
- IV. ovulace indikovaná přítomností zbytkového epitelu vaječných folikulů nebo přítomností zralého vajíčka ve vejcovodech (viz Obr. 3.8)

Pozn. Za prokazatelně kladoucí samici byla Papáčkem a Jandovou (2003) považována samice se stupněm oogeneze IV a spermiemi ve spermatéce.

V průběhu zpracování výsledků se ukázalo, že by bylo vhodné tuto kategorizaci modifikovat a více zjemnit. Zavedeny proto byly další stupně pohlavní zralosti:

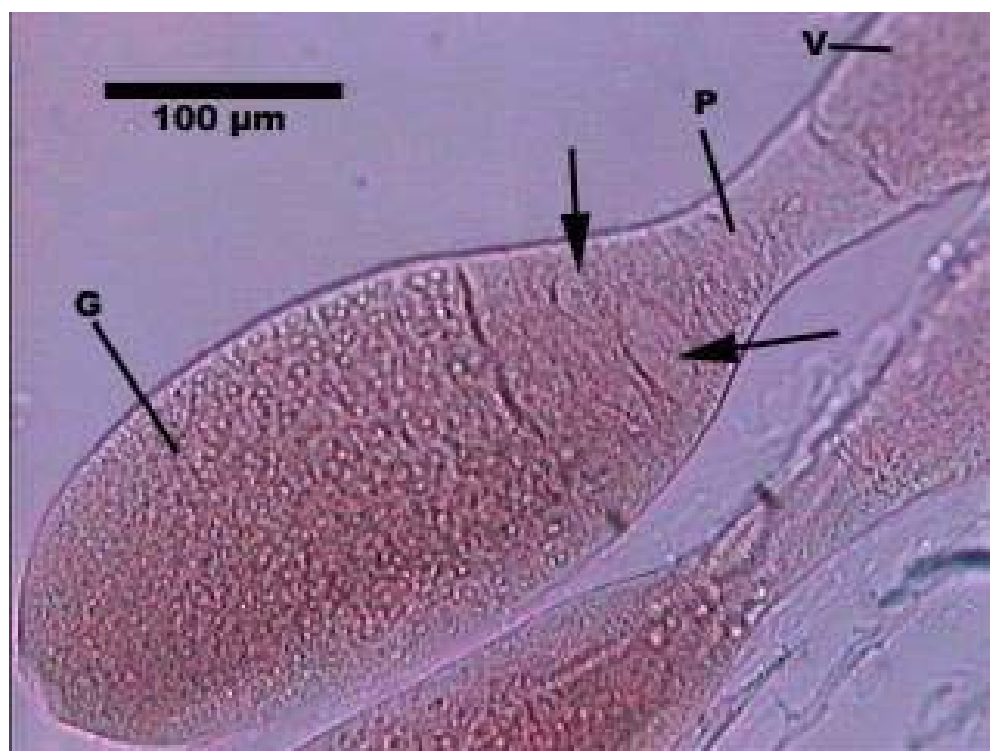
- Ib. oocyty v previtellariu přítomny, žádný oocyt ve vitellariu (viz Obr. 3.5)
- IVb. ovipozice prokázaná přítomností zbytkového epitelu vaječných folikulů kaudálně od distálního oocytu nebo vajíčka s chorionem (viz Obr. 3.9)

Obr. 3.4 Stupeň oogeneze I. V germariu rozeznatelné oogonie



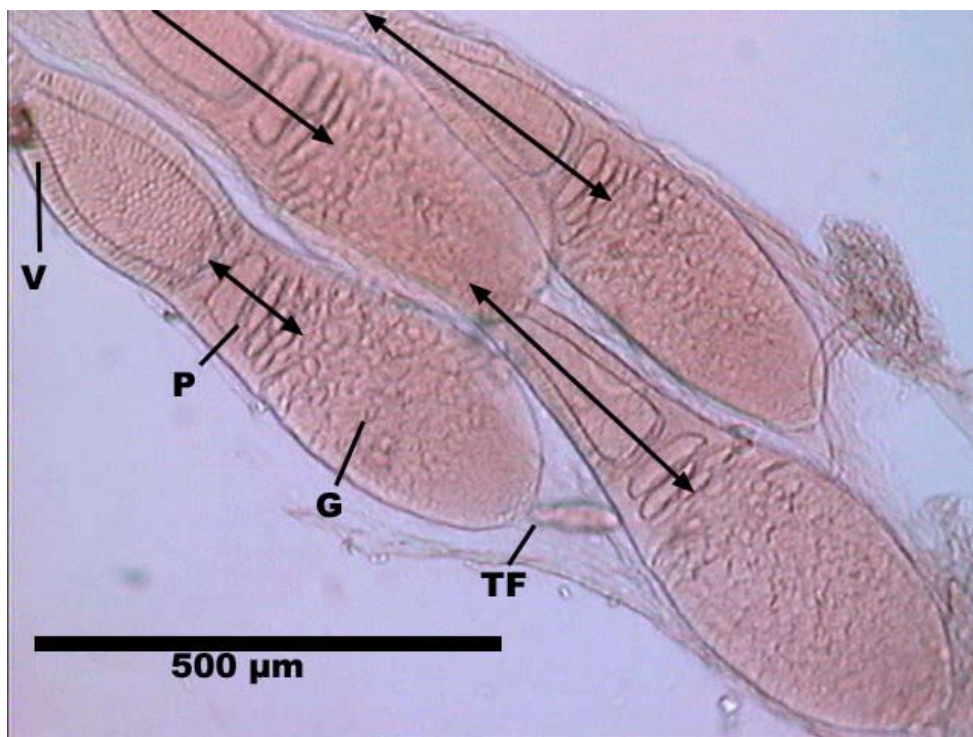
G: germarium, P: previtellarium (vyznačeno šipkou), V: vitellarium

Obr. 3.5 Stupeň oogeneze Ib. V germariu rozeznatelné oogonie, šipky ukazují na oocyty. Dobře znatelná hranice previtellaria



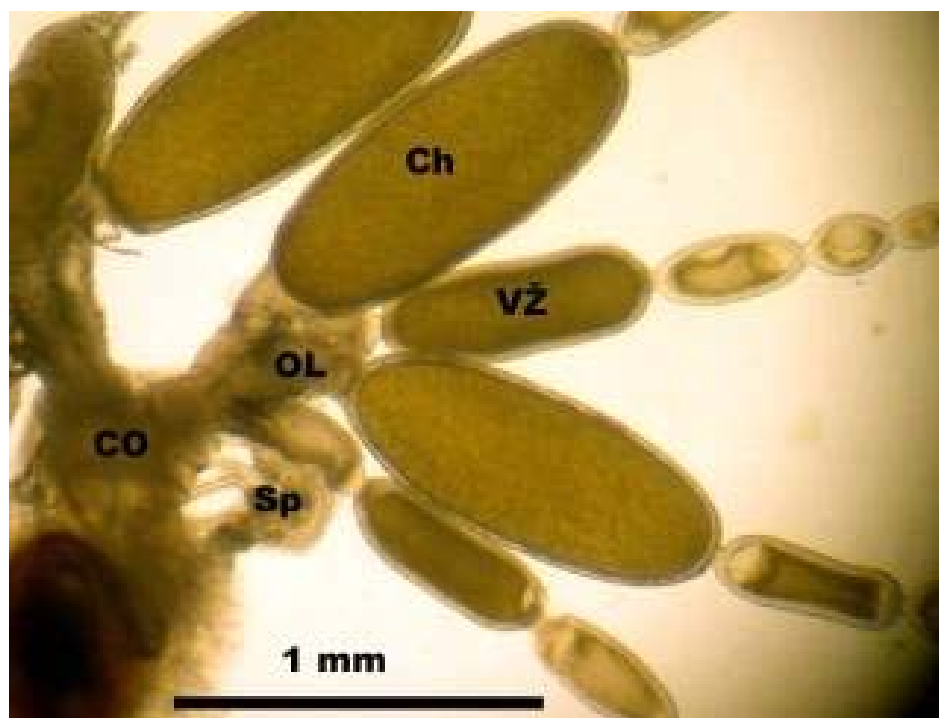
G: germarium, P: previtellarium, V: vitellarium

Obr. 3.6 Stupeň oogeneze II. Šipky označují průběh previtellaria



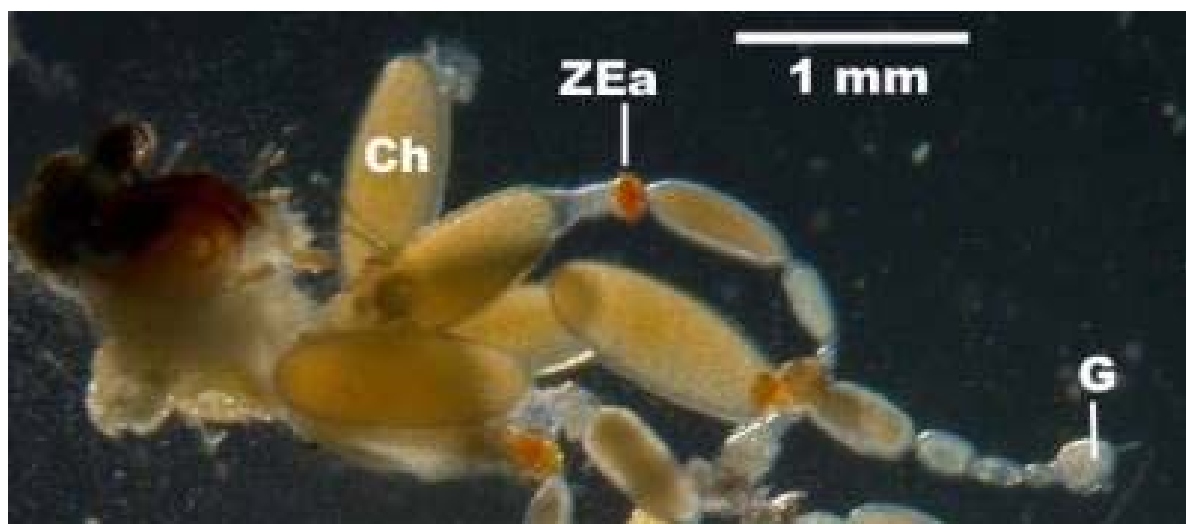
G: germarium, P: previtellarium, TF: terminální filament, V: vitellarium

Obr. 3.7 Stupeň oogeneze III



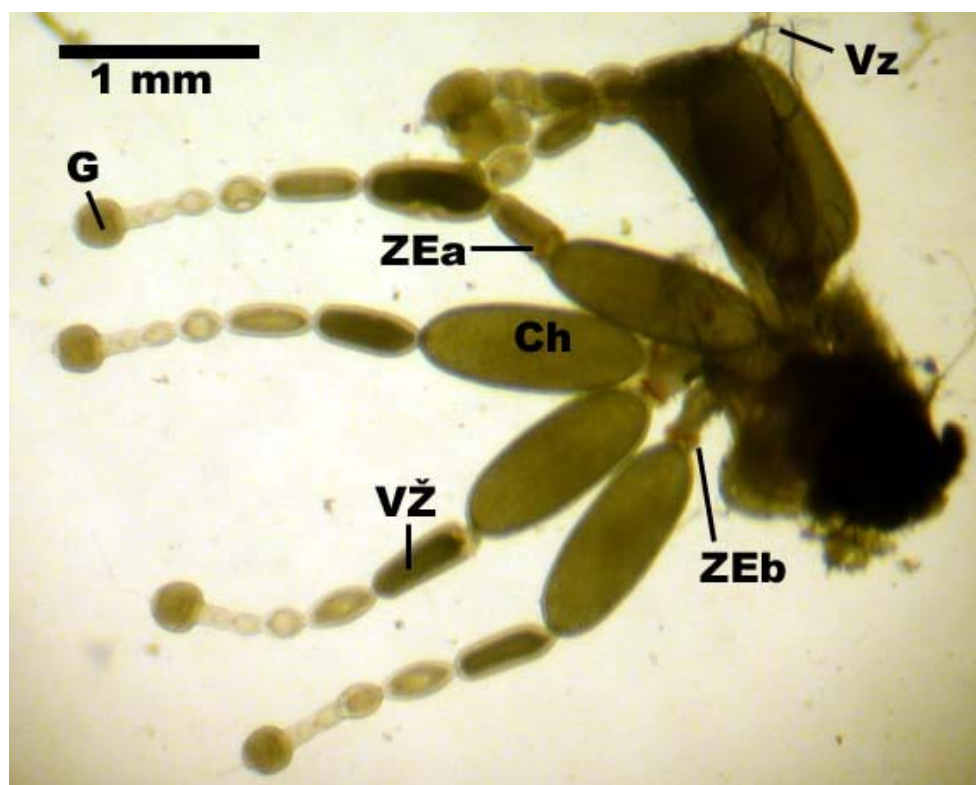
CO: společný vejcovod, Ch: vajíčko s chorionem, OL: postranní vejcovod, Sp: spermatéka,
VŽ: vajíčko s uloženým žloutkem

Obr. 3.8 Stupeň oogeneze IV



ZEa: zbytkový epitel vaječných folikulů kraniálně od zralého vajíčka indikuje ovulaci, ostatní
popis viz Obr. 3.7

Obr. 3.9 Stupeň oogeneze IVb. Ovarioly levého vaječníku od sebe odděleny.



Vz: vzdušnice, ZEb: zbytkový epitel vaječných folikulů kaudálně od zralého vajíčka indukuje ovipozici, ostatní popis viz Obr. 3.7 a 3.8

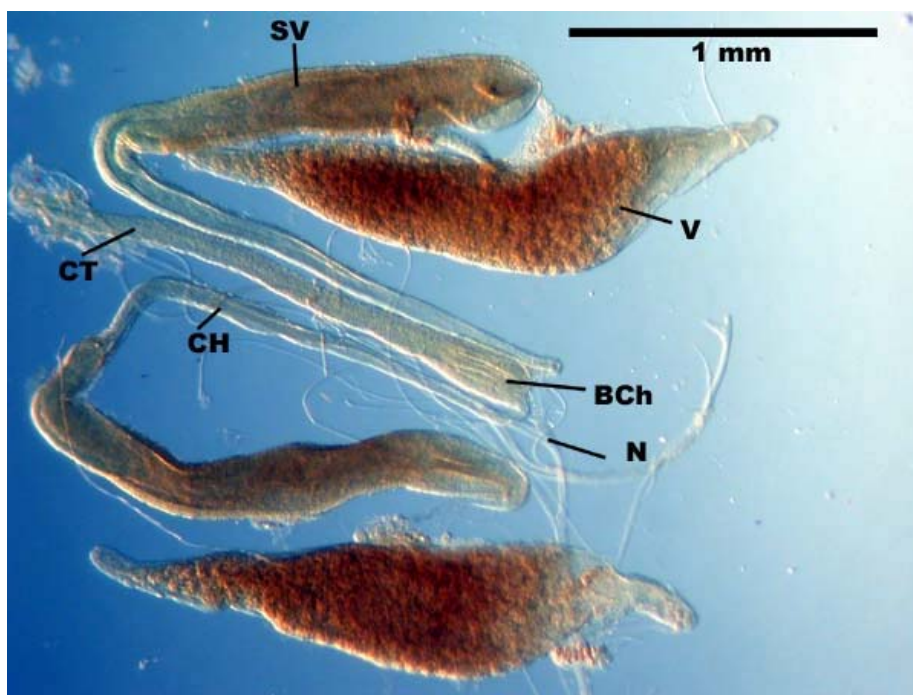
Za prokazatelně kladoucí byla považována samice se stupněm oogeneze IVb, samice stupně IV a s plnou spermatékou byla hodnocena jako pravděpodobně kladoucí.

U samců byly sledovány rozměry varlat (délka a šířka, kde délka je rozměr kolmý na směr vyústění chámovodu a šířka na ni kolmá), stav semenných váčků (plné/prázdné), šířka semenných váčků, délka chámovodů, šířka chámometu, poloha varlat a bulbu chámometu.

Pozn. V průběhu zpracovávání preparátů se zjistilo, že vnitřní orgány, u kterých neproběhla fixace a obarvení Bouinovám roztokem, jsou nepoužitelné pro komparativní měření. Oproti fixovaným orgánům u nich došlo k heterometrické deformaci a zahrnutím jejich morfometrických výsledků by došlo ke zkreslení výsledků. U všech sběrů z lokality 3 byl proto sledován pouze stupeň oogeneze, počet vaječných komůrek, počet zralých vajíček a stav spermatéky (samice) a stav semenných kanálků a stupeň pohlavní zralosti (samci). Kategorizace stupně pohlavní zralosti samců byla zvolena na základě výsledků z ostatních lokalit takto:

- I. Délka varlat nepřesahuje 2 mm^{*}, semenné včky prázdné a nerozšířené (viz dále) a chámomet nerozšířený (viz dále)
- II. Délka varlat větší než 2 mm, semenné včky prázdné, chámomet nerozšířený (viz Obr. 4.1)
- III. Délka varlat menší než 2 mm, semenné včky plné, chámomet rozšířený (viz Obr. 3.10)

Obr. 3.10 Stupeň pohlavní zralosti III



BCh: bulbus chámometu, CT: chámomet, CH: chámovod, N: nervy, SV: semenný váček, V: varle

3.2.4 Metodika studia vnějších genitálií

Vnější genitálie dospělců byly studovány souběžně se studiem vnitřních genitálních struktur. Genitální kapsula (pygophor) samců, resp. kladélko samic, byly odpreparovány, studovány a fotografovány pod stereomikroskopem s využitím běžných preparačních technik (pinzetami, jehlami). Pro toto studium byli upřednostněni jedinci s málo sklerotizovanou kutikulou. Měkká kutikula nebyla nijak upravována a byla zpracována stejně jako vnitřní pohlavní orgány - odvodněna v izopropanolu a na podložní skličku zalita médiem Euparal. Také technika morfologického a morfometrického studia byla shodná jako studium vnitřních genitálií. Pro homologizaci jednotlivých struktur byla užita terminologie a základní interpretace Andersenova (1982).

^{*} Nutno počítat s tím, že použití morfometrických ukazatelů snižuje přesnost použité kategorizace.

3.2.5 Metodika studia autekologie a etologie

Studium autekologie a etologie nebylo prováděno soustavně a cíleně. Poznatky byli získávány spíše náhodně při studiu fenologie a vývoje pohlavní soustavy.

4 Výsledky

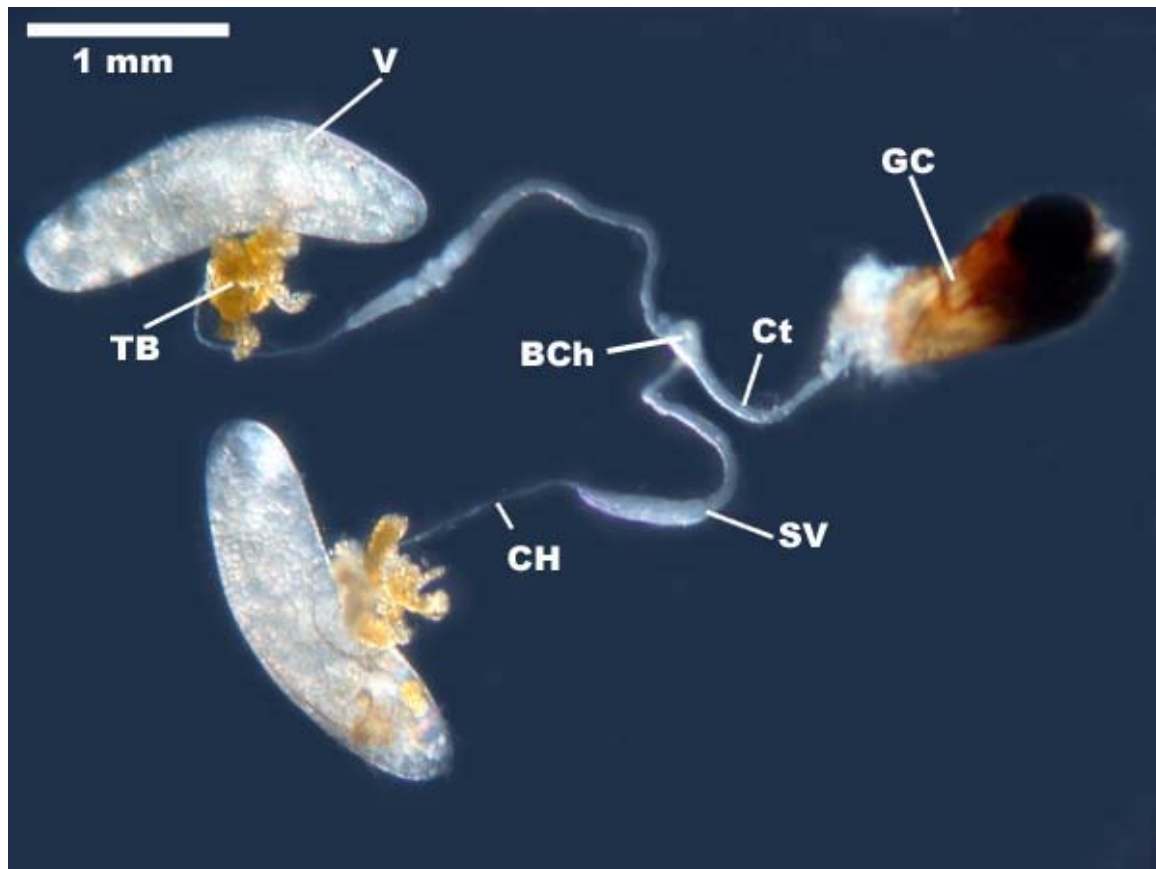
4.1 Reprodukční orgány

4.1.1 Stavba pohlavní soustavy

4.1.1.1 Samčí pohlavní soustava

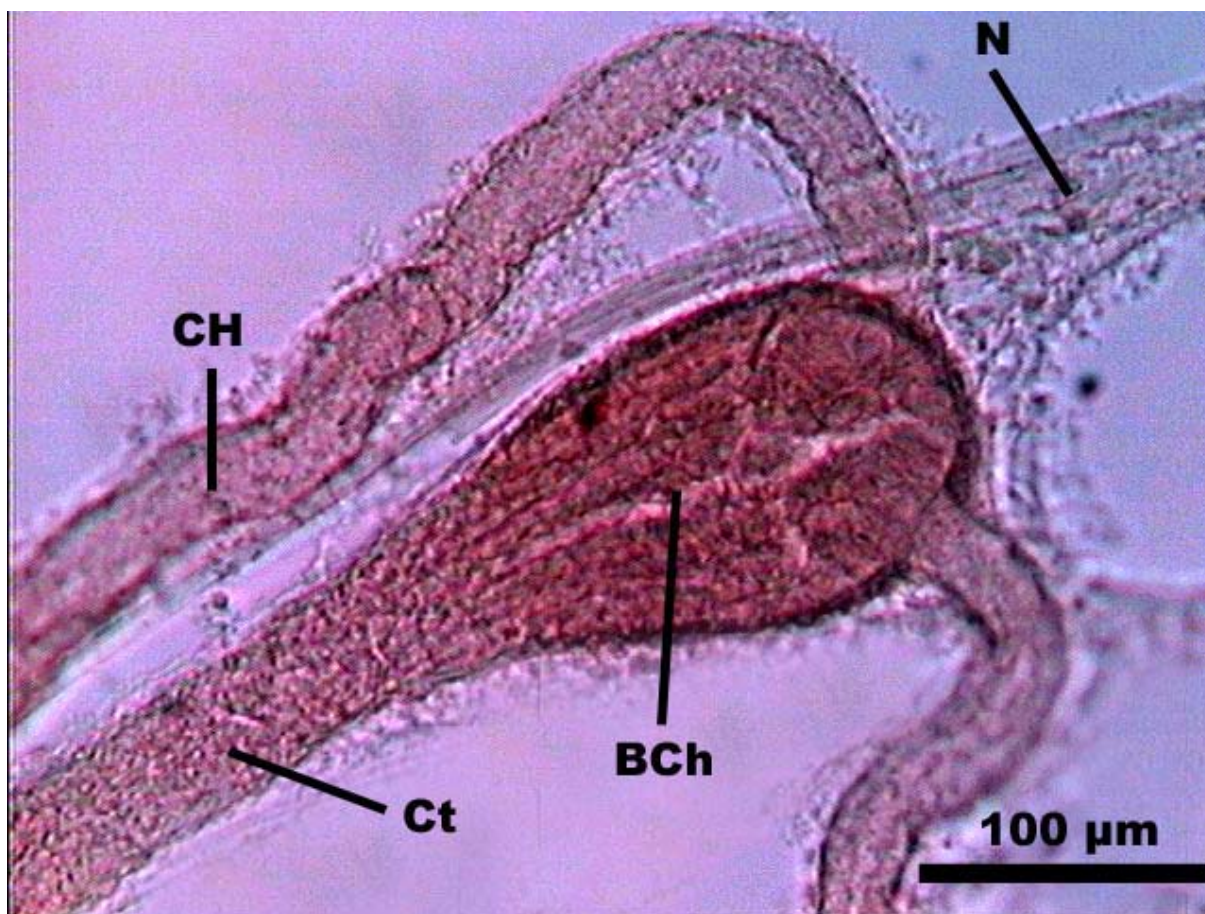
Varlata hladinatek *Velia caprai* jsou protáhle ledvinovitého až válcovitého tvaru (viz Obr. 2.2 a Obr. 4.1). Leží ventro-laterálně pod trávicí trubicí, delší stranou orientovanou kranio-kaudálně. Chámovody vystupují směrem k mediální rovině, ihned se stáčí kaudálně a pokračují až do 8. zadečkového článku, kde se obrací kranio-mediálně a směřují k bulbu chámetu (viz Obr. 2.2). Před bulbem chámetu se stáčí dorsálně, pokračují až kraniálně před něj a znovu se stáčí ventrálně a kaudálně. Chámovody na bulbus nasedají dorsálně vedle sebe (viz Obr. 4.2). Bulbus chámetu, stejně jako celý chámet, je vystlán vysokým sekrečním epitelem. Ten funkčně nahrazuje přídatné žlázy, které u hladinatek *Velia caprai* zcela chybí.

Obr. 4.1 Varlata dospělého jedince, stupeň pohlavní zralosti II



Ct: chámet, BCh: bulbus chámetu, CH: chámovod, GC: genitální kapsule, SV: semenný váček, TB: tukové buňky, V: varle

Obr. 4.2 Bulbus chámometu, dorsální pohled.



BCh: bulbus chámometu, Ct: chámomet, CH: chámovod, N: nervy

Celý bulbus chámometu leží v 5. – 7. zadečkovém článku (podle stáří jedince – viz dále). Chámomet směřuje kaudálně, a před pygoforem se ohýbá postupně dorsálně, kraniálně, dorsálně a kaudálně a tvoří tak esovitou kličku orientovanou v mediální rovině.

4.1.1.2 Samičí pohlavní soustava

Vaječníky dospělých samic hladinatek *Velia caprai* jsou tvořeny 4+4 telotrofními ovariolami (viz Obr. 4.3). Terminální filameny jednoho vaječníku tvoří závěsný ligament, spojují se s filameny druhého vaječníku a upínají se na tergum v oblasti thorakální zápašné žlázy. Vaječník je kromě závěsného ligamentu zavěšen ještě na vzdušnicích 3. zadečkového článku. Germaria pohlavně zralých samic jsou kulovitá a leží v metathoraxu až druhém abdominálním segmentu. Vitellaria pokračují ke krátkému postrannímu vejcovodu, který leží v 7. zadečkovém článku, a spojují se ve společný vejcovod v 8. zadečkovém článku. Společný vejcovod leží ventrálně od střeva. Postranní vejcovody se na společný vejcovod napojují latero-kraniálně až laterálně, celé leží ventrálně od střeva a ohýbají se kraniálně. Distální a střední část vitellarií

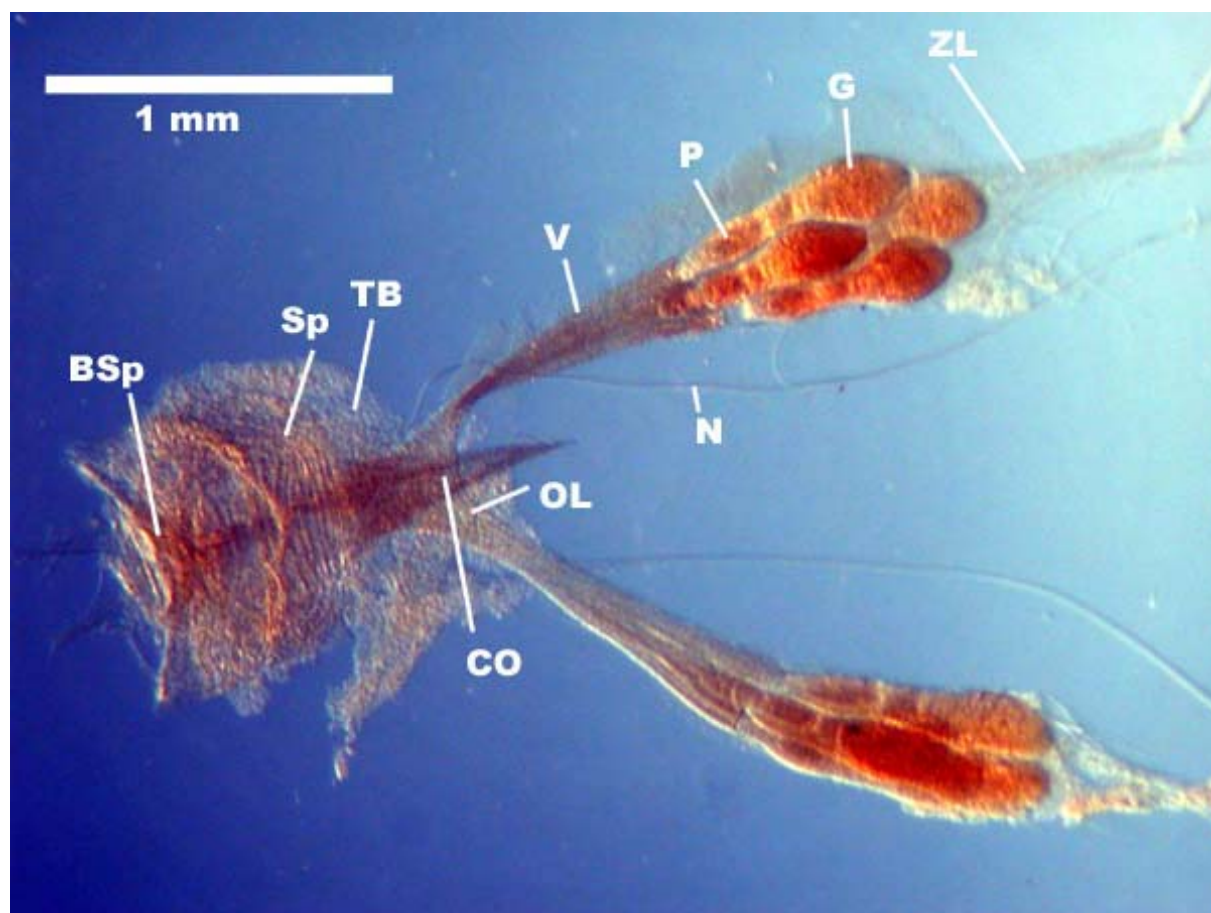
míří dorso-laterálně a proximální část pohlavně zralých samic směřuje dorso-mediálně až mediálně. Vitellaria samic s větším počtem zralých vajíček tak obtáčí trávicí trubici a začínají v oblasti 1. abdominálního segmentu až metathoraxu dorsálně od trávicí trubice.

Tab. 4.I Některé charakteristiky samičí pohlavní soustavy s relativně konstantními parametry

	průměr	s	min	max	n
délka společného vejcovodu	888.9	74.3	706	1215	103
délka postranního vejcovodu	208.4	49.3	100	305	142
délka zralého vajíčka	1091.3	48.3	984	1219	177

n = počet měřených struktur; rozměry uvedeny v μm

Obr. 4.3 Celkový pohled na samičí pohlavní soustavu. Situace u samice D7



BSp: bulbus spermatéky, CO: společný vejcovod, G: germarium, N: nervy, OL: postranní vejcovod, P: previtellarium, Sp: spermatéka, TB: buňky tukového tělesa, V: vitellarium, ZL: závěsný ligament

Zralá vajíčka jsou tvaru podlouhlého elipsoidu bez výrazných povrchových struktur (viz Obr. 4.4). Průměrná délka je 1091 μm (viz Tab. 4.I).

Obr. 4.4 Zralé vajíčko hladinatek *V. caprai*



Spermatéka je tvořena bulbem spermatéky, dorsálně nasedajícím na vaginu, a dlouhou trubicí stočenou ve frontální rovině do elipsovitého tvaru (viz Obr. 2.1).

4.1.2 Vývoj samčí pohlavní soustavy

4.1.2.1 Dospělci

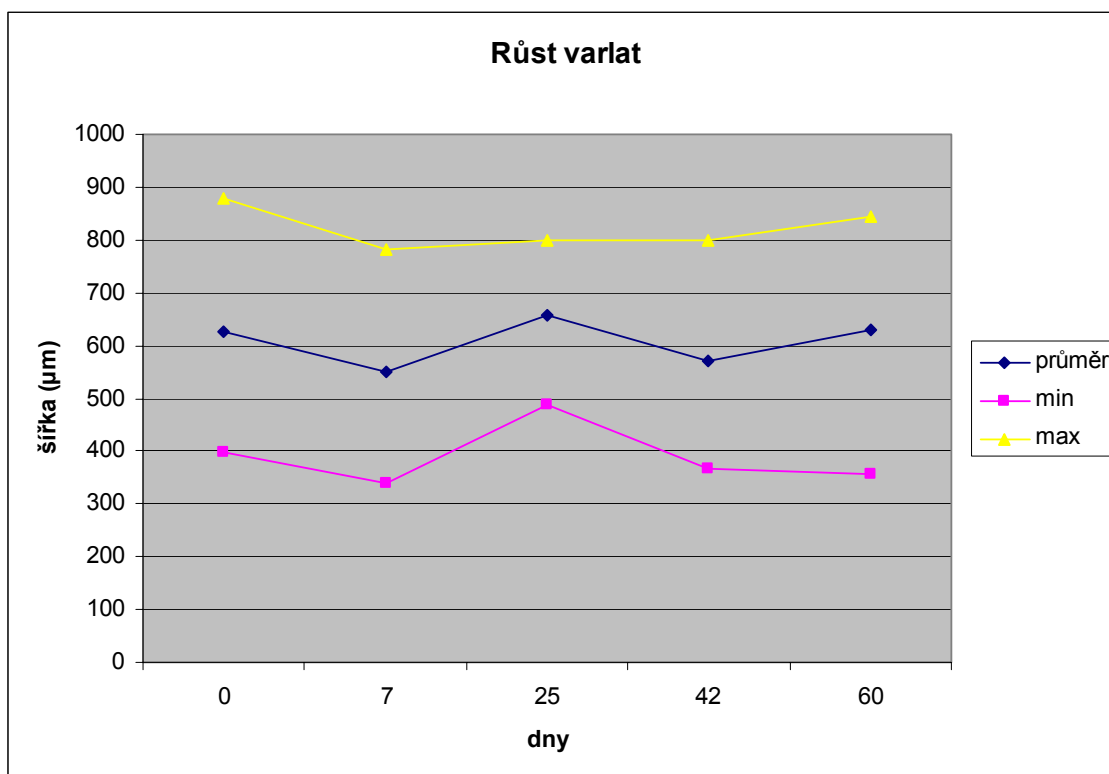
4.1.2.1.1 Chov

Varlata samců D0 leží v 2.- 4. abdominálním segmentu a příliš se neliší od varlat nymf L5, dochází ale ke značnému prodloužení chámovodů. Chámovody tak kaudálně zasahují až do 8. zadečkového článku, kde se otáčí zase kraniálně a směřují k bulbu chámometu. Současně roste a prodlužuje se anteriorně i chámomet tak, až je nakonec jeho bulbus lokalizován v 6. zadečkovém článku.

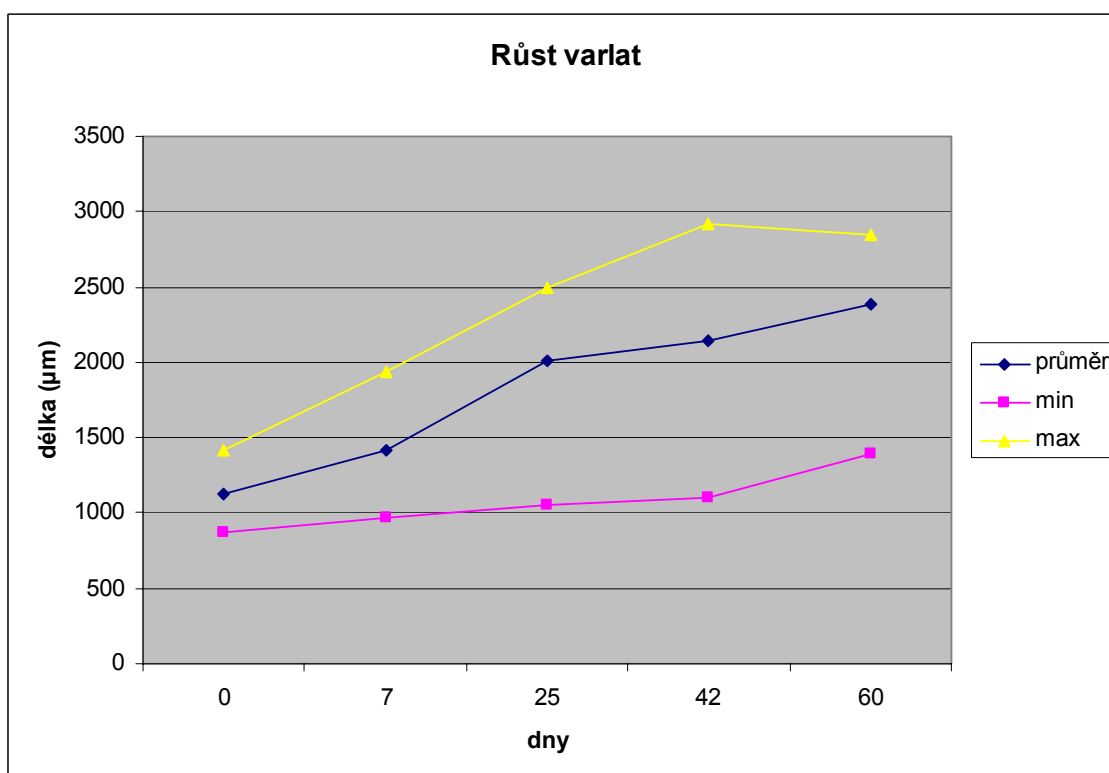
Samci D7 a D25 vykazují růst délky varlat a chámovodů, u samců D7 však dochází k zmenšení šířky (zúžení) varlat. U samců D25 a starších je patrný značný rozptyl rozměrů varlat, hlavně délky; velké rozdíly jsou ale i u ostatních sledovaných charakteristik. Tento rozptyl je dán hlavně minimálními hodnotami, které např. v případě u varlate samců D0 – D7 zůstávají téměř konstantní (struktury u některých jedinců prakticky nerostou). U samců D42 byl zjištěn velký růst šířky semenných váček a chámometu (viz maximální hodnoty šířky), což pozitivně koreluje s přítomností jedinců s plnými semennými váčky.

Vývojové charakteristiky jsou patrné z grafů na Obr. 4.5 – Obr. 4.10 a Tab. 4.II.

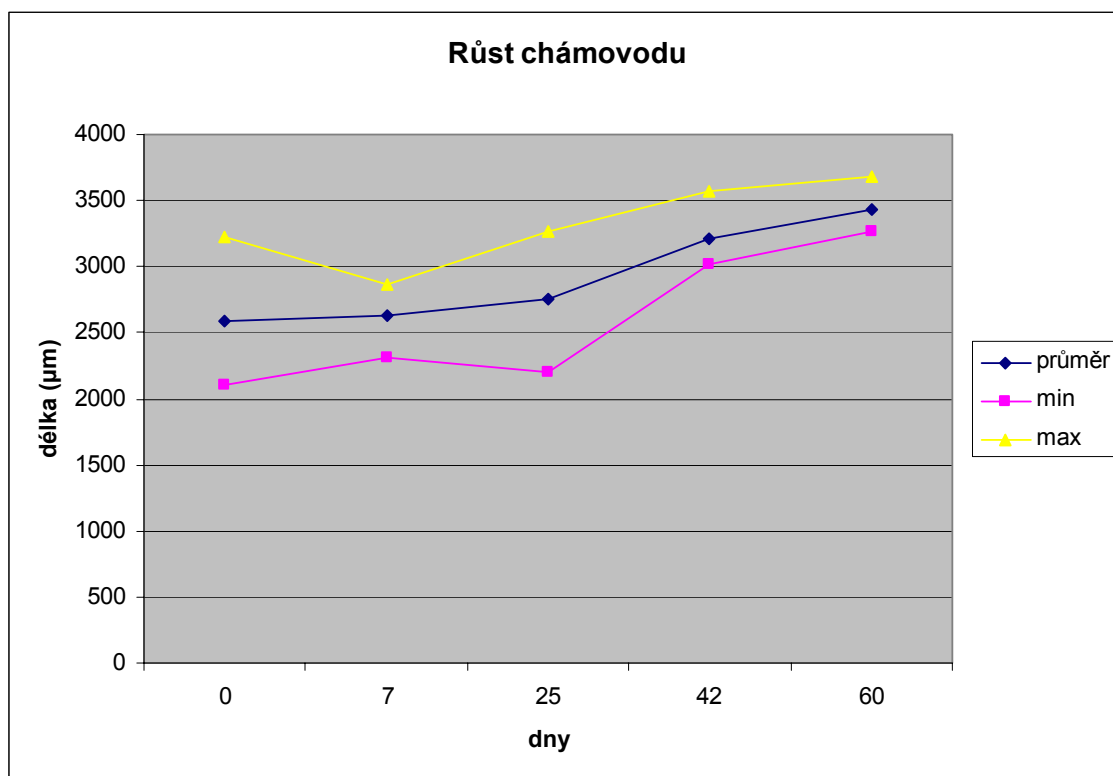
Obr. 4.5 Vývoj délky varlat v závislosti na stáří dospělých samců *V. caprai*



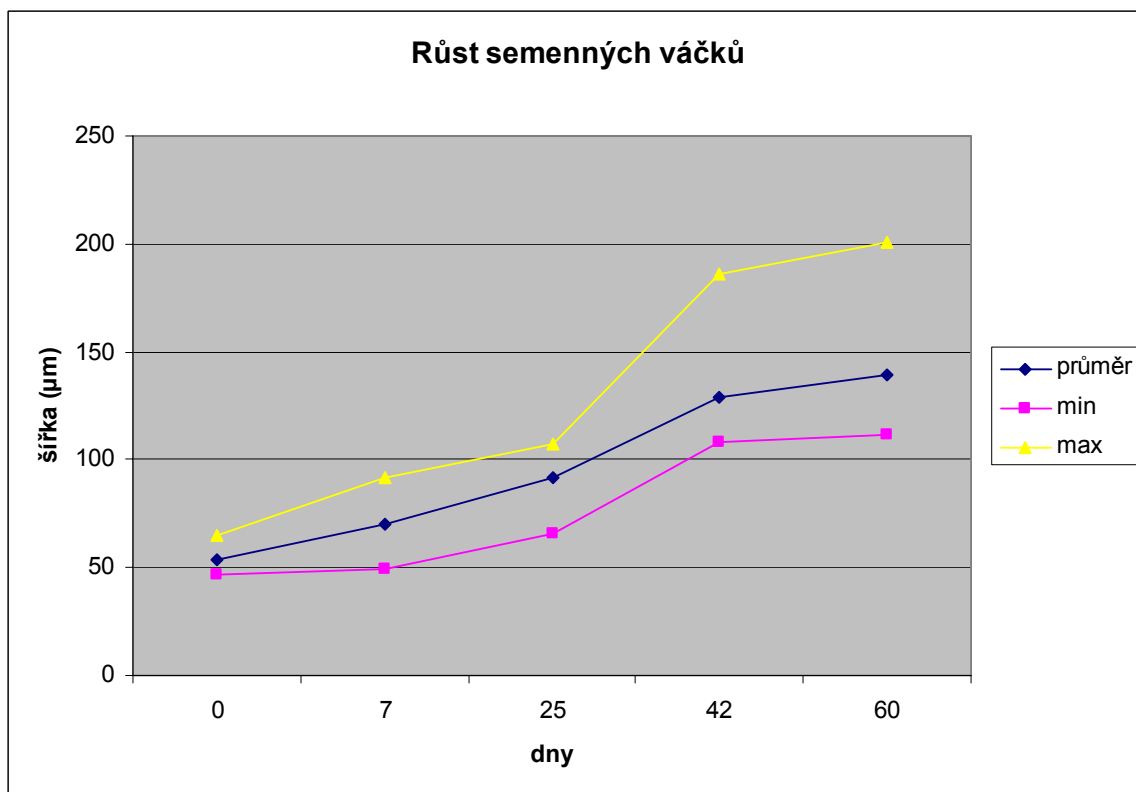
Obr. 4.6 Vývoj šířky varlat v závislosti na stáří dospělých samců *V. caprai*



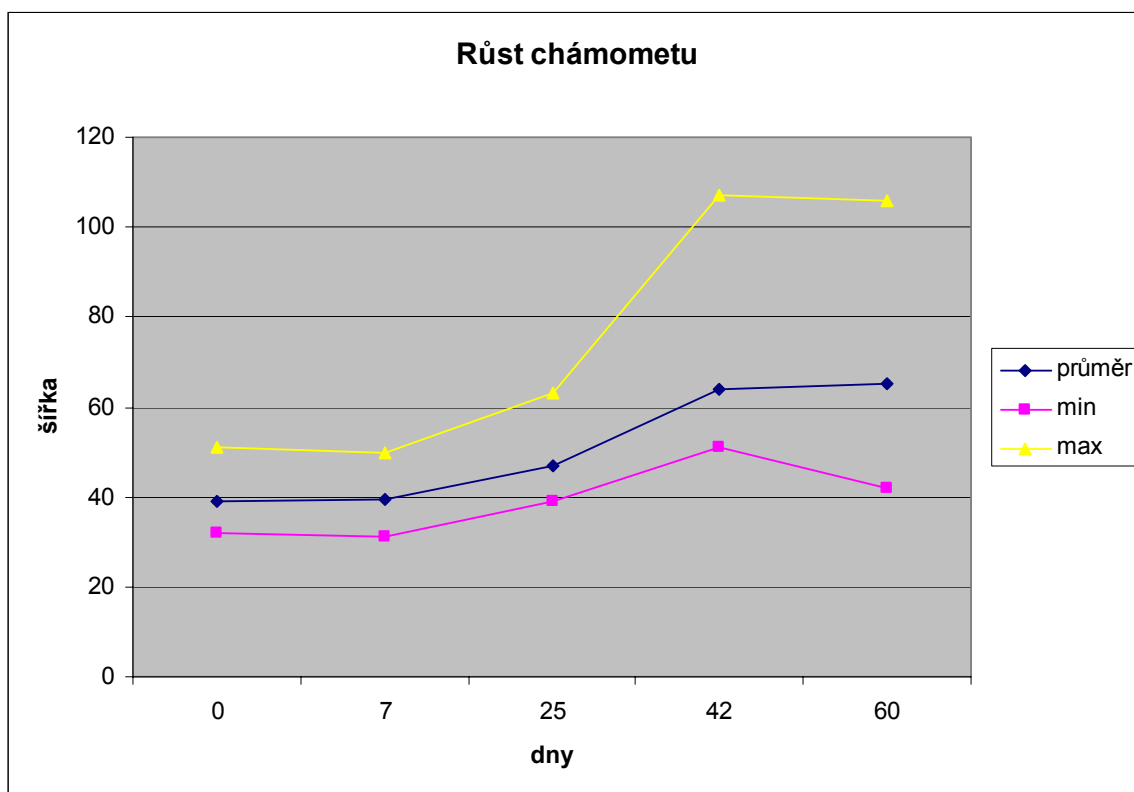
Obr. 4.7 Vývoj délky chámovodu v závislosti na stáří dospělých samců *V. caprai*



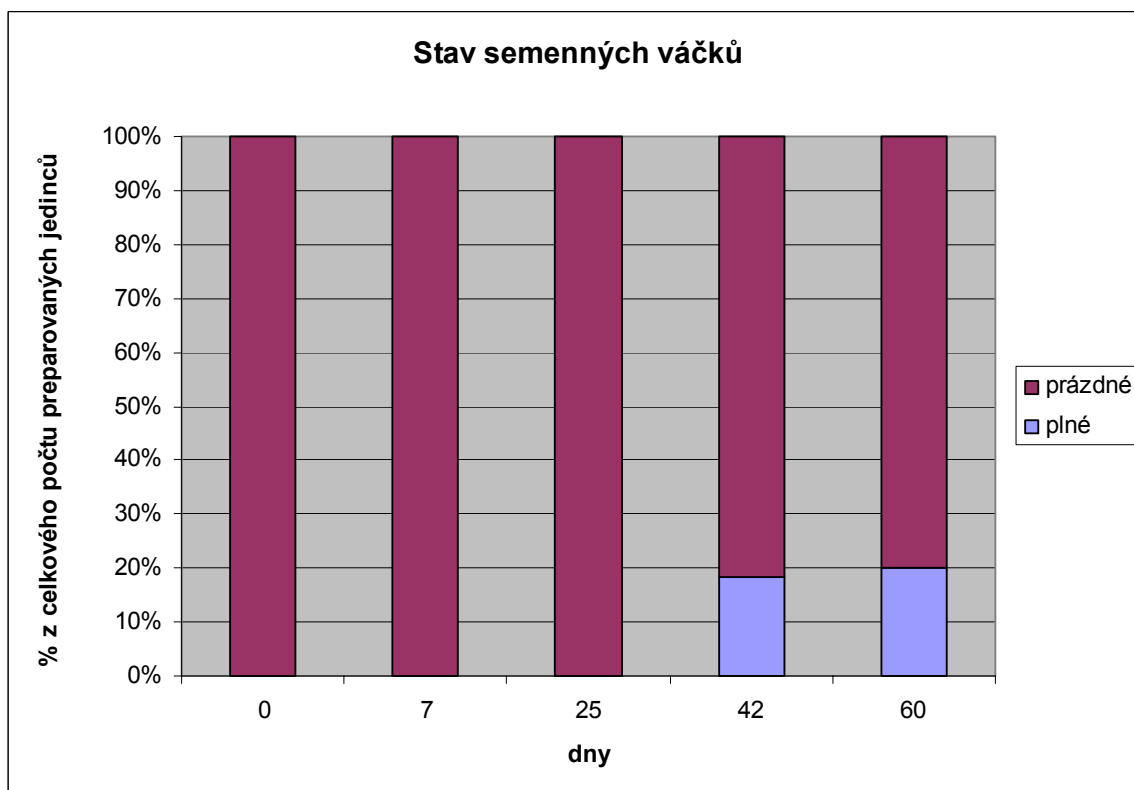
Obr. 4.8 Vývoj šířky semenných váčků v závislosti na stáří dospělých samců *V. caprai*



Obr. 4.9 Vývoj šířky chámometu v závislosti na stáří dospělých samců *V. caprai*



Obr. 4.10 Vývoj stavu semenných váčků v závislosti na stáří dospělých samců *V. caprai*



Tab. 4.II Vývoj samčí pohlavní soustavy hladinatky *V. caprai* v chovu

	N	varle										semenné vajíčky				
		délka (μm)					šířka (μm)					šířka (μm)				
		průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	n
D0	11	1123.9	131.22	877	1416	22	626.77	118.83	399	880	22	53.77	5.71	47	65	14
D7	17	1421.06	250.10	967	1941	32	551.72	99.29	339	782	32	69.71	13.71	49	92	21
D25	10	2009.2	443.43	1059	2489	20	657.05	84.54	487	800	20	91.27	10.15	66	107	12
D42	12	2146.70	512.10	1098	2922	20	572.29	122.49	367	799	20	129.13	22.69	108	186	18
D60	5	2385.8	514.86	1396	2846	10	630.2	149.02	355	846	10	139.1	31.41	112	201	9

N: počet měřených jedinců, n: počet měřených struktur, min: minimální hodnota, max: maximální hodnota, s: směrodatná odchylka; rozměry jsou uvedeny v μm.

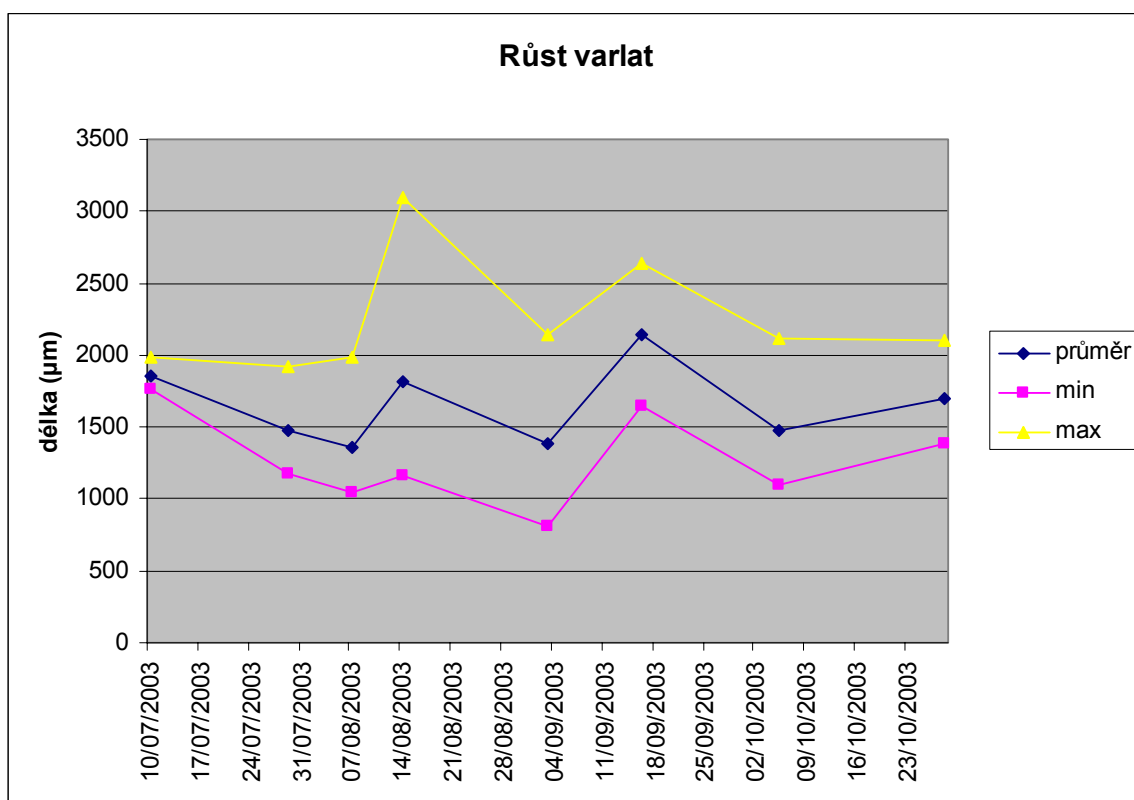
Tab. 4.II - pokračování

	chámovod					cháмомет										stav semenných váčků	
	délka (μm)					délka (μm)					šířka (μm)						
	průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	n	plné	prázdné
D0	2584.3	362.10	2097	3227	8	1252	38	1214	1290	2	39	7.17	32	51	4	0%	100%
D7	2629.44	182.68	2309	2865	9	1291.67	30.57	1258	1332	3	39.41	4.61	31	50	12	0%	100%
D25	2758.75	460.64	2198	3264	4	1337	0	1337	1337	1	46.78	7.85	39	63	9	0%	100%
D42	3204.66	182.75	3014	3565	6	1674.5	73.5	1601	1748	2	64.09	17.51	51	107	11	18%	82%
D60	3432.66	180.40	3269	3684	3	1696.33	140.68	1499	1817	3	65.2	21.99	42	106	5	20%	80%

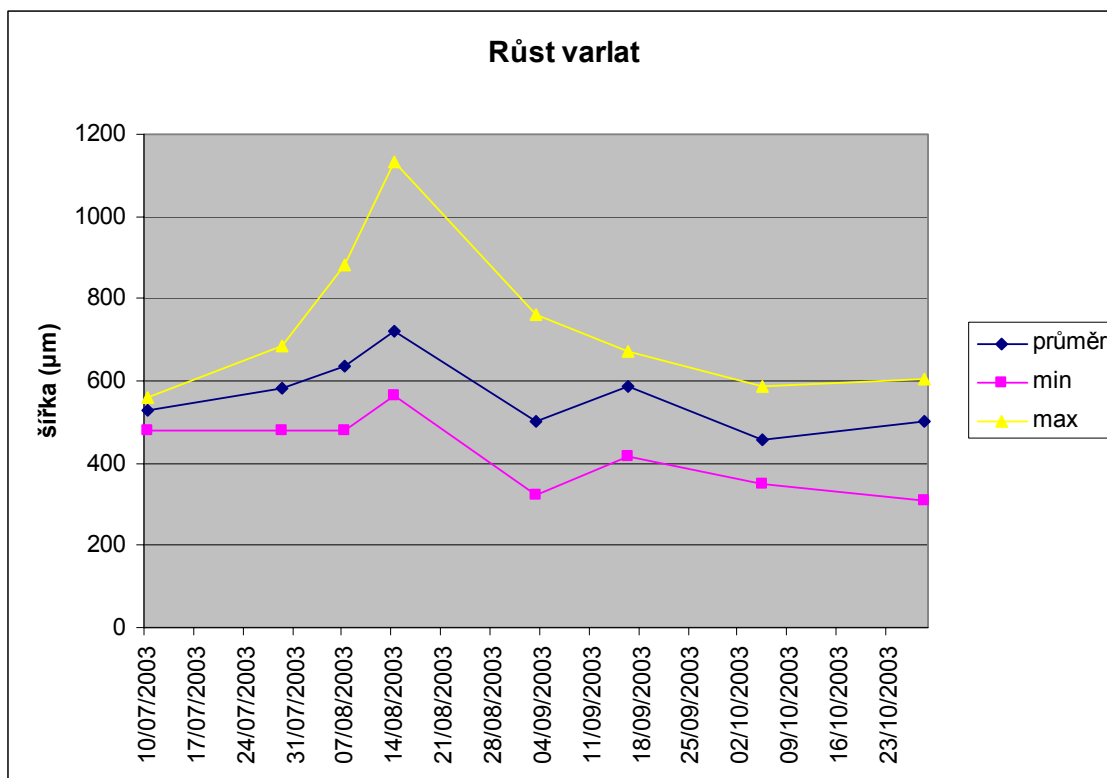
4.1.2.1.2 Lokalita č. 2, r. 2003:

U samců odchycených v terénu byl zjištěn velký rozptyl morfometrických charakteristik vnitřních genitálií. Lze však vysledovat, že varlata dosahují své maximální velikosti přibližně v srpnu a potom v září, na jaře i na podzim jsou jejich maximální rozměry znatelně menší, „inverzně“ se v průběhu sezóny mění šířka semenných váčků a chámometu i stav naplnění semenných váčků. Růst a vývoj jednotlivých struktur vnitřních genitálií je ilustrován grafy na Obr. 4.11 – Obr. 4.16 a Tab. 4.III.

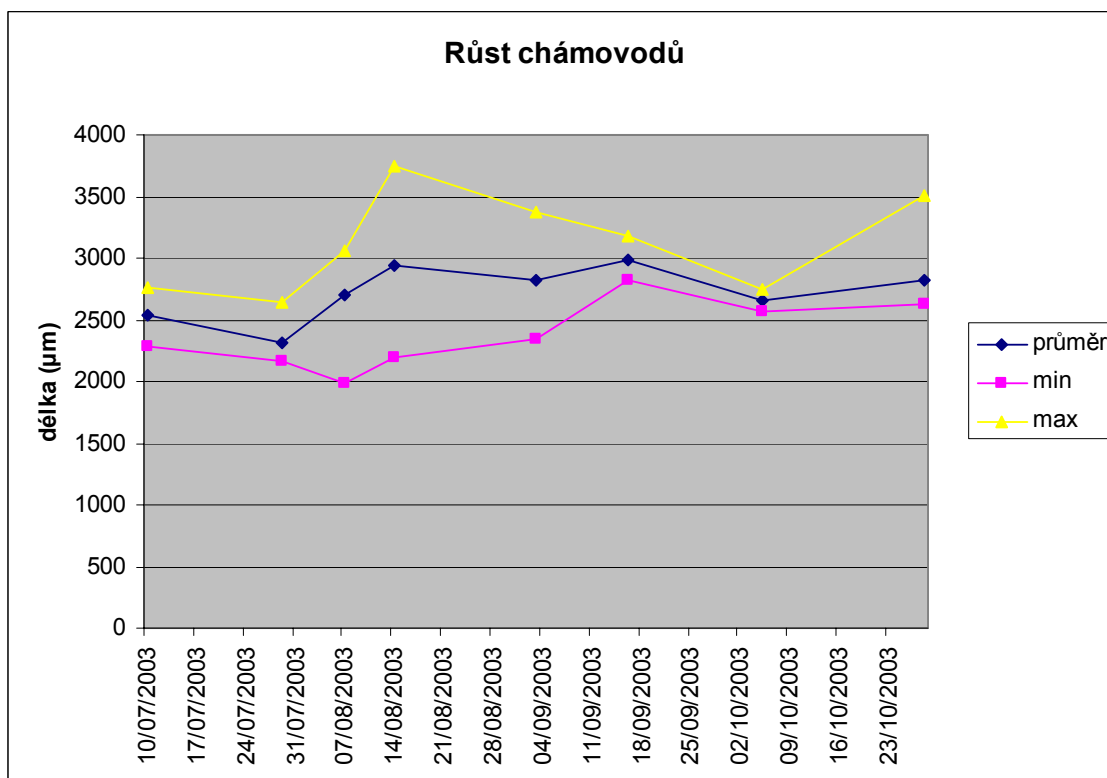
Obr. 4.11 Změny délky varlat *V. caprai* zjištěné u samců odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2003



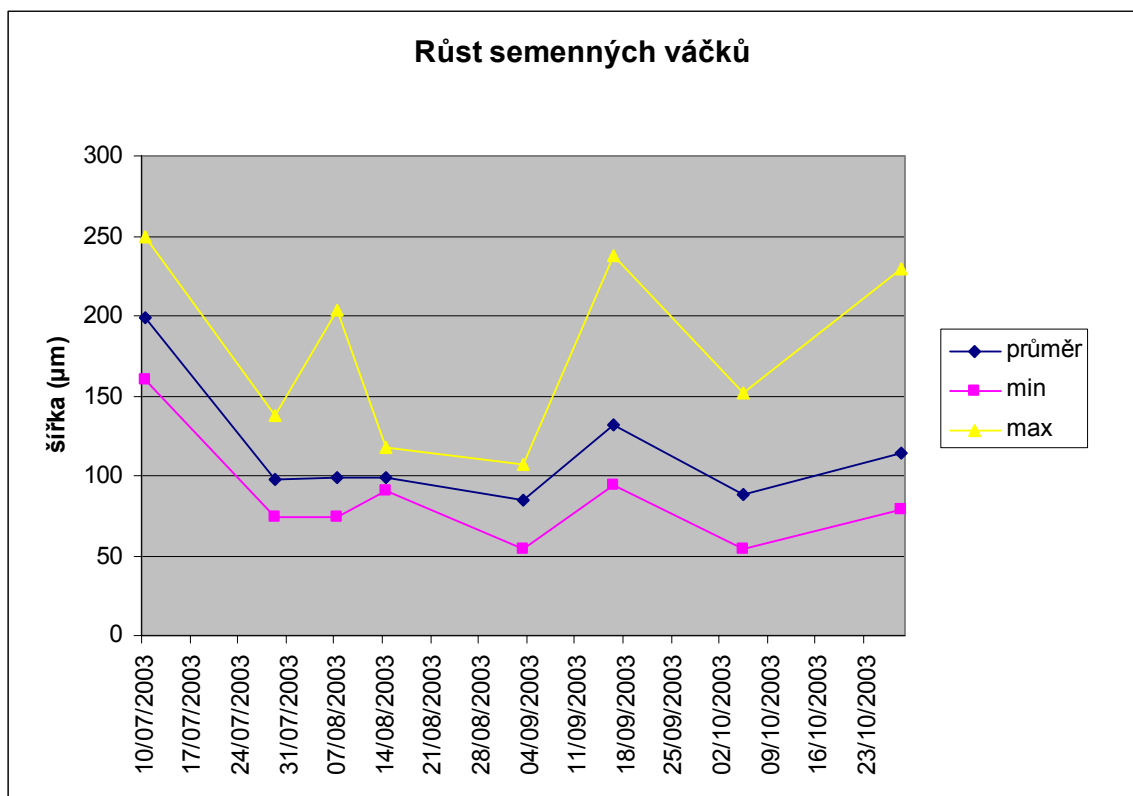
Obr. 4.12 Změny šířky varlat *V. caprai* zjištěné u samců odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2003



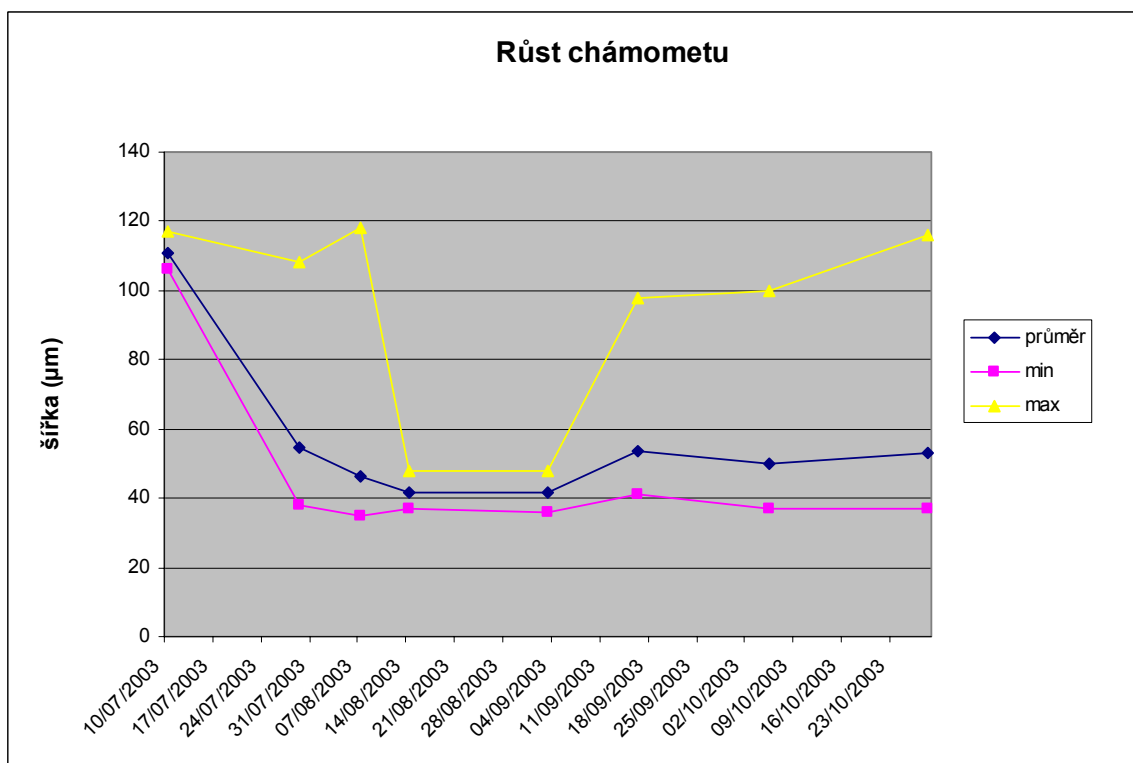
Obr. 4.13 Změny délky chámovodu *V. caprai* zjištěné u samců odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2003



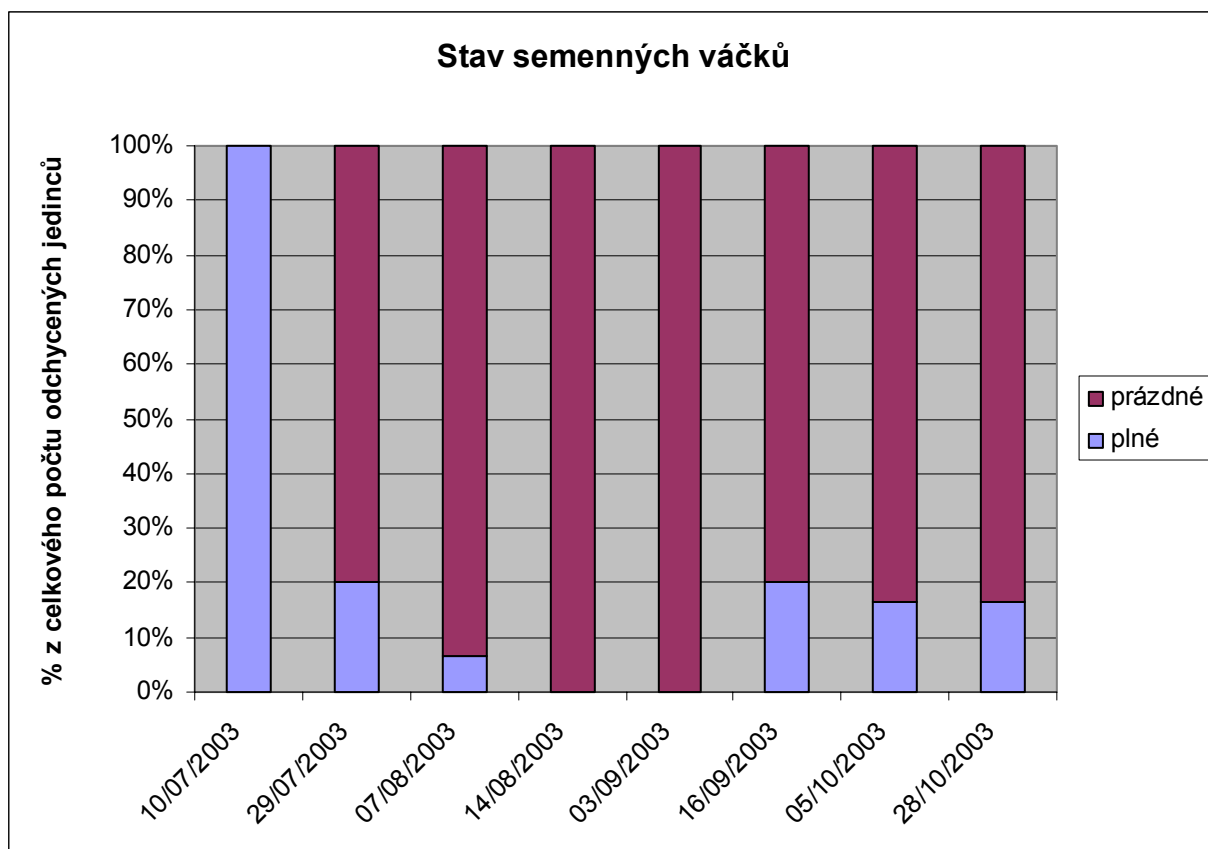
Obr. 4.14 Změny šířky semenných váčků *V. caprai* zjištěné u samců odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2003



Obr. 4.15 Změny šířky chámometu *V. caprai* zjištěné u samců odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2003



Obr. 4.16 Změny stavu semenných váčků *V. caprai* zjištěné u samců odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2003



Tab. 4.III

Vývoj samčí pohlavní soustavy hladinatky *V. caprai* na lokalitě 2 v r. 2003

	N	varle										semenné včky				
		délka (μm)					šířka (μm)					šířka (μm)				
		průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	n
10/7/2003	3	1855.17	53.73	1759	1986	6	528.33	20.14	480	560	6	198.33	37.93	160	250	3
29/7/2003	5	1473.50	296.87	1177	1920	10	581.80	46.12	480	683	10	97.40	22.62	74	138	5
7/8/2003	15	1360.57	236.93	1040	1980	26	638.03	115.04	480	884	26	98.91	35.45	74	204	14
14/8/2003	15	1816.00	532.68	1165	3099	29	721.04	118.77	566	1134	29	98.57	9.24	91	118	13
3/9/2003	15	1382.37	417.18	806	2142	30	502.50	103.83	323	762	30	85.18	14.63	54	107	25
16/9/2003	6	2139.17	279.01	1648	2634	12	588.25	46.77	417	671	12	131.70	49.71	94	238	7
5/10/2003	7	1470.79	362.42	1102	2112	14	456.29	59.41	351	585	14	87.67	24.57	54	152	10
28/10/2003	6	1703.17	234.73	1390	2109	12	500.33	79.33	309	606	12	113.67	48.94	79	230	11

N: počet měřených jedinců, n: počet měřených struktur, min: minimální hodnota, max: maximální hodnota, s: směrodatná odchylka; rozměry jsou uvedeny v μm .

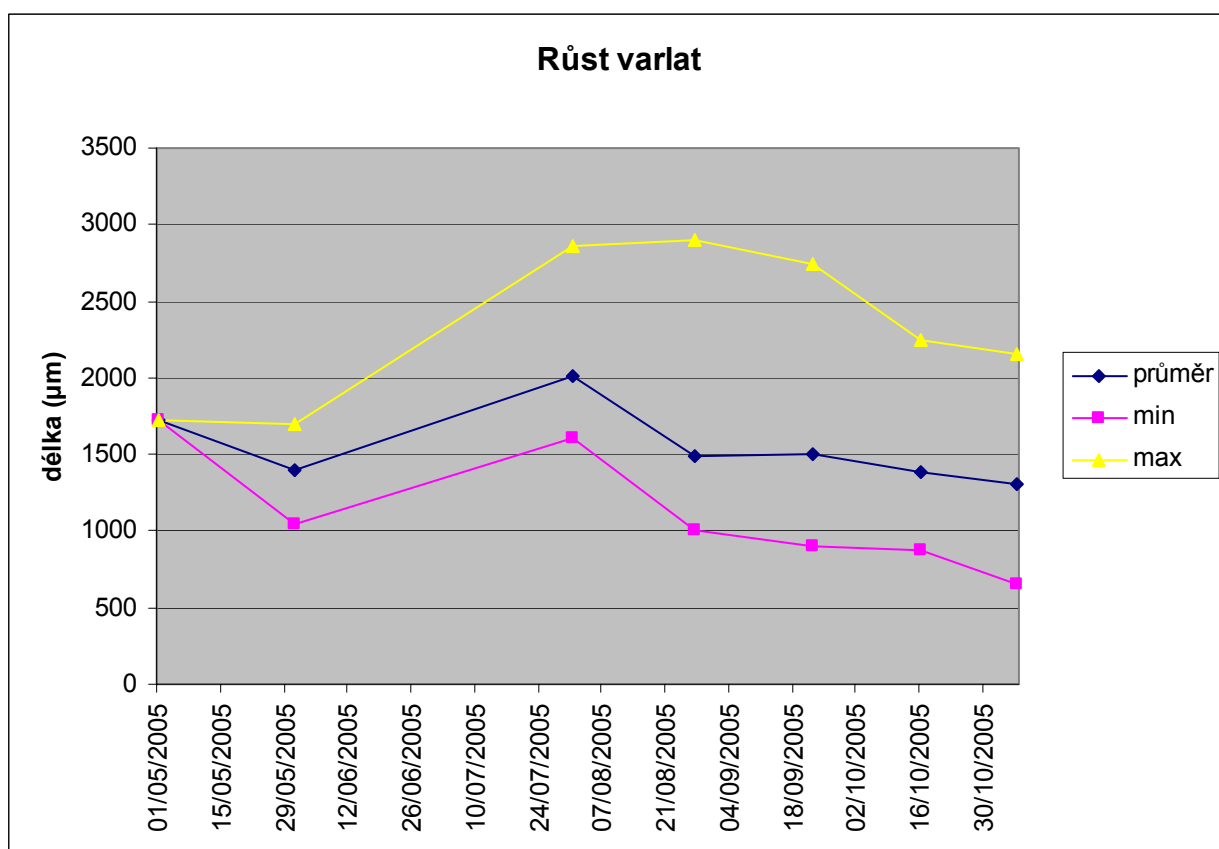
Tab. 4.III - pokračování

	chámovod					chámomet					stav semenných váčků	
	délka (μm)					šířka (μm)						
	průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	n	plné	prázdné
10/7/2003	2540.00	197.99	2280	2760	3	111.00	4.55	106	117	3	20%	80%
29/7/2003	2313.00	172.73	2160	2640	5	54.40	26.85	38	108	5	7%	93%
7/8/2003	2696.09	304.35	1980	3053	10	46.46	20.83	35	118	13	0%	100%
14/8/2003	2937.17	468.02	2193	3750	7	41.46	3.00	37	48	13	0%	100%
3/9/2003	2824.92	271.18	2348	3369	16	41.43	3.25	36	48	14	20%	80%
16/9/2003	2981.67	146.55	2817	3173	3	53.80	22.13	41	98	5	17%	83%
5/10/2003	2655.50	92.50	2563	2748	2	50.00	22.46	37	100	6	17%	83%
28/10/2003	2817.08	281.73	2621	3514	8	53.00	28.26	37	116	6	100%	0%

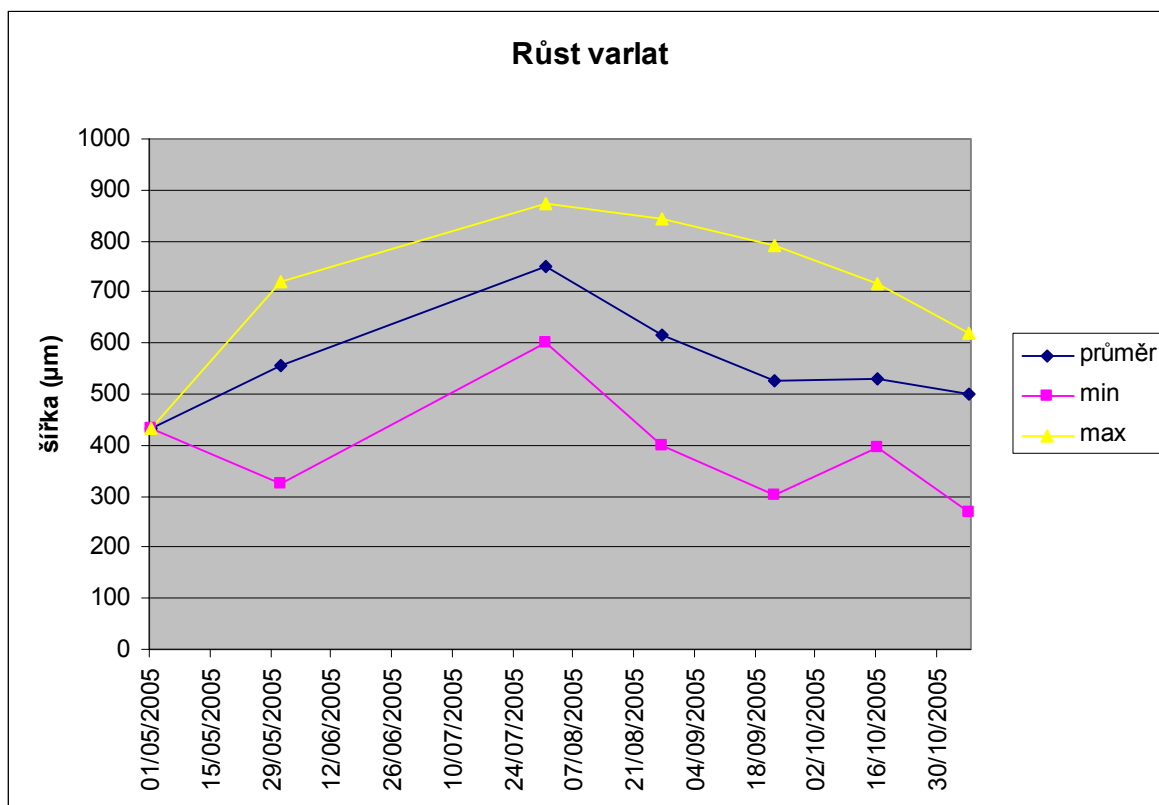
4.1.2.1.3 Lokalita č. 2, r. 2005:

Sběry na této lokalitě byly poznamenány nízkým počtem odchycených jedinců. Přesto je zřetelný nárůst rozměrů varlat během července, následovaný poklesem rozměrů až do listopadu. Šířka semenných váčků má opět inverzní charakter vůči velikosti varlat. Většina samců od přezimování do konce července má plné semenné váčky, poté je více samců s prázdnými. Při všech sběrech však byli samci s plnými semennými váčky zachyceni. Růst a vývoj jednotlivých struktur vnitřních genitálií jedinců z lokality 2 v r. 2005 je ilustrován grafy na Obr. 4.17 - Obr. 4.21 a Tab. 4.IV.

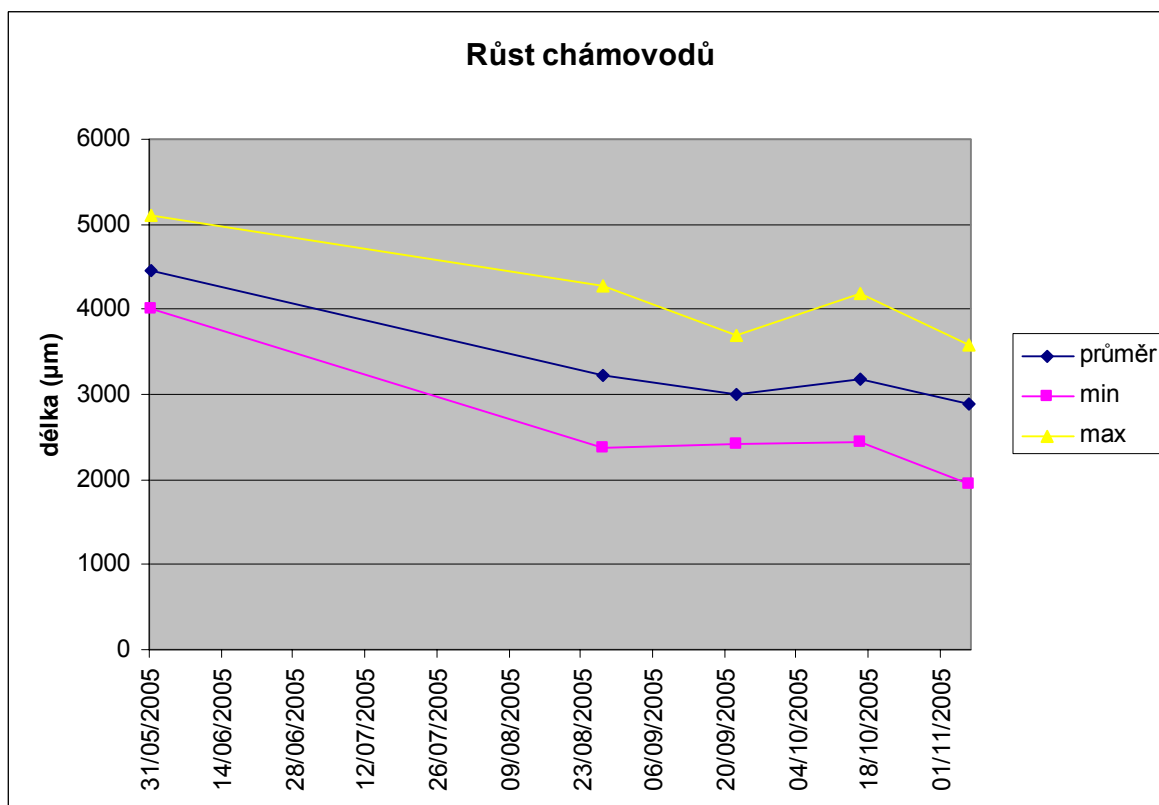
Obr. 4.17 Změny délky varlat *V. caprai* zjištěné u samců odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2005



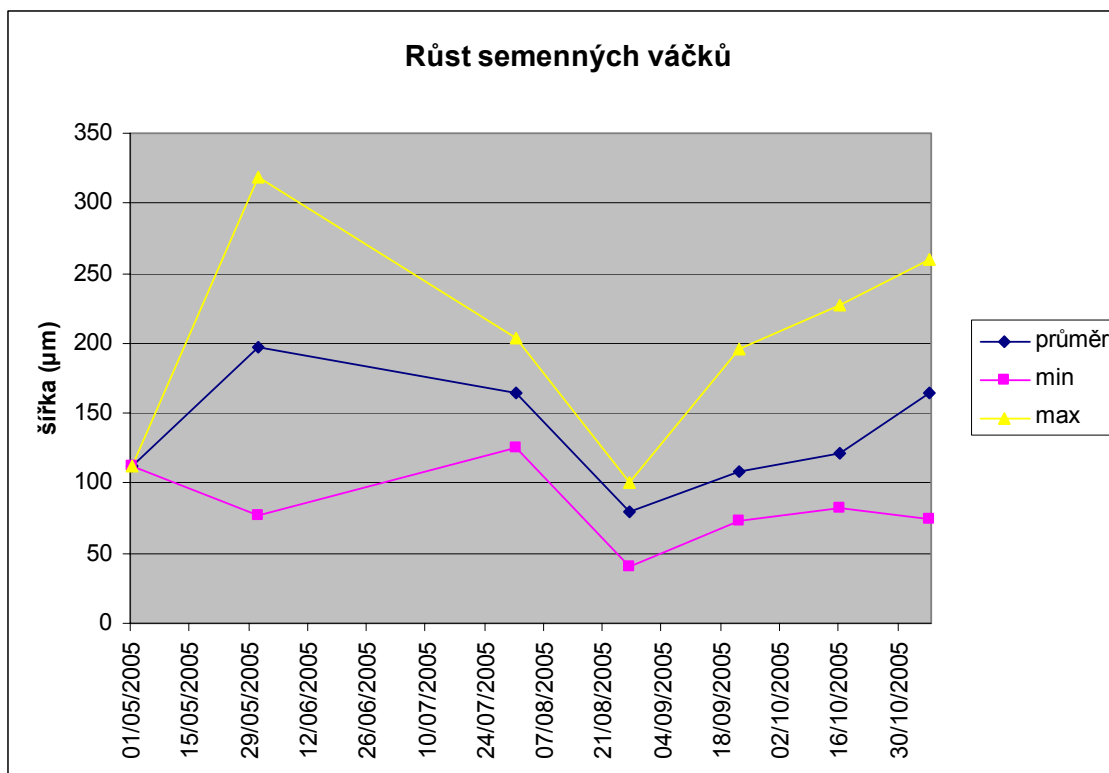
Obr. 4.18 Změny šířky varlat *V. caprai* zjištěné u samců odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2005



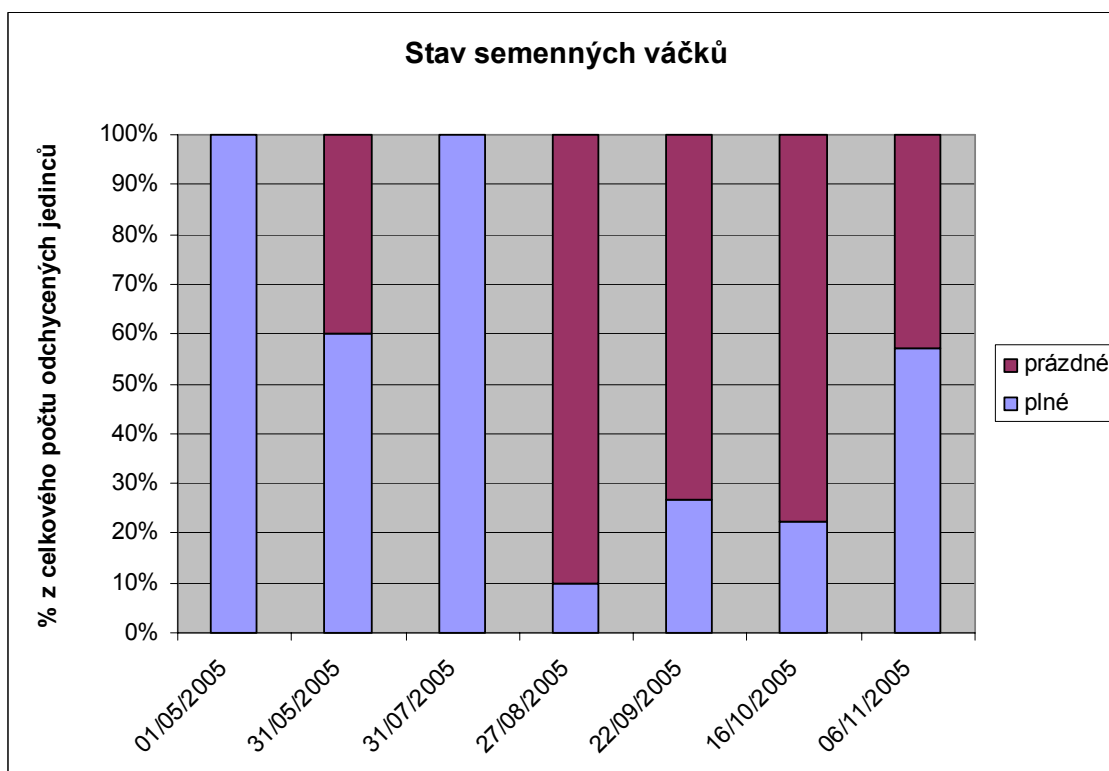
Obr. 4.19 Změny délky chámovodů *V. caprai* zjištěné u samců odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2005



Obr. 4.20 Změny šířky semenných váčků *V. caprai* zjištěné u samců odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2005



Obr. 4.21 Změny stavu semenných váčků *V. caprai* zjištěné u samců odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2005



Tab. 4.IV

Vývoj samčí pohlavní soustavy hladinatky *V. caprai* na lokalitě 2 v r. 2005

	N	varle										semenné váčky				
		délka (μm)					šířka (μm)					šířka (μm)				
		průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	n
1/5/2005	1	1723.00	0.00	1723	1723	1	434.00	0.00	434	434	1	112.00	0.00	112	112	1
31/5/2005	10	1401.70	173.97	1039	1695	20	557.30	87.99	325	722	20	197.85	67.38	77	319	17
31/7/2005	3	2009.67	454.09	1606	2864	6	750.00	84.41	601	874	6	165.00	39.00	126	204	2
27/8/2005	13	1482.50	592.37	1010	2899	23	615.04	116.14	399	843	23	80.10	13.89	40	100	15
22/9/2005	15	1504.20	485.99	905	2737	28	524.77	138.68	303	791	28	107.77	40.53	73	196	26
16/10/2005	9	1388.17	390.32	871	2249	18	529.39	93.66	396	718	18	120.94	53.26	82	227	14
6/11/2005	7	1306.86	445.97	652	2157	12	499.00	103.91	270	621	12	164.79	72.47	74	260	12

N: počet měřených jedinců, n: počet měřených struktur, min: minimální hodnota, max: maximální hodnota, s: směrodatná odchylka; rozměry jsou uvedeny v μm.

Tab. 4.IV - pokračování

	chámovod					chámomet					stav semenných váčků	
	délka (μm)					šířka (μm)						
	průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	n	plné	prázdné
1/5/2005	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100%	0%
31/5/2005	4446.20	388.08	4011	5096	6	-	-	-	-	-	60%	40%
31/7/2005	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100%	0%
27/8/2005	3214.20	515.24	2363	4278	10	-	-	-	-	-	10%	90%
22/9/2005	2999.79	328.38	2419	3690	14	96.00	0.00	96	96	1	27%	73%
16/10/2005	3172.88	500.44	2447	4183	9	58.25	30.47	40	111	4	22%	78%
6/11/2005	2896.30	694.28	1938	3572	6	62.50	25.04	38	97	6	57%	43%

Ze všech sběrů byli vybráni samci s plnými a prázdnými semennými vácíky a provedeny t-testy shodnosti vybraných charakteristik s těmito výsledky (viz Tab. 4.V*)

Tab. 4.V Srovnání vybraných charakteristik samců s plnými a prázdnými semennými vácíky ze všech sběrů

	stav semenných vácíků	n	průměr	s	min	max	P
délka varlete	prázdné	15	2437.93	303.78	2109	3099	1.51156E-07
	plné	15	1686.60	267.79	1222	2134	
šířka semenných vácíků	prázdné	49	89.66	14.16	55	118	1.61692E-20
	plné	15	204.47	51.44	136	319	
šířka chámometu	prázdné	49	53.98	10.87	36	82	1.50915E-19
	plné	12	99.67	8.28	88	117	

P: výsledek t-testu testující hypotézy shodnosti výběrů, n: počet měřených struktur, min: minimální hodnota, max: maximální hodnota, s: směrodatná odchylka; rozměry jsou uvedeny v μm

Všechny hodnoty P jsou velmi malých řádů, lze proto skoro s určitostí zamítnout hypotézu shodnosti všech testovaných charakteristik. Samci s plnými semennými vácíky tedy mají výrazně širší semenné vácíky a chámomet, naopak varlata jsou redukována a výrazně menší. Také délka chámometu se zvětšuje spolu s jeho šířkou (indikováno polohou bulbu chámometu, který se posouvá do 5. abdominálního segmentu – t-test neproveden kvůli nedostatku dat).

Na základě těchto výsledků byla sestavena kategorizace stádií pohlavní zralosti, uvedená v metodice. Tato kategorizace byla použita pro popis samců odchycených na lokalitě 3 v r. 2004 – 2005.

4.1.2.1.4 Lokalita č. 3, r. 2004 – 2005

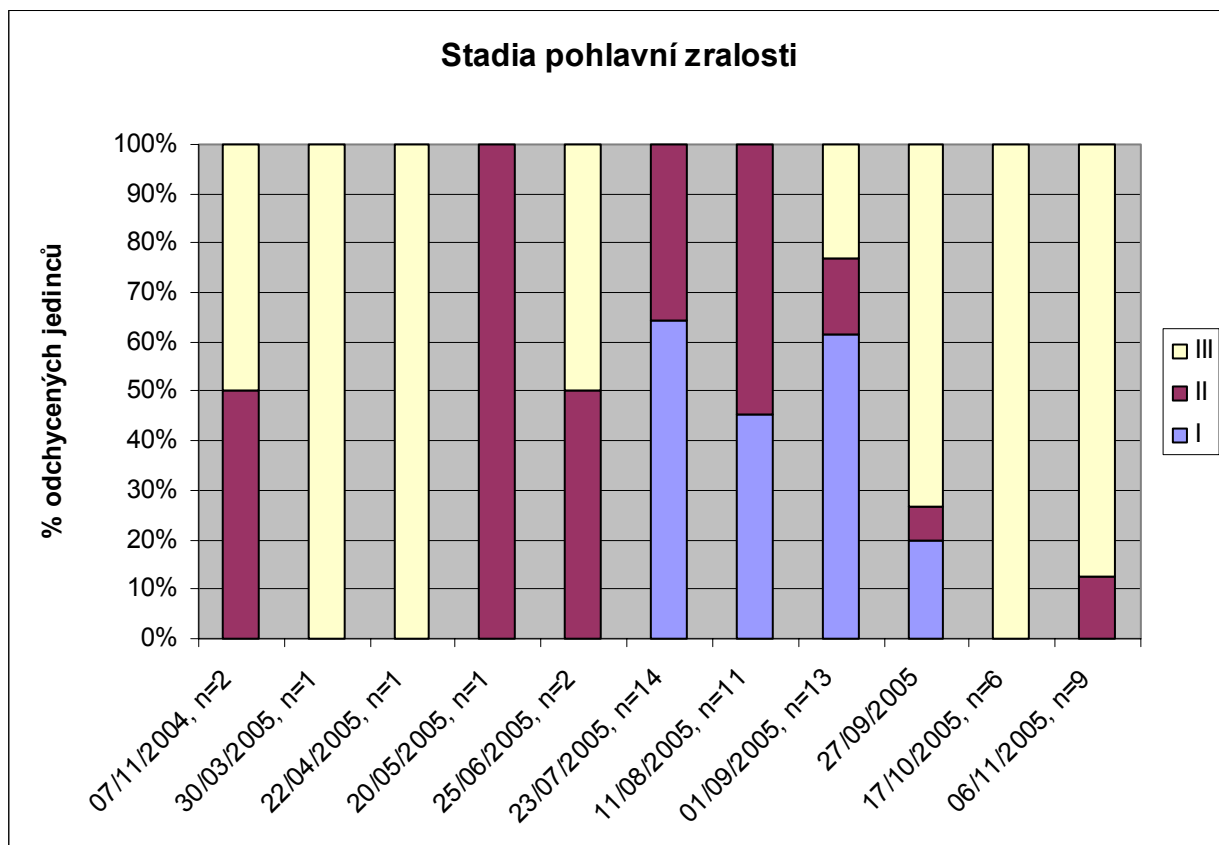
Z grafu na Obr. 4.22 je patrný výskyt pohlavně zralých samců v průběhu skoro celého roku, kromě měsíců července a srpna.

Pozn.: Na této lokalitě byl 1. 9. 2005 chycen samec, který měl výrazně asymetrická varlata – délka pravého varlete 1280 μm , levého 460 μm . Také chámovod byl asymetrický - pravý normálně vyvinutý (od bulbu chámometu

* Pro šířku semenných vácíků a chámometu byla testována pozitivní korelace se stavem naplnění semenných vácíků, byli proto do testu zahrnuti všichni jedinci sběrů, kde se vyskytovali samci s naplněnými semennými vácíky. Naproti tomu pro délku varlat byla testována negativní korelace (redukce varlat v souvislosti s pohlavní zralostí), ze zmíněného výběru samců byly vybrány maximální hodnoty a testována tak shodnost maximálních hodnot.

směřuje kaudálně, tvoří kličku a pokračuje kraniálně k varleti). Levý chámovod míří přímo od bulbu chámometu kraniálně k varleti. Celá levá polovina pohlavní soustavy odpovídá stavu vývoje pohlavní soustavy nymfy L4. U tohoto jedince došlo k „asymetrické částečné arestaci“ vývoje varlete, resp. vnitřních genitálií.

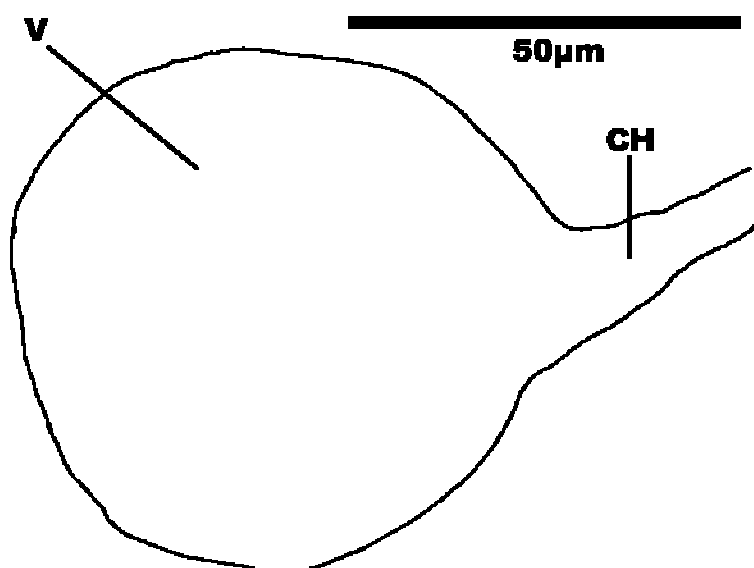
Obr. 4.22 Relativní zastoupení samců *V. caprai* ve vzorcích z lokality č. 3 v sezóně 2004/2005 s jednotlivými stadii pohlavní zralosti definovanými v metodice.



4.1.2.2 Nymfy

Už u 1. larválního instaru jsou zřetelná varlata v oblasti 3. zadečkového článku. Varle je kulovitěho tvaru (viz Obr. 4.23) o průměru cca 60 μm .

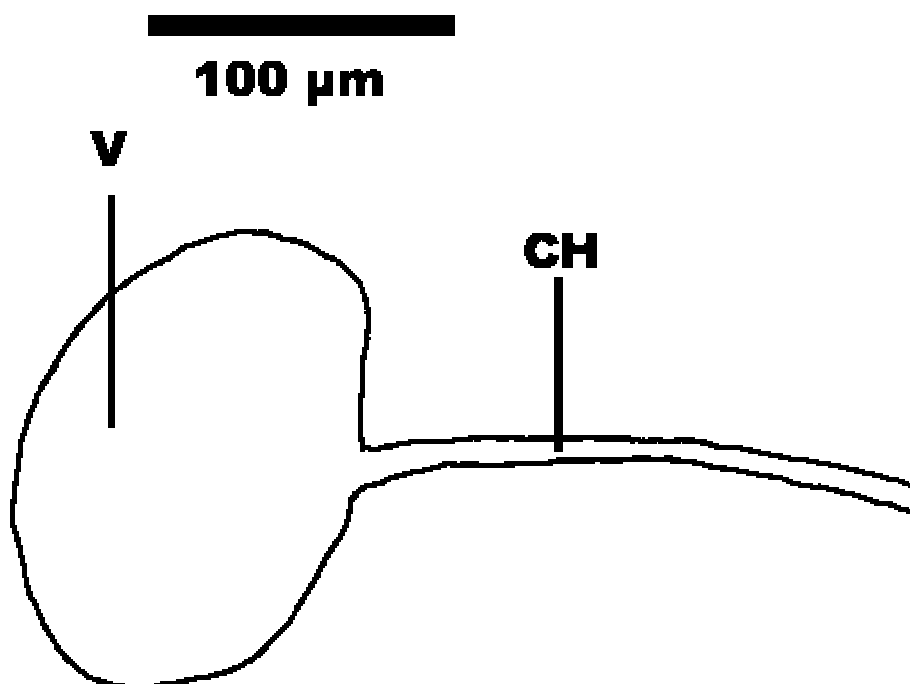
Obr. 4.23 Varle 1. larválního instaru



CH: chámovod, V: varle.

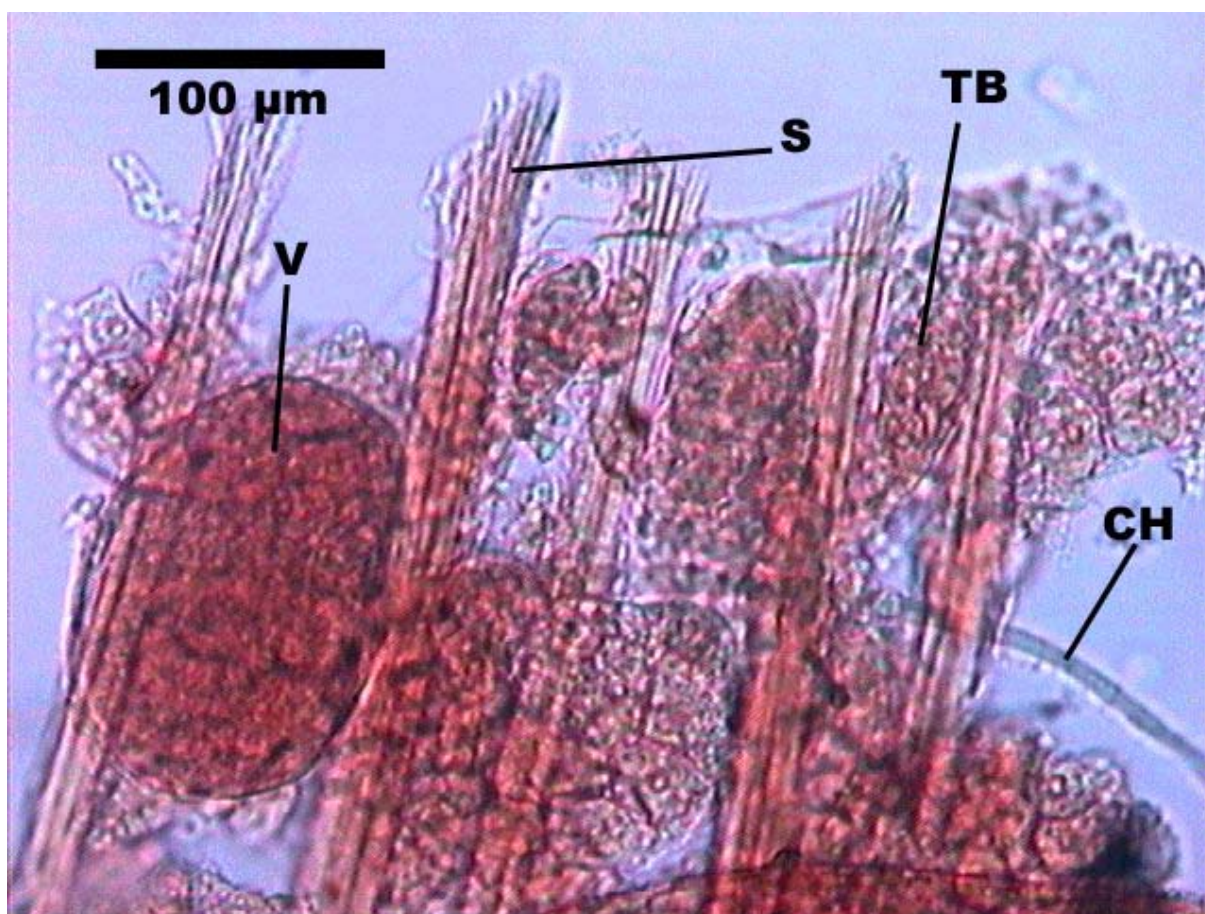
Chámovody vystupují kaudálně a končí rozšířenou terminální ampulí. Varlata instaru L2 již mají díky značnému nárůstu délky (na cca 157 µm) definitivní fazolovitý tvar (viz Obr. 4.24, Obr. 4.25) s delší stranou orientovanou latero-mediálně.

Obr. 4.24 Varle 2. larválního instaru



CH: chámovod, V: varle.

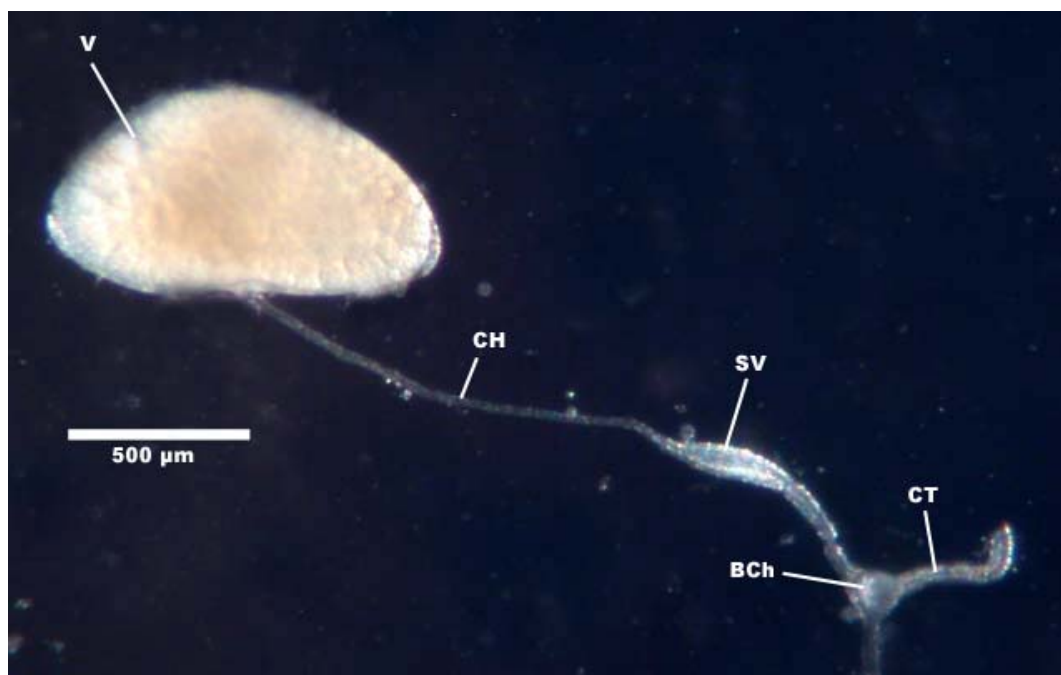
Obr. 4.25 Varle 2. larválního instaru. Fotografie reálné situace lokalizace varlete mezi ventrálními segmentálními svaly zadečku



CH: chámovod, S: sval, TB: buňky tukového tělesa, V: varle

Chámovody dlouhé cca 600 μm vystupují kaudálně, terminální ampule obou chámovodů končí slepě blízko sebe u mediální roviny těla. Varlata L3 zvětšují velikost při zachování fazolovitého tvaru. V tomto instaru dochází k napojení chámovodů na chámomet, rozšířené terminální ampule jsou základem budoucích semenných váčků. V dalším instaru nedochází k významným změnám, jen k celkovému růstu – gonády tak zasahují až do 4. abdominálního segmentu. Růst chámovodů probíhá jen mezi bývalou terminální ampulí a bulbem chámometu. Varlata L5 dále zvětšují rozměry. V souvislosti s tím dochází k přetočení varlat tak, že delší strana směřuje kranio-kaudálně a chámovody odstupují mediálně. Po velmi krátkém úseku se však stáčí kranioálně a pokračují přibližně na úroveň 7. zadečkového článku, kde se stáčí mediálně a směřují k bulbu chámometu (viz Obr. 4.26).

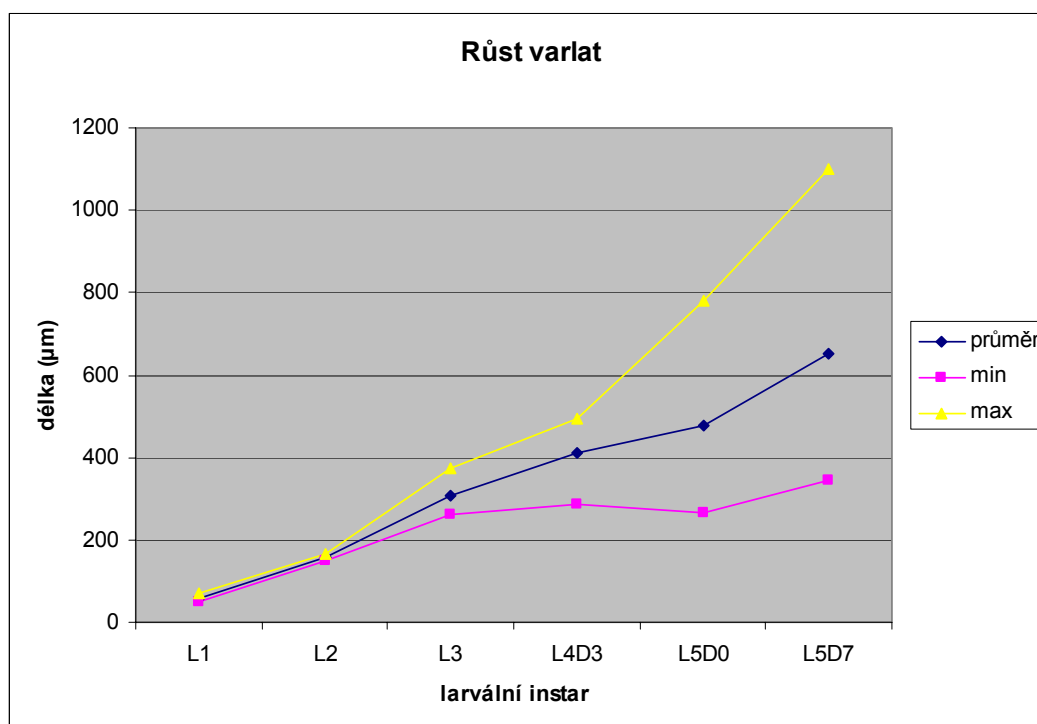
Obr. 4.26 Varle, chámovod a chámomet nymfy L5



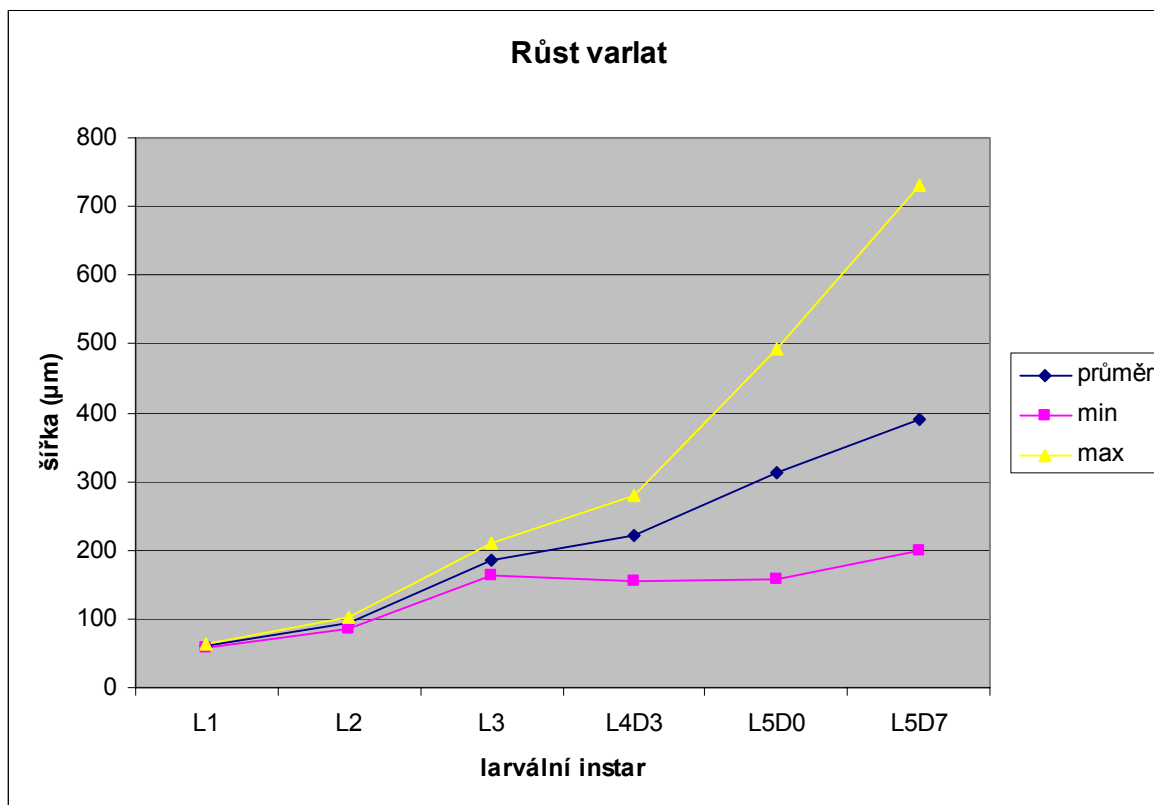
BCh: bulbus chámometu, CT: chámomet, CH: chámovod, SV: semenný váček, V: varle

Z následujících grafů a tabulky (Obr. 4.27 -Obr. 4.29 a Tab. 4.VI) je patrné, že zatímco nymfy L1 - L2 mají poměrně rovnoměrný u jednotlivých jedinců uniformní růst a vývoj vnitřních genitálií (viz malý rozptyl měřených hodnot), U nymf L3 a zejména L4 dochází k akceleraci růstu a pohlavní soustava u jednotlivých jedinců nymf posledního instaru roste a vyvíjí se relativně rychle různou měrou a zřejmě i rychlostí (viz velký rozptyl naměřených hodnot).

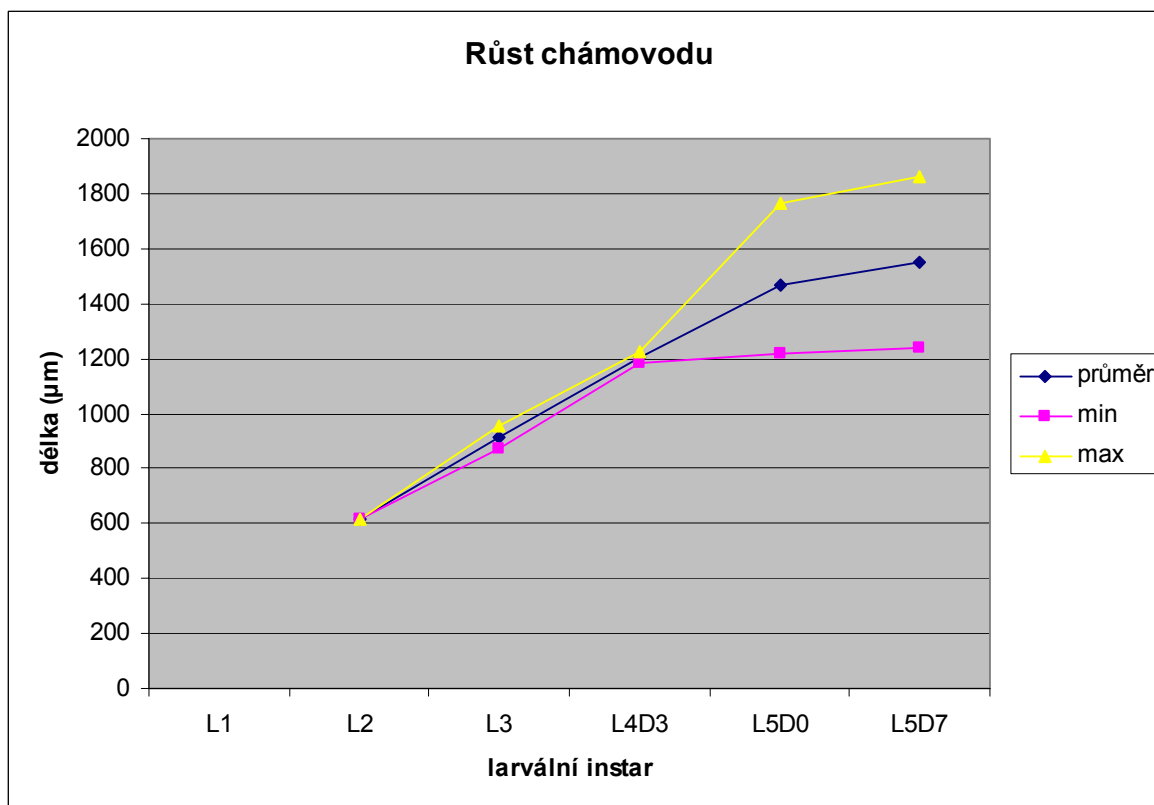
Obr. 4.27 Vývoj délky varlat v závislosti na larválním instaru *V. caprai*



Obr. 4.28 Vývoj šířky varlat v závislosti na larválním instaru *V. caprai*



Obr. 4.29 Vývoj délky chámovodu v závislosti na larválním instaru *V. caprai*



Tab. 4.VI Vývoj samčích pohlavních orgánů u larev hladinatky *V. caprai*

	N	varle										chámovod				
		délka (μm)					šířka (μm)					délka (μm)				
		průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	n
L1	2	60	9	51	69	2	61.5	3.5	58	65	2	-	-	-	-	-
L2	2	157.5	8.5	149	166	2	94	8	86	102	2	619	0	619	619	1
L3	6	308.33	37.053	262	372	7	184.33	20.344	162	211	7	915.5	40.5	875	956	2
L4D3	10	411.11	66.029	288	493	10	221.89	40.471	156	279	10	1204	18	1186	1222	2
L5D0	12	478.55	156.26	264	779	18	312.09	119.59	157	493	18	1464	198.56	1218	1766	5
L5D7	13	652.25	222.39	345	1101	20	391.46	140.2	198	731	20	1550.8	223.76	1236	1862	6

N: počet měřených jedinců, n: počet měřených struktur, min: minimální hodnota, max: maximální hodnota, s: směrodatná odchylka; rozměry jsou uvedeny v μm.

4.1.3 Vývoj samičí pohlavní soustavy

4.1.3.1 Dospělci

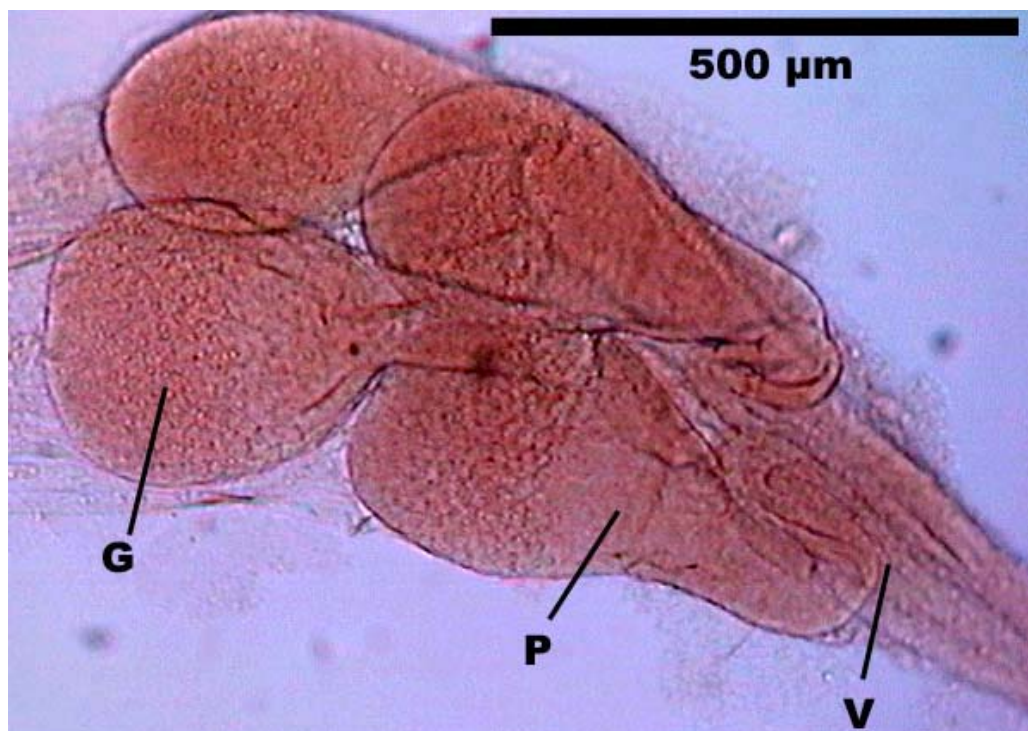
4.1.3.1.1 Chov

Vaječníky dospělých samic D0 zasahují od 6. – 7. zadečkového článku (kde jsou lokalizovány germaria) do 8. článku, kde se napojují na společný vejcovod. Germaria jsou elipsoidního tvaru (viz Obr. 3.4), vitellaria* všech ovariol přibližně stejně dlouhá. Na většině ovariol je patrné dobře ohraničené previtellarium, ve kterém se nachází nejvýše 2 oocyty (max. délka 42 μm).

Pozn.: Kutikula samic D0 je velmi měkká a výrazně světlejší kutikula než starších samic.

Samice D7 z obou variantních chovů mají prodloužená a zúžená germaria, výrazně prodloužená previtellaria s maximálně 4 vaječnými komůrkami a prodloužená vitellaria. Maximální délka oocyty je 197 μm , resp 149 μm u samic bez a s možností kopulace. Všechny oocyty jsou v previtellariu. Vitellaria se prodlužují shodně u všech ovariol, často (u 34 % preparovaných samic) se však stáčí (klička) vlivem nedostatku prostoru v periviscerální části dutiny zadečku (viz Obr. 4.30).

Obr. 4.30 Deformovaná vitellaria samice D7



G: germarium, P: previtellarium, V: vitellarium

* Při preparaci bylo často těžké rozeznat přesné ohraničení vitellaria. Tam, kde se toto rozlišení nepodařilo, byla změřena délka úseku ovariol od previtellaria po společný vejcovod a odečtena průměrná délka postranního vejcovodu vypočtená ze zjištěných hodnot u všech měřených samic. Nutno proto počítat se sníženou přesností hodnot tohoto rozměru.

Celé vaječníky zasahují až do 5. abdominálního segmentu (viz Obr. 4.31). T-test nezamítá hypotézu shodnosti délky germarií ($P = 0,297$), previtellarií ($P = 0,310$), vitellarií ($P = 0,375$) ani distálního oocyty ($P = 0,757$) u samic obou variantních chovů. Nelze však považovat za shodné šířku germaria ($P = 0,038$), kdy se šířka germarií samic v chovech bez samců zkracuje více. Pozn.: Kutikula samic D7 je stále relativně měkká (měkčí než kutikula starších jedinců), její barva již odpovídá barvě kutikuly starších samic.

Obr. 4.31 Samice D7. Odpreparovány tergity zadečku a trávicí trubice.

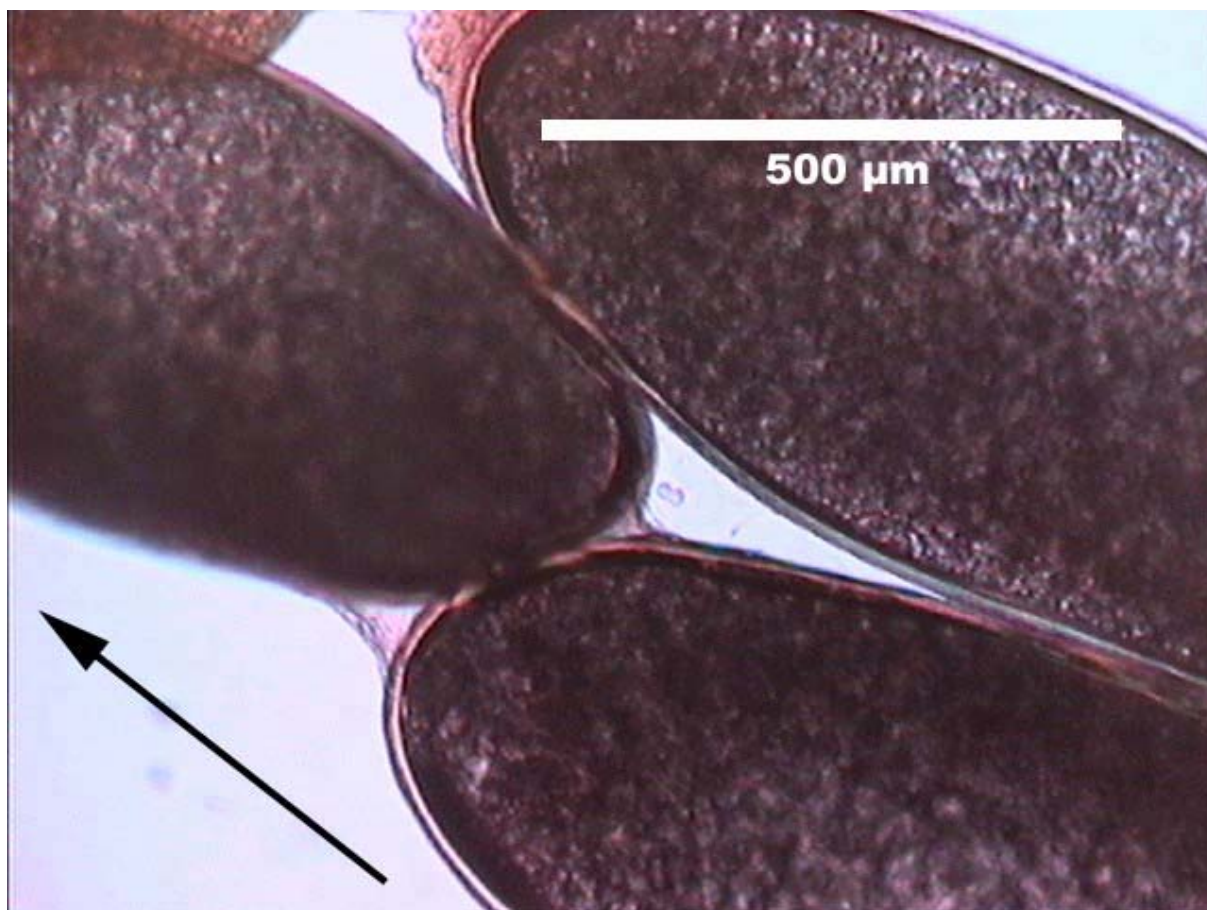


Samice D25 lze charakterizovat zkracováním germaria při zachování přibližně jeho shodné šířky (což má za následek opětovnou „oválnost“ germarií), sestupem distálních oocytů do stále rostoucího vitellaria a značným zkrácením previtellaria. T-test nezamítá shodnost délky germaria ($P = 0,293$), previtellaria ($P = 0,189$) ani vitellaria ($P = 0,655$) obou chovů, pouze rozdíl šířky germaria lze pokládat za významný ($P = 0,004$) – germaria samic BM jsou užší. Průměrná délka distálního oocyty obou chovů je takřka totožná, rozdíl je však v délce maximálního oocyty (BM: 364 μm , SM: 249 μm).

Pozn.: Kutikula samic D25 je už plně sklerotizovaná.

Až samice 7 týdnů staré lze charakterizovat jako pohlavně dospělé. Germaria při zachování stejné délky jako u samic D25 rostou do šířky a stávají se tak téměř kulatá. Previtellarium zcela mizí (viz Obr. 8.4) a rapidně roste vitellarium. Objevují se zralá vajíčka s chorionem v počtu až 17, většina samic obou chovů již ovulovala. Vajíčka s chorionem se ve vejcovodech neřadí lineárně, ale jsou mírně vychýlená z osy ovariooly (viz Obr. 4.32).

Obr. 4.32 Uložení vajíček ve vejcovodech. Šipka ukazuje průběh ovariooly.



T-test nezamítá hypotézu shodnosti vývoje obou variantních chovů žádné sledované charakteristiky - délka germaria $P = 0,882$, šířka $P = 0,301$, délka vitellaria $P = 0,202$. Všechny čtyři ovariooly jednoho vaječníku tvoří kompaktní těleso, zasahující až do oblasti metathoraxu dorsálně nad trávicí trubici.

Vaječníky samic starých 2 měsíce nevykazují významné změny oproti situaci zjištěné u samic D42, získaná data jsou však poznamenána nízkým počtem preparovaných samic.

Z provedených t-testů vyplynula shodnost rychlosti vývoje všech částí vaječníků kromě šířky germarií samic D7 a D25 chovaných v obou variantních

chovech. Přítomnost samců nemá významný vliv na vývoj vnitřních genitálií a dosažení pohlavní zralosti samic.

Provedené t-testy párových struktur mají sníženou míru přesnosti, protože nezahrnují odlišnost počtu změřených struktur v rámci jednoho jedince (danou např. odtržením části vaječníku při preparaci). Pro zpřesnění byl proto užit ještě dvouvýběrový test s variabilním rozptylem (Mrkvička 2005, ústní sdělení). Z jeho výsledků vyplývá, že ani pro šířku germarií samic D7 obou variantních chovů nelze zamítnout hypotézu shodnosti, jen rozdíl v šířce germarií samic D25 lze považovat za statisticky významný (viz Tab. 4.VII).

Tab. 4.VII Srovnání vývoje vnitřních genitálií samic chovaných společně se samci a samic chovaných odděleně

	délka germaria	šířka germaria	délka previtellaira	délka vitellaria
D7	1.05	1.80	1.02	1.39
D25	1.08	2.87	1.45	0.07
D42	0.14	0.85	-	1.50

Všechny hodnoty = výsledek dvouvýběrového testu s variabilním rozptylem.

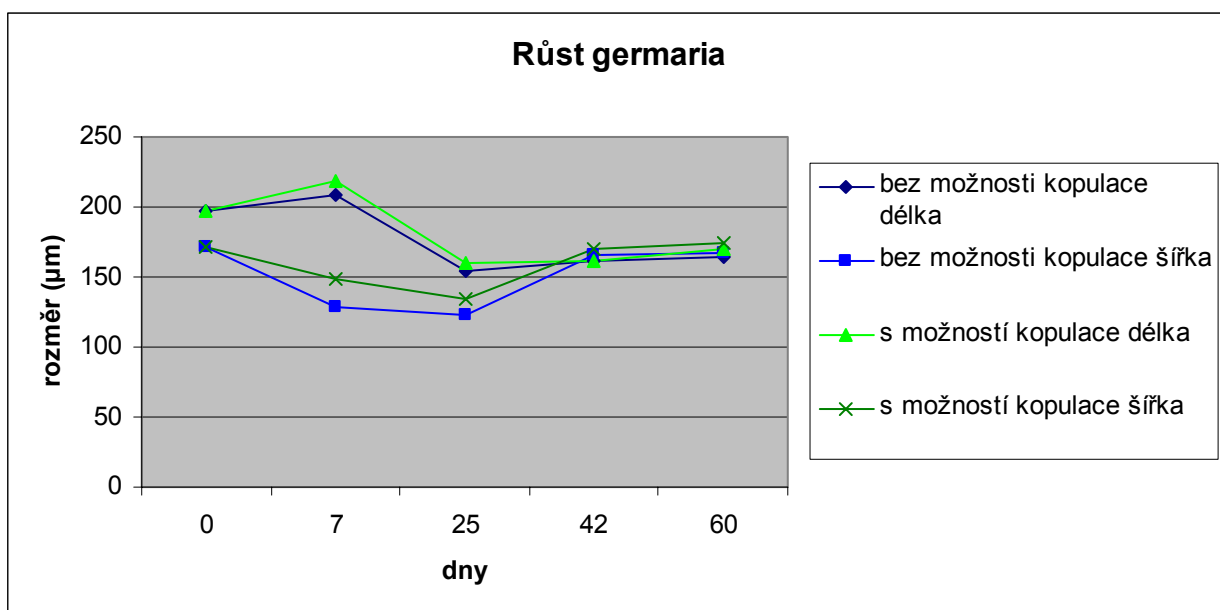
Jen pro šířku germaria je výsledek větší než 1.96, což zamítá hypotézu shodnosti výběrů na hladině významnosti $\alpha = 0,05$.

U žádných jedinců nebyla pozorována kopulace, což potvrzuje i stav spermatéky – spermie nebyly nalezeny v semenné schránce žádné preparované samice chovu BM ani SM.

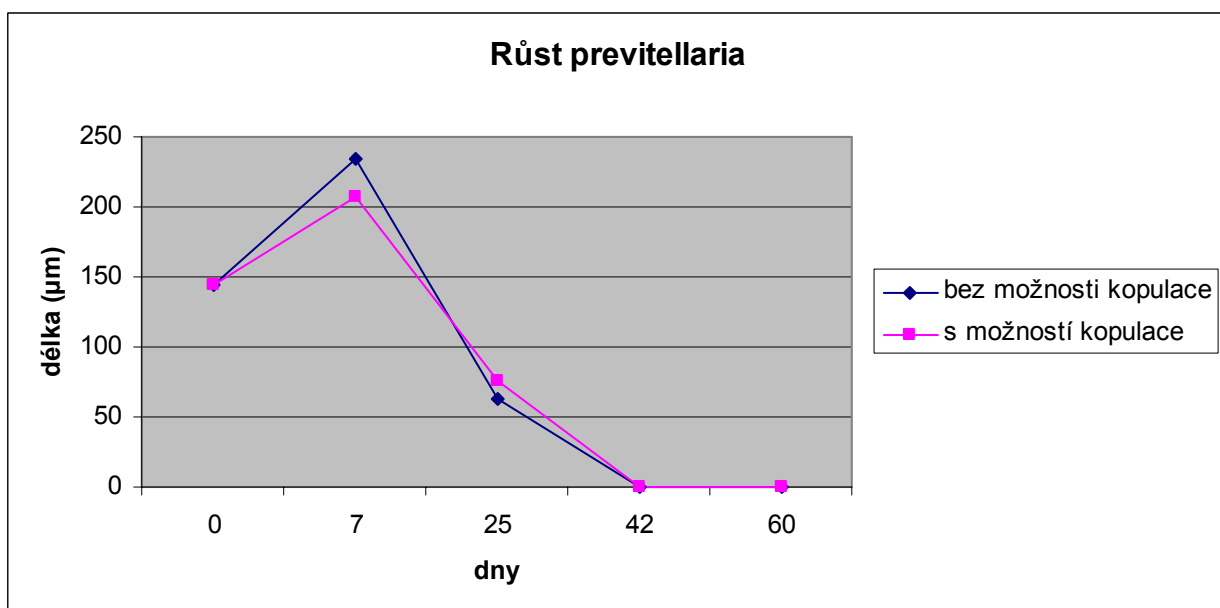
Grafy na Obr. 4.33 – Obr. 4.40 a Tab. 4.VIII ukazují vývoj některých charakteristik samičí pohlavní soustavy v čase D0 až D60, samic chovaných společně (SM) a odděleně od samců (BM)*.

* Výchozí samice D0 jsou shodné pro oba variantní chovy

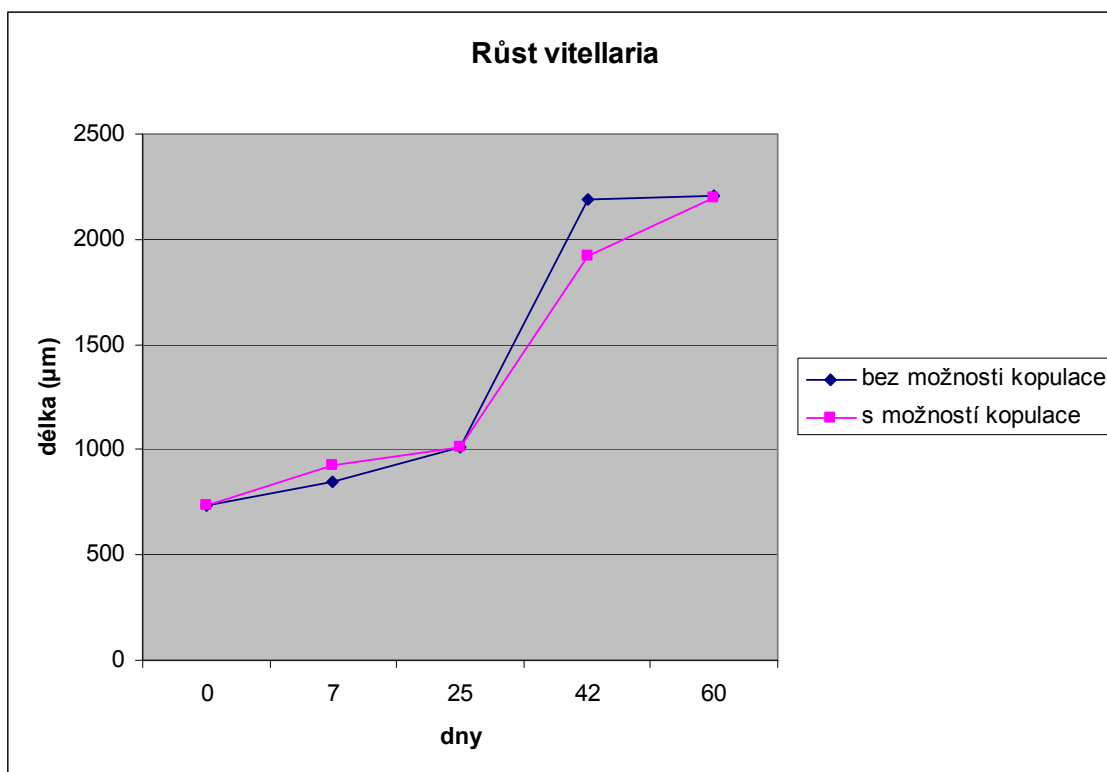
Obr. 4.33 Vývoj rozměrů germaria v závislosti na stáří dospělých samic *V. caprai*



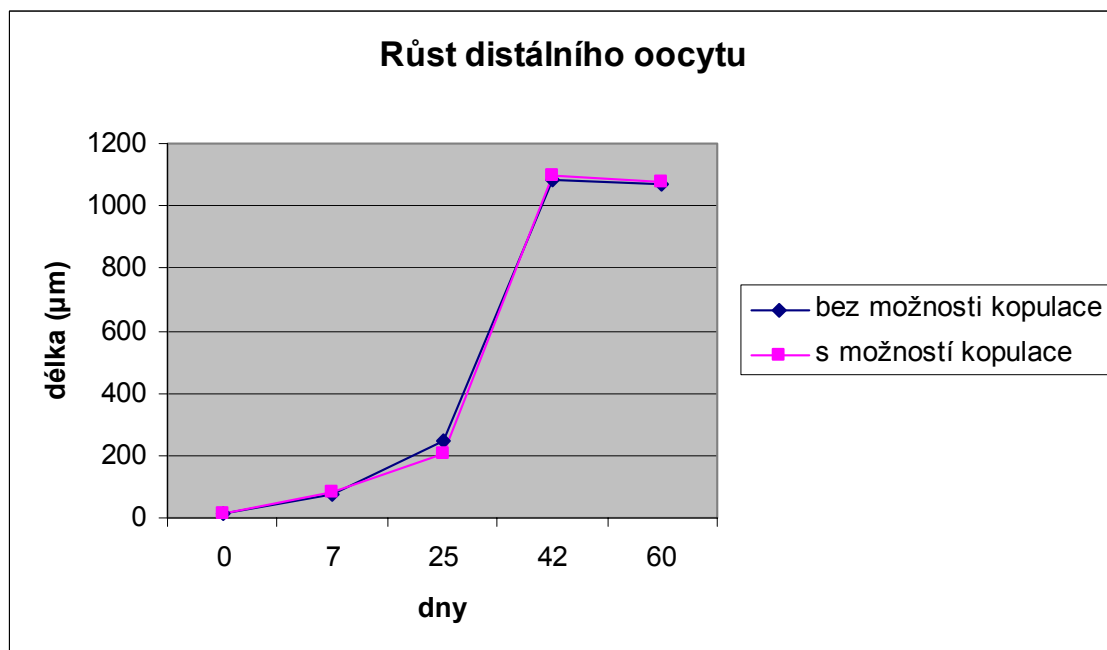
Obr. 4.34 Vývoj délky previtellaria v závislosti na stáří dospělých samic *V. caprai*



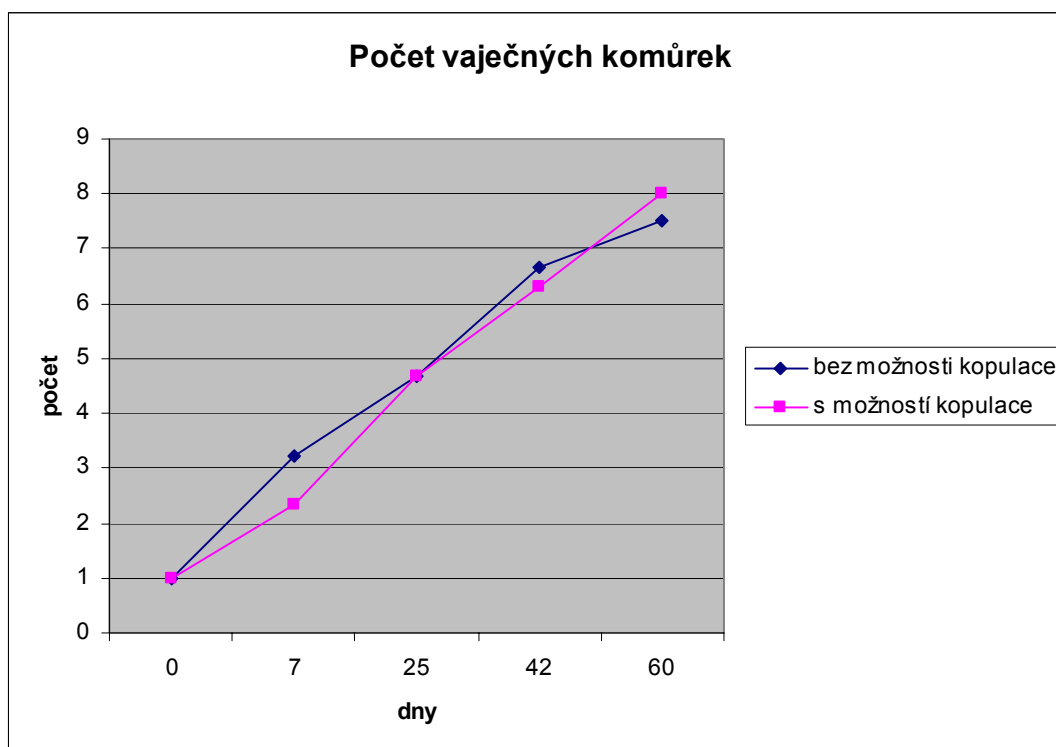
Obr. 4.35 Vývoj délky vitellaria v závislosti na stáří dospělých samic *V. caprai*



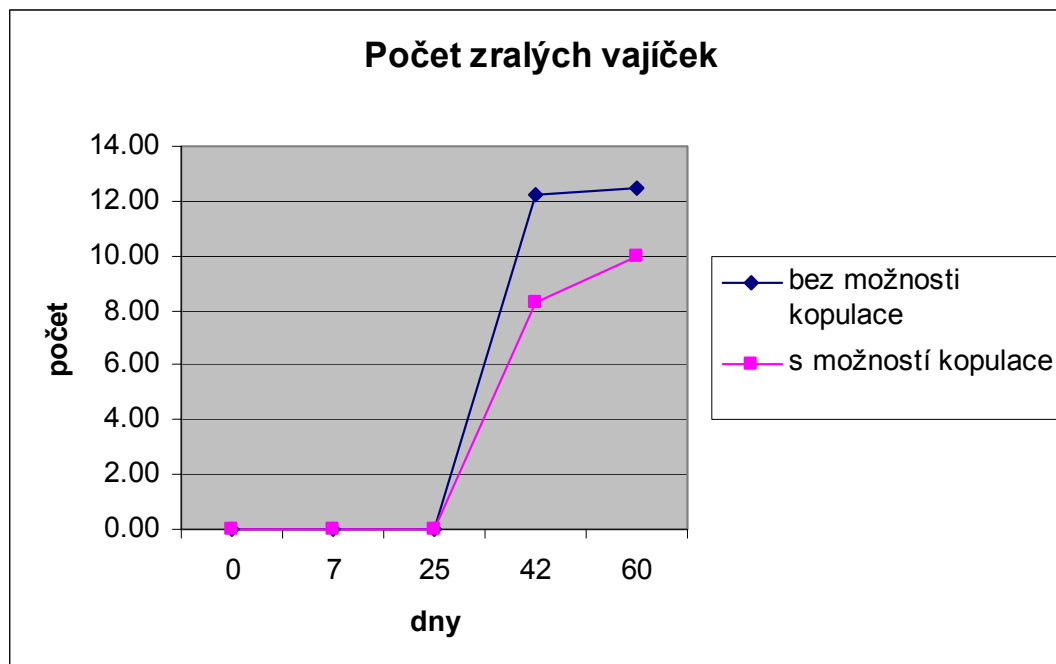
Obr. 4.36 Vývoj délky distálního oocyty v závislosti na stáří dospělých samic *V. caprai*



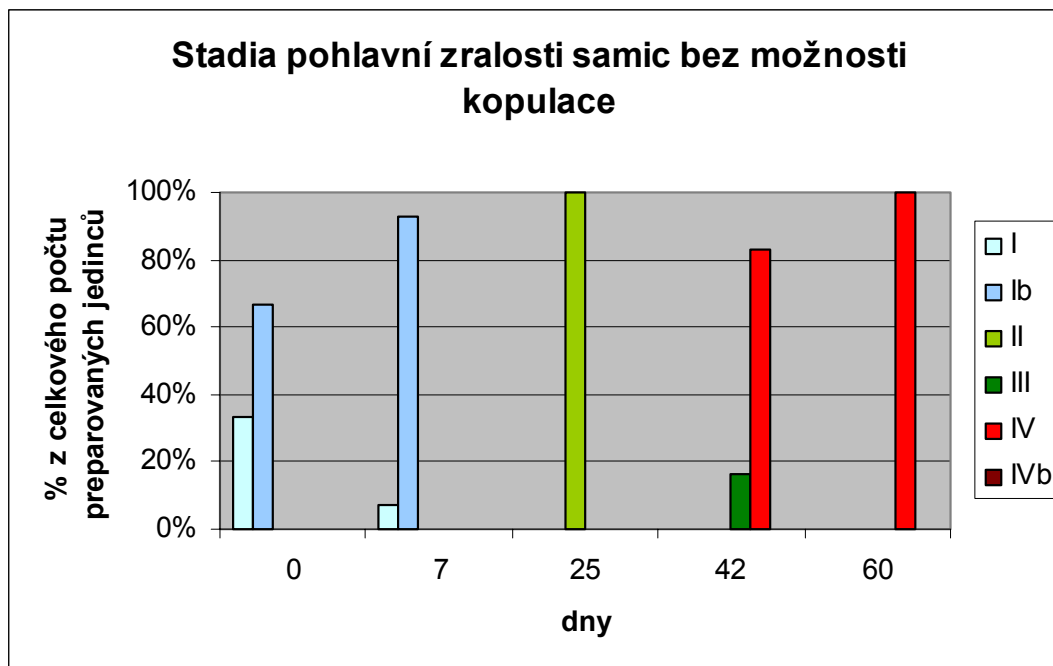
Obr. 4.37 Vývoj počtu vaječných komůrek v závislosti na stáří dospělých samic *V. caprai*



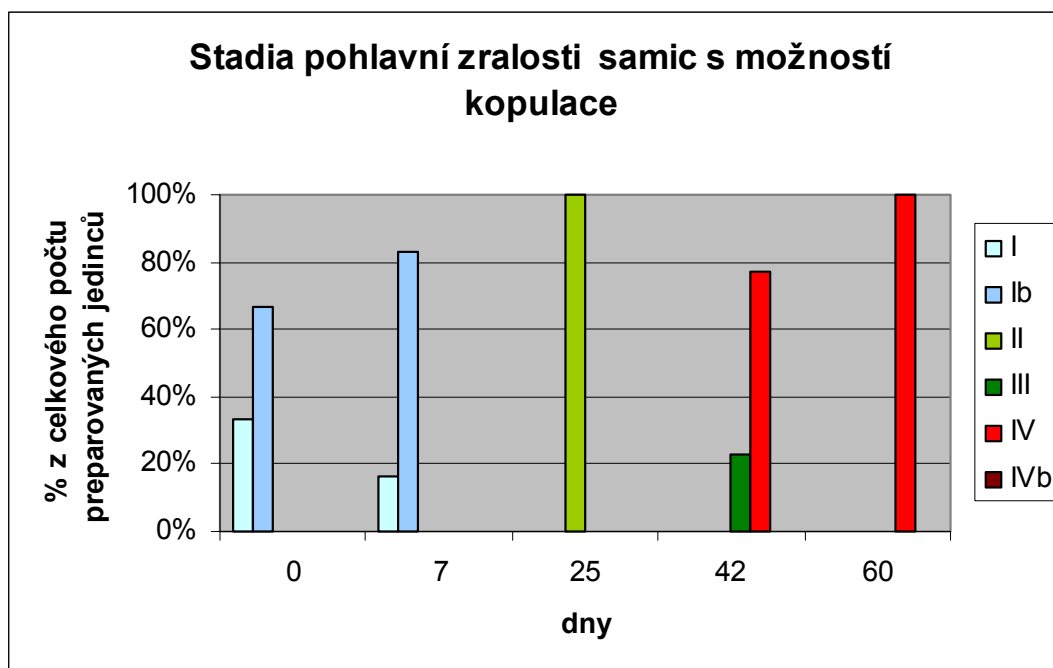
Obr. 4.38 Vývoj počtu zralých vajíček v závislosti na stáří dospělých samic *V. caprai*



Obr. 4.39 Relativní zastoupení samic *V. caprai* bez možnosti kopulace s jednotlivými stadii pohlavní zralosti definovanými v metodice, kap. 3.2.3



Obr. 4.40 Relativní zastoupení samic *V. caprai* s možností kopulace s jednotlivými stadii pohlavní zralosti definovanými v metodice, kap. 3.2.3



Tab. 4.VIII Vývoj samičí pohlavní soustavy hladinatky *V. caprai* v chovu

	N	germarium										previtellarium				
		délka (μm)					šířka (μm)					délka (μm)				
		průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	n
D0	12	197.82	27.16	110	288	90	171.31	27.19	116	272	90	144.55	15.44	83	213	86
D7bm	14	209.26	25.84	147	298	99	128.90	14.94	97	174	99	233.78	74.98	67	450	83
D25bm	12	154.49	14.65	116	205	68	123.00	8.25	84	167	68	63.43	5.44	27	166	60
D42bm	12	161.26	5.66	130	181	42	166.06	6.64	144	182	42	0.00	0.00	0	0	36
D60bm	2	163.71	2.46	151	181	10	166.96	1.04	157	176	10	0.00	0.00	0	0	10
D0	12	197.82	27.16	110	288	90	171.31	27.19	116	272	90	144.55	15.44	83	213	86
D7sm	12	218.99	17.27	167	268	63	148.05	26.98	97	224	63	207.47	42.10	99	301	53
D25sm	12	159.92	8.10	121	208	68	134.04	8.11	92	169	68	75.24	25.76	32	235	68
D42sm	13	160.77	9.34	117	188	58	169.61	9.16	138	201	58	0.00	0.00	0	0	39
D60sm	3	169.39	6.05	153	185	15	174.89	7.10	150	194	15	0.00	0.00	0	0	15

Levý sloupec popisuje dobu od imaginální ekdyse (viz kap. 3.1.1.1), bm: bez možnosti kopulace, sm: s možností kopulace; N: počet měřených jedinců, n: počet měřených struktur, min: minimální hodnota, max: maximální hodnota, s: směrodatná odchylka; rozměry jsou uvedeny v μm.

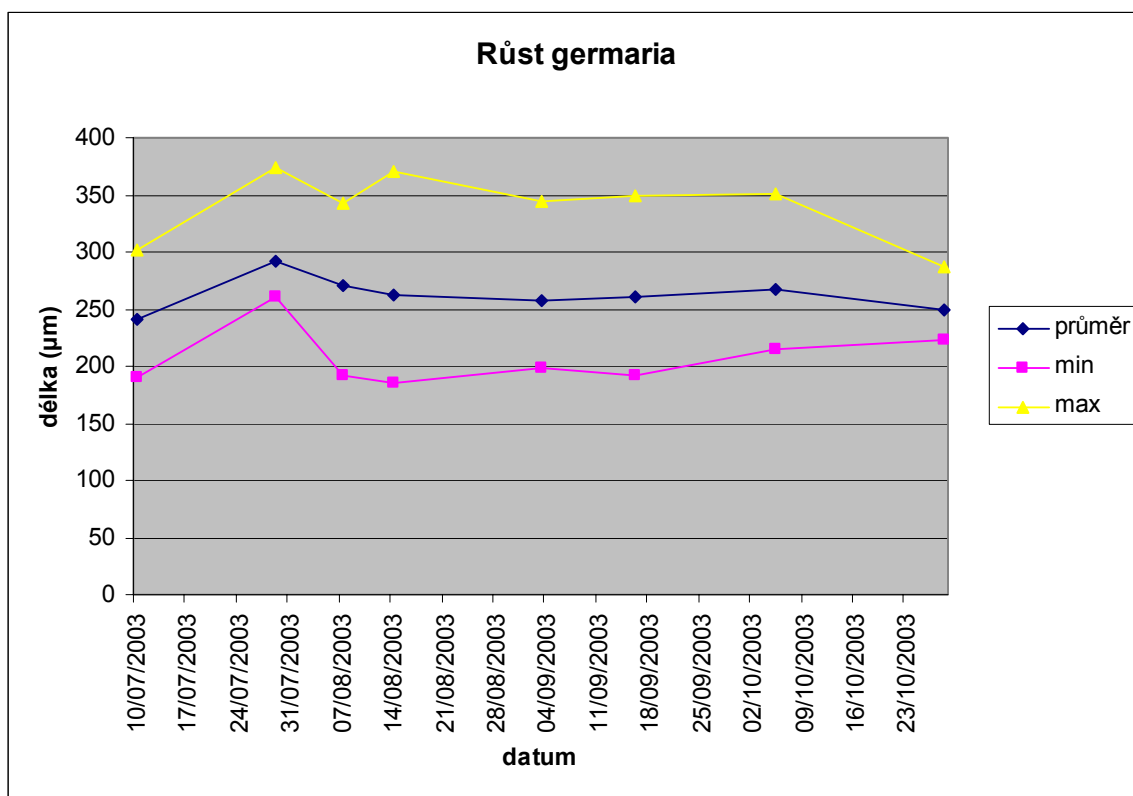
Tab. 4.VIII - pokračování

	vitellarium					distální oocyt				vaječné komůrky				zralá vajíčka			
	délka (μm)					délka (μm)				počet				počet			
	průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	průměr	s	min	max	průměr	s	min	max
D0	731.4	90.3	505	1083	86	15.9	13.3	0	42	1.0	0.8	0	2	0.0	0.0	0	0
D7bm	849.7	156.8	566	1450	88	76.7	56.1	0	197	3.2	1.2	0	4	0.0	0.0	0	0
D25bm	1008.2	103.9	701	1198	64	247.2	63.7	178	364	4.7	0.5	4	5	0.0	0.0	0	0
D42bm	2188.4	543.8	1618	3249	24	1083.8	39.6	1043	1159	6.7	0.5	6	7	12.3	2.7	7	17
D60bm	2205.8	43.3	2148	2279	4	1070.0	2.0	1068	1072	7.5	0.5	7	8	12.5	1.5	11	14
D0	731.4	90.3	505	1083	86	15.9	13.3	0	42	1.0	0.8	0	2	0.0	0.0	0	0
D7sm	929.9	137.8	589	1502	57	81.0	49.3	0	149	2.3	1.1	0	3	0.0	0.0	0	0
D25sm	1013.4	72.4	697	1269	62	205.7	25.7	170	249	4.7	0.5	4	5	0.0	0.0	0	0
D42sm	1923.9	341.4	1329	2682	38	1098.6	40.7	1031	1152	6.3	0.5	6	7	8.3	3.8	1	13
D60sm	2193.0	177.7	1779	2435	6	1078.7	15.2	1058	1094	8.0	0.0	8	8	10.0	0.8	9	11

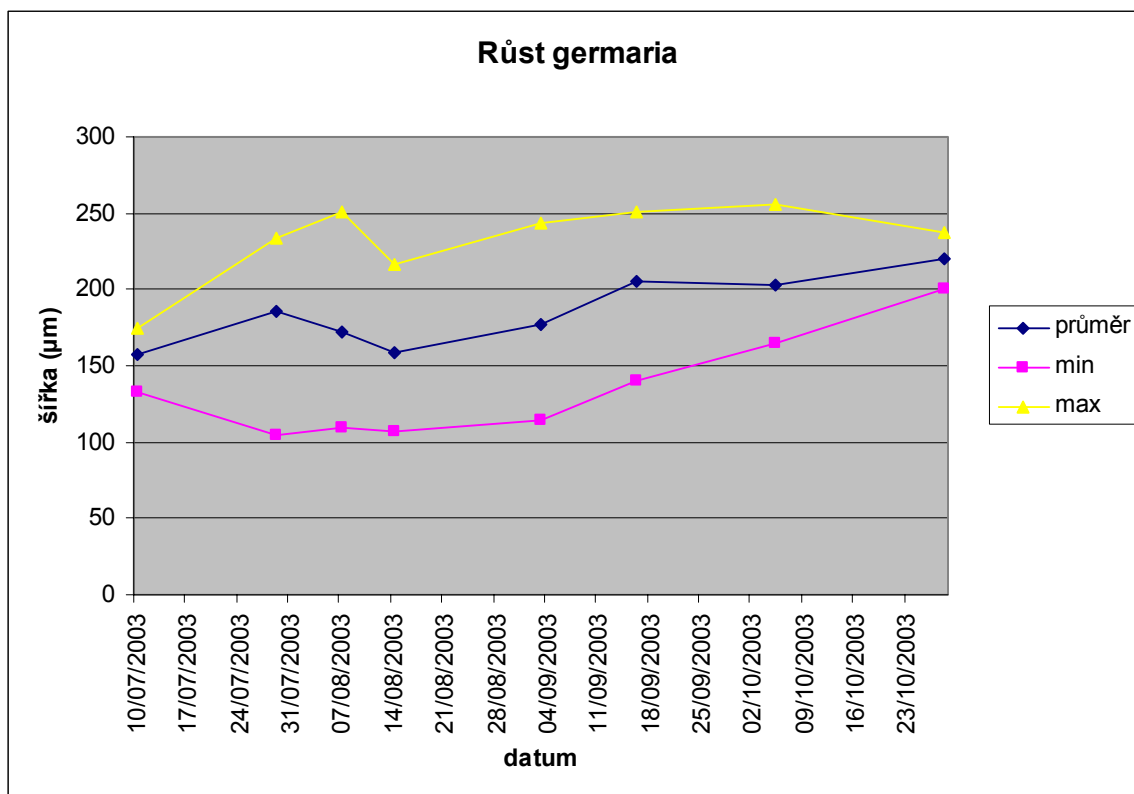
4.1.3.1.2 Lokalita č. 2, r. 2003

Samice odchycené v terénu mají velmi rozdílnou situaci vývoje gonád (viz. značný rozptyl všech naměřených hodnot). Zatímco germaria mají v průběhu roku podobné rozměry a příliš se nemění, ostatní části vaječníků prochází značnými změnami. Zejména previtellarium je velmi proměnlivou částí ovarioly, u samic chytaných na jaře a před zimou není patrné, u samic chytaných v průběhu léta měří téměř 500 μm . Zřejmá je vzájemná závislost velikosti previtellaria, vitellaria a distálního oocyty na stupni oogeneze. Vývoj vnitřních genitálií dospělých samic na lokalitě 2 v r. 2003 ilustrují grafy na Obr. 4.41 – Obr. 4.49 a Tab. 4.IX.

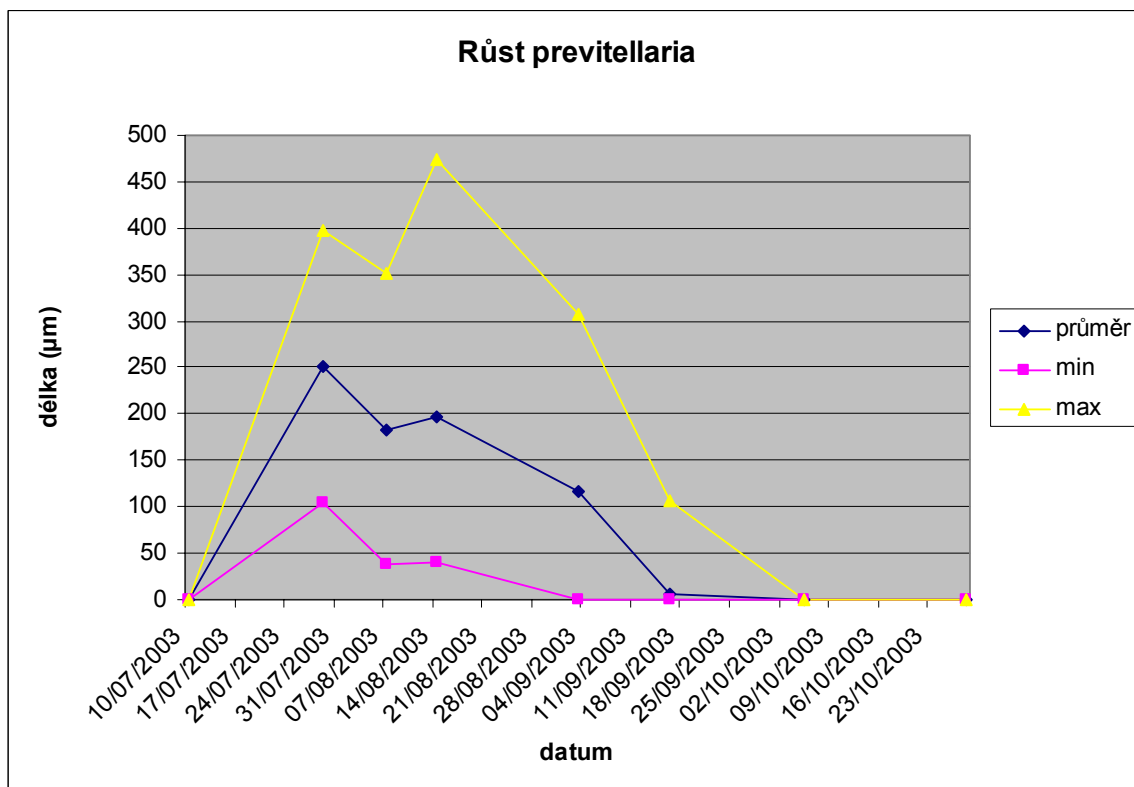
Obr. 4.41 Změny délky germaria *V. caprai* zjištěné u samic odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2003



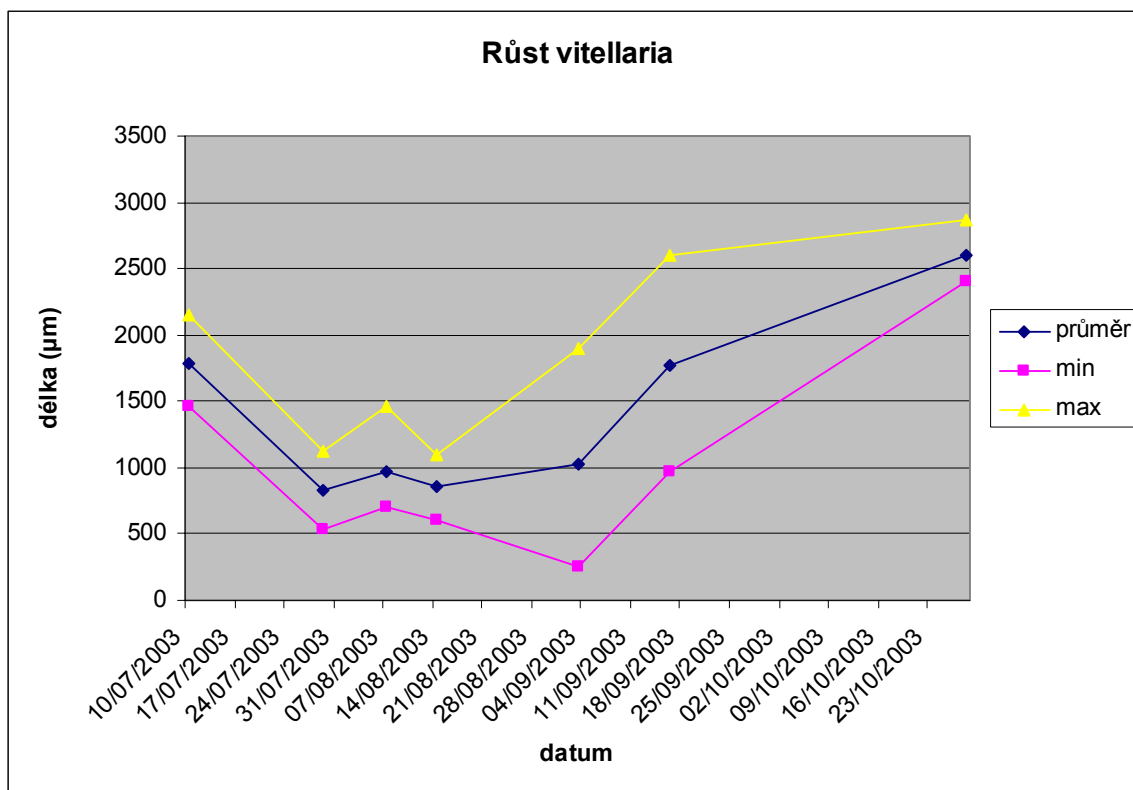
Obr. 4.42 Změny šířky germaria *V. caprai* zjištěné u samic odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2003



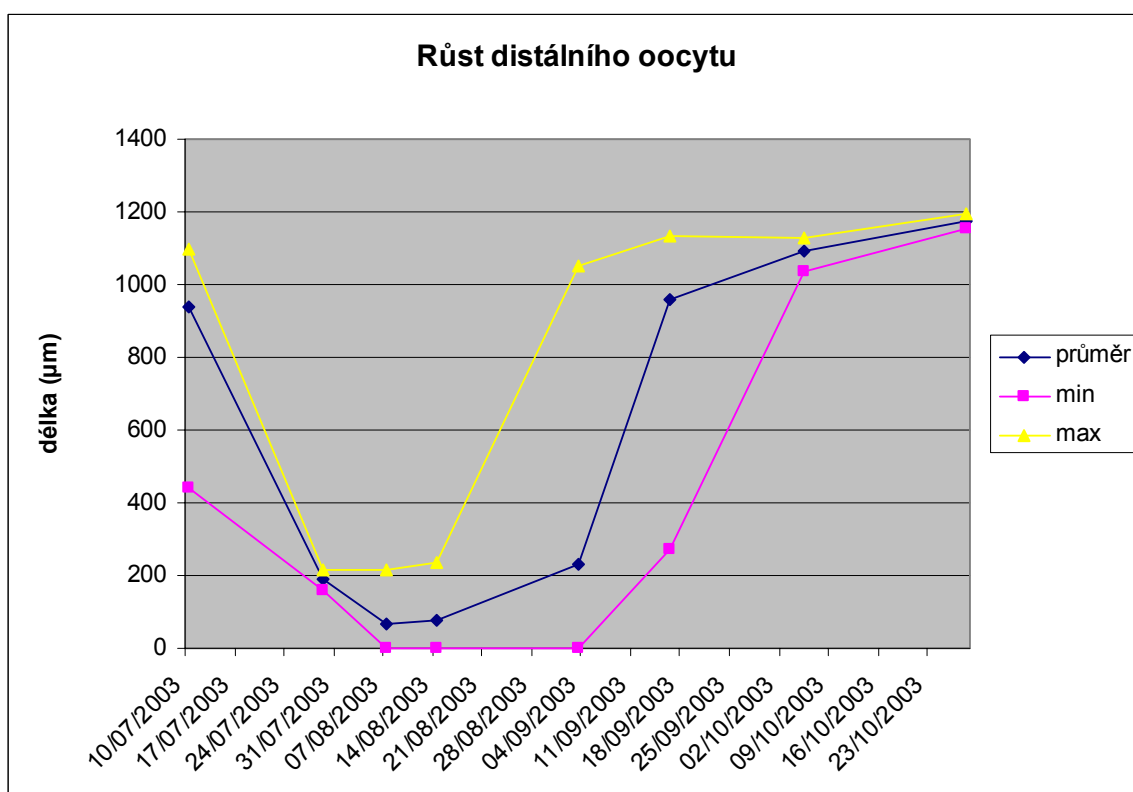
Obr. 4.43 Změny délky previtellaria *V. caprai* zjištěné u samic odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2003



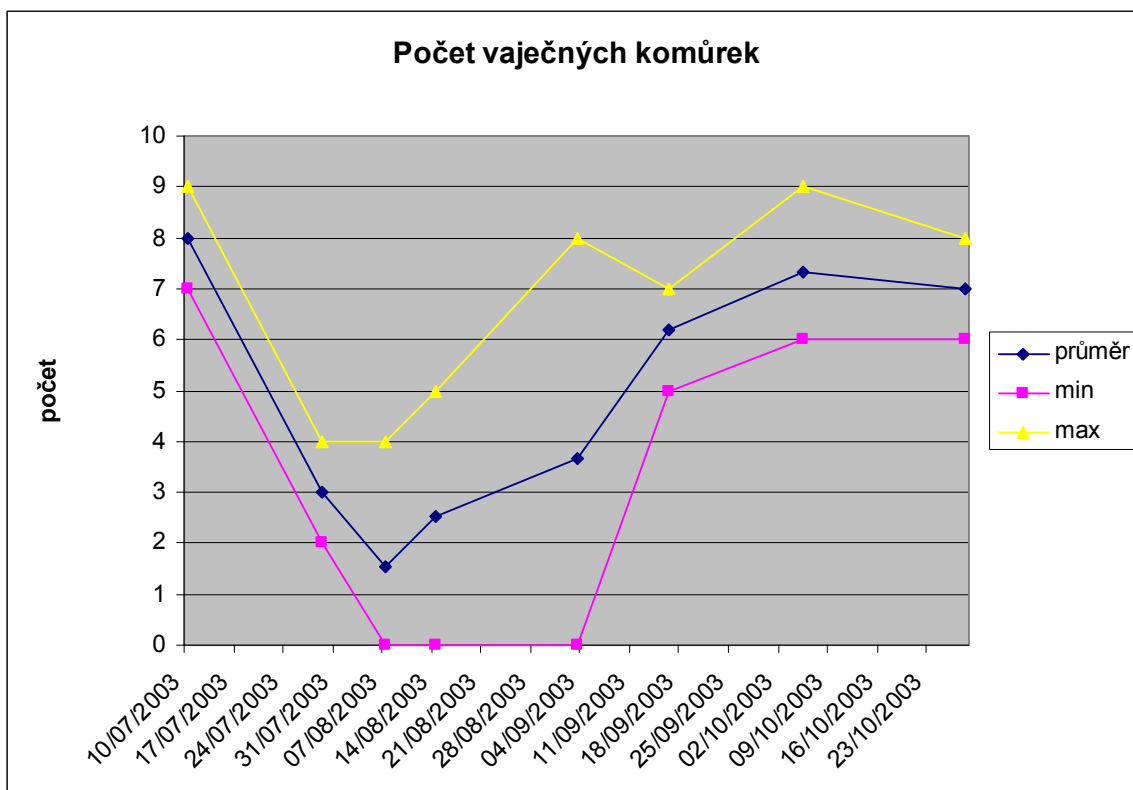
Obr. 4.44 Změny délky vitellaria *V. caprai* zjištěné u samic odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2003



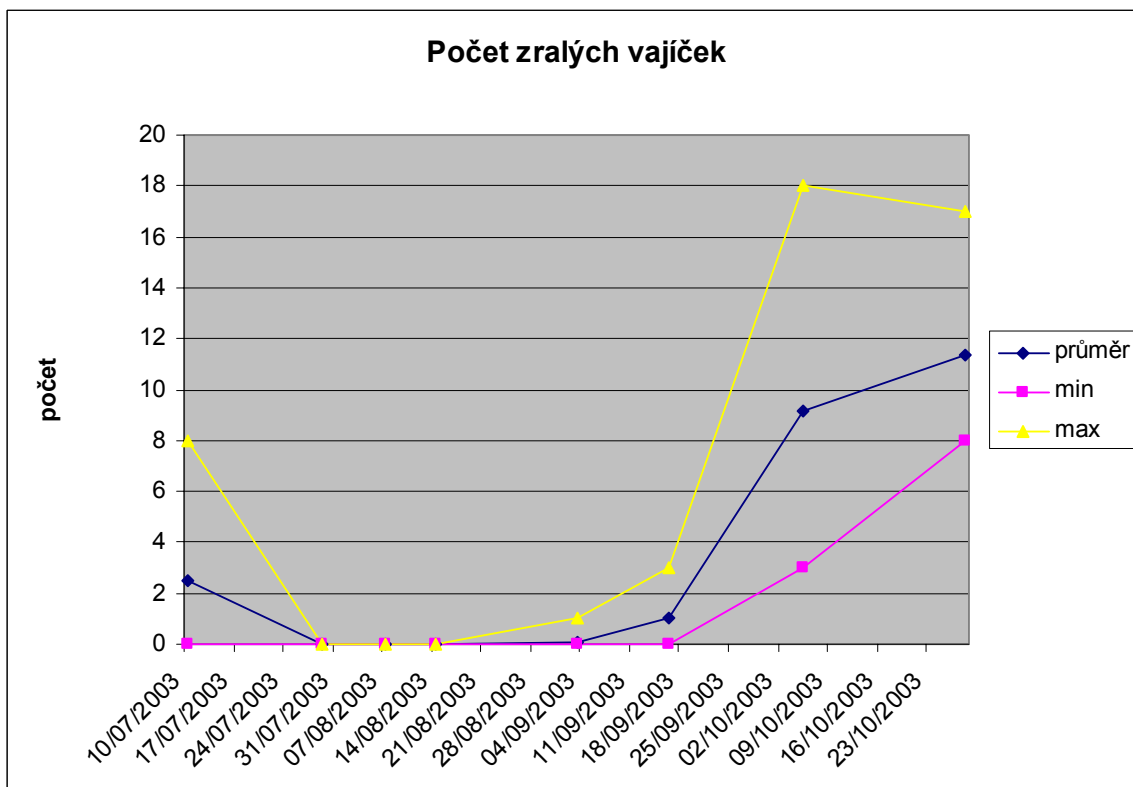
Obr. 4.45 Změny délky distálního *V. caprai* zjištěné u samic odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2003



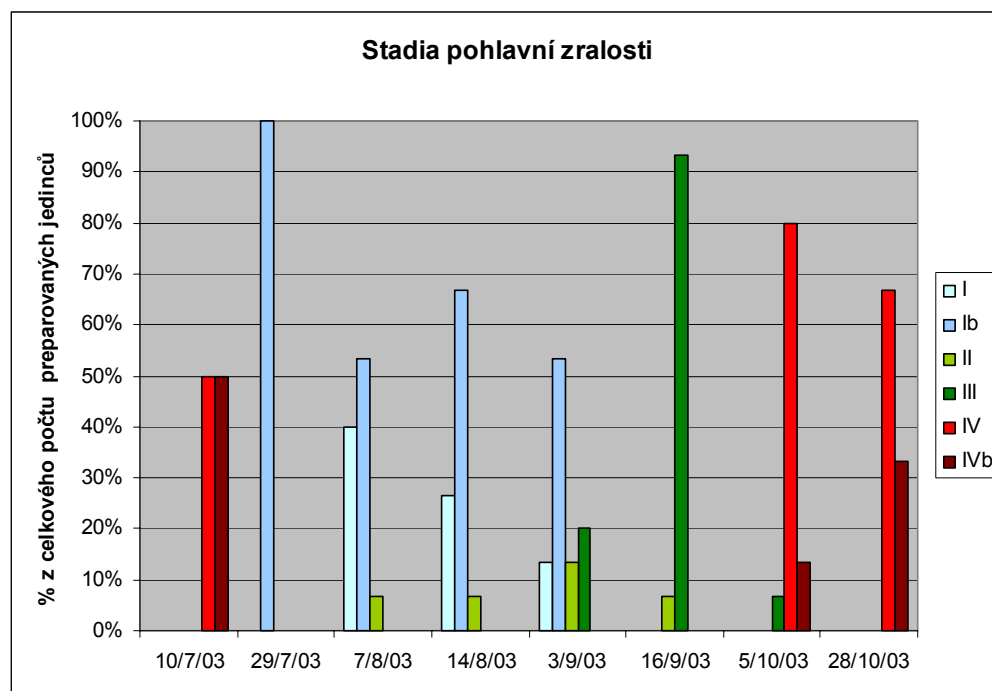
Obr. 4.46 Změny počtu vaječných komůrek *V. caprai* zjištěné u samic odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2003



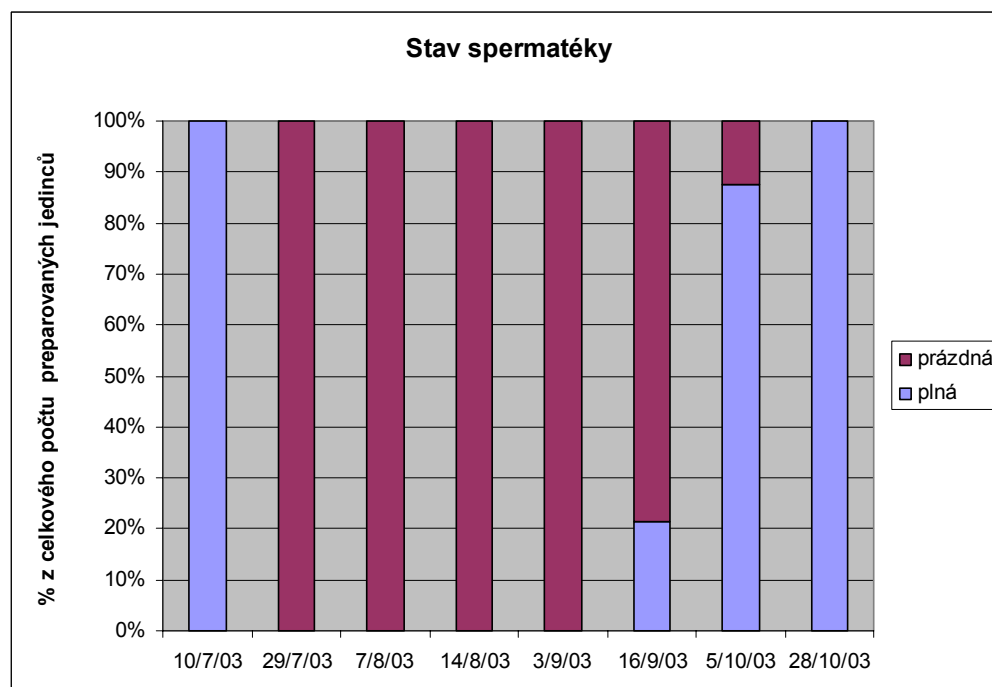
Obr. 4.47 Změny počtu zralých vajíček *V. caprai* zjištěné u samic odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2003



Obr. 4.48 Relativní zastoupení samic *V. caprai* odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2003 s jednotlivými stadii pohlavní zralosti definovanými v metodice, kap. 3.2.3



Obr. 4.49 Relativní zastoupení samic *V. caprai* odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2003 s prázdnou či plnou (se spermii) spermatékou



Pozn.: Na této lokalitě byla 3.9.2003 odchycena samice s výrazně asymetrickými vaječníky – průměrná délka levého vitellaria 1061 μm , průměrná délka pravého 253 μm . Změny na jiných částech vaječníků nebyly patrné.

Tab. 4.IX Vývoj samičí pohlavní soustavy hladinatky *V. caprai* na lokalitě 2 v roce 2003

	N	germarium										previtellarium				
		délka (μm)					šířka (μm)					délka (μm)				
		průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	n
10/7/03	6	241.3	26.8	190	302	10	157.9	8.8	133	174	10	0.0	0.0	0	0	21
29/7/03	2	292.2	14.1	260	374	16	185.4	10.9	104	233	16	250.7	58.3	105	397	16
7/8/03	15	270.2	25.4	192	342	108	171.9	20.5	109	251	108	181.9	64.0	38	352	101
14/8/03	15	263.1	28.6	185	371	107	158.1	16.3	107	217	107	196.7	95.9	41	474	87
3/9/03	15	258.1	23.3	198	345	109	176.9	20.1	114	243	109	116.3	89.1	0	308	60
16/9/03	15	261.2	19.9	192	349	54	205.4	18.0	140	251	54	5.3	19.7	0	106	75
5/10/03	15	267.2	26.0	215	351	33	202.9	16.5	165	256	33	0.0	0.0	0	0	60
28/10/03	3	249.8	5.3	223	287	4	220.3	13.3	200	237	4	0.0	0.0	0	0	9

N: počet měřených jedinců, n: počet měřených struktur, min: minimální hodnota, max: maximální hodnota, s: směrodatná odchylka; rozměry jsou uvedeny v μm

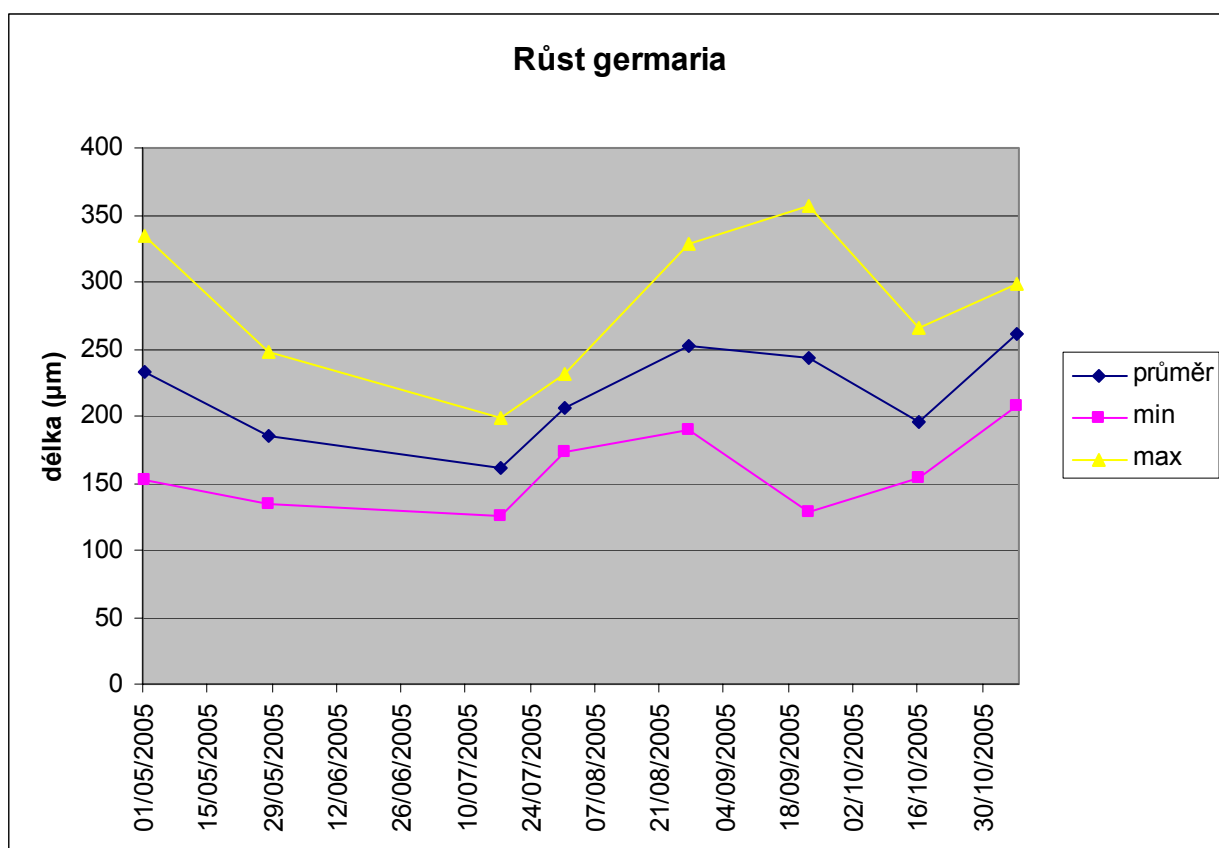
Tab. 4.IX - pokračování

	vitellarium					distální oocyt				vaječné komůrky				zralá vajíčka			
	délka (μm)					délka (μm)				počet				počet			
	průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	průměr	s	min	max	průměr	s	min	max
10/7/03	1789.8	285.2	1468	2148	4	936.7	228.2	442	1096	8.0	0.8	7	9	2.5	2.7	0	8
29/7/03	835.8	38.0	537	1125	16	188.5	28.5	160	217	3.0	1.0	2	4	0.0	0.0	0	0
7/8/03	971.1	112.5	706	1463	90	69.0	77.8	0	213	1.5	1.5	0	4	0.0	0.0	0	0
14/8/03	862.5	73.2	598	1099	91	76.3	74.4	0	238	2.5	1.7	0	5	0.0	0.0	0	0
3/9/03	1021.0	242.1	248	1901	111	232.7	280.0	0	1052	3.7	2.3	0	8	0.1	0.2	0	1
16/9/03	1771.3	375.0	963	2596	33	958.0	218.8	270	1131	6.2	0.7	5	7	1.0	1.0	0	3
5/10/03	-	-	-	-	0	1093.1	24.3	1035	1127	7.3	0.8	6	9	9.1	3.4	3	18
28/10/03	2604.6	23.9	2402	2861	6	1175.3	17.6	1154	1197	7.0	0.8	6	8	11.3	4.0	8	17

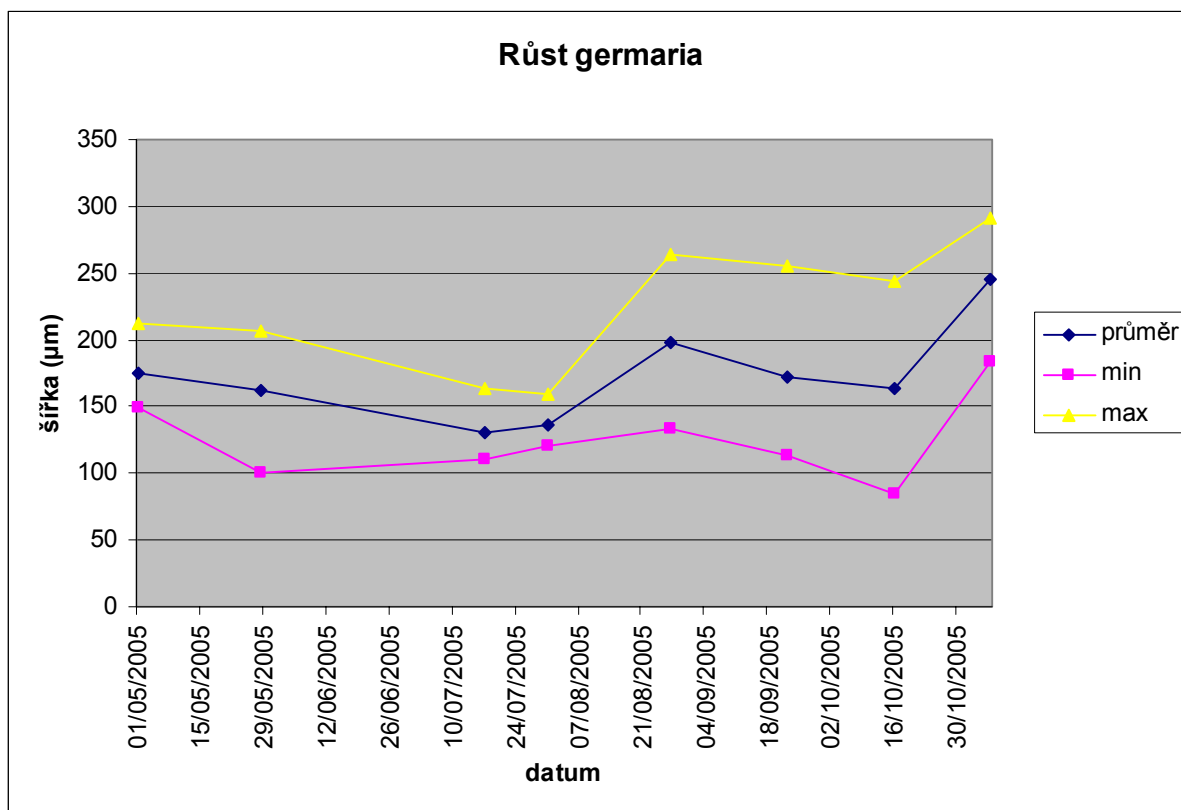
4.1.3.1.3 Lokalita č. 2, r. 2005

Podobně jako u samců jsou výsledky ovlivněny relativně nízkým počtem odchycených a preparovaných jedinců. Na germariích je znovu patrný vývoj od tvaru elipsoidního přes válcovitý na kulovitý. Previtellarium je dostupnou technikou nezměřitelné u samic až do července, poté rychle vzrůstá v srpnu a září, na podzim zase jeho délka klesá. Ve všech sběrech byla zaznamenána samice s nezměřitelným previtellariem. Délka vitellarium od konce přezimování klesá, od července se postupně zvětšuje. Zajímavý je také výskyt zralých vajíček u určité a pravděpodobně kladoucích samic, kdy se kladoucí samice vyskytují skoro po celý rok s krátkou přestávkou v září, ale kladoucí samice v červenci nemají žádná zralá vajíčka – jsou vykladené (viz Obr. 8.5). Vývoj vnitřních genitálií dospělých samic na lokalitě 2 v r. 2005 ilustrují grafy na Obr. 4.50 – Obr. 4.58 a Tab. 4.X.

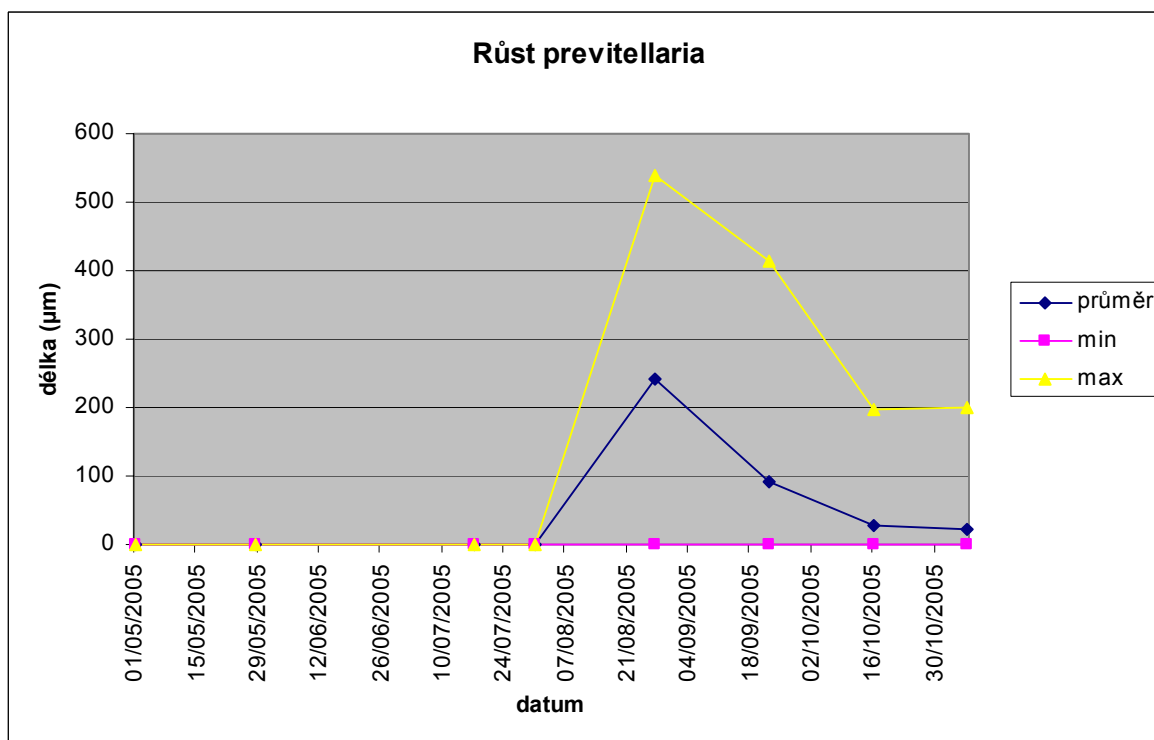
Obr. 4.50 Změny délky germaria *V. caprai* zjištěné u samic odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2005



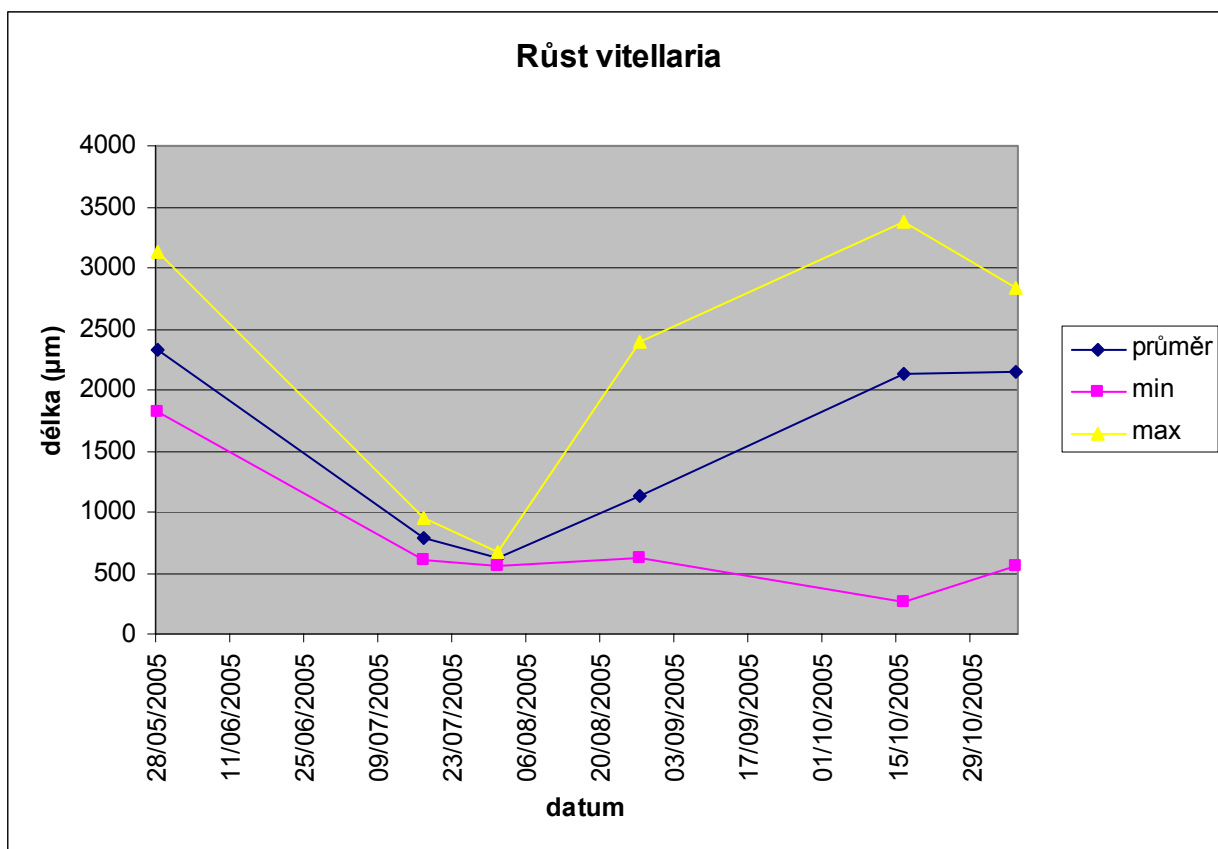
Obr. 4.51 Změny šířky germaria *V. caprai* zjištěné u samic odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2005



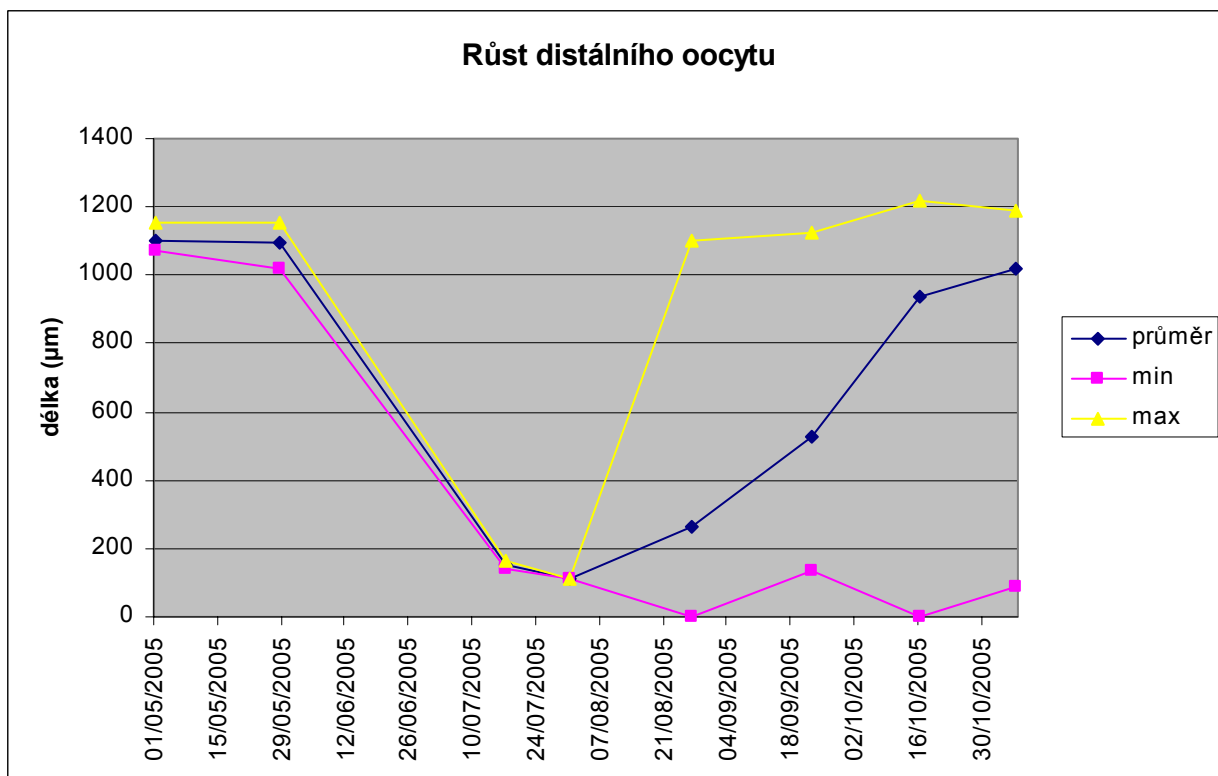
Obr. 4.52 Změny délky previtellaria *V. caprai* zjištěné u samic odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2005



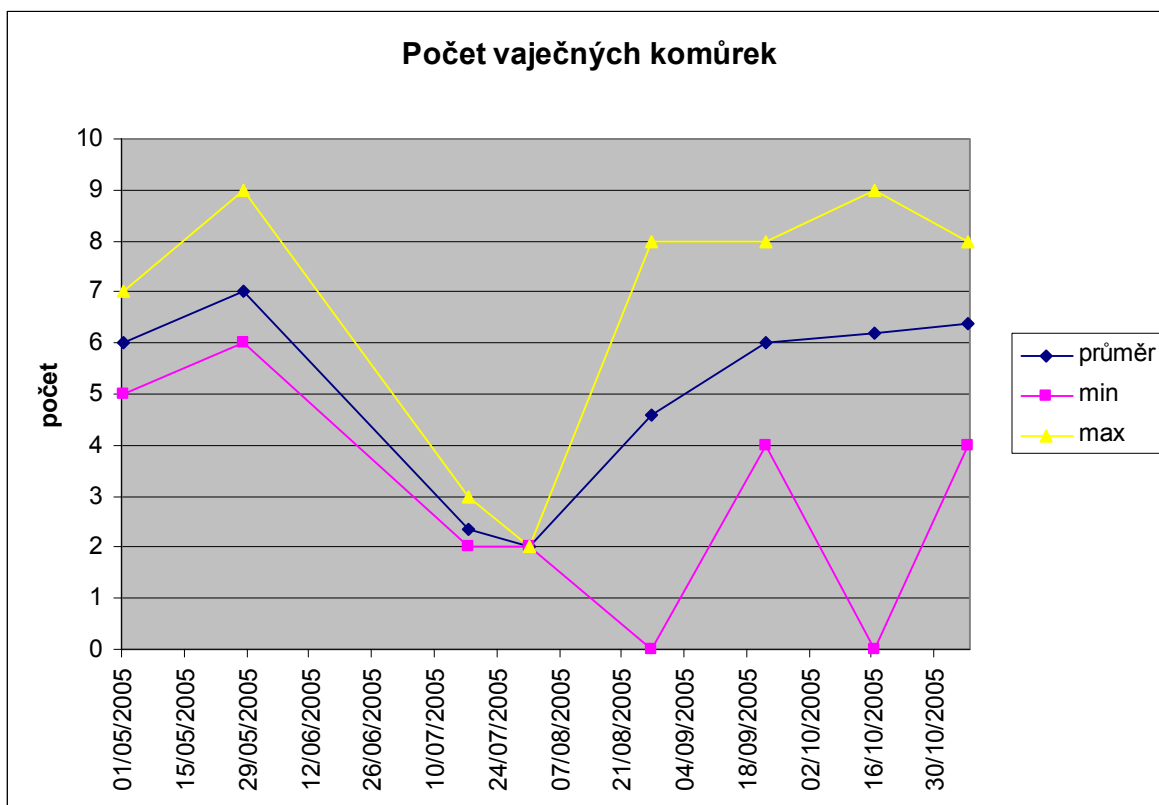
Obr. 4.53 Změny délky vitellaria *V. caprai* zjištěné u samic odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2005



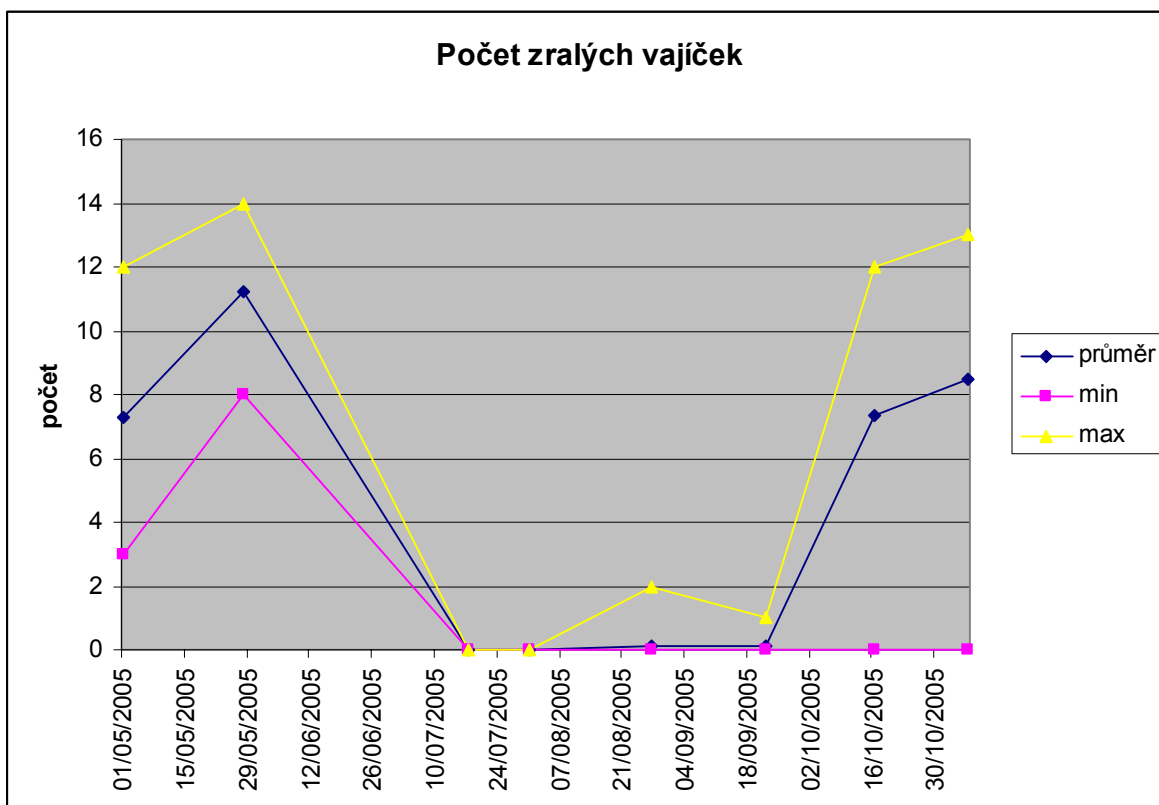
Obr. 4.54 Změny délky distálního oocyty *V. caprai* zjištěné u samic odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2005



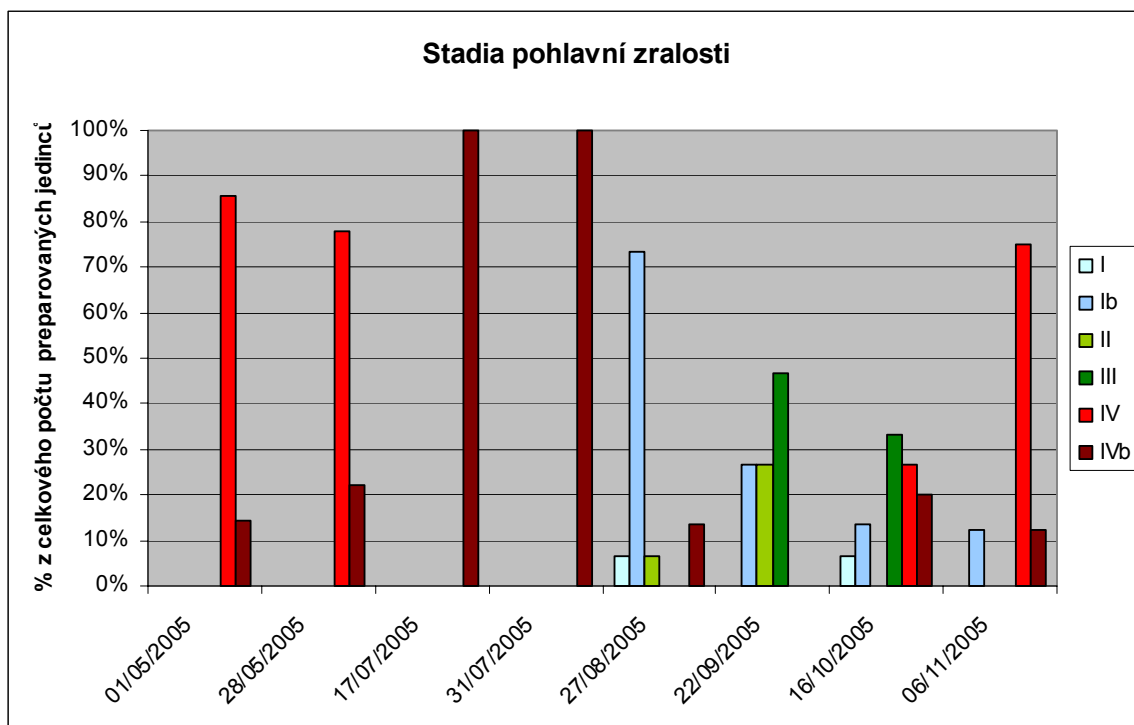
Obr. 4.55 Změny počtu vaječných komůrek *V. caprai* zjištěné u samic odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2005



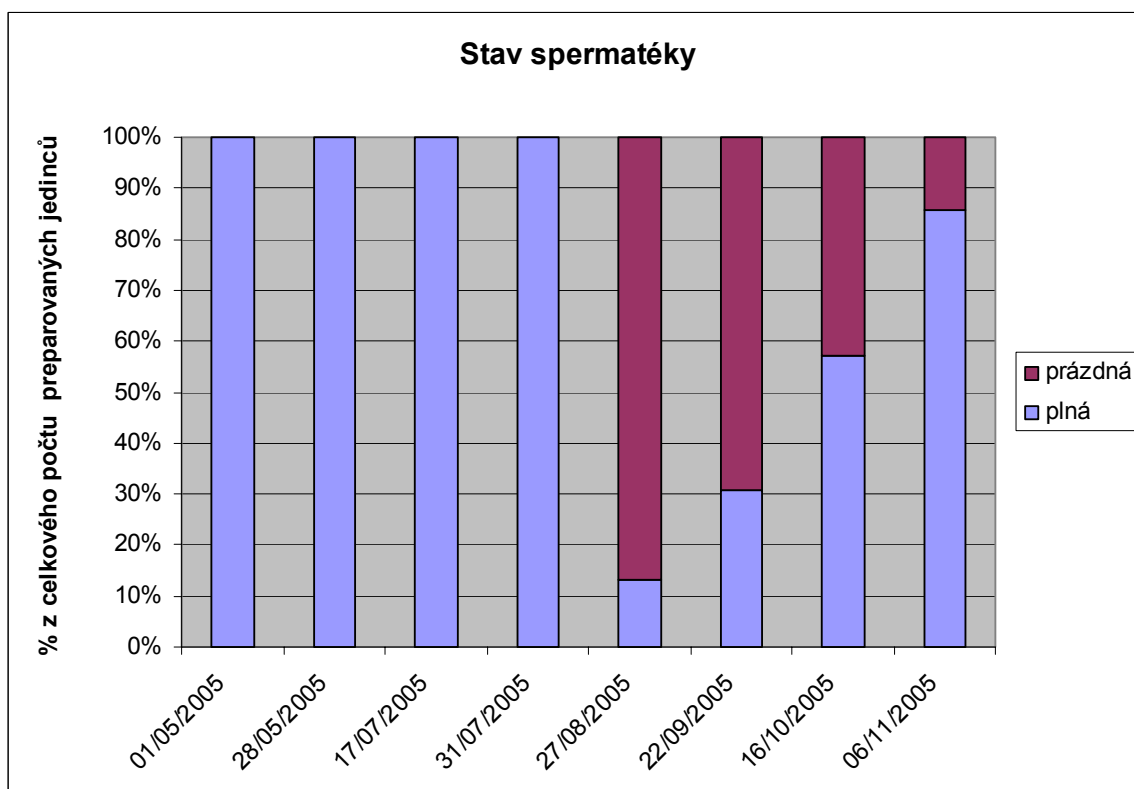
Obr. 4.56 Změny počtu zralých vajíček *V. caprai* zjištěné u samic odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2005



Obr. 4.57 Relativní zastoupení samic *V. caprai* odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2005 s jednotlivými stadii pohlavní zralosti definovanými v metodice, kap. 3.2.3



Obr. 4.58 Relativní zastoupení samic *V. caprai* odchycených na lokalitě 2 v sezóně 2005 s prázdnou či plnou (se spermii) spermatékou



Tab. 4.X Vývoj samičí pohlavní soustavy hladinatky *V. caprai* na lokalitě 2 v roce 2005

	N	germarium										previtellarium				
		délka (μm)					šířka (μm)					délka (μm)				
		průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	n
1/5/05	7	232.9	64.2	152	334	9	175.6	14.7	149	212	9	0	0	0	0	14
28/5/05	9	185.6	25.4	135	248	18	162.6	21.9	101	206	18	0	0	0	0	45
17/7/05	3	160.7	1.9	125	198	17	130.9	8.3	110	163	18	0	0	0	0	12
31/7/05	1	205.7	0.0	173	232	6	135.8	0.0	121	159	6	0	0	0	0	4
27/8/05	15	251.7	24.4	190	328	106	197.9	18.0	134	264	106	242.9	131.9	0	539	95
22/9/05	15	242.7	25.5	128	357	97	172.0	26.4	113	256	97	92.5	135.1	0	413	81
16/10/05	15	196.2	25.4	153	266	74	163.4	30.4	84	244	74	27.5	55.6	0	198	53
6/11/05	8	260.7	12.4	207	299	40	245.0	24.2	184	291	40	21.6	57.1	0	201	28

N: počet měřených jedinců, n: počet měřených struktur, min: minimální hodnota, max: maximální hodnota, s: směrodatná odchylka; rozměry jsou uvedeny v μm

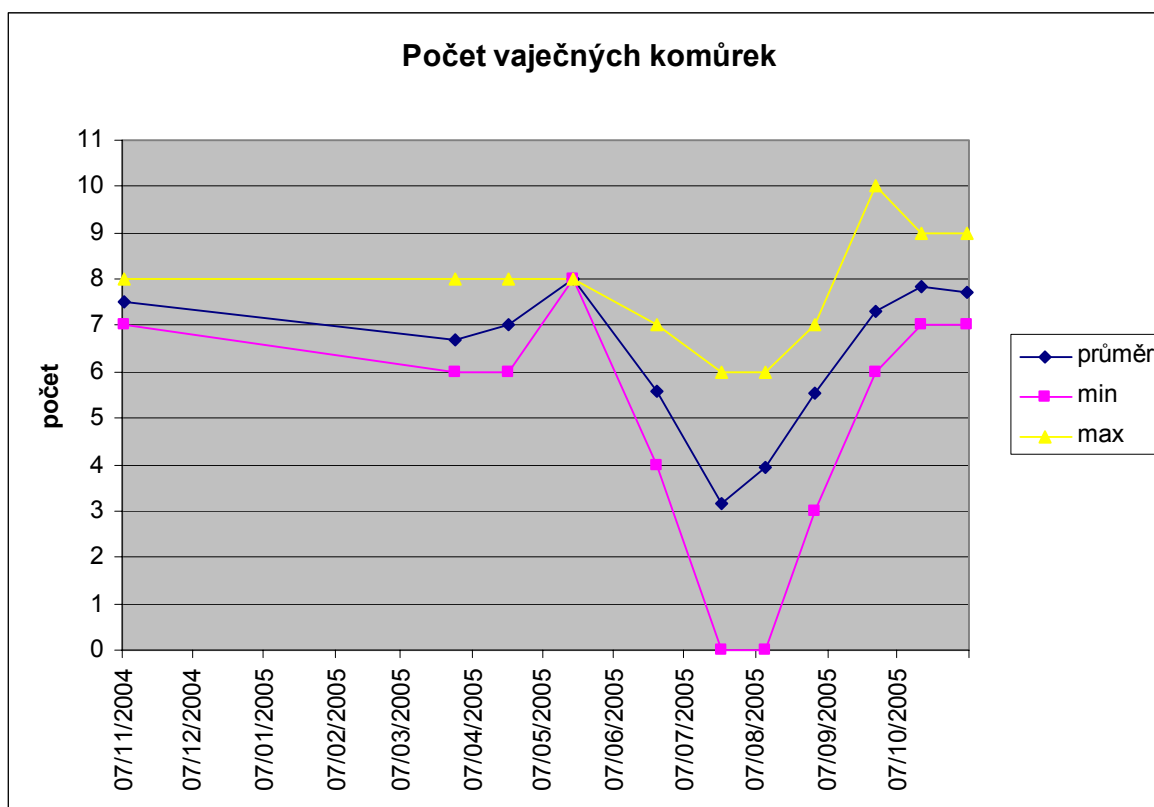
Tab. 4.X - pokračování

	vitellarium					distální oocyt				vaječné komůrky				zralá vajíčka			
	délka (μm)					délka (μm)				počet				počet			
	průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	průměr	s	min	max	průměr	s	min	max
1/5/05	-	-	-	-	0	1102.9	27.4	1073	1154	6.0	0.8	5	7	7.3	2.8	3	12
28/5/05	2329.7	508.3	1812	3138	7	1097.6	39.3	1021	1156	7.0	1.2	6	9	11.2	2.0	8	14
17/7/05	779.5	26.5	614	951	18	155.0	10.6	140	163	2.3	0.5	2	3	0.0	0.0	0	0
31/7/05	623.0	0.0	558	666	6	113.0	0.0	113	113	2.0	0.0	2	2	0.0	0.0	0	0
27/8/05	1131.6	412.7	629	2391	96	263.8	311.8	0	1100	4.6	2.1	0	8	0.1	0.5	0	2
22/9/05	1271.0	498.8	223	2755	84	524.6	352.9	135	1123	6.0	1.2	4	8	0.1	0.3	0	1
16/10/05	2132.1	791.3	257	3381	48	939.5	447.7	0	1219	6.2	2.6	0	9	7.3	4.4	0	12
6/11/05	2151.2	590.5	562	2840	33	1020.3	352.6	90	1191	6.4	1.1	4	8	8.5	3.6	0	13

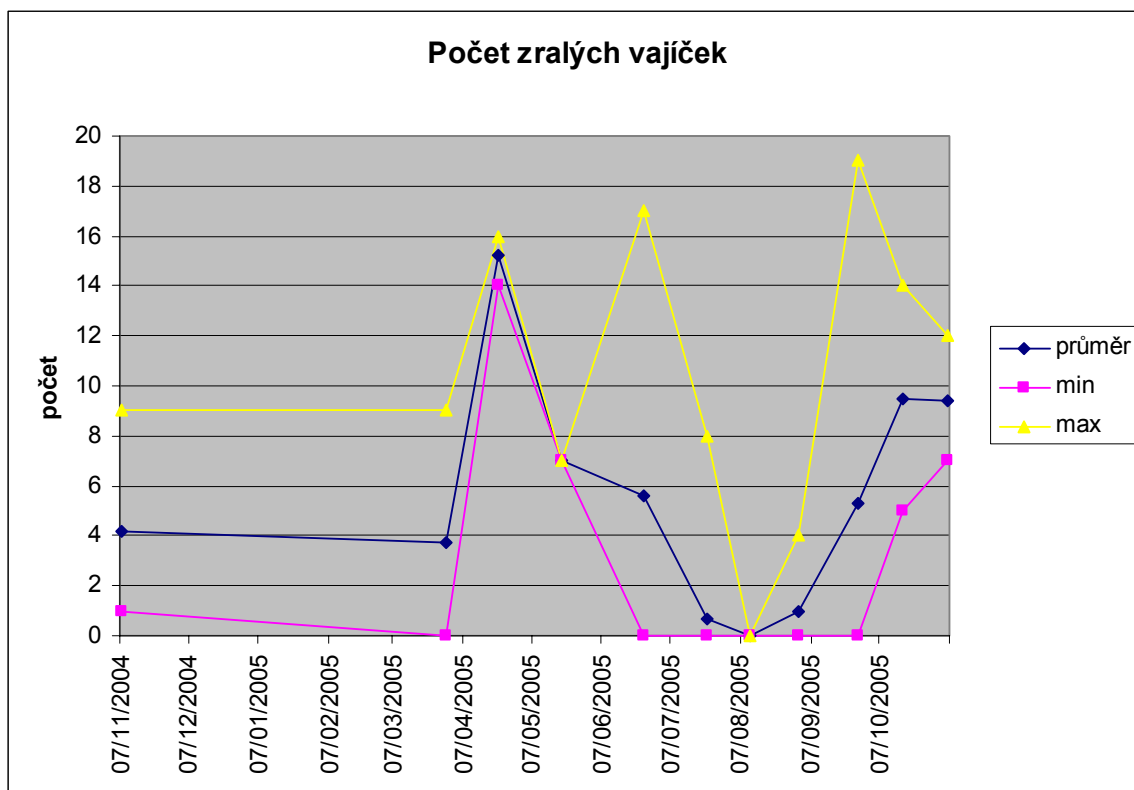
4.1.3.1.4 Lokalita č. 3, r. 2004-2005

Na této lokalitě je zachycena situace před i po přezimování, kdy jsou téměř všechny sledované charakteristiky shodné. Část samic přezimuje se zralými vajíčky pouze ve vitellariu, tedy stupně oogeneze III. Počet vaječných komůrek klesá od května do srpna, poté stoupá až na maximální zachycený počet mezi všemi samicemi. Kladoucí samice se vyskytují skoro po celý rok s krátkou přestávkou v srpnu. Vývoj vnitřních genitálií dospělých samic na lokalitě 3 v r. 2005 ilustrují grafy na Obr. 4.59 –Obr. 4.62 a Tab. 4.XI.

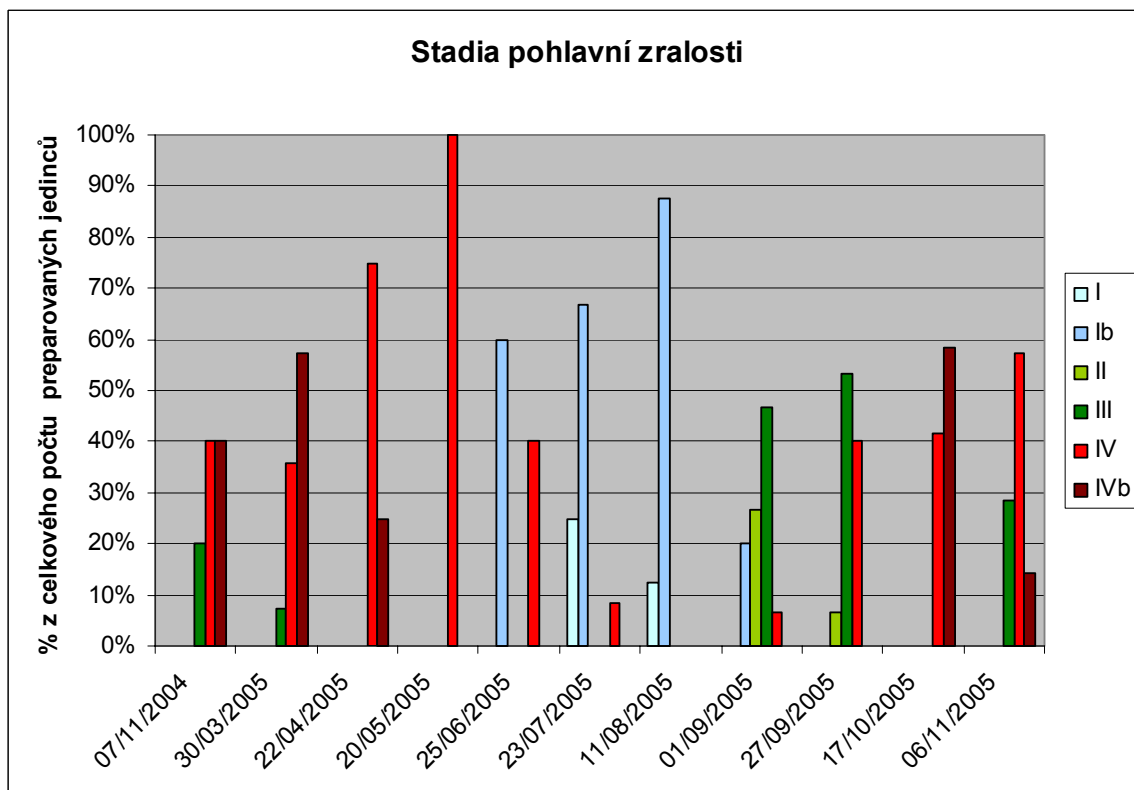
Obr. 4.59 Změny počtu vaječných komůrek *V. caprai* zjištěné u samic odchycených na lokalitě 3 v sezóně 2004 - 2005



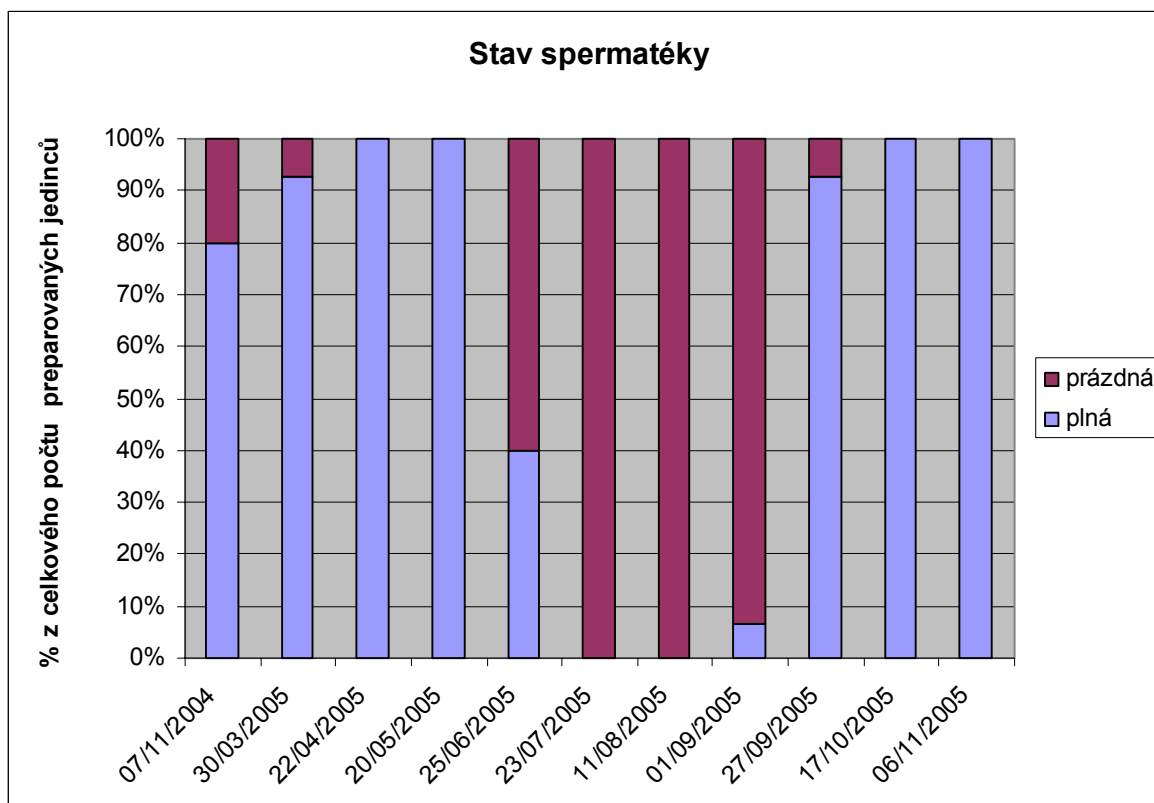
Obr. 4.60 Změny počtu zralých vajíček *V. caprai* zjištěné u samic odchycených na lokalitě 3 v sezóně 2004 - 2005



Obr. 4.61 Relativní zastoupení samic *V. caprai* odchycených na lokalitě 3 v sezóně 2004 – 2005 s jednotlivými stadii pohlavní zralosti definovanými v metodice, kap. 3.2.3



Obr. 4.62 Relativní zastoupení samic *V. caprai* odchycených na lokalitě 3 v sezóně 2004 – 2005 s prázdnou či plnou (se spermiemi) spermatékou



Tab. 4.XI Vývoj samičí pohlavní soustavy hladinatky *V. caprai* na lokalitě 3 v roce 2004 – 2005

	N	počet vaječných komůrek				počet zralých vajíček				stupeň oogeneze						stav spermatéky	
		průměr	s	min	max	průměr	s	min	max	I	Ib	II	III	IV	IVb	plná	prázdná
07/11/2004	5	7.5	0.5	7	8	4.2	2.9	1	9	0%	0%	0%	20%	40%	40%	80%	20%
30/03/2005	14	6.7	0.7	6	8	3.7	3.0	0	9	0%	0%	0%	7%	36%	57%	93%	7%
22/04/2005	4	7.0	0.7	6	8	15.3	0.8	14	16	0%	0%	0%	0%	75%	25%	100%	0%
20/05/2005	1	8.0	0.0	8	8	7.0	0.0	7	7	0%	0%	0%	0%	100%	0%	100%	0%
25/06/2005	5	5.6	1.2	4	7	5.6	7.1	0	17	0%	60%	0%	0%	40%	0%	40%	60%
23/07/2005	12	3.2	2.0	0	6	0.7	2.2	0	8	25%	67%	0%	0%	8%	0%	0%	100%
11/08/2005	16	3.9	1.5	0	6	0.0	0.0	0	0	13%	88%	0%	0%	0%	0%	0%	100%
01/09/2005	15	5.5	1.5	3	7	0.9	1.6	0	4	0%	20%	27%	47%	7%	0%	7%	93%
27/09/2005	15	7.3	1.0	6	10	5.3	4.8	0	19	0%	0%	7%	53%	40%	0%	93%	7%
17/10/2005	12	7.8	0.6	7	9	9.5	2.5	5	14	0%	0%	0%	0%	42%	58%	100%	0%
06/11/2005	7	7.7	0.7	7	9	9.4	2.1	7	12	0%	0%	0%	29%	57%	14%	100%	0%

N: počet měřených jedinců, n: počet měřených struktur, min: minimální hodnota, max: maximální hodnota, s: směrodatná odchylka; rozměry jsou uvedeny v μm

Tab. 4.XII srovnává velikost distálního oocyty samic stupně oogeneze Ib a II, vybraných ze všech sběrů.

Tab. 4.XII Srovnání délky distálního oocyty u čeho samic stupně oogeneze Ib a II, vybraných ze všech sběrů

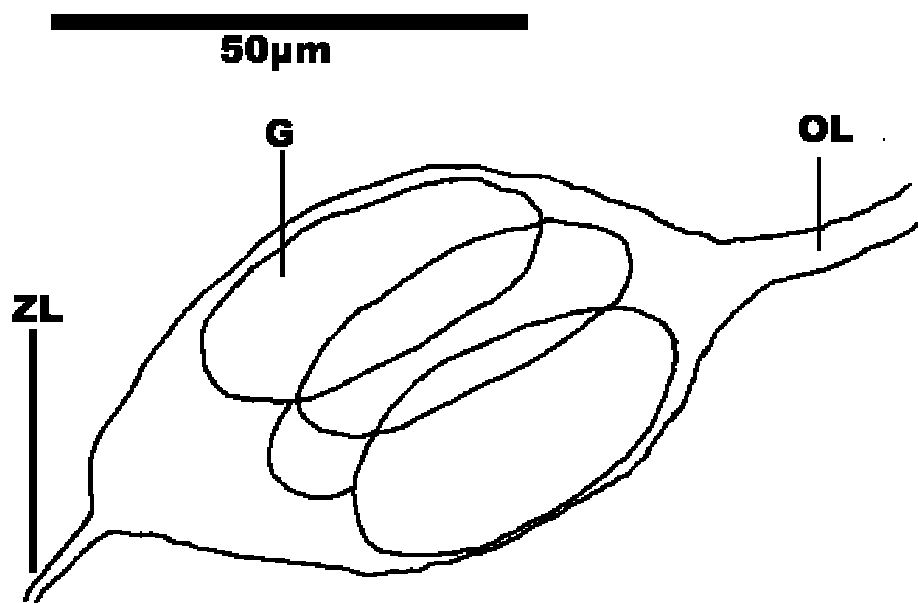
stupeň oogeneze	průměr	s	min	max	n
Ib	97.72	60.79	12	238	76
II	241.03	72.46	137	503	34

n = počet změřených oocytů, ostatní jednotky = μm , ostatní zkratky stejné jako v Tab. 4.XI.

4.1.3.2 Nymfy

Vaječníky nymf 1. instaru jsou dobře rozeznatelné v oblasti 3. zadečkového článku. Rozlišitelné jsou následující struktury: závěsný ligament, peritoneální obal (stěna) vaječníku, 4 germaria a postranní vejcovod napojený na peritoneální vak. (viz Obr. 4.63). Již v prvním larválním instaru jsou ve vaječníku sice patrná s využitím popsaných mikroskopických metod 4 germaria, ale samotné ovariooly nejsou zřetelně peritoneálními septy odděleny, resp. diferencovány. Velikost celého vaječníku (od báze závěsného ligamentu po začátek postranního vejcovodu) je $66 \mu\text{m}$, elipsoidní germarium má délku cca $34 \mu\text{m}$ a šířku $19 \mu\text{m}$.

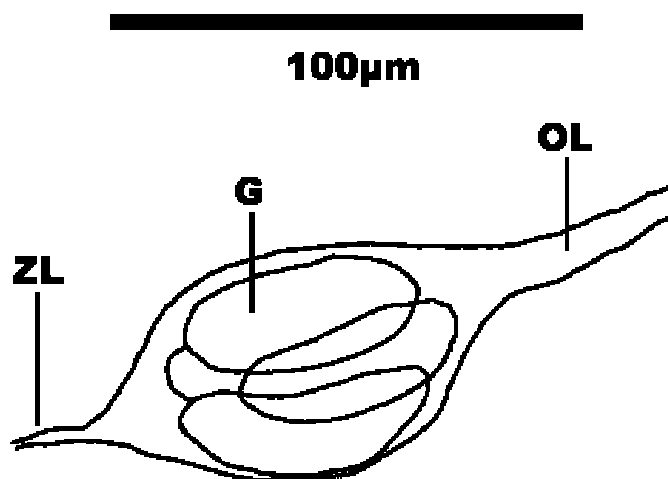
Obr. 4.63 Vaječník nymfy L1



G: germarium, OL: postranní vejcovod, ZL: závěsný ligament

Vaječník nymf L2 se vzhledem ani polohou neliší od vaječníků předchozího stadia, pouze celková délka je větší - 85 μm a délka germaria - 60 μm (viz Obr. 4.64). Postranní vejcovody končí distálně slepě v oblasti 8. zadečkové článku.

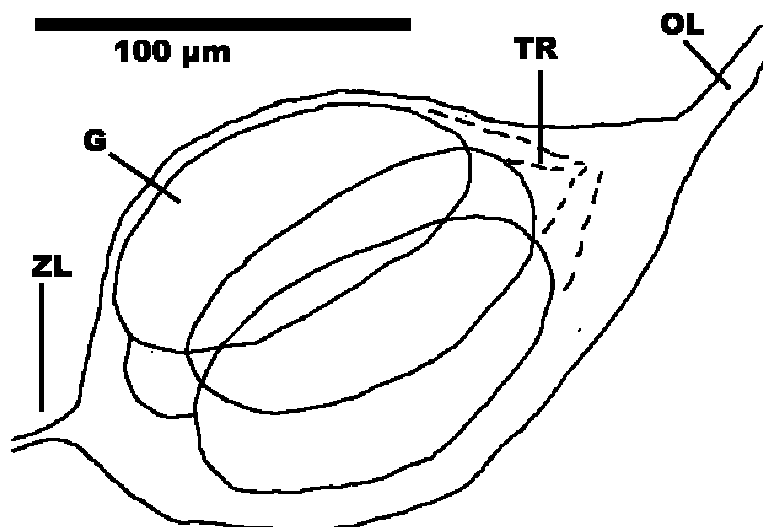
Obr. 4.64 Vaječník nymfy L2



G: germarium, OL: postranní vejcovod, ZL: závěsný ligament

Vaječníky larev L3 jsou větší oproti situaci u L2 – celková délka – 149 μm , délka germaria – 77 μm (viz Obr. 4.65). Celkový vzhled i poloha vaječníku jsou podobné jako u L2, mezi germarií a postranním vejcovodem je již však rozlišitelná přechodná zóna, tj. začínají se zřetelně diferencovat i distálněji ležící části ovariol (= „transition region“ sensu Ibañez de Barrett et al. 2004).

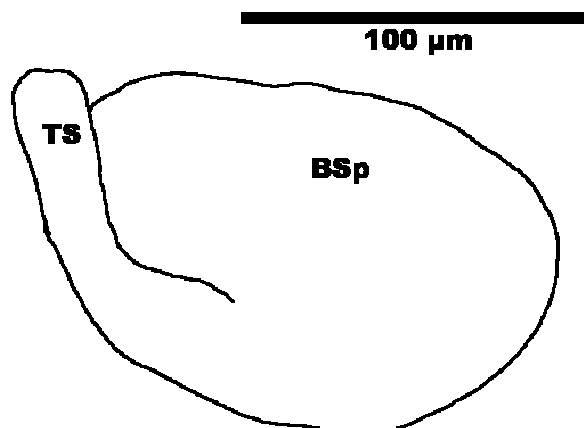
Obr. 4.65 Vaječník nymfy L3



G: germarium, OL: postranní vejcovod, TR: přechodná zóna, ZL: závěsný ligament

Postranní vejcovody se napojují na společný vejcovod. Na dorsální straně vaginy se zakládá bulbus spermatéky. Kanál spermatéky se začíná vychlipovat u farátních nymf L4 (viz Obr. 4.66).

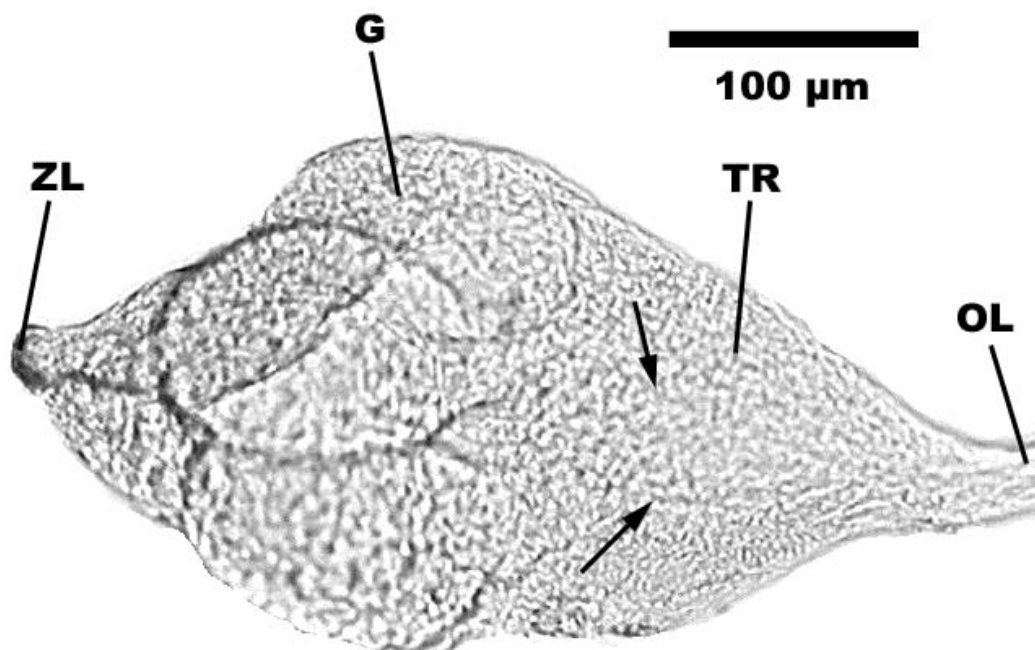
Obr. 4.66 Vychlipující se spermatéka farátní nymfy L4



BSp: bulbus spermatéky, TS: trubice spermatéky

Vaječníky nymf 4. instaru jsou větší než u L3, členění zůstává nezměněno (viz Obr. 4.67). Dochází však k relativnímu zkrácení postranních vejcovodů (vzhledem k velikosti těla) a vaječníky se tak přesouvají do oblasti 4. abdominálního segmentu. Celková délka vaječníků činí 243 µm, délka germarií 99 µm.

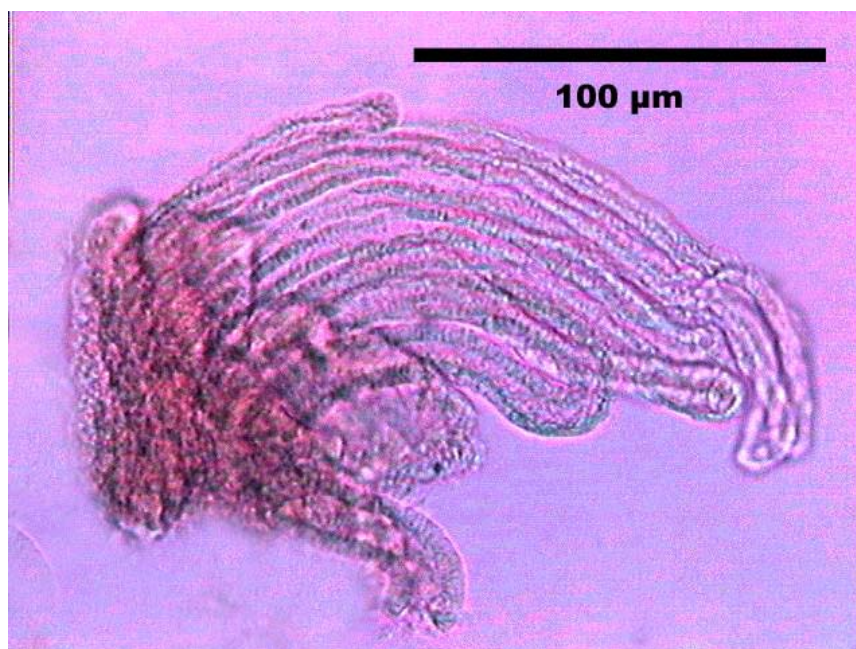
Obr. 4.67 Vaječník nymfy L4. Šipky označují hranici ovariol



G: germarium, OL: postranní vejcovod, TR: přechodná zóna, ZL: závěsný ligament

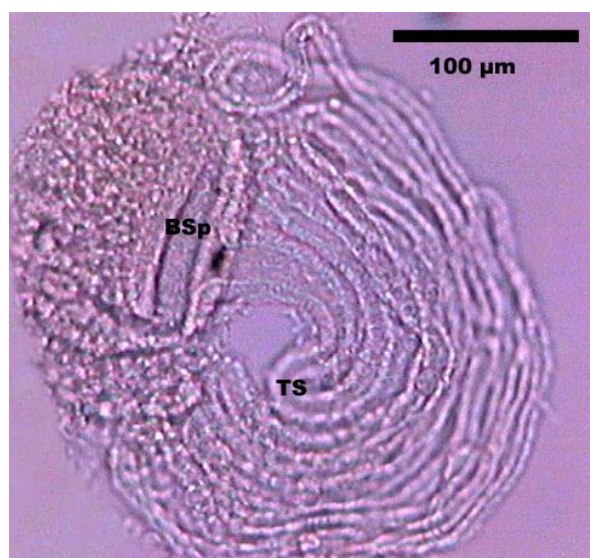
Spermatéka prodělává intenzivní růst (zvětšuje se na 227 μm délky a 135 μm šířky), a již se blíží definitivnímu tvaru. Stěna spermatéky je tvořena vysokým epitelem (viz Obr. 4.68).

Obr. 4.68 Spermatéka nymfy L4. Bulbus spermatéky utržený.



Vaječníky larev L5 procházejí největšími změnami. Larvy bezprostředně po ekdysi mají vaječníky podobné jako u L4, pouze jsou zvětšené (celková délka = 294 μm , délka germaria = 103 μm). Leží ve 4. abdominálním segmentu. Délka vejcovodů je průměrně 1111 μm . Spermatéka zvětšuje velikost na 281 μm délky a 181 μm šířky, morfologicky se podobá spermatéce larev L4 (viz Obr. 4.69).

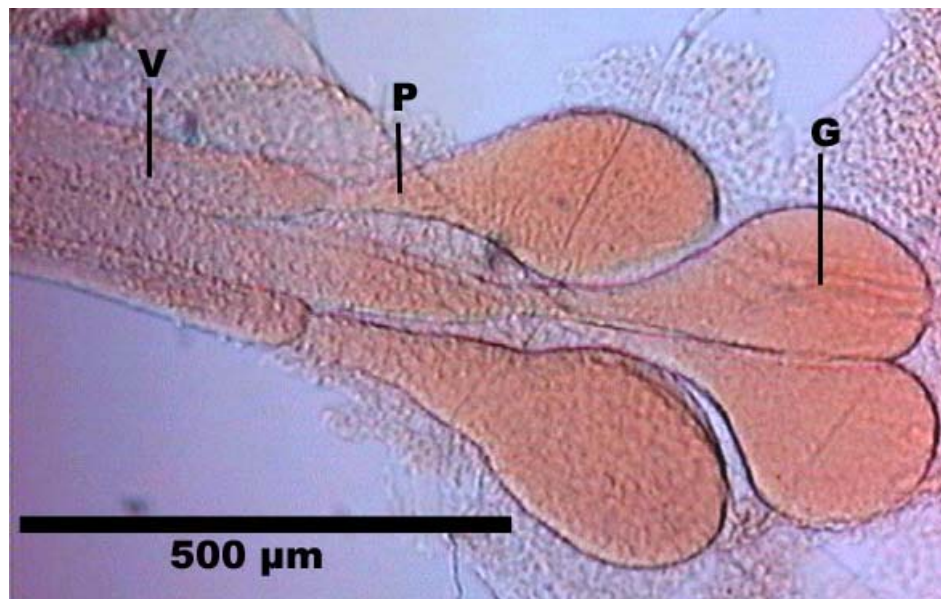
Obr. 4.69 Spermatéka larev L5D0. Vysoký epitel už jen v proximální části trubice spermatéky



BSp: bulbus spermatéky, TS: trubice spermatéky

Vaječníky larev L5D7 vykazují značnou variabilitu ve srovnání situace u různých jedinců. 67 % nymf L5D7* má vaječníky, které se již podobají pohlavní soustavě dospělců (viz Obr. 4.70). Jejich pohlavní soustava má tedy zkrácený postranní vejcovod (251 μm) a dlouhá vitellaria (425 μm). Celý vaječník leží v 5. – 6. zadečkovém článku. Spermatéka se také podobá semenné schránce dospělých samic.

Obr. 4.70 Vaječník larvy L5 „dospělého“ typu, charakteristický dlouhými vitellarii a krátkým postranním vejcovodem (na fotografii nezobrazen).

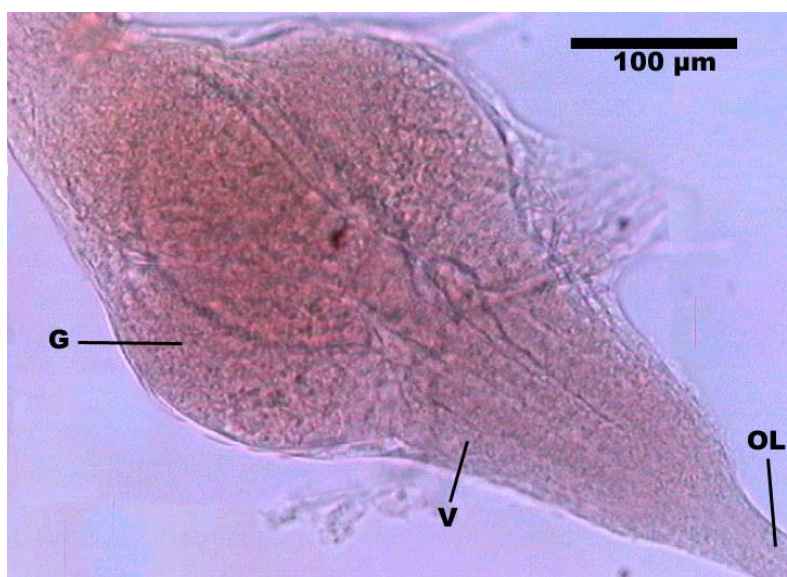


G: germarium, P: previtellarium, V: vitellarium

Některé nymfy L5 (33 %) však mají stále „larvální“ typ vaječníků (viz Obr. 4.71), charakterizovaný málo zkráceným postranním vejcovodem (530 μm) a krátkým, nebo použitou metodou nerozlišitelným vitellariem (150 μm). Také spermatéka je v těchto případech menší než u dospělých jedinců.

* 20% preparovaných jedinců L5 již byli farátní dospělci

Obr. 4.71 Vaječník larvy L5 „larválního“ typu, charakteristický krátkými vitellarii a dlouhým postranním vejcovodem.

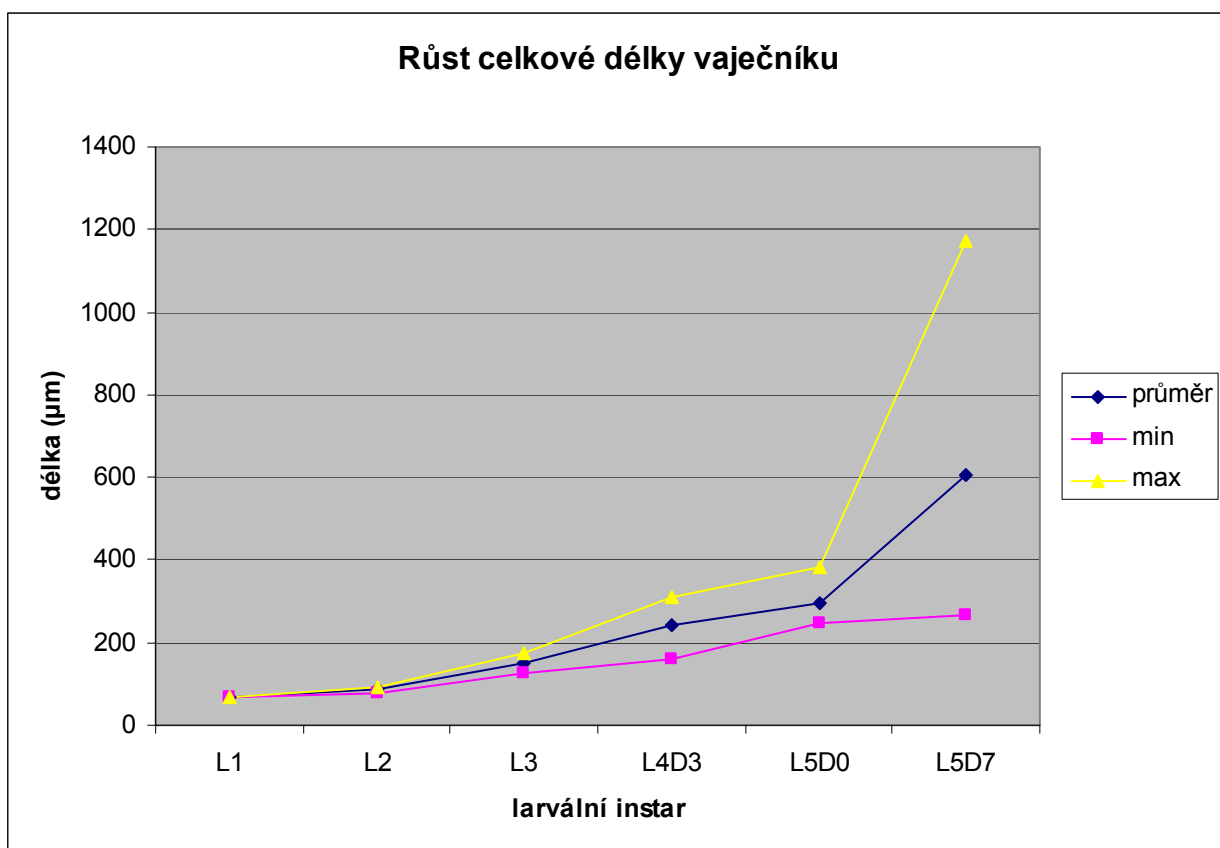


G: germarium, OL: postranní vejcovod, P: previtellarium, V: vitellarium

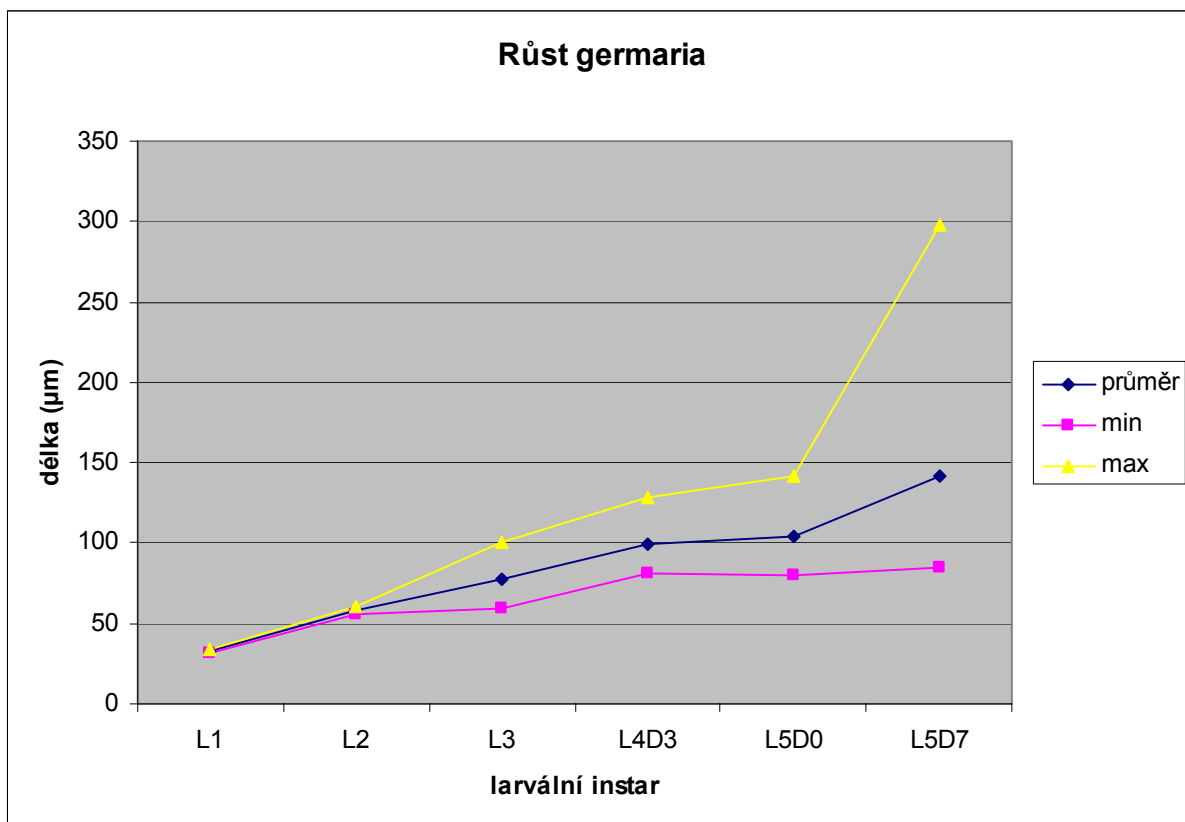
Byly zachyceny případy (16 %), kdy celý vaječník byl „dospělého“ typu, ale vitellaria byla přibližně uprostřed značně rozšířená (průměrně 84 μm, oproti 35 μm ostatním).

Následující grafy na Obr. 4.72 – Obr. 4.74 a Tab. 4.XIII zachycují vývoj hlavních charakteristik samičí pohlavní soustavy larev *V. caprai*. Z grafů je patrná nízká variabilita situace vývoje pohlavních orgánů až do dosažení stadia larev do 4. až 5. instaru, ale v průběhu posledního instaru jsou rozdíly ve vývoji pohlavní soustavy u jednotlivých jedinců velké. Zajímavý je také fakt, že minimální hodnoty měřených struktur mají mnohem menší rozptyl než hodnoty průměrné a maximální.

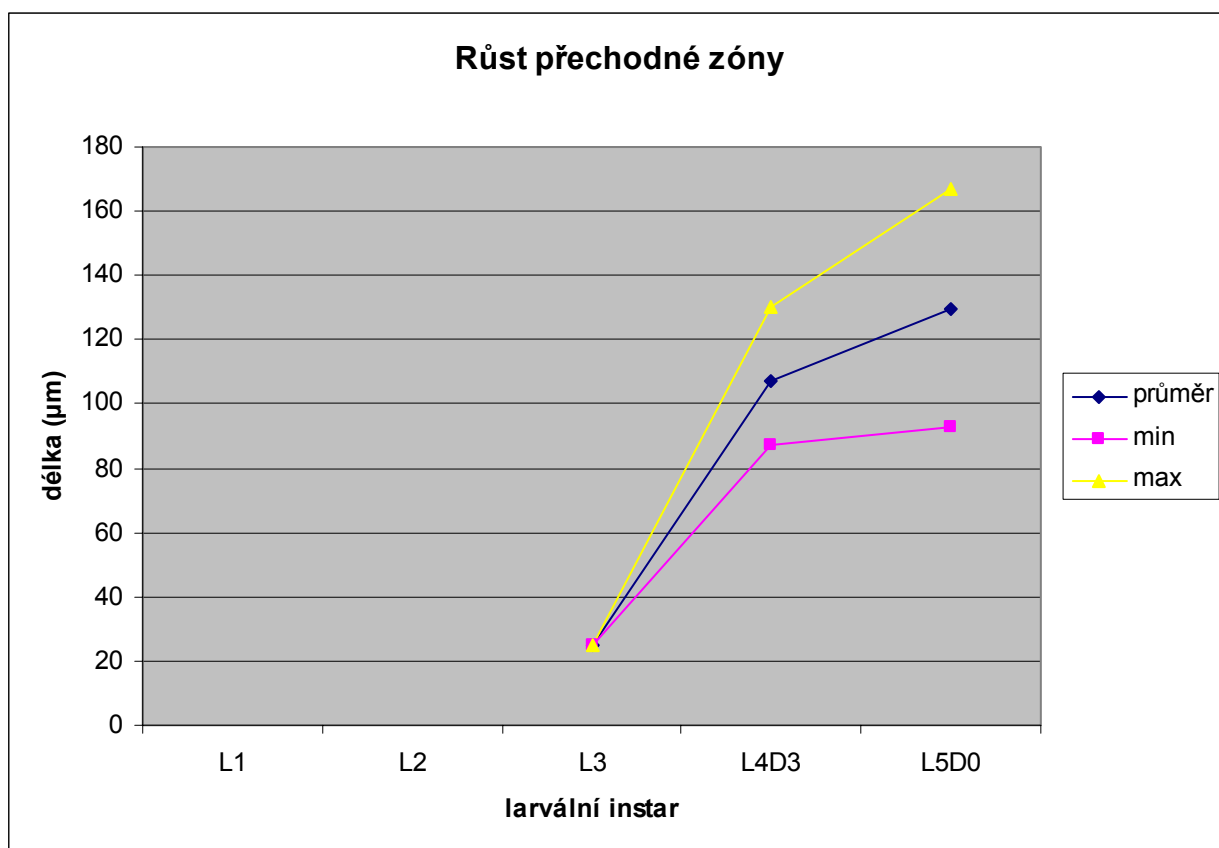
Obr. 4.72 Vývoj délky vaječníku v závislosti na larválním instaru *V. caprai*



Obr. 4.73 Vývoj délky germaria v závislosti na larválním instaru *V. caprai*



Obr. 4.74 Vývoj délky přechodné zóny v závislosti na larválním instaru *V. caprai*



Tab. 4.XIII Vývoj samičích pohlavních orgánů larev hladinatky *V. caprai*

	N	celý vaječník										germarium										přechodná zóna				
		délka (μm)					šířka (μm)					délka (μm)					šířka (μm)					délka (μm)				
		průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	n
L1	1	66.0	0.0	66	66	1	37.0	0.0	37	37	1	33.0	1.0	32	34	2	17.5	1.5	16	19	2	-	-	-	-	-
L2	2	85.5	6.1	78	93	3	69.0	9.8	57	81	3	58.0	2.0	56	60	2	23.5	0.5	23	24	2	-	-	-	-	-
L3	6	149.0	14.5	127	172	6	111.0	16.0	91	140	5	77.1	13.5	59	100	6	49.2	4.4	43	56	6	25.0	0.0	25	25	1
L4D3	13	243.5	52.7	160	311	11	150.1	35.0	84	201	11	99.1	15.9	81	128	11	72.3	8.3	59	88	12	107.2	12.7	87	130	14
L5D0	12	294.4	36.2	246	385	12	167.5	26.1	117	218	12	103.7	17.4	80	142	28	71.9	13.1	50	95	27	129.4	17.2	93	167	31
L5D7	12	604.2	280.7	268	1171	12	269.7	111.6	119	426	12	141.5	46.4	85	298	50	90.9	43.8	46	212	50	-	-	-	-	-

N: počet měřených jedinců, n: počet měřených struktur, min: minimální hodnota, max: maximální hodnota, s: směrodatná odchylka; rozměry jsou uvedeny v μm

Tab. 4.XIII – pokračování

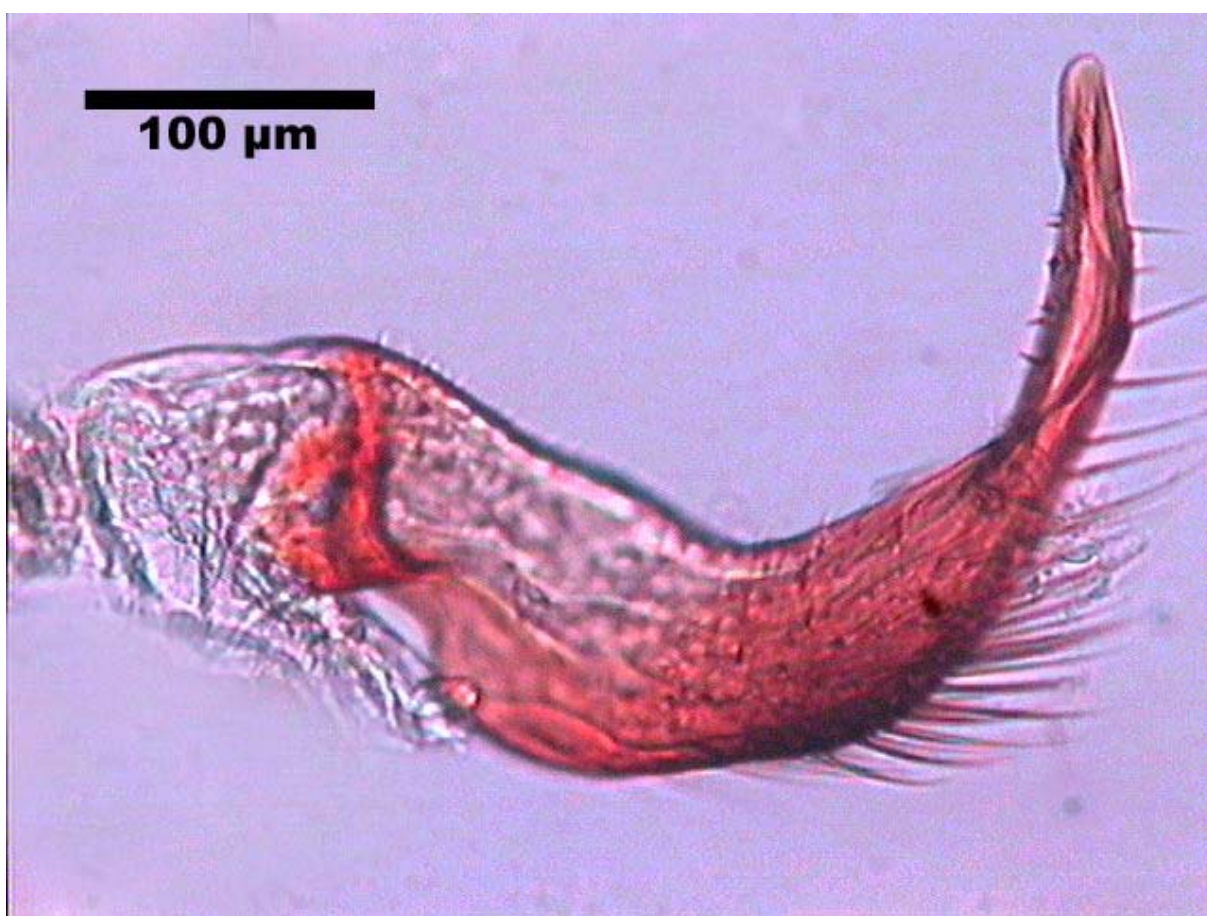
	vitellarium					previtellarium					postranní vejcovod					spermatéka									
	délka (μm)					délka (μm)					délka (μm)					délka (μm)					šířka (μm)				
	průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	n	průměr	s	min	max	n
L1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
L2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	635.0	562.0	708	73	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
L3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	818.5	795.0	842	23.5	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
L4D3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	928.3	853.0	1028	69.1	4	227.5	21.5	206	249	2	135.5	25.5	110	161	2
L5D0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1111.0	765.0	1659	291	6	274.0	28.2	240	309	3	181.0	18.4	155	195	3
L5D7	356.5	182.7	96	729	49	75.0	56.3	34	257	33	292.1	124.0	514	143	8	545.1	216.4	278	912	8	332.1	87.3	232	459	7

4.1.4 Vnější genitálie

4.1.4.1 Samci

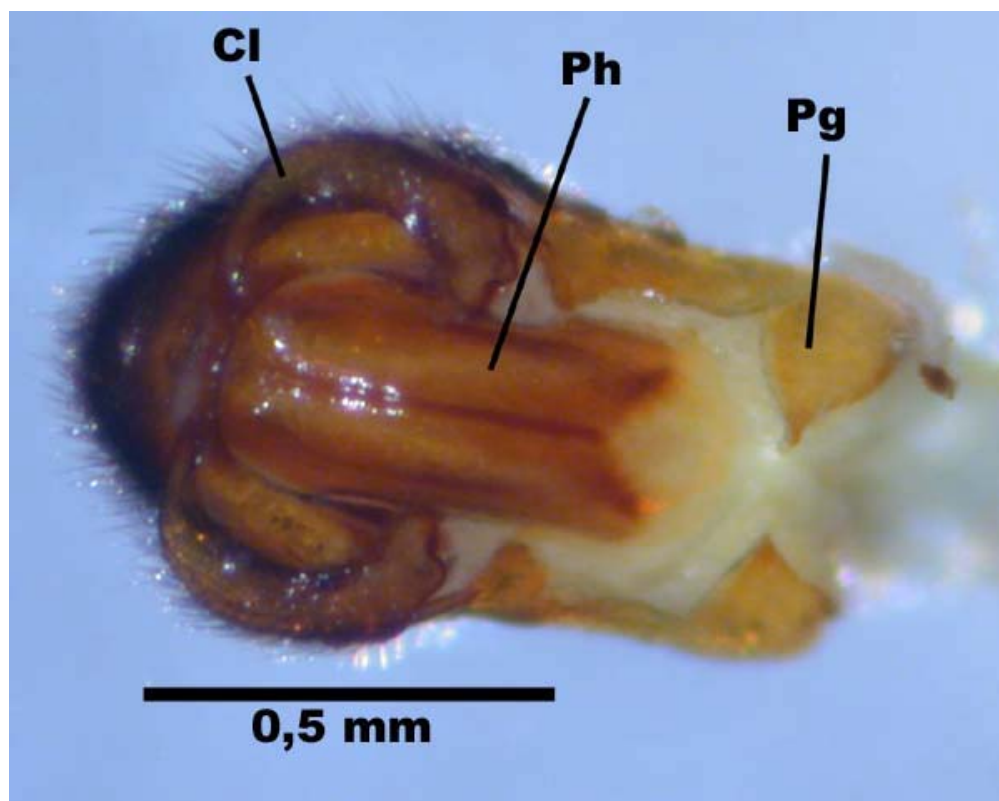
Vnější genitální struktury *V. caprai* detailně popisuje Andersen (1982). Nezobrazuje však uchopovací háčky (= „claspers“ sensu Andersen 1982; „parameres“ sensu D. A. Polhelmus and J. T. Polhelmus 2003;)*, proto obrazovou dokumentaci této struktury tato práce uvádí - viz Obr. 4.75 – Obr. 4.77

Obr. 4.75 Pravý uchopovací háček (clasper), laterální pohled



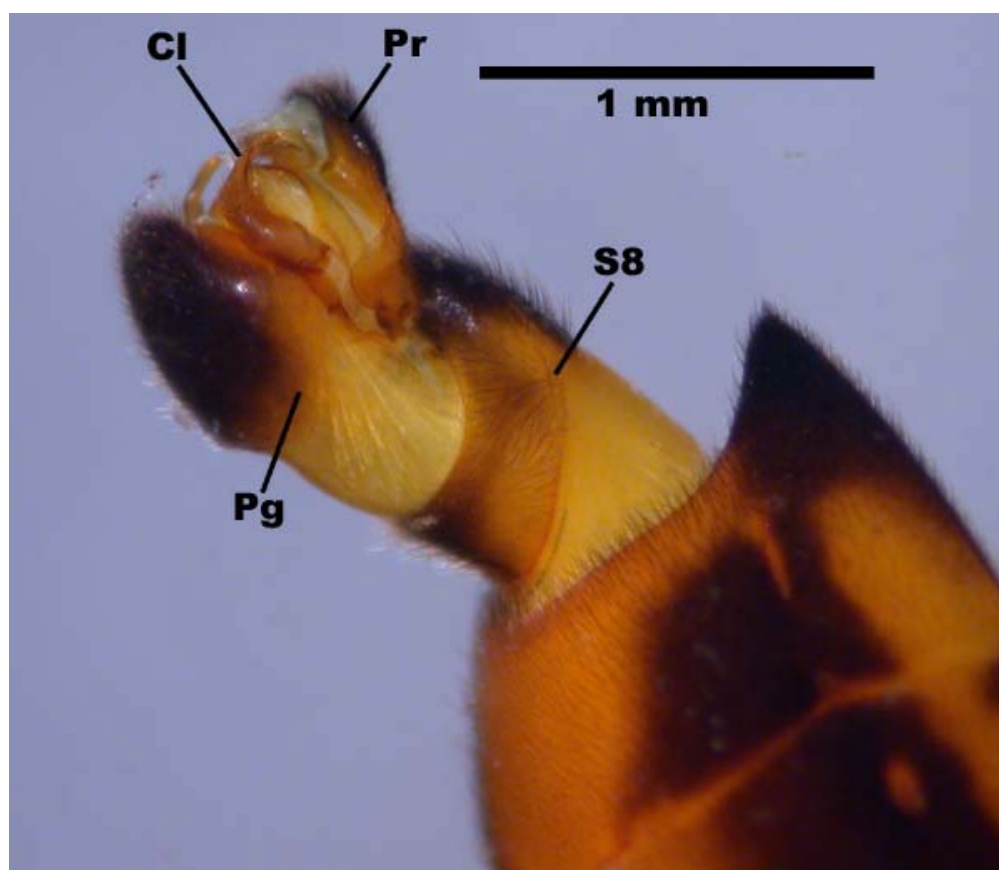
* Andersen (1982) se termínu „paramera“ záměrně vyhýbá a míní, že „claspers“ nejsou homologickou strukturou s paramery ostatních vodních ploštic.

Obr. 4.76 Dorsální pohled na genitální kapsli. Proctiger odpreparován



Cl: uchopovací háček, Pg: pygofor, Ph: falus

Obr. 4.77 Ventro-laterální pohled na samčí terminálie.



Cl: uchopovací háček, Pg: pygofor, Pr: proctiger, S8: 8. abdominální segment

4.1.4.2 Samice

Základní stavbu samičích terminálií ukazuje Obr. 4.78.

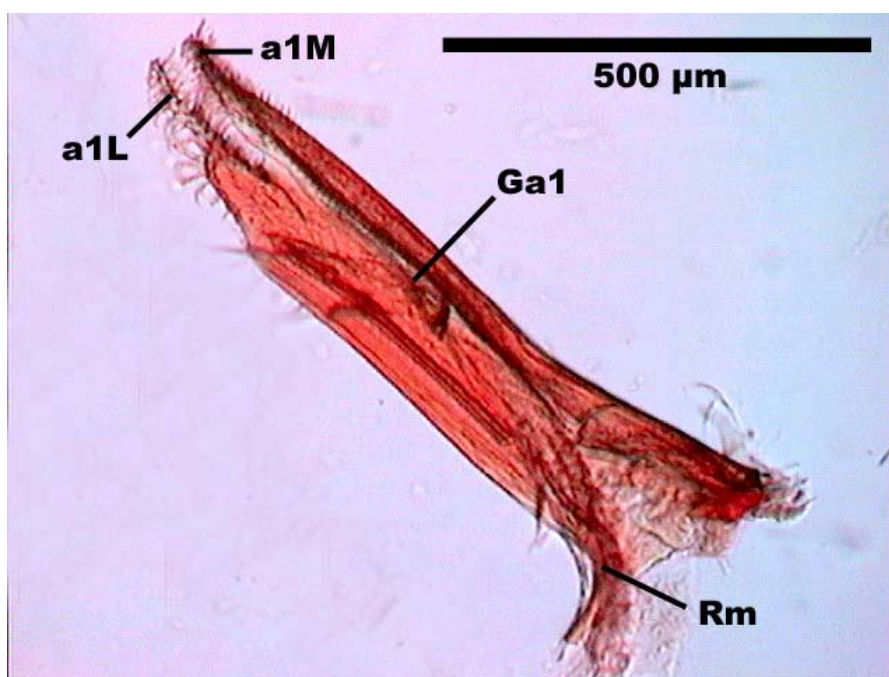
Obr. 4.78 Laterální pohled na vnější samičí genitální struktury.



Ga1: 1. gonapofýza, Ga2: 2. gonapofýza, Gx1: 1. gonocoxa, Gx2: 2. gonocoxa (není vidět – skryta za 1. gonocoxou), Pr: proctiger, T9: 9. tergít

První gonocoxa (= valvifer) je plochá a široká, tvoří přibližně obdélník se zaobleným ventro-kraniálním rohem. První gonapofýzu (= valvulu) lze přibližně popsat jako parabolický válec (žlábek), ležící svou podélnou osou v sagitální rovině (viz Obr. 4.79).

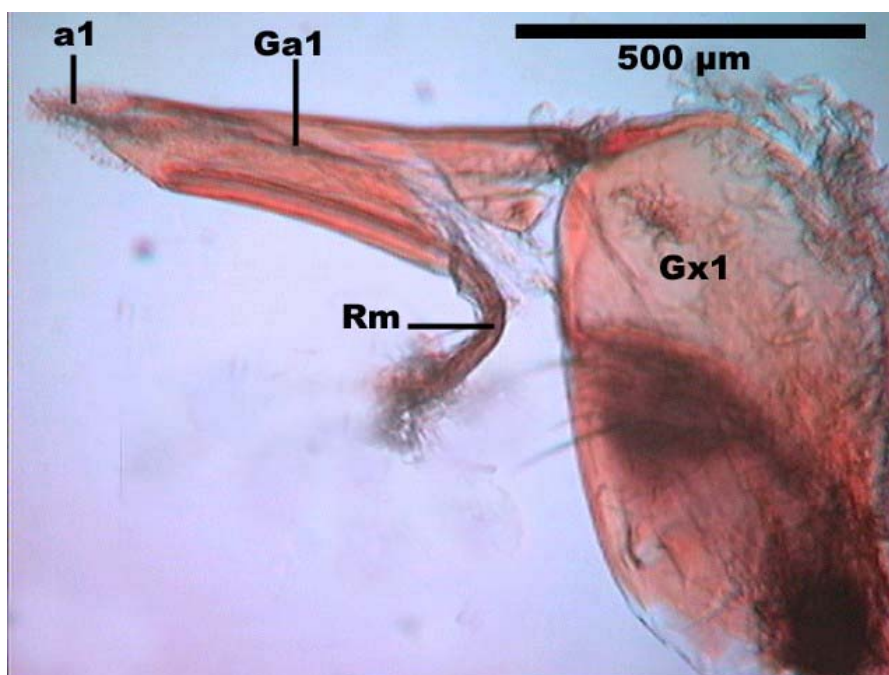
Obr. 4.79 Mediální pohled na 1. gonapofýzu. Ramus zčásti odtržen



a1L: laterální apex 1. gonapofýzy, a1M: mediální apex 1. gonapofýzy, Ga1: 1. gonapofýza, Rm: ramus

Laterální část je na proximálním konci připojena na 1. gonocoxu, distálně vybíhá v apex s peříčkovitým výběžkem (viz dále). Druhá, mediální část, je souměrná s laterální od apexu ke spojení s 1. gonocoxou, dále pokračuje jako ramus mediálně od 1. gonocoxy (viz Obr. 4.80).

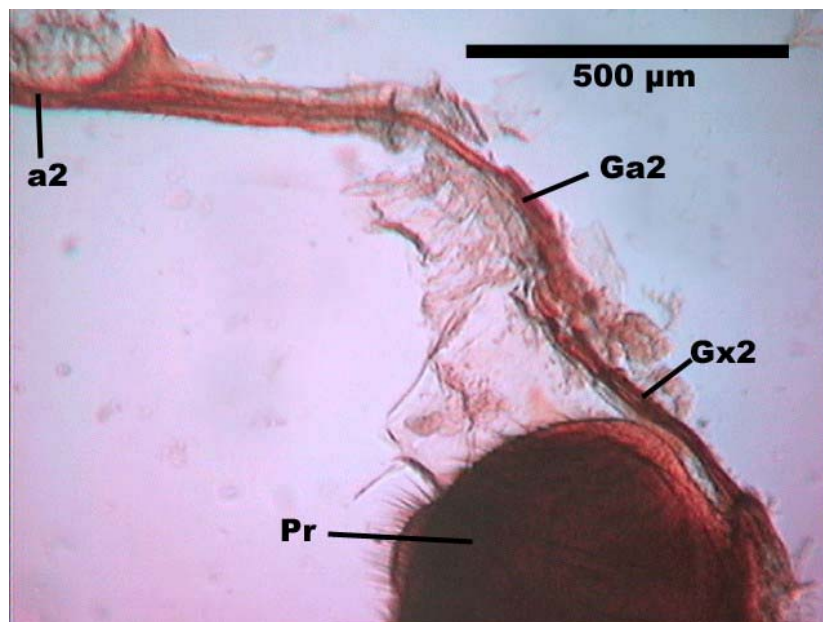
Obr. 4.80 Mediální pohled na 1. gonocoxu a 1. gonapofýzu. Ramus od gonocoxy oddělen



a1: apex 1. gonapofýzy, Ga1: 1. gonapofýza, Gx1: 1. gonocoxa, Rm: ramus

Celý pomyslný žlábek leží dnem ventrálně (ve vychlípeném stavu). Druhá gonocoxa je relativně krátká a úzká, celá leží mediálně od 1. gonocoxy. (viz Obr. 4.81).

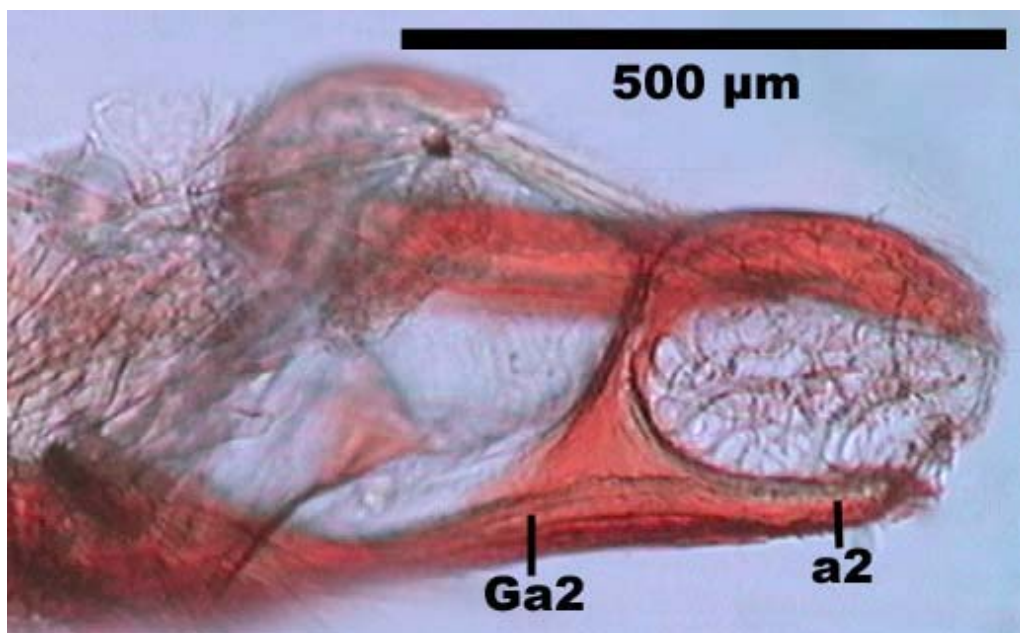
Obr. 4.81 Ventrální pohled na 2. gonocoxu a 2. gonapofýzu



a2: apex 2. gonapofýzy, Ga2: 2. gonapofýza, Gx2: 2. gonocoxa, Pr: proctiger

Druhá gonapofýza se napojuje na 2. gonocoxu jako gracilní struktura, záhy se ohýbá, zplošťuje a rozšiřuje, na konci se zase distálně zužuje a tvoří apex (viz Obr. 4.82).

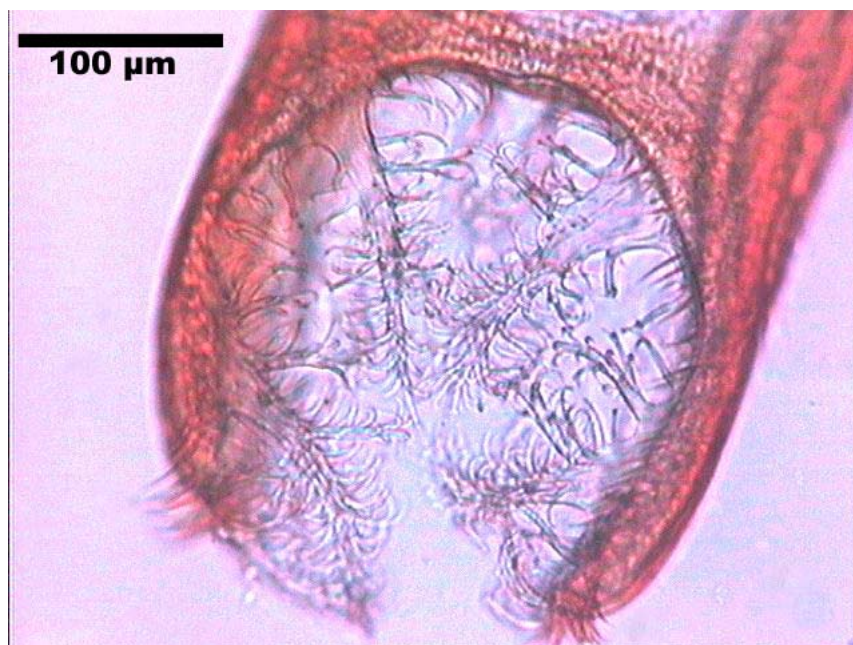
Obr. 4.82 Dorso-laterální pohled na pár 2. gonapofýz



a2: apex 2. gonapofýzy, Ga2: 2. gonapofýza

Před apexem vybíhá mediálně, a v mediální rovině se spojuje s druhou gonapofýzou 2. páru. Dorsální hrana apexu a spojky obou gonapofýz tak tvoří neuzavřenou kružnici. Na obvodu této kružnice vyrůstají mediálně 3 peříčkovité výběžky (viz Obr. 4.83 a Obr. 4.84).

Obr. 4.83 Apex 2. gonapofýzy. Dorsální pohled



Obr. 4.84 Apex 2. gonapofýzy. Ventrální pohled

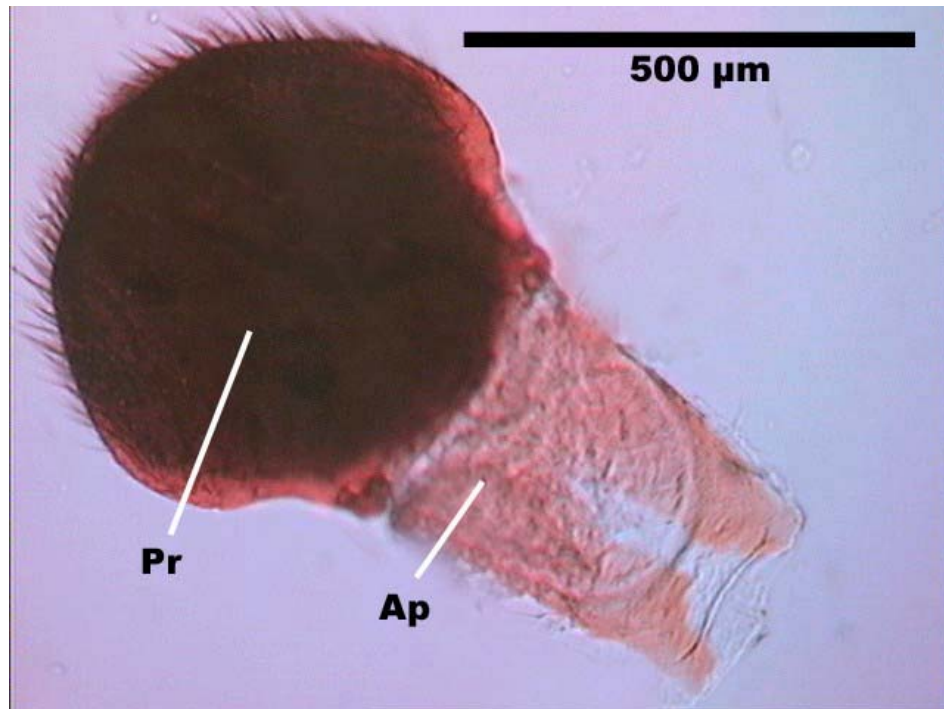


Proximální výběžky mají většinou rozšířené báze, jimiž mohou do jisté míry splývat. Distální výběžek míří spíše ventrálně a má užší bázi. Podobně úzký

výběžek vyrůstá z ventrální části spojky gonapofýz. Tyto výběžky jsou i u samic které prokazatelně kladly.

Proctiger vybíhá kraniálně párovou apodemou (viz Obr. 4.85).

Obr. 4.85 Dorsální pohled na proctiger s párovou apodemou



Ap: apodema, Pr: proctiger

4.2 Fenologie

4.2.1 Chov

4.2.1.1 Chovy ve venkovním akváriu

V období 3. 4. 2005 – 28. 5. 2005 byla na hladině i pobřežním rostlinstvu aktivní imaga obou pohlaví, jejich počet podle subjektivního pozorování klesal. V průběhu dubna i června byla zaznamenána kopulace (7. 4. 2005 – 15. 5. 2005). Až 28. 5. 2005 se objevilo několik nymf 1. instaru. Starší nymfy (3. – 4. instar) byly pozorovány od 22. 6. 2005. V této době počet nymf všech stádií podle subjektivního pozorování značně převyšoval počet dospělců. Na přelomu června/července se poprvé objevily larvy 5. instaru, pozorována byla stále všechna larvální stadia. Nejpozději 14. 7. 2005 proběhla první imaginální ekdyse (indikována nálezem svlečky (exuvie) posledního instaru na hladině). V období 14. 7. 2005 – 1. 8. 2005 počet dospělých jedinců začal převyšovat počet larev, ojediněle se ale objevovaly i nymfy 1. instaru. Celkově však počet všech aktivních hladinatek znatelně klesal. Mezi 1. 8. 2005 a 9. 8. 2005 klesl počet pozorovaných jedinců na nulu, nebyli zaznamenáni dospělci ani nymfy žádného instaru. Po 3-denní pauze v pozorování bylo 9. 8. 2005 zaznamenáno několik (subj. 4 – 8) jedinců 1. instaru, 11. 8. 2005 se potom objevili i jedinci 2. instaru a zřejmě další jedinci 1. instaru (celkový počet nymf odhadnut na 10 – 15). Po vydatných srážkách 17. 8. 2005 se kromě nymf 2. instaru objevili i aktivní dospělci (min. 3♀♀ a 2♂♂). Při těchto srážkách došlo k zvednutí hladiny v akváriu o cca 4-5 cm a úplnému zatopení břehu včetně většiny vegetace. Tito dospělci zůstali aktivní i po uměle vyvolaném poklesu hladiny. (Z těchto dospělců byl odebrán jeden samec a jedna samice k preparaci. Samice byla stupně oogeneze IVb, bez zralých vajíček – tedy vykladená. Samec měl velmi vyvinutá varlata (délka = 2980 μm) stupně pohlavní zralosti II). Nymfy 3. instaru byly zpozorovány 18. 8. 2005. Až do 10. 9. 2005 již nebyly zpozorovány další larvy 1. instaru ani dospělci, v tento den se však na hladině objevila svlečka 5. instaru, společně s larvami 4., 5. a zřejmě ojediněle i 3. instaru. 17. 9. 2005 již počet adultních jedinců značně převýšil nymfy, nyní již skoro výhradně 5. instaru (pravděpodobný výskyt jedné larvy 4. instaru). Až do 21. 9. 2005 byla pozorována jen imaga a larvy 5. instaru, tento den se však objevily larvy 1. instaru (subj. 3 – 6 jedinců). Nejmladší nymfy byly pozorovány do 26. 9. 2005, kdy bylo zaznamenáno jen několik (3 – 4) nymf 2. instaru, dále imaga a nymfy 5. instaru. Nejstarší nymfy byly naposled pozorovány 28. 9. 2005, do 30. 9. 2005 byli aktivní jen dospělci a 2 jedinci larev 2. i 3. instaru (zpozorování). Až do 6. 10. 2005 byli potom zaznamenáni jen dospělci, až tento den byla znovu (a naposled) zpozorována jedna nymfa 3. instaru. Mezi dospělci byla v období 4. 10. 2005 – 12. 10. 2005 pozorována častá kopulace. V dalším průběhu října silně ustávala aktivita všech jedinců, v chladnějších dnech

($\pm 10^{\circ}\text{C}$) nebyl často zaznamenán žádný jedinec. Poslední výskyt aktivní hladinatky *Velia caprai* byl zaznamenán 1.11.2005. Hladina poprvé zamrzla 18.11.2005, den nato začalo sněžit a v akváriu byla vrstva sněhu cca 15 cm vysoká. Po týdnu teplot $-4^{\circ}\text{C} - 2^{\circ}\text{C}$ bylo 24.11.2005 akvárium rozebráno. Nalezeno bylo jen 7 živých dospělců (2♀ a 5♂), všichni jednotlivě v břehu pod úrovní hladiny. Půda v těchto místech nebyla zmrzlá. U odchycených jedinců byl zjištěn stupeň pohlavní zralosti – všichni samci byli diagnostikováni jako pohlavně zralí (stupeň III), obě samice byly stupně oogeneze IV. Jedna měla 14 zralých vajíček, druhá 16. Spermatéka jedné samice obsahovala spermie, druhá byla prázdná.

Nakladená vajíčka na vegetaci nebo v půdě nebyla nalezena.

V malém akváriu založeném na podzim 2003 bylo v lednu 2004 nalezeno 15 jedinců, všichni mrtví. 2 samci byli jednotlivě v půdě, v rostlinstvu (ploník) byly 2 skupinky v počtu 8 a 5 jedinců (5♀+3♂ a 2♀+3♂). Vajíčka také nebyla nalezena.

4.2.1.2 Chovy v laboratorních podmínkách

V laboratorních podmínkách byla sledována délka vývoje jednotlivých larválních stadií, výskyt kopulace a ovipozice. Zatímco kopulace byla velmi častá v jarních měsících (duben – květen 2003 i 2005), v létě nebyla vůbec zaznamenána a na podzim (jen r. 2005) velmi řídce – pozorována byla 3x. Kopulace probíhala jen u jedinců odchycených jako imaga, u jedinců kteří prošli larválním vývojem v laboratorních podmínkách kopulace nebyla pozorována. Jediná výjimka byla 5.9.2005, kdy se o kopulaci pokoušeli 2 samci, oba týden po imaginální ekdysi. Samice v laboratorních podmínkách nekladly.

Za zmínku stojí pozorování z r. 2003, kdy samec odchycený 14.4.2003 prožil celou sezónu v laboratorních podmínkách, a uhynul až 8.2.2004. Pravidelně až do ledna 2004 přijímal potravu, v jarních měsících (duben – květen 2003) kopuloval. Po smrti byl podroben pitvě, která ukázala naprosto atrofované orgány (veškerý obsah zadečku byl nahloučen do tenké vrstvy slepených orgánů a tkáně na ventrální straně tergitů).

4.2.1.2.1 Délka vývoje larev v chovech

Tab. 4.XIV ukazuje, kolik dní průměrně trval vývoj jednotlivých larválních instarů během roku 2003, a to v normálních a změněných podmínkách (chlad – viz kap. 3.1.1.1).

Tab. 4.XIV Larvální vývoj v r. 2003

	normální podmínky								chlad	
	celkem (n=11)		13.6. - 25.6. (n=5)		31.7. - 21.8 (n=6)		min	max	19.6. - 30.6. (n=6)	
	průměr	s	průměr	s	průměr	s			průměr	s
L2	5.36	0.98	4.80	1.34	5.83	1.30	3	7	6.71	0.70
L3	6.18	1.47	5.80	1.61	6.50	1.59	4	8	7.71	0.88
L4	6.00	0.98	4.80	1.15	7.00	1.54	4	9	7.86	0.64
L5	8.27	1.62	7.60	1.95	8.83	1.91	5	11	10.71	1.03
celkový vývoj	25.82	4.77	23.00	5.21	28.17	5.64	17	33	33.00	2.39

všechny jednotky = dny, s = směrodatná odchylka

Sledování instaru L1 nebylo zahrnuto, protože samice v laboratorních podmínkách nekladly a chov nebyl sledován od ekloze, ale až od 1. ekdyse. Z tabulky je patrný rozdíl rychlosti vývoje mezi nymfami odebranými v průběhu května/června a července/srpna. Kvůli malému počtu jedinců ale dvouvýběrový t-test nezamítl hypotézu shodnosti rychlosti vývoje obou skupin nymf ($P = 0.15$). Nižší teploty měly za následek zbrždění vývoje všech instarů.

Tab. 4.XV ukazuje rychlost vývoje nymf v roce 2005, všechny z normálních laboratorních podmínek.

Tab. 4.XV Larvální vývoj v r. 2005

	24.7. - 28.8.2005 (n=15)		min	max	samci (n=8)	samice (n=7)
	průměr	s				
L2	6.93	1.20	5	9	6.88	7.00
L3	8.07	1.00	5	10	7.63	7.86
L4	7.87	1.31	6	10	8.00	8.14
L5	10.33	1.41	9	12	10.50	10.14
celkový vývoj	33.20	4.14	27	40	33.00	33.14

všechny jednotky = dny

Nymfy měly výrazně delší dobu vývoje než nymfy v chovu roku 2003. Rozdíl mezi vývojem larev jednotlivých pohlaví nevykazuje signifikantní rozdíl, nicméně všechna tato data mohou být zatížena značnou chybou kvůli malému počtu jedinců (t-test shodnosti rychlosti vývoje obou pohlaví byl proveden pro všechna pozorování za obě sezóny, viz dále). Pozn.: Výsledky nebyly cílem diplomové práce, a sloužily jen pro orientační účely.

Tab. 4.XVI shrnuje všechna pozorování obou sledovacích období dohromady (pouze jedinci chovaní v normálních laboratorních podmínkách).

Tab. 4.XVI Délka larválního vývoje *V. caprai* ze všech pozorování

všechna pozorování (2003-2005)	celkem (n=26)		samci (n=14)		samice (n=12)		min	max	P
	průměr	s	průměr	s	průměr	s			
L2	6.67	1.89	6.64	1.44	6.65	1.66	10	3	0.97
L3	7.00	1.47	7.50	1.64	7.27	1.58	10	4	0.44
L4	7.58	2.14	7.71	1.87	7.65	2.00	11	4	0.87
L5	9.67	2.49	10.14	1.81	9.92	2.16	14	5	0.59
celkový vývoj	30.92	7.52	32.00	6.19	31.50	6.86	44	17	0.70

všechny jednotky (kromě P) = dny, s = směrodatná odchylka, P = výsledek t-testu testující hypotézu shodnosti rychlosti vývoje samic a samců.

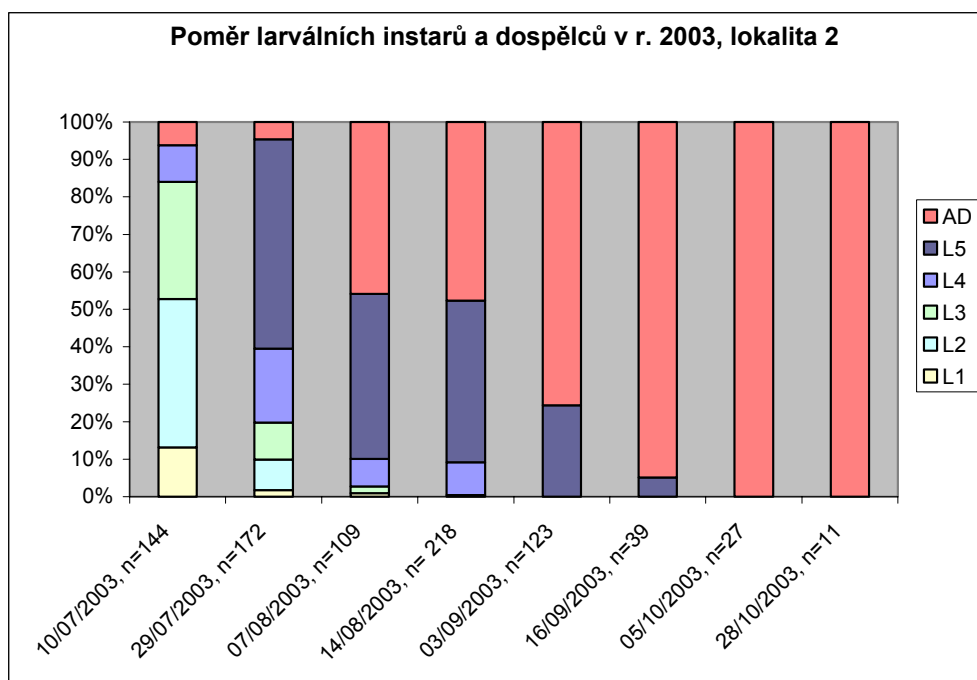
Tato data vyplývající z pozorování 26 jedinců již lze pokládat za statisticky významná. Provedení dvouvýběrového t-testu s velkou pravděpodobností dokazuje shodnost postembryonálního vývoje samic a samců.

V roce 2005 byla dále sledována délka vývoje nymf 5. instaru, odchycených jako larvy 4. instaru. Celkem 18 jedinců mělo průměrnou délku vývoje 12.27 dní (směrodatná odchylka = 4.21), přičemž 4 jedinci měli délku vývoje 5. instaru delší než 17 dní (18, 19, 20 a 22).

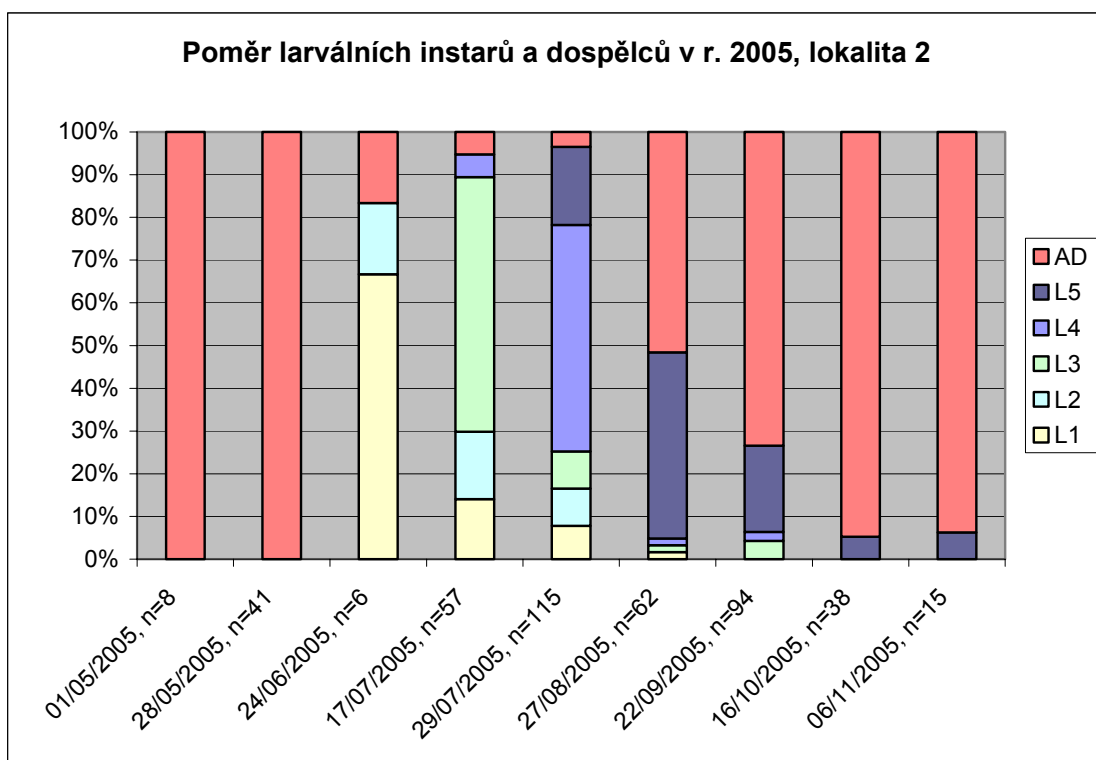
4.2.2 Terén

Následující grafy na Obr. 4.86 –Obr. 4.88 ukazují relativní poměr výskytu jednotlivých larválních instarů a dospělců na pravidelně sledovaných lokalitách. Pokusy o nalezení přezimujících jedinců v zimě r. 2004 a 2005 nebyly úspěšné.

Obr. 4.86

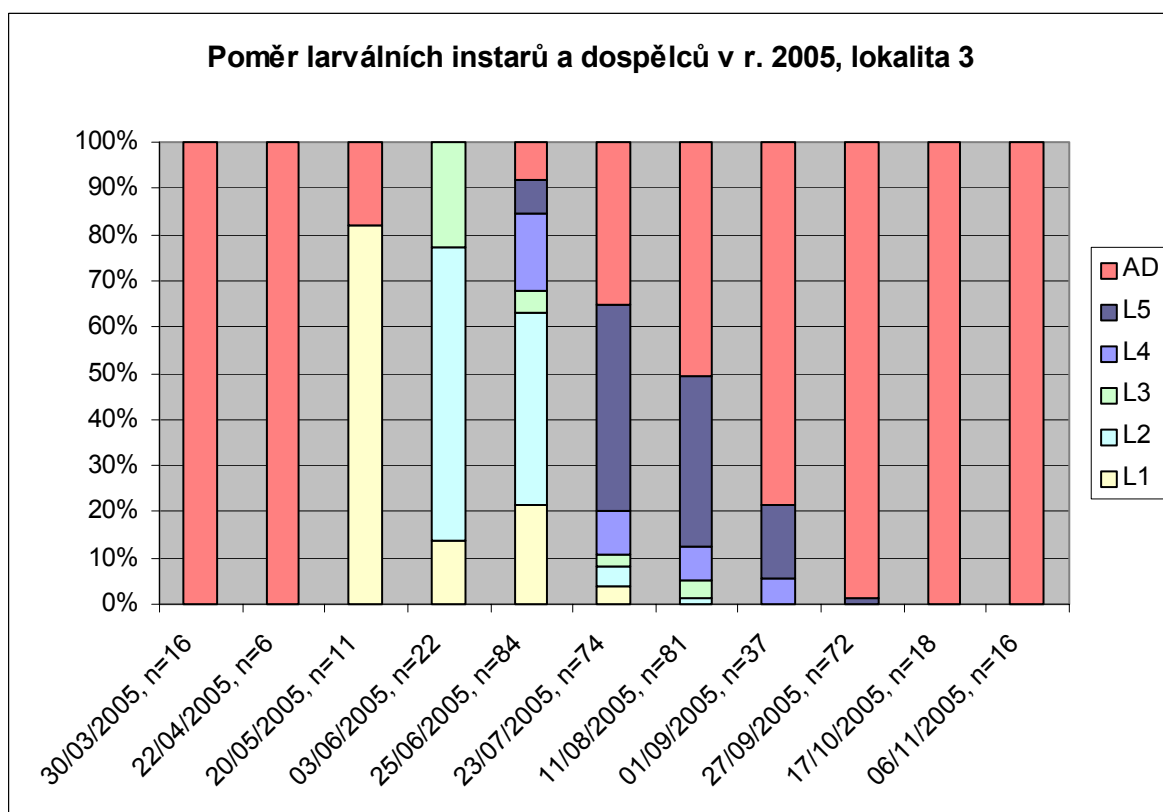


Obr. 4.87



Pozn. Přítomnost nymfy L5 6.11.2005 nebyla pozorována přímo, ale indikována nálezem neporušené svlečky larvy L4.

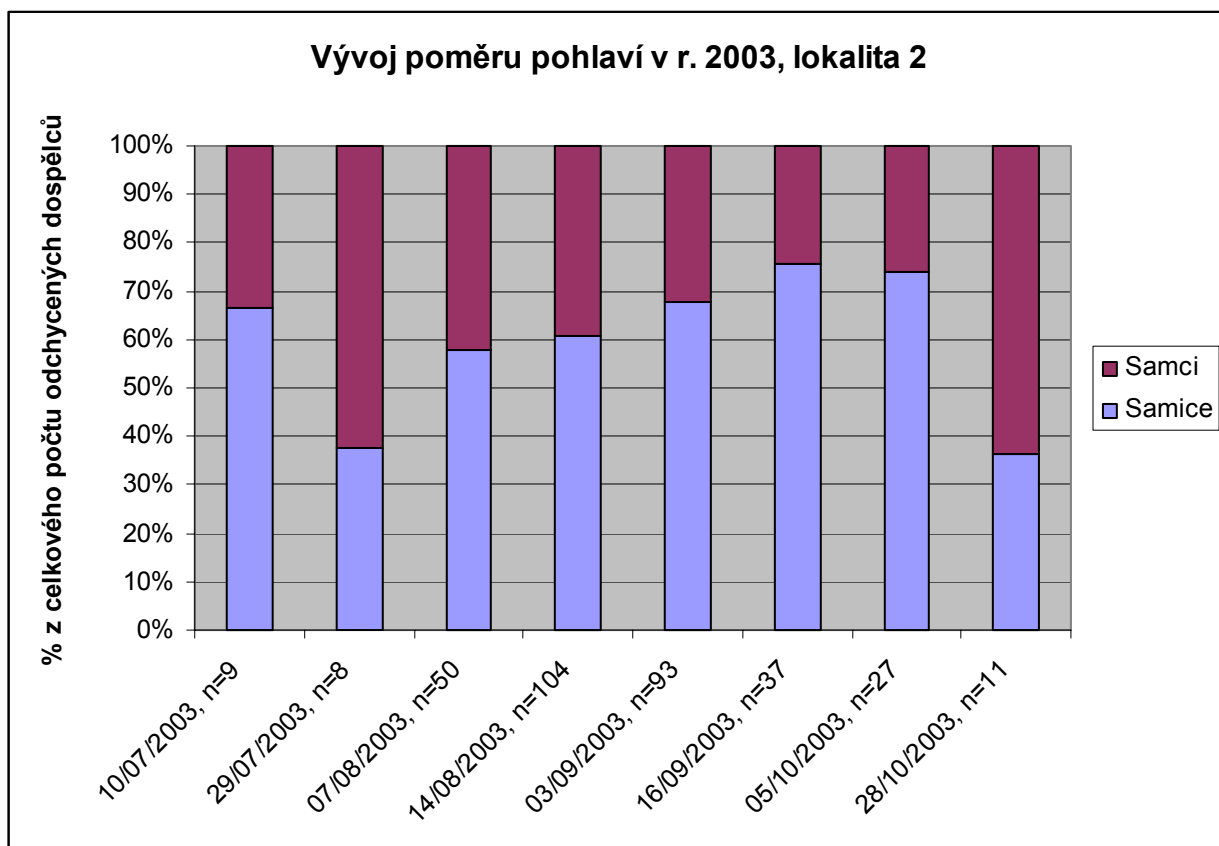
Obr. 4.88



Nejčasnější výskyt dospělců ve sledovaných sezónách byl 14.4.2003 a 28.3.2005. Počet dospělců v průběhu jara postupně klesal, od poloviny května do června byl výskyt dospělců jen ojedinělý. Současně s prvním výskytem byla zaznamenána i kopulace, hlavně v dubnu velmi častá. Nejpozdější jarní páření bylo pozorováno 9.5.2003*. První výskyt nymf 1. instaru byl 22.5.2003 a 14.5.2005, nejpozdější 15.8.2003 a 3.9.2005. Od poloviny června se již objevují nymfy 5. instaru (nejčasnější výskyt 13.6.2003 a 21.6.2005), které jsou hojné až do poloviny září. Ojediněle se však vyskytují až do listopadu (viz pozn. pod Obr. 4.86). V letních měsících tak lze nalézt pohromadě dospělé i nymfy všech instarů. V říjnu až listopadu postupně klesá počet jedinců, poslední dospělec zaznamenán 17.11.2004. Kopulace dospělců v letních měsících nebyla pozorována, po jarním páření bylo pozorována až 5.10.2003 a 27.9.2005. V těchto dnech bylo páření velmi časté.

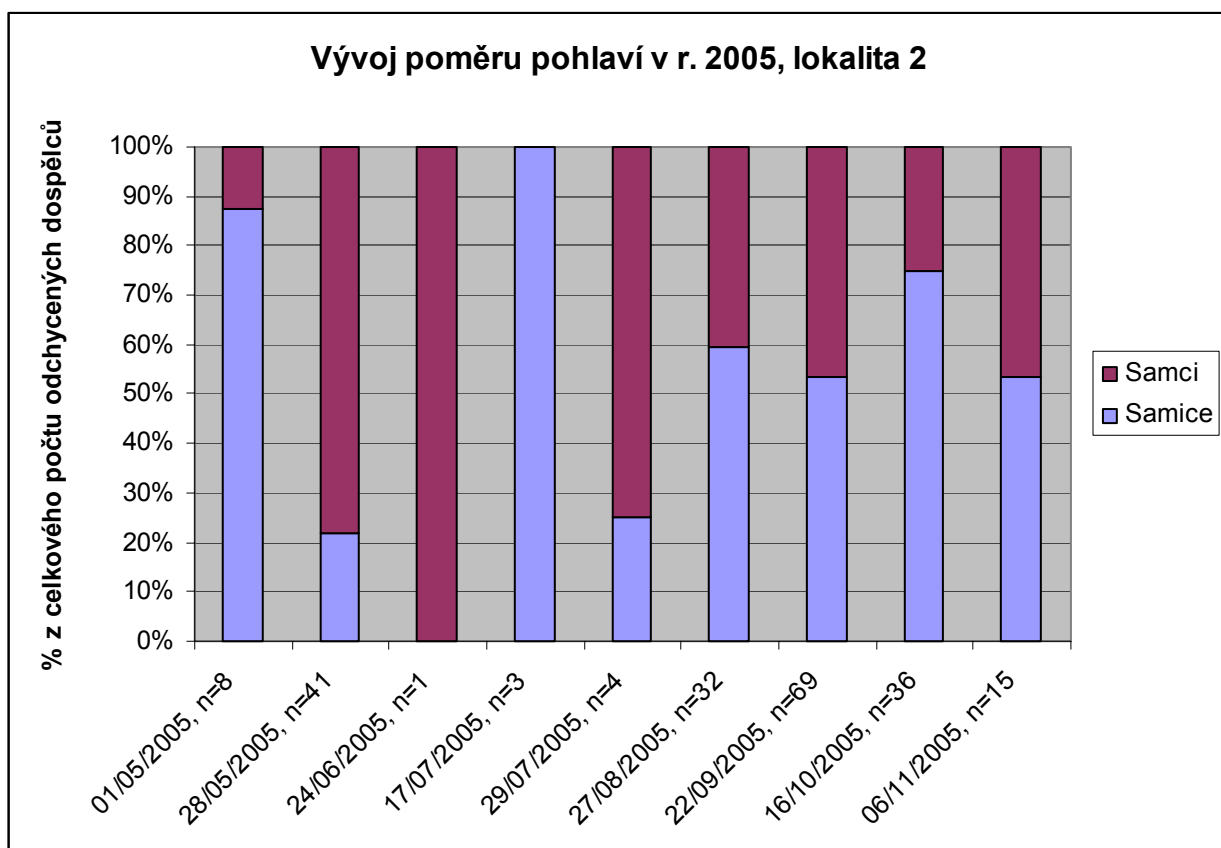
Na všech lokalitách byl sledován i sexuální index. Z grafů na Obr. 4.89 – Obr. 4.91 je patrná mírná početní převaha samic, ovšem rozdíl většinou není velký (nutno počítat se sníženou vypovídací hodnotou sběrů s malým počtem odchycených dospělců). Zajímavý je ale údaj z 28. 5. 2005, kdy bylo na lokalitě z celkem 41 dospělců pouze 9 samic.

Obr. 4.89

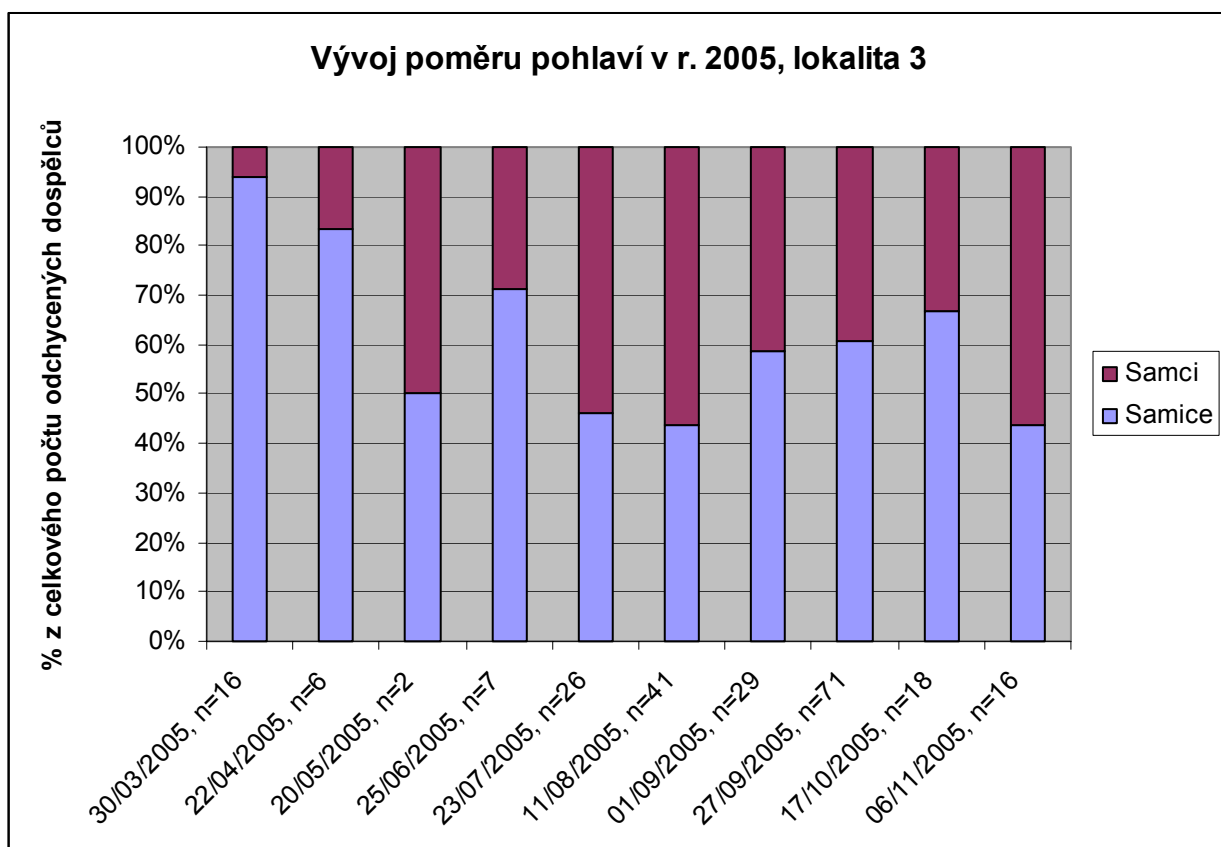


* Kopulace byla pozorována 7.7.2003 vedoucím diplomové práce (Papáček, ústní sdělení), na lokalitě Váčekův potok u Dlouhé Stropnice, nesledované v této práci.

Obr. 4.90



Obr. 4.91



Pozn.: V terénu byl také sledován výskyt makropterních jedinců. Na sledovaných lokalitách však byli odchyceni jen apterní formy, s výjimkou lokality 12, kde byla 19. 4. 2004 odchycena brachypterní samice.

4.3 Poznámky k etologii a autekologii druhu

Kopulace hladinatek *V. caprai* probíhá hromadně – nikdy nebyla pozorována jednotlivě, vždy bylo pozorováno v kopule více párů. V období nejintenzivnějšího páření (na jaře krátce po přezimování) stačí, aby se samec ocitl v blízkosti samice, a snaží se o kopulaci. Často stačilo umístit samce k samicím, a během 2 – 3 vteřin došlo ke kopulaci. Jako spouštěč páření se pravděpodobně uplatňuje i přítomnost potravy. Ke kopulaci totiž často došlo poté, kdy hladínatkám v chovu byla vhozena potrava. Toto chování se ale projevovalo jen na jaře u jedinců, kteří nebyli v chovech příliš dlouho. Samotná kopula trvá poměrně dlouho – 4 pozorovaná celá nepřerušovaná páření trvala 60, 80, 95 a 120 minut. Další, přerušovaná páření trvala 5 – 60 minut. Všechny sledované kopulace se odehrály v chovu.

Během pozorování hladinatek v chovu byla zpozorováno zvláštní únikové chování - jedinci podrobeni stresu (odchyt, přenos v plastové láhvi, určování pohlaví u živých jedinců podle sekundárních pohlavních znaků, vložení do chovných sklenic apod.) se snažili uniknout pod hladinu. Aktivně lezli po větvičkách či filtračním papíře ke dnu. Pod hladinou vydrželi poměrně dlouhou dobu (zaznamenáno cca 50 min) bez pozorovatelných následků. Pod hladinou bylo jejich tělo obaleno souvislou tenkou vrstvou vzduchu, zachyceného chloupky. Stejně chování bylo potom ojediněle pozorováno i v přírodě.

Další dosud nepopsané chování bylo pozorováno ve venkovním akváriu, kdy se jedinci hladinatek *V. caprai* doslova zavrtali mezi zrnka písku v břehu. Na povrch potom zasahoval jen terminální konec zadečku. Tento jev byl zaznamenán v srpnu 2005.

V letním období, kdy byl dostatek hmyzu, byla hladínatkám nabízena potrava různé velikosti. Velký hmyz, např. vosa obecná (*Paravespula vulgaris*), masařka obecná (*Sarcophaga carnaria*) nebo různé bzučivky (*Calliphora* sp.) byl před nabídnutím hladínatkám poraněn (namáčknutím hrudi či zastřižením křídel). Byla-li takto upravená „kořist“ vložena do sklenice s malým počtem jedinců (1 – 2), ubránila se a hladínatkám unikla. Po vložení do sklenice s větším počtem jedinců byla kořist napadena všemi jedinci a usmrcena (viz Obr. 4.92).

Obr. 4.92 Vosa obecná (*Paravespula vulgaris*) napadená 12 jedinci hladinatky *V. caprai*.



Hladinatky *V. caprai* ovšem nejsou při napadání kořisti omezeny jen na hmyz topící se na hladině. Byl zaznamenán i případ, kdy samec úspěšně napadl přibližně dvakrát větší nymfu pošvatky horské (*Diura bicaudata*), která plavala těsně pod hladinou.

Kanibalismus, popsáný například Andersenem (1982, 1996), je u hladinatek dosti častý. Hlavně poraněný jedinec je brzo napaden. Při malém množství potravy jsou také silně napadáni čerstvě svlečení jedinci či mladší nymfy.

Při preparaci pohlavní soustavy byla velmi často pozorována plynová bublina uvnitř trávicí trubice (viz Obr. 4.93). Tuto bublinu měla většina jedinců usmrcených etanolovými parami i fixovaných Bouionovým roztokem, naopak chyběla u jedinců uhynulých přirozeně. Přesné sledování přítomnosti bubliny nebylo prováděno.

Obr. 4.93 Bublina ve střevě. Trávicí trubice odtržena v hrudi a vypreparována z těla.



Při odchycích v terénu byla často pozorována situace, kdy se odchycený jedinec obracel v cedníku oranžovou ventrální stranou těla vzhůru a hned zpět. Toto obrácení se opakovalo i několikrát za sebou.

Při souvislém pozorování ve dnech 8. a 9. 8. 2003 byl subjektivně sledován počet a aktivita (tzn. pohyb na hladině) jedinců a jednotlivých vývojových stadií během dne. Určování jednotlivých instarů bylo pouze přibližné jako „mladší instar“ (L1 – L3) a „starší instar“ (L4 – L5). Viz Tab. 4.XVII.

Tab. 4.XVII Aktivita hladinatek *V. caprai* během 8. a 9. 8. 2003 blízko lokality 2.

čas	aktivní jedinci	t vzduchu
12	všechna stadia	24
13	všechna stadia	24
14	starší nymfy a dospělci	24
15	všechna stadia	23
16	všechna stadia	23
17	starší nymfy a dospělci	22
18	všechna stadia	20
19	všechna stadia	21
20	všechna stadia, ale řidčeji	19
21	jen dospělci a mladší nymfy	18
22	žádní	16
23	žádní	16
0	-	-
1	-	-
2	-	-
3	-	-
4	-	-

čas	aktivní jedinci	t vzduchu
5	žádní	12
6	žádní	12
7	mladší nymfy	14
8	mladší nymfy	20
9	všechna stadia	21
10	starší nymfy a dospělci	23
11	starší nymfy a dospělci	23
12	všechna stadia	24
13	starší nymfy a dospělci	23
14	všechna stadia	23
15	starší nymfy a dospělci	21
16	všechna stadia	20
17	všechna stadia	20
18	všechna stadia	19
19	všechna stadia, ale řidčeji	19
20	všechna stadia, ale řidčeji	18
21	dospělci	18
22	dospělci	16
23	žádní	14

Čas v hodinách, teplota ve °C.

Orientačně byly hladinatky hledány i v průběhu noci (pomocí baterky) přibližně v 01:00 a 03:00. Žádný aktivní jedinec nebyl zaznamenán.

Stejná situace, kdy se jako první jedinci v průběhu dne objevily mladší nymfy, byla zaznamenána i 30. 7. 2005 na lokalitě 2, dále 24. 6. 2005 a 12. 7. 2005 na lokalitě 1. Teplota vody při všech měřeních byla v intervalu 11°C – 13°C.

5 Diskuse

5.1 Vývoj samčí pohlavní soustavy

5.1.1 Dospělci

Z výsledků vývoje pohlavní soustavy samců v chovech lze usuzovat na velikou variabilitu v rychlosti vývoje. Rozptyl velikostí varlat je značný už u samců D0, a s délkou imaginálního života se nadále zvětšuje. Podobný rozptyl hodnot mají i ostatní měřené struktury. Největší velikosti mají varlata samců starých 4 – 6 týdnů. Pohlavní zralosti dosahují samci mezi 4 – 6 týdny, ale relativní počet pohlavně zralých jedinců se rapidně nezvyšuje ani u samců starých 2 měsíce. Malá část pohlavně zralých jedinců může souviset s nepřírozenými podmínkami v laboratorním chovu. Těžko však usuzovat, jaký faktor by mohl vývoj pohlavní zralosti omezovat.

Data z terénních sběrů také ukazují na velký rozptyl všech sledovaných hodnot. Výsledky sledování délky varlat u jedinců ze sezón 2003 a 2005 dávají různé typy křivek – zatímco křivka z roku 2005 je dvoupíková, křivka z roku 2003 tvoří pouze jeden pík. Rozdílný je i stav pohlavní zralosti v průběhu roku – v r. 2003 nebyl v průběhu srpna nalezen žádný pohlavně zralý samec, v r. 2005 byl pohlavně zralý samec přítomen v každém sběru. Výrazný rozdíl v počtu pohlavně zralých samců je ve sběrech těsně před přezimováním – 100 % v r. 2003 oproti 57 % v r. 2005. V obou sezónách se ale opakuje situace z chovů – nárůst pohlavně zralých samců o cca 20 % přibližně 1,5 měsíce po prvním hromadném výskytu dospělých samců. Toto množství se už dále významně nezvětšuje až do sběru před přezimováním. Po přezimování je situace podobná na lokalitách 2 a 3 – na jaře jsou všichni samci pohlavně zralí.

Významné jsou výsledky srovnání šířky semenných váčků, chámometu a délky varlat samců pohlavně zralých a nezralých. Zejména nárůst šířky semenných váčků a chámometu lze považovat za spolehlivý znak indikující pohlavní zralost. Předpokládám, že velký nárůst šířky semenných váčků i chámometu při pohlavní zralosti je způsoben absencí přídatných žláz. Jejich funkci přebírá vysoký sekreční epitel semenných váčků a chámometu. Esovitá klička chámometu před vstupem do genitální kapsule má pravděpodobně úlohu při kopulaci, kdy dochází k vychlípění pygophoru. V takovém případě se klička pravděpodobně narovná a délka chámometu se tak relativně zvětšuje.

Celkově ze všech výsledků lze vyvodit, že heterogenita stupně vývoje po imaginální ekdysi pokračuje až do přezimování. Zatímco přibližně 20 % jedinců dosáhne pohlavní zralosti do věku 6 týdnů, ostatní až krátce před přezimováním.

Přezimující samci již dosáhli pohlavní zralosti (podle jedinců přezimujících ve venkovním akváriu).

Srovnání vývoje pohlavní soustavy s nepomorfními plošticemi je relativně obtížné. Bodule *Ilyocoris cimicoides* i znakoplavka *Notonecta glauca* jsou univoltinními druhy a mají vývoj pohlavních orgánů a gametogenezi probíhající v jediné vlně, charakteristický malou variabilitou hodnot znaků v rámci jednoho sběru. Obecné schéma – do 2 měsíců po imaginální ekdysi nárůst velikosti varlat a poté redukce – platí u přibližně pětiny jedinců, ostatní mají vývoj zbržděný. Redukce nejprve levého varlete po sestupu spermií do semenných váčků, resp. po kopulaci, popsána u *I. cimicoides*, u hladinatek *V. caprai* pozorována nebyla. Zvětšení chámometu, nezaznamenané u nepomorfních ploštic, souvisí s rozdílnou situací akcesorických žláz. Ty jsou, narozdíl od hladinatek, u bodule i znakoplavky přítomny.

5.1.2 Nymfy

Vývoj samčí pohlavní soustavy u larev L1 – L3 probíhá podobně jako u nepomorfních ploštic – varlata se zakládají ve 3. zadečkovém článku a rovnoměrně rostou. Ve 3. instaru dochází k napojení chámovodů na chámomet. Od 4. instaru se ale rychlost vývoje vnitřní pohlavní soustavy individuálně výrazně liší; zatímco minimální hodnoty měřených parametrů L3 – L5D0 se téměř nemění, maximální hodnoty rostou až na trojnásobek minimálních. Taková variabilita u bodule ani znakoplavky nebyla popsána. Až u larev L5D7 dochází k nárůstu i minimální délky varlat, rozptýl velikostí však zůstává velký. Průměrně jsou varlata nymf L5D7 menší než varlata dospělců D0.

5.2 Vývoj samičí pohlavní soustavy

5.2.1 Dospělci

Podle výsledků vývoje samičí pohlavní soustavy v chovech nemá přítomnost samců na vývoj gonád samic významný vliv. Podle těchto výsledků je lze vývoj samičích reprodukčních orgánů charakterizovat takto: samice D0 mají většinou 1-2 oocyty v previtellariu, přibližně třetina má previtellarium prázdné. V previtellariu oocyty rostou do délky v průměru více než 80 μm (max. 197 μm). Následuje sestupování dalších oocytů do previtellaria, které společně s vitellariem roste. Všechny samice D25 již mají distální oocyt sestoupený do vitellaria, které roste na úkor previtellaria. Počet vaječných komůrek se zvyšuje

na 4 – 5. Během dalších 2 týdnů se všechny oocyty přesouvají do vitellaria, kde intenzivně probíhá vitellogeneze. Previtellarium se zcela redukuje, vitellarium značně zvyšuje svoji délku, což souvisí s dozráváním prvních vajíček. Všechny samice D42 mají zralá vajíčka, i když jejich počet se může výrazně lišit (min. 1 vs. max. 17). Vaječných komůrek už je 7 – 8, tedy maximální počet. Většina samic již má distální zralé vajíčko v pedicellu nebo postranním vejcovodu, jen asi pětina samic má vajíčko dosud ve vitellariu. V tomto stavu tedy lze většinu samic hodnotit jako pohlavně zralých. Samice 2 měsíce staré již jsou pohlavně zralé všechny.

Celkově lze tedy říci, že imaginální vývoj samic v chovech je relativně uniformní (co se týče stupně oogeneze). Nejmladší pohlavně zralé samice jsou pravděpodobně cca 5 týdnů staré.

Stav spermatéky byl u všech samic shodný – žádná samice z chovů nekopulovala. Protože ve stejných podmínkách kopulovali jedinci odchyceni v přírodě jako imaga, lze tento fakt vysvětlit dvěma způsoby:

a) během preimaginálního vývoje v chovech chyběl nějaký vnější faktor, který způsobil pozdější nereprodukční chování

b) samice nebyly vystaveny dostatečnému tlaku pohlavně zralých samců

Podle výsledků vývoje pohlavní soustavy u samců se jeví jako mnohem pravděpodobnější předpoklad uvedený v bodu b).

Data z terénu jsou charakteristická mnohem větším rozptylem hodnot všech změřených struktur. Podobný je ale i rozptyl zjištěných stupňů oogeneze u jednotlivých jedinců sbíraných vzorků, na nichž jsou měřené struktury závislé. Porovnáním velikostí struktur se stupněm oogeneze dostaneme podobné schéma vývoje jako u samic z chovu. Díky většímu počtu měření je však zřejmě přesnější průměrná délka distálního oocyty samic stupně oogeneze Ib a II. Oocyty tedy v previtellariu dorůstají více než 100 μm , než sestoupí do vitellaria. Samice po přezimování jsou kladoucí nebo pravděpodobně kladoucí, pouze na lokalitě 3 byla i samice s vajíčky pouze ve vitellariu. Tento stav koresponduje se stavem před přezimováním na téže lokalitě. Kladoucí samice se potom vyskytují souvisle až do června – července. Zajímavý je také relativně častý výskyt kladoucích samic bez zralých vajíček – úplně vykladené samice z lokality 2, r. 2005 (viz obr 8.5).

Při srovnání s nepomorfními plošticemi narazíme znovu na problém velkého rozptylu rozměrů měřených struktur u hladinatek *V. caprai*. Přesto hlavní rysy srovnat lze relativně dobře. Proměny germaria, které se mění od elipsoidního k válcovitému a téměř kulovitému, jsou téměř shodné jako u klešťanky tečkované. Rozdíl oproti nepomorfním ploštícím je ve vývoji previtellaria – hladinatky mají relativně pozdní sestup oocytů do vitellaria, previtellarium tvoří v prvních týdnech podstatnou část ovariol. Uložení zralých vajíček ve

vejcovodech mimo osu ovarioly je podobné jako popsal Papáček et al. (1997) u *Ilyocoris cimicoides*. Toto optimální „využití prostoru“ ovarioly i zadečku je zřejmě mezi plošticemi velmi časté. Podstatné rozdíly jsou ve stupni oogeneze – všechny srovnávané nepomorfní ploštice tvoří chorion až po přezimování, kdy začínají klást. Rozdílný je také nepřetržitý výskyt kladoucích samic *V. caprai* od jara až do června/července.

5.2.2 Nymfy

Už od prvního instaru lze ve vaječníku hladinatek *Velia caprai* rozlišit zřetelná germaria, což je rozdíl proti nepomorfním plošticím, kde jsou vaječníky prvních dvou instarů tvořeny jen masou oogonií. Tento vývoj je tedy podobnější situaci u suchozemské ploštice, zákeřnice *Triatoma infestans*. V jiných aspektech je ale vývoj podobný – gonády se zakládají ve 3. abdominálním segmentu, u larev L3 dochází k napojení postranních vejcovodů na společný a k vychlipování základů spermatéky. Až od nymf . 5. instaru dochází k podstatným rozdílům – vaječníky *V. caprai* se vyvíjejí rozdílným tempem. Některé dlouho zůstanou na stejné „larvální“ úrovni, cca 67 % se během týdne vyvíjí na „imaginální“ typ. Tento vývoj je odlišný od nepomorfních ploštic, kde se gonády vyvíjejí poměrně uniformě.

5.3 Životní cyklus

Pro rekonstrukci životního cyklu hladinatek *Velia caprai* je podstatná otázka, zda během sezóny tvoří jen jednu nebo dvě generace. Výchozím bodem jsou výsledky pozorování fenologie a analýzy stupně pohlavní zralosti v průběhu roku. Pro všechny sledované lokality jsou společná tato fakta:

- naprostá většina hladinatek po přezimování je schopná reprodukce (tzn. samice mají zralá vajíčka, samci mají rozšířené a plné semenné váčky, kopulace velmi častá)
- stejný stav pro dospělé platí do června - července
- první nymfy L1 se objevují hromadně koncem května či v průběhu června*
- nymfy L1 jsou v menším množství nepřetržitě přítomny do srpna

* Pro lokalitu 2 z roku 2003 lze předpokládat první výskyt nymf L1 v průběhu června – srovnáním se stejnou lokalitou v r. 2005.

- nymfy L5 se vyskytují od konce června a července až do září až října
- dospělci následují nymfy L5, pohlavně zralí dospělci se vyskytují od října
- samice v říjnu a listopadu jsou prokazatelně kladoucí na všech lokalitách
- přítomnost kladoucích samic se shoduje se zaznamenanou kopulací
- před přezimováním jsou aktivní dospělci, většinou pohlavně zralí

Od těchto společných rysů fenologie se liší některé jednotlivé případy:

- nepřetržitý (ale ojedinělý) výskyt kladoucích (vykladených) samic od května do konce srpna 2005 na lokalitě 2
- výskyt nymfy L5 a samice stupně oogeneze Ib 6.11.2005 na téže lokalitě
- zaznamenaná hromadná kopulace 7. 7. 2003 vedoucím diplomové práce (Váčkový potok u Dlouhé Stropnice; Papáček, ústní sdělení)
- samice stupně oogeneze IV už v září 2005 na lokalitě 3

Výsledky pozorování v chovech nabízejí pro rekonstrukci životního cyklu následující zjištění:

- nejkratší larvální vývoj trvá cca 20 dní (minimum vývoje od L2 je 17 dní + 3 dny minimální délka vývoje nymfy jednoho instaru; podle průměrných délek spíše 5 týdnů)
- samice (i samci) pohlavně dospívají nejdříve po 4 týdnech (pravděpodobně po 5 týdnech)

Z těchto dat zřetelně vyplývá minimální délka vývoje od ekloze larvy 1. instaru k ovipozici dospělé samice 7 týdnů, pravděpodobněji však 8 – 10 týdnů. Pokud budeme počítat minimální embryonální vývoj 8 - 14 dní (údaj pro čeleď Gerridae podle Andersena 1996), vychází nejkratší možná délka vývoje „od ovipozice k ovipozici“ na 8 týdnů, pravděpodobně však 10 – 12 týdnů. S tímto údajem lze v ideální hypotetické situaci „koherentně kladoucích samic“ kalkulovat při hledání 2. generace – hypotetické larvy L1 první a druhé generace musí dělit nejméně 2 měsíce. Stejný interval by měl platit i pro ostatní larvy, ale sledování výskytu larev L1 je nejvěrohodnější z důvodu možné nižší životaschopnosti druhé generace (obsazené potravní niky, kanibalismus).

Bivoltinní populace by tedy měla mít dvoupíkovou křivku výskytu larev s píky vzdálenými minimálně 8, spíše 10 – 12 týdnů.

Na všech lokalitách byl takový interval mezi výskytem nymf L1 nalezen, ovšem jen na lokalitě 3 lze mluvit o nárůstu relativního počtu larev L1 (a vytvoření tak druhého píku). Tento údaj ale může být ovlivněn relativně malým množstvím odchycených jedinců. Na ostatních lokalitách nebyl nárůst počtu larev L1 zachycen.

Z předešlých závěrů tedy lze konstruovat životní cyklus hladinatek jako převážně univoltinní. Proti klasickému univoltinismu, známého např. u nepomorfních ploštic, existuje několik výrazných odlišností:

- nejednotný výskyt larev L1
- dozrávání vajíček už na podzim
- výskyt kladoucích samic nejen na jaře, ale i na podzim před přezimováním

Tato fakta vedou k hypotéze přezimujících vajíček ve stadiu dormance. Přezimující vajíčka by pravděpodobně byla nakladena spíše do půdy, než na vegetaci. Nymfy L1 by se potom líhly ve dvou vlnách - vlna z přezimujících vajíček a vlna z jarních vajíček. Předešlé studie, diagnostikující hladinatky *V. caprai* jako bivoltinní, by potom místo jarní a letní generace popisovaly tyto 2 vlny. Nicméně v této studii nebyly žádné takové výrazné vlny zachyceny. Přezimující vajíčka by potom měla dlouho pozastavený vývoj, a nymfy z těchto vajíček by se líhly až společně s jarní generací. Takovýto scénář ale pro „podzimní“ vajíčka nepřináší žádnou výhodu. Bezespору velké riziko při přezimování by nebylo kompenzováno rychlejším vývojem (a lepšími potravními podmínkami) na jaře.

Kvůli podrobnějším informacím o vývoji populace bylo r. 2005 založeno venkovní akvárium. Pro závěry plynoucí z tohoto chovu lze vycházet z těchto údajů:

- populace zaznamenaná v průběhu dubna – května
- první výskyt nymf L1 byl 28.5.
- první výskyt dospělců nové generace nejpozději začátkem července, od té doby dospělci převažují
- ojedinělý výskyt nymf L1 až do 1.8.

- od 1.8. do 9.8. nebyli pozorováni žádní jedinci
- 9.8. neojedinělý výskyt larev L1
- 17.8. po zatopení břehu se objevili dospělci – preparovaná samice vykladená, samec před dosažením pohlavní zralosti
- do 21.9. postupné stárnutí populace, tento den však znovu hromadný výskyt nymf L1
- „nové“ nymfy zaznamenány jen do stádia L3 (6.10.)
- kopulace během října
- od listopadu přezimování – všichni nalezení jedinci pohlavně zralí, samice plné zralých vajíček, jedna samice připravena ke kladení (plná spermatéka), druhá nekopulovala (prázdná spermatéka)

První výskyt nymf L1 přibližně souhlasí s prvním výskytem v terénu. Tento fakt hovoří proti hypotéze přezimujících vajíček. Je zde však jistá (malá, ale nenulová) pravděpodobnost, že přezimující vajíčka byla do akvária nevědomky přidána spolu s vegetací nebo pískem. Ojedinělý výskyt nymf L1 na konci července by se mohl interpretovat jako výskyt larev druhé generace. Protože však byl výskyt ojedinělý, a po minimálním možném intervalu výskytu, asi se spíše jednalo o pozdní jedince první generace. Ovipozice hladinatek by potom byla rozložena do velmi dlouhého období. Hromadný (v rámci sledované populace) výskyt larev L1 dne 9.8. lze interpretovat jako 2. generaci bez námitek. Znovuobjevení dospělců po zatopení břehu přináší do budovaného životního cyklu zcela nový aspekt – hypotézu estivace. Podle předchozích faktů je skutečně pravděpodobné, že dospělci, v červenci hojní, zalezli do písku a upadli do dormance. Neplánované zatopení břehu je donutilo znovu vylézt. Preparovaná samice, úplně vykladená, mohla klást krátce po probuzení (estivace vykladené samice je nepravděpodobná). Stáří samce mohlo odpovídat stáří samice – podle výsledků z chovů samice pohlavně zrají rychleji než samci. Zvláštní je hromadný výskyt larev L1 21.9. – pokud uvažujeme snůšku přibližně 17.8., vychází na embryonální vývoj více než 4 týdny. Tento údaj by ovšem zase prodloužil nutný interval mezi 2 generacemi. Fakt, že nejstarší pozorovaný instar této poslední vylíhnuté skupiny byl L3, mohl být způsoben kanibalismem starších jedinců a nižší potravní nabídkou (vlivem nižších teplot).

Estivace hladinatek *Velia caprai* nebyla dosud v terénu pozorována. Dosud ji však nikdo cíleně nestudoval. Pokud existuje, mohla by vysvětlit druhý pík

výskytu (relativního poměru výskytu) larev v populaci. Ten by tedy nebyl vytvořen nárůstem počtu nymf, ale poklesem počtu dospělců. V akváriu se také larvy L1 objevovaly častěji a v delším období než v terénu. Tento fakt může být vysvětlen jako:

- adaptace k nepřírozenému prostředí (izolovaná malá lokalita, stojatá voda)
- nedokonalým odchytům v terénu. (podle výsledků etologie jsou mladší nymfy pravděpodobně aktivnější (než starší nymfy) brzo ráno a pozdě večer. Většina odchytů je prováděna dopoledne – odpoledne, skutečný poměr mladších larev tedy může být větší než výsledek sběru)

Pro konstruování životního cyklu také může být důležité pozorování popsané v kap. 4.3 – obracení odchycených jedinců bříškem vzhůru a zpět. Pozorování stejného chování potvrzuje i vedoucí diplomové práce (Papáček, ústní sdělení). Jejich oranžově zbarvené sternity může být aposematické zbarvení. Pro tuto možnost mluví i to, že shlukování do hejn (pro hladinatku *V. caprai* typické) je obvyklá strategie aposematických živočichů (viz Komárek 2004). V této souvislosti Brönmark et al. (1984) uvádí, že *V. caprai* může mít ze shlukování stejné výhody jako aposematičtí živočichové. Přesto aposematismus hladinatek *Velia caprai* nebyl dosud popsán. Výrazně zbarvená ventrální strana zadečku může působit proti

- terestrickým predátorům (např. ptáci) – obracením pozorovaným při odchytu
- vodním predátorům (např. ryby) – samotným pohybem po hladině za předpokladu, že zbarvené sternity jsou z vody viditelné (problém odrazu a lomu světla)

Brönmark et al. (1984) zjistil, že přibližně 90 % hladinatek *V. caprai* pohlcených pstruhem obecným (*Salmo trutta*) je vyplivnuto zpět, zřejmě díky chuti či zápachu. Aposematické zbarvení, signalizující špatnou požitelnost, by pro hladinatky *V. caprai* proto určitě bylo výhodné. Obracení oranžovými sternity vzhůru při útoku shora není zmíněno.

Pokud se skutečně jedná o aposematické zbarvení, je možné jejich dlouhou dobu ovipozice vysvětlit právě díky tomuto faktu, protože podle Komárka (2004) je dlouhé období rozmnožování pro aposematicky zbarvené živočichy typické. Možný aposematismus *Velia caprai* je otázkou pro další studii.

Při rekonstrukci životního cyklu je také nutno vzít v úvahu skoro jistou možnost ovlivnění rychlosti vývoje teplotou a fotoperiodou. Výsledky z r. 2003

prokázaly pomalejší larvální vývoj při nižších teplotách. Rychlejší vývoj larev z června a pomalejší v srpnu (rozdílná délka dne) nebyl prokázán pravděpodobně kvůli malému množství jedinců. Životní cyklus, závislý na fotoperiodě, je znám u řady ploštic – např. *Gerris lacustris* (Hauser 1982), *Gerris remigis* (Blackenhorn 1991), *Microvelia douglasi* (Muraji a Nakasuji 1990) nebo *Pyrhocoris apterus* (Saulich and Musolin 1996), *Picromerus bidens* (Musolin and Saulich 2000). Zvláště obě posledně uvedené suchozemské ploštice a semiakvatická *Gerris remigis* mají možná některé rysy životního cyklu podobné semiakvatické *V. caprai* – u *Picromerus bidens* přezimuje vajíčko, samice vyvíjející se v krátkých dnech (L12:D12 – L14:D10) kladou v nejkratší možné době, samice vyvíjející se v dlouhých dnech (L18:D6 – L20:D4) mají ovipozici zpožděnou a vstupují do estivace. Také životní cyklus *Pyrhocoris apterus* může být velmi podobný, protože tato aposematicky zbarvená ruměnice má, stejně jako hladinatka *Velia caprai*, dlouhou dobu ovipozice (Saulich a Musolin 1996). *Gerris remigis* podle Blackenhorna (1991) tvoří podobně jako ruměnice pospolná buď 2. generaci, anebo vstupuje do diapauzy. Muraji a Nakasuji (1990) zjistili, že u *Microvelia douglasi* je ovipozice ovlivněna nejen fotoperiodou působící na dospělé, ale i fotoperiodou v larválním vývoji. Velký rozptyl velikostí gonád u starších larválních instarů by tak mohl být způsoben různou fotoperiodou v postembryonálním vývoji.

Právě životní cyklus ruměnice pospolné se může řídit obdobnými strategiemi jako životní cyklus hladinatky člunohřbeté – v chladnějších letech univoltinismus s dlouhým obdobím ovipozice, v teplejších letech částečný bivoltinismus – „časné“ samice (imaginální ekdyse proběhla přibližně kolem letního slunovratu) kladou a dávají vznik druhé generaci, ostatní samice mají vývoj zbrzděný a nastupují diapauzu (srov. Saulich a Musolin 1996 a Papáček a Jandová 2003). Je zde však několik odlišností. Podstatný je fakt ovipozice na podzim. Tato skutečnost zjištěná na všech lokalitách naprosto neodpovídá životnímu cyklu ruměnice pospolné. Zásadní otázka pro rekonstrukci životního cyklu hladinatky *Velia caprai* proto zní, co se děje s vajíčky nakladenými na podzim. Hromadné líhnutí nymf na podzim nikde pozorováno nebylo. Možnost zimní diapauzy vajíček už byla zmíněná výše, stejně jako důvody hovořící proti. Přezimování nymf v Holandsku popisuje Cobben (1968), možnost přezimování vajíček Poisson (1924) cit. Papáček a Jandová (2003).

Další, poměrně „velmi odvážná“, resp. málo pravděpodobná možnost by mohla být, že vajíčka kladená na podzim slouží jako jakási „zásobárna potravy“ pro zimní období. Taková vajíčka by mohla být i neoplozená – tomu odpovídá i zjištěná ovulace nekopulujících samic (kladení neoplozených vajíček však zjištěno nebylo). Dospělci ale přezimují inaktivně, bez příjmu potravy. Muselo by se tedy jednat o zásobu využitelnou jako „havarijní“ po přezimování. Pravděpodobnější se tedy zdá přezimování vajíček s tím, že buď byla náhodou do venkovního akvária vložena přezimující vajíčka, anebo teplotní podmínky r. 2005 způsobily pozdní eklosi přezimujících vajíček (a tím společnou eklosi

vajíček podzimních i jarních). Poznatek získaný preparací pravděpodobně estivující samice, tedy že samice po ukončení estivace kladou, vede k dalšímu možnému závěru – samice kladoucí na podzim jsou ty, které v létě estivovaly. Poměrně pozdní výskyt larev 1. instaru ve venkovním akváriu by se potom mohl vysvětlit jako eklose předčasně nakladených vajíček (předčasně ukončená estivace) – tato vajíčka měla původně přezimovat.

Pozorování v terénu přinesla ještě jeden závažný argument proti bivoltinismu. Hromadná kopulace byla na všech lokalitách zaznamenána v jarních a podzimních měsících, v létě pouze na jedné, nesledované lokalitě. Jedinci první generace by se však museli hromadně pářit hlavně v červenci, aby se druhá generace stihla vylíhnout.*

Rekonstrukce (model) životního cyklu, respektující všechna zjištěná fakta, tedy může vypadat takto:

První jarní nymfy se líhnou z na podzim kladených vajíček, v létě se líhnou nymfy z vajíček kladených na jaře. Dospělci části populace pocházející z podzimních vajíček estivují, na podzim kopulují, samice kladou a pravděpodobně hynou. Dospělci části populace pocházející z jarních vajíček jsou v létě aktivní a tvoří tukové zásoby na zimní diapauzu. Kopulují částečně na podzim a částečně na jaře, samice kladou na jaře. Obě časově a vývojově posunuté části populace se mohou časově i prostorově překrývat. Rozhodující vliv na to, do které „populační vlny“ jedinec patří, má patrně fotoperioda v preimaginálním vývoji (zjištění rychleji se vyvíjejících larválních gonád zřejmě ukazuje na možnost existence estivujících jedinců). Životní cyklus se navíc vyznačuje dlouhým obdobím ovipozice. Na rozdíl od Papáčkových a Jandové (2003) závěrů zjištění této studie připouští možnost, že *Velia caprai* má životní strategii „cohors splitting populations“. Bivoltinismus však nelze zcela vyloučit, pravděpodobnější je jeho možnost v teplejších rocích.

Vajíčka kladená na jaře jsou zřejmě kladena na pobřežní vegetaci (Murray a Giller 1991). Přezimující vajíčka by na vegetaci byla značně ohrožena, pravděpodobně jsou proto snášena do půdy, kde jsou lépe chráněna před nepříznivými vlivy. Rozhodující faktor na ukončení diapauzy má zřejmě teplota – až dojde k rozmrznutí povrchové vrstvy půdy. Rozložení snůšky do dvou hlavních období může být výhodné – na horských a podhorských potocích, kde jsou hladinatky velmi hojné, je nezanedbatelné riziko jarních povodní. Pokud by povodeň přišla v době, kdy už samice nakladly jarní vajíčka, celá snůška (a tedy celá populace) by byla ohrožena. Přezimující vajíčka sice mají vyšší riziko

* Právě pozorování jarní a podzimní kopulace v terénu vedlo ke sledování vlivu přítomnosti samců na vývoj pohlavní soustavy samic v chovech. Kdyby vajíčka nedozrávala bez předchozí kopulace, jak je tomu u některého hmyzu (Gillot 1995), samice nekopulující na podzim by po přezimování nebyly pohlavně zralé, zatímco na podzim kopulující samice by kladly na pozim nebo na jaře, přestože by byly stéjněho stáří. Tato hypotéza ale byla vyvrácena výsledky z chovů – přítomnost samců nemá na dozrávání samic podstatný vliv.

poškození vzhledem k delší době vývoje, ve zmrzlé půdě jsou však lépe chráněna před povodní.

Tento hypotetický model životního cyklu druhu je založen na předpokladu přezimujících vajíček, relativně dlouhého embryonálního vývoje (ten by mohl způsobit vyvinutější gonády nymf L1 *Velia caprai* než mají nepomorfnní ploštice) a nutnosti diapauzy samic mezi imaginální ekdysí a ovipozicí (podzimní ovipozici předchází letní estivace, jarní ovipozici předchází přezimování). V případě, že vajíčka nepřezimují, je životní cyklus pravděpodobně velmi podobný cyklu ruměnice pospolné (viz výše).

Pro definitivní potvrzení typu životní strategie druhu, resp. typu životního cyklu je nutný další výzkum, zaměřený především na:

- potvrzení či vyvrácení hypotézy přezimujících vajíček
- potvrzení či vyvrácení hypotézy estivace dospělců
- studium stupně oogeneze samic v estivaci a přezimování
- studium délky embryonálního vývoje
- zjištění celkového množství nakladených vajíček jednou samicí
- přesné zjištění vlivu fotoperiody na kladení samic a na postembryonální vývoj

5.4 Etologie a autekologie

Hypotéza aposematismu hladinatek *V. caprai* byla zmíněna dříve. Z etologických poznatků lze dále zmínit únik pod hladinu a bublinu ve střevě, které spolu možná souvisí. Pokud totiž hladinatky dokáží aktivně ovlivňovat složení a množství plynu v trávicí trubici, mohla by plynová bublina sloužit jako hydrostatický orgán. Pro hladinatky, pohybující se na tekoucích vodách s občasnými vodopádky a peřejkami, by takový orgán mohl být výhodný. Také únik pod hladinu by se mohl zjednodušit, pokud by hladinatky mohly regulovat objem plynové bubliny.

Také pozorované potravní chování možná přináší dosud nepopsané výsledky – napadení velkého hmyzu mnoha jedinci lze pravděpodobně často vykládat jako formu spolupráce, ne pouze jako kleptoparazitismus popsaný Erlandssonem (1988). Z napadení velkého hmyzu očividně profitují všichni zúčastnění jedinci. Zaznamenané napadení larvy pošvatky horské ještě rozšiřuje potravní niku *V. caprai*, kterou zmiňují Papáček a Jandová (2003). Útok pod hladinu na tak velkého živočicha nebyl dosud dokumentován.

6 Závěr

Vývoj reprodukčních orgánů se zásadně neliší od ostatních ploštic. Varlata samců po imaginální ekdysi rostou, po dosažení maximální délky se redukují, dochází k sestupu spermií do semenných váčků a zbytnění epitelu semenných váčků a chámometu. Hlavně výrazné rozšíření chámometu souvisí s absencí přídatných žláz hladinatky *Velia caprai*. Dospělé samice po ekdysi mají v previtellariu 0 – 2 vaječné komůrky. Do vitellaria oocyty sestupují relativně pozdě, pohlavně samice dozrávají přibližně po 5 týdnech. Celkový vývoj reprodukčních orgánů úzce souvisí s relativně složitým životním cyklem. Už během larválního vývoje dochází k různému stupni vývinu gonád, což úzce souvisí s pozdějším reprodukčním chováním. Během starších larválních instarů dochází k rozlišení rychlosti vývoje gonád u jednotlivých jedinců, hlavní vliv má pravděpodobně délka fotoperiody. Dospělé samice vyvíjející se v dlouhých dnech (přibližně kolem slunovratu) zřejmě vstupují do estivace, na podzim ji ukončí a kladou vajíčka. Ta přezimují a nymfy se z nich líhnou na jaře. Samice, které dospívají v kratších dnech (hlavně srpen) jsou aktivní až do podzimu, kdy začínají přezimovat. Na jaře potom kladou vajíčka. Rekonstrukce této podoby životního cyklu je založena na předpokladu přezimujících vajíček, který nebyl jednoznačně dokázán, ale pouze indikován opakujícím se výskytem kladoucích samic na podzim. Alternativní model životního cyklu, pokud se přezimující vajíčka nepodaří potvrdit, je podobný typu životního cyklu semiakvatické *Gerris remigis* (Blackenhorn 1991) a suchozemské *Pyrrhocoris apterus* (Saulich a Musolin 1996) – přezimují pouze dospělci, jedinci svlečení do dospělců v období dlouhých dní dávají vzniknout druhé generaci. Pozdější dospělci vstupují do diapauzy. Poměr kladoucích a diapauzních samic je závislý na teplotě – v chladnějších letech je více diapauzních jedinců. Dlouhé období ovipozice, zjištěné u hladinatky člunohřbeté i ruměnice pospolné (cf. Saulich a Musolin 1996), podporuje hypotézu aposematismu i u *Velia caprai*. Většina populací druhu v České republice je pravděpodobně univoltinní, možnost bivoltinismu však nemůže být zamítnuta. Univoltinismus je rozdílný od klasického univoltinismu, známého například u většiny nepomorfních ploštic. Dvě vlny jedinců (= „cohors splitting populations“), pocházejících z podzimních a jarních vajíček, mohou být časově posunuty natolik, že budí dojem bivoltinního druhu.

Tato práce nepřinesla výsledek v podobě definitivního závěru o typu životního cyklu druhu, ale spíše ukazatele a podněty pro další výzkum. S určitostí lze konstatovat, že *Velia caprai* není „klasicky vyhraněně“ univoltinní ani bivoltinní. Lze však vysledovat určité podobnosti s životním cyklem bruslařky *Gerris remigis* a kněžice *Picromerus bidens*, i když podstatné odlišnosti jednotlivých charakteristik vývoje a životních cyklů *V. caprai* a obou zmíněných druhů rovněž existují. Nově jsou prezentovány hypotézy o estivaci a aposematismu *V. caprai*, obě si zaslouží pozornost i do budoucna.

7 Seznam literatury

Andersen N. M. 1982: *The semiaquatic Bugs (Heteroptera, Gerromorpha). Phylogeny, Adaptations, Biogeography and Classification*. Scandinavian science press LTD. Klampenborg – Denmark., 455 pp.

Andersen N.M. 1996: Heteroptera Gerromorpha, Semiaquatic Bugs. In: Nilsson N. A. (Ed.): *Aquatic Insects of North Europe – A Taxonomic Handbook*. Apollo Books, Stenstrup, Denmark, pp. 77 – 90.

Blanckenhorn W. U. 1991: Life-history differences in adjacent water strider populations: Phenotypic plasticity or heritable responses to stream temperature? *Evolution.*, 45(6): 1520 – 1525.

Brönmark C. a kol 1984: Anti-predator adaptations in a neustonic insect (*Velia caprai*). *Oecologia* (Berlin), 61: 189 – 191.

Brönmark C. a kol 1985: Dynamics and structure of a *Velia caprai* (Heteroptera) population in a South Swedish Stream. *Holarct. Ecol.*, 8: 253 – 258.

Büning J., 1994: *The Insect Ovary*. Chapman + Hall, 400 pp.

Cobben R.H. 1968: *Evolutionary trends in Heteroptera. Part I. Eggs, architecture of the shell, gross embryology and eclosion*. Centre for Agricultural Publishing and Documentation. Wageningen, 475 pp.

Erlandsson A., Malmqvist B., Andersson K. G., Herrmann J. and Sjöström P. 1988: Field observations on the activities of a group-living semiaquatic bug *Velia caprai*. *Arch. Hydrobiol.*, 112(3): 411 – 419.

Erlandsson A. 1988: Food sharing vs monopolising prey: a form of kleptoparasitism in *Velia caprai* (Heteroptera). *Oikos*, 53: 203 – 206.

Erlandsson A. 1993: Sex Ratio Changes in the Water Cricket (*Velia caprai*) – Why do Males Disappear? *Aquatic Insects*, 15: 1 – 10.

Gilbert F. (ed.) 1990: *Insect life cycles*. Springer – Verlag, London, 258 pp.

- Gillot C. 1995: *Entomology*. Plenum Press, New York, 798 pp.
- Happ G. M. 1992: Maturation of the male reproductive system and its endocrine regulation. *Annu. Rev. Entomol.*, 37:303-20.
- Hauser R. 1982: Untersuchungen zu Voltinismus und Flügelpolymorphismus beim Wasserläufer *Gerris lacustris* (Hemiptera: Gerridae). *Revue suisse Zool.*, 89(4): 903 – 917.
- Ibañez de Barrett C. I., Bozzini J. P., Mariano de Bozzini M. 2004: Differentiation and morphogenesis of *Triatoma infestans* (Klug 1834) female gonads. I – post embryonic development. *Biocell*, 28(3): 259 – 269.
- Jandová L. 2003, Vývoj a životní cyklus hladinatky *Velia caprai* (Insecta: Heteroptera: Veliidae) v Novohradských horách. Diplomová práce. Pedagogická fakulta Jihočeské univerzity, 80 pp.
- Kaulenas M. S. 1992: *Insects accessory reproductive structures. Function, structure, and development*. Springer – Verlag, New York, 224 pp.
- Kittle, P.D. 1985: The laboratory life history of *Trepobates knighti* (Hemiptera: Gerridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 58(2): 348 – 352.
- Kittle, P.D. and McCraw, J.T. 1981: The laboratory life history of *Trepobates subnitidus* (Hemiptera: Gerridae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 54(1): 8-15.
- Komárek S. 2004: *Mimikry, aposematismus a příbuzné jevy*. Dokořán, Praha, 188 pp.
- Mielewczyk S. 1989: Zur Ökologie, Biologie und Morphologie von *Velia saulii* Tam. und *V. caprai* Tam. (Heteroptera, Veliidae). *Annales Zoologici*, Warszawa, 35: 285 – 305.
- Mrkvička T. 2005: Upravená verze t-testu pro testování shodnosti dvou výběrů s variabilním rozptylem, ústní sdělení; PF JU, katedra matematiky.

Muraji M., Nakasuji F. 1990: Effect of Photoperiodic shift on Egg Production in a Semi-Aquatic Bug, *Microvelia douglasi* (Heteroptera: Veliidae). *Appl. Ent. Zool.*, 25(3): 405 – 407.

Murray A. M., Giller P. S. 1991: Life History and Overwintering Tactics of *Velia caprai* Tam. (Hemiptera: Veliidae) in Southern Ireland. *Aquatic Insects*, 13(4): 229 – 243.

Musolin, Dmitry L. & Saulich, Aida H. 2000: Summer dormancy ensures univoltinism in the predatory bug *Picromerus bidens*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 95(3): 259-267.

Papáček M., Soldán T. Truhlářová I. 1997: Development of the female internal reproductive system in *Ilyocoris cimicoides* (Heteroptera: Nepomorpha: Naucoridae). *Acta Soc. Zool. Bohem.*, 61: 77 – 84.

Papáček M., Bohoněk K. 1989: The life cycle and ovarian development of *Corixa punctata* (Heteroptera, Corixidae) in South Bohemia. *Acta Entomol. Bohemoslov.*, 86: 96 – 110.

Papáček M., Gelbič I. 1989: Development of the male internal reproductive systém in the Saucer bug (*Ilyocoris cimicoides* L.) (Heteroptera, Naucoridae). Pp.: 125 – 140. In: Tonner M, Soldán T.& Bennettová B. (eds.): *Regulation of Insect Reproduction IV*. Proceedings of a symposium held in Žinkovy, September 1987. Praha: Academia, 539 pp.

Papáček M., Jandová L. 2003: Extrémní variabilita životních cyklů hladinatky *Velia caprai*, Tamanini 1947 (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae): studie v přírodních podmínkách Novohradských hor. *Biodiverzita a přírodní podmínky Novohradských hor II*, Jihočeská univerzita a Entomologický ústav AV ČR, pp. 149 – 162.

Papáček M., Soldán T. 1987: Development of the female internal reproductive systém of *Notonecta glauca* (Heteroptera, Notonectidae) and the life cycle in South Bohemia. *Acta Entomol. Bohemoslav.*, 84: 161 – 180.

Papáček M., Soldán T. 1992: Development of the male internal reproductive systém in *Notonecta glauca* (Heteroptera, Notonectidae). *Advances in regulation of insect reproduction*, pp. 199 – 210.

Pendergrast, J. G. 1957: Studies on the reproductive organs of the Heteroptera with a consideration of their bearing of classification. *The Trans R. Ent. Soc. Lond.*, 109(1): 1 – 63.

Polhemus D. A., Polhemus J. T. 2003: A review of the veliinae of Vietnam (Heteroptera: Veliidae) with description of a new *Velia* species. *J. New York Entomol. Soc.*, 111(1): 29 – 40.

Pospíšilová – Svobodová M. 2001: Ontogeneze vnitřních samičích pohlavních orgánů splešťule blátivé (*Nepa cinerea* L.) (Insecta: Heteroptera: Nepomorpha). Diplomová práce. Pedagogická fakulta Jihočeské univerzity, 58 s.

Saulich A. K., Musolin D. L 1996: Univoltinism and its regulation in some temperate true bugs (Heteroptera). *Eur. J. Entomol.*, 93: 507 – 518.

Savage A. A. 1989: Adults of the british aquatic hemiptera heteroptera. *Freshwater biol. assocation*, Ambleside, Scientific Publication, 50: 32 – 37.

Stindl P. 1999: Vývoj vnitřních a vnějších samičích pohlavních orgánů jehlanky válcovité (*Ranatra linearis* L.). Diplomová práce. Pedagogická fakulta Jihočeské univerzity, 84 s.

Štys P., Biliński S. 1990: Ovariole types and the phylogeny of hexapods. *Biol. Rev.*, 65: 401 – 429.

Taylor, S. J. and J. E. McPherson. 2003: Voltinism and laboratory rearing of *Microvelia hinei* (Heteroptera: Gerromorpha: Veliidae). *The Great Lakes Entomologist*, 36: 1-9.

Taylor, S. J. and J. E. McPherson. 1999: Morphological variation and polyvoltinism of *Microvelia pulchella* (Heteroptera: Veliidae) in southern Illinois, USA. *Acta Soc. Zool. Bohem.*, 63: 237 – 249.

Wood, D.L. and McPherson, J.E. 1995: Life history and laboratory rearing of *Hydrometra hungerfordi* (Heteroptera: Hydrometridae) with descriptions of immature stages. *Proc. Ent. Soc. Washington.*, 97(3): 717 – 728

8 Seznam příloh

8.1 Příloha č. 1: podrobný popis sledovaných lokalit

**8.2 Příloha č. 2: vybrané makrofotografie a
mikrofotografie**

**8.3 Příloha č. 3: CD s diplomovou prací ve formátu PDF
a fotografiemi v originálním rozlišení**

8.1 Příloha č. 1: podrobný popis sledovaných lokalit

Lokalita č. 2:

Jedná se o bezejmenný potok v oblasti „U tří můstků“ pod Kobylí horou, vlévající se do Jiřické (= Pohořské) nádrže na Pohořském potoce. Přesná poloha je dána souřadnicemi 48°43'4'' SŠ a 14°40'10'' VD, nadmořská výška 920 m n.m. Potok protéká smrkovým lesem (smrk ztepilý - *Picea abies*), pobřežní vegetace je zastoupena mnoha mechorosty, nejhojnější jsou: rašeliník (*Sphagnum* sp.), ploník ztenčený (*Polytrichum formosum*), pobřežnice obecná (*Pellia epiphylla*), dále přeslička lesní (*Equisetum arvense*), kaprad' samec (*Dryopteris filix-mas*) a zblochan vzplývavý (*Glyceria fluitans*). Ve vodě je poměrně častý mech pramenička obecná (*Fontinalis antipyretica*). Sledovaný úsek je asi 15m dlouhý, šířka toku kolísá od 0,5 do 1,6 m, největší hloubka (v úzkém úseku) dosahuje cca 0,3 m. Rychlost proudu byla měřena předmětem (většinou kousek dřeva) položeným na hladinu, a sledováním jeho dráhy po dobu 10s. Tento postup byl vykonán 10x a poté vypočten aritmetický průměr. Rychlost proudu zde silně kolísá podle stavu vody – nejvyšší změřená rychlost (po dešti) byla 30cm/s, většinou se však pohybovala 0,15 m . s⁻¹ v úzkých místech a kolem 0,01 – 0,06 m . s⁻¹ v širších. Potok tvoří četné zátočiny a nádržky, kde voda stojí (resp. dostupnými prostředky nebyl změřen pohyb hladiny).

Obr. 8.1 Lokalita č. 2



Lokalita 3

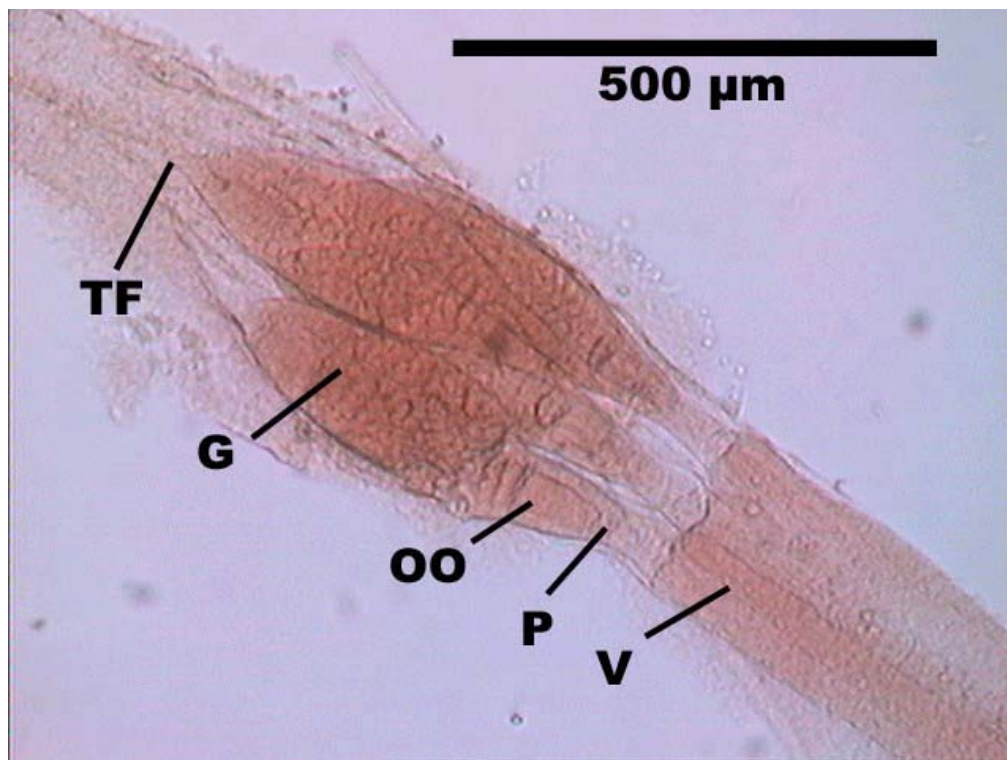
Tato lokalita se nachází u Borkovických blat, těsně před začátkem přírodní rezervace. Jedná se o strouhu tekoucí podél hlavní cesty (začátek naučné stezky). Přesná poloha je 49°13'30'' SŠ a 14°38'VD, nadmořská výška 420 m n.m. Podél strouhy hojně roste bříza bělokorá (*Betula verrucosa*), smrk ztepilý (*Picea abies*), maliník obecný (*Rubus idaeus*), pomněnka bahenní (*Myosotis palustris*), zblochan vzplývavý (*Glyceria fluitans*), ploník obecný (*Polytrichum commune*), bezvláska vlnkatá (*Atrichum undulatum*) a papratka samice (*Athyrium filix-femina*), hladina je místy pokryta porostem okřehku menšího (*Lemna minor*) a hvězdoše háčkatého (*Callitriche hamulata*). Sledovaný úsek má délku cca 25m, šířka řečiště 1,5 – 2 m, maximální hloubka cca 0,5 m. Rychlost proudu se pohybuje od 0 do 0,06 m . s⁻¹.

Obr. 8.2 Lokalita č. 3



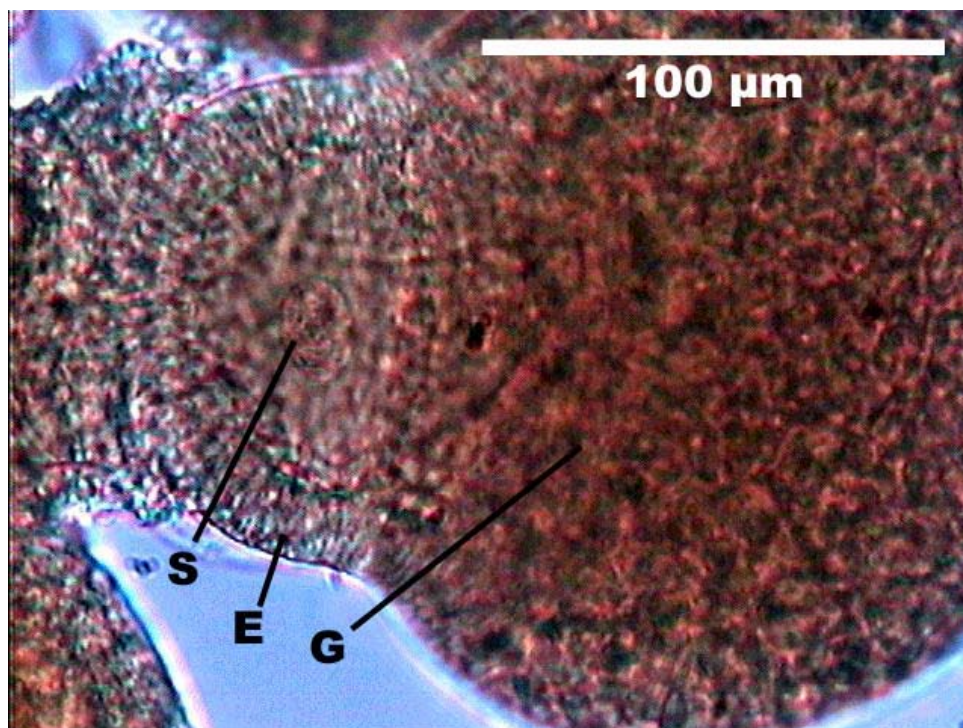
8.2 Příloha č. 2: vybrané makrofotografie a mikrofotografie

Obr. 8.3 Vaječník samice D7. Zřetelná protáhlá germaria a stejně dlouhá vitellaria



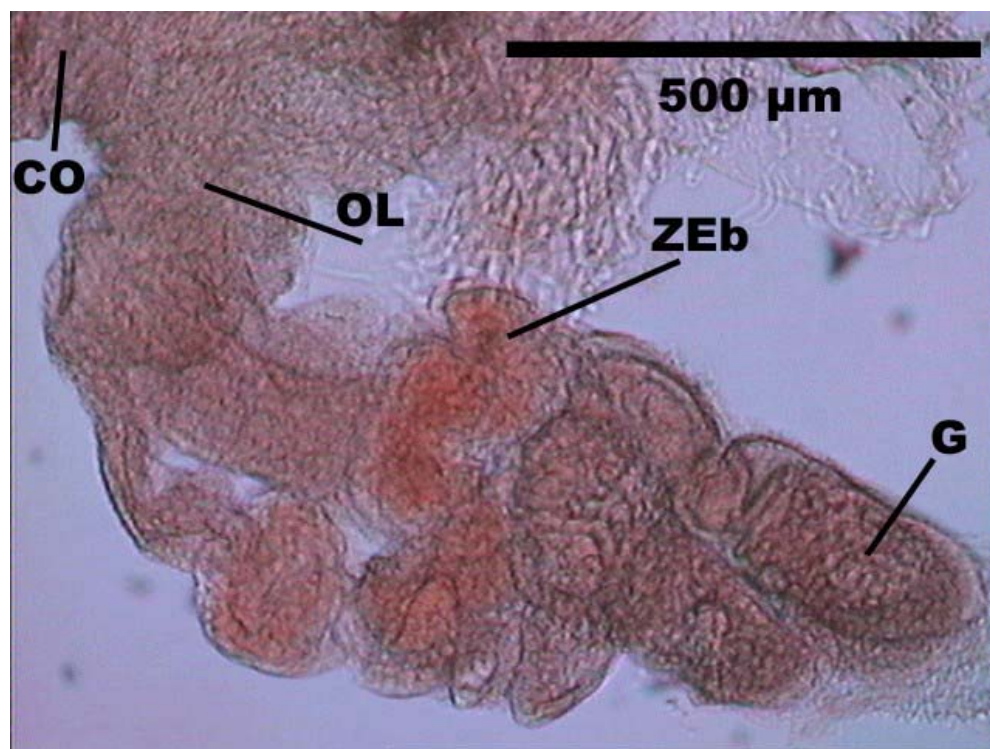
G: germarium, OO: oocyt, P: previtellarium, TF: terminální filament, V: vitellarium

Obr. 8.4 Germarium a proximální část vitellaria samice D42.



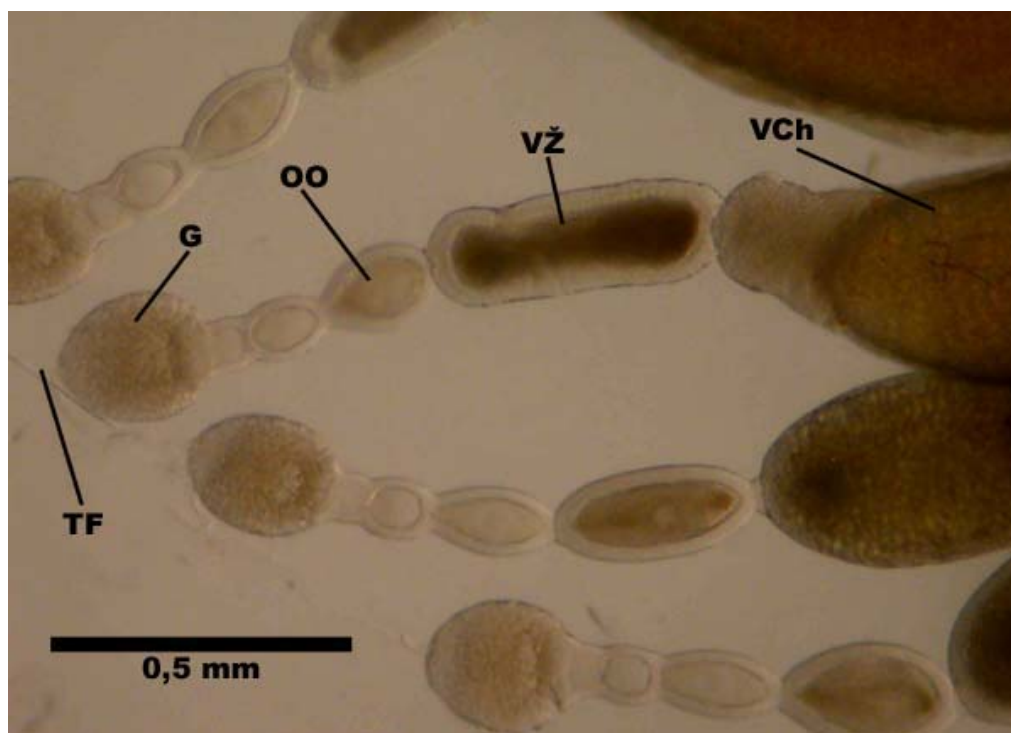
E: epitel vitellaria, G: germarium, S: zárodečná skvrna

Obr. 8.5 Vaječník vykladené samice z 17. 7. 2005, lokalita 2



CO: společný vejcovod, G: germarium, OL: postranní vejcovod, Zeb: zbytkový epitel vaječných folikulů

Obr. 8.6 Vitellaria ovulující samice z 18. 9. 2005, lokalita 1. Jednotlivé ovariooly byly od sebe odděleny



G: germarium, OO: oocyt, TF: terminální filament, VCh: vajíčko s chotionem, VŽ: vajíčko s uloženým žloutkem