

STŘEDOŠKOLSKÁ ODBORNÁ ČINNOST

Obor č. 4: Biologie

Termoregulace u pestřenkovitých (Diptera: Syrphidae)

**Antonín Hlaváček
Plzeňský kraj**

Plzeň 2019

STŘEDOŠKOLSKÁ ODBORNÁ ČINNOST

Obor č. 4: Biologie

Termoregulace u pestřenkovitých (Diptera: Syrphidae)

Thermoregulation in hoverflies (Diptera: Syrphidae)

Autoři: Antonín Hlaváček

**Škola: Církevní gymnázium Plzeň, Mikulášské náměstí 15, 316 00
Plzeň**

Kraj: Plzeňský kraj

Konzultanti: Bc. Klára Daňková, Mgr. Jiří Hadrava

Plzeň 2019

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem svou práci SOČ vypracoval samostatně a použil jsem pouze prameny a literaturu uvedené v seznamu bibliografických záznamů.

Prohlašuji, že tištěná verze a elektronická verze soutěžní práce SOČ jsou shodné.

Nemám závažný důvod proti zpřístupnění této práce v souladu se zákonem č. 121/2000 Sb., o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů (autorský zákon) ve znění pozdějších předpisů.

V Plzni dne

Poděkování

Při realizaci mé práce mi pomohlo mnoho lidí a je mou milou povinností jim alespoň tímto krátkým odstavcem poděkovat. Největší dík patří mé školitelce Bc. Kláře Daňkové za pomoc, podporu a rady, které mi poskytla. Dále bych chtěl poděkovat svému konzultantu Mgr. Jiřímu Hadravovi za rady všech charakterů, které mi byly velmi nápomocné při práci na Středoškolské odborné činnosti. Dále děkuji Bc. Lukáši Jánošíkovi za pomoc s řešením technických problémů, Mgr. Zdeňku Janovskému, Ph.D, za umožnění sběru na mnou preferovaných lokalitách. Bc. Albertu Damaškovi, Tomáši Jorovi, Evě Matouškové a Mgr. Michaelu Mikátovi děkuji za pomoc při řešení problémů úzce či široce souvisejících s mou prací. Taktéž bych rád poděkoval paní Ing et. Mgr. Jiřině Peškové za pomoc s korekturou textu. Obrovský dík patří i Sci-hubu a jeho autorce Alexandře Elbakyan, díky které jsem měl prakticky neomezený přístup k většině vědeckých prací. Byl tak podpořen boj proti zlotřilým nakladatelstvím Elsevier, JSTOR nebo Wiley library a tak i vědecká komunita. V neposlední řadě musím taktéž poděkovat Přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy a Entomologickému ústavu AV ČR za zapůjčení materiálu a umožnění realizace projektu.

Anotace

Termoregulace je fyziologická a behaviorální odpověď organismů na okolní prostředí, která nepřetržitě zasahuje do jejich života. Zvláště zajímavá pak může být termoregulace u pestřenkovitých (Diptera: Syrphidae), u nichž mohou v termoregulačních mechanismech hrát roli i adaptace související s jejich Batesovskou mimizejí.

Termoregulaci této čeledi jsem zkoumal dvěma způsoby:

- a) laboratorní práci s mrtvými jedinci, při které byl zjišťován vliv morfologie na zahřívání i chladnutí,
- b) práci s živými jedinci přímo v terénu za účelem výzkumu letových teplot, zahřívacích mechanismů a vlivu prostředí na dané jedince.

V laboratorních podmínkách byl prokázán pouze vliv hmotnosti na rychlost zahřívání. Z faktorů sledovaných při terénním měření hrála hlavní roli osluněnost mikrohabitatu, pestřenky si však udržovaly tělesnou teplotu v průměru o 6 °C vyšší, než byla teplota prostředí.

Pochopení termoregulačních procesů nám pomohlo objasnit zajímavé oblasti v evoluci a ekologii pestřenek.

Klíčová slova

Diptera, Syrphidae, termoregulace, ekologie

Annotation

Thermoregulation is a physiological adaptation of an organism to its natural habitat. Organisms are continuously affected by thermoregulation. Thermoregulation research can be interesting in hoverflies (Diptera: Syrphidae), because their thermoregulation mechanisms can be influenced by their mimicry adaptations.

I tried to find out which mechanisms influence thermoregulation of hoverflies. I examined hoverflies in two ways:

- a. I worked with dead specimens in a laboratory to describe the mechanism of heating-up and cooling-down, affected by morphological traits.
- b. Field research was used to describe active heating-up mechanisms, flight temperatures and the effect of ambient temperature on hoverflies.

In laboratory experiments, the weight of the specimen was the key factor affecting the thermoregulation. After many field observations, I'm able to describe the mechanism of heating up in hoverflies. I found out that the most affecting is sunlight and microhabitat temperature, although samples were able to maintain their temperature an average of 6°C above the air temperature.

This research sheds light on thermoregulation issue and we are able to conclude some new information about hoverflies evolution and ecology.

Key words

Diptera, Syrphidae, thermoregulation, ecology

Obsah

1. Úvod	9
1.1. Klasifikace	9
1.1.1. Microdontinae	9
1.1.2. Pipizinae	10
1.1.3. Syrphinae	10
1.1.4. Eristalinae	11
1.2. Rozšíření	12
1.3. Vliv na ekosystém	12
1.4. Termoregulace	13
1.4.1. Termoregulace z pohledu fyziky	13
1.4.2. Obecná rozprava o termoregulaci	15
1.4.3. Termoregulace hmyzu	16
1.5. Od slunění, ke komplexním mechanismům, aneb průřez nejzajímavějšími termoregulačními strategiemi hmyzu	17
1.5.1. Vážky (Odonata)	18
1.5.2. Rovnokřídli (Orthoptera)	19
1.5.3. Termiti (Isoptera)	19
1.5.4. Motýli (Lepidoptera)	19
1.5.5. Blanokřídli (Hymenoptera)	20
1.5.6. Brouci (Coleoptera)	22
1.5.7. Sněžnice (Mecoptera: Boreidae): exkurs do světa chionofilního hmyzu	24
1.5.8. Dvoukřídli (Diptera)	25
1.5.9. Dvoukřídli – pestřenky (Diptera: Syrphidae)	26
1.5.10. Shrnutí výsledků mé loňské práce SOČ	28
2. Shrnutí a cíle práce	30
3. Hypotézy	31
3.1. Rychlost zahřívání mrtvých jedinců – pasivní termoregulace	31
3.2. Aktivační a letové teploty živých jedinců	31
4. Metodika	33
4.1. Laboratorní pokusy s mrtvými jedinci	33
4.1.1. Re-analýza dat	34
4.2. Měření aktivačních a letových teplot	35
4.2.1. Lokality vybrané pro terénní měření	36
4.3. Morfometrická analýza jedinců	36

4.3.1.	Hodnocení hmotnosti jedince	36
4.3.2.	Morfometrická analýza.....	36
4.3.3.	Stanovení ekologických gild a kategoriálních vlastností druhů	37
4.3.4.	Statistická analýza dat	38
5.	Výsledky.....	39
5.1.	Laboratorní pokusy s mrtvými jedinci	39
5.2.	Analýza ekologie jednotlivých druhů v termoregulačních souvislostech.....	45
5.3.	Termoregulace ve fylogenetických souvislostech	48
5.4.	Termoregulace a mimeze	50
6.	Diskuse.....	52
6.1.	Vliv zbarvení	52
6.2.	Vliv chlupatosti	52
6.3.	Analýza ekologie jednotlivých druhů v termoregulačních souvislostech.....	54
6.4.	Termoregulace ve fylogenetických souvislostech	55
6.5.	Termoregulace a mimeze	55
7.	Závěr	56
8.	Cíle do budoucna.....	56
9.	Seznam grafů, obrázků, tabulek	57
10.	Použitá literatura	60

1. Úvod

1.1. Klasifikace

Pestřenky (Diptera: Syrphidae) jsou čeledí hmyzu patřící do řádu dvoukřídlých, podřádu krátkorohých, skupiny Cyclorrhapha. Pestřenky se dělí do 4 podčeledí: Microdontinae, Pipizinae, Eristalinae a Syrphinae, avšak díky nejnovějším poznatkům na poli fylogenetiky (Young *et al.* 2016, s. 8-10) lze očekávat, že vnitřní klasifikace čeledi bude ještě pozměněna, konkrétně očekáváme rozdělení podčeledi Eristalinae, která patrně není monofyletickou skupinou.

1.1.1. Microdontinae

Microdontinae jsou podčeledí, která je sesterská všem ostatním podčeledím pestřenek (Young *et al.* 2016, s. 8-10). Larvy jsou myrmekofilní a dospělci žijí nejčastěji v korunách stromů. Microdontinae jsou jediní zástupci pestřenek, kteří v dospělosti nepřijímají potravu (Reemer *et al.* 2012, s.18, Wolton 2011...), a tak, na rozdíl od ostatních druhů pestřenek fixovaných na koruny stromů, je jejich sběr velmi obtížný, u dospělých jedinců je nejsnadnější při výletu mladého dospělého z mraveniště, případně smykem vegetace. Dospělci se dají chytat také například pomocí Malaiseho pastí (Reemer 2008, s. 178). Větší diverzity a vyšších početností dosahují převážně v tropech (Reemer a Stahls 2013, s. 2), což přispívá k tomu, že Microdontinae jsou nejméně prozkoumanou podčeledí pestřenek. V Evropě se setkáme pouze s jedním rodem této podčeledi, a to rodem *Microdon*, jehož dospělci aktivují zejména během jarních měsíců a napodobují čmeláky či jiné ochlupené včely. V tropických oblastech však najdeme i celou řadu zástupců této skupiny, kteří přesvědčivě napodobují různé zástupce vos či kutilek (Reemer 2012, s. 104,105...).



Obrázek 1 *Microdon analis* By Adam Furlepa – Own work, CC BY-SA 4.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=36671025>

Obrázek 2 *Microdon* sp. By Mark Nenadov – Fly in the Genus *Microdon*, CC BY 2.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=54840264>

1.1.2. Pipizinae

Pipizinae jsou monofyletickou skupinu, sesterskou podčeledí *Syrphinae* (Young et al. 2016, s. 8-10). Je to nejméně diverzifikovaná podčeleď pestřenek, zahrnují drobné, převážně nevýrazně zbarvené černé druhy. Pravděpodobně mimetizují drobné včely jako jsou Halictidae nebo některé druhy z čeledi Apidae (Ball a Morris 2013, s. 60). Jejich larvy se živí mšicemi (Mengual et al. 2015, s.1).



Obrázek 3 *Pipiza luteitarsis* By S. Rae from Scotland, UK – *Pipiza luteitarsis* (female), CC BY 2.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=50871901>

Obrázek 4 *Pipiza austriaca* By Janet Graham – *Pipiza austriaca*, Trawscoed, North Wales, June 2016, CC BY 2.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=50040483>

1.1.3. Syrphinae

Syrphinae jsou druhou nejpočetnější podčeledí pestřenek, čítají něco přes 2000 druhů (Rotheray a Gilbert 2011, s. 93). V této skupině nalezneme velký počet druhů, které se svým žluto-černým zbarvením snaží o mimezi různých žahadlových blanokřídlých (Ball a Morris 2013, 59-62). Do této skupiny patří jedny z našich nejběžnějších druhů, jako jsou *Episyrphus balteatus*, *Spheerophoria scripta* nebo *Syrphus ribesii*. Larvy se živí mšicemi, třásněnkami nebo červci (Rotheray a Gilbert 2011, s. 93). Díky potravní strategii jejich larev patří druhy z podčeledi *Syrphinae* k jedněm z nejprozkoumanějších, jelikož jsou využitelné například v zemědělství jako opylovači nebo jako biologická kontrola škůdců (Bičík a Láška 2011).



Obrázek 5 *Xanthogramma pedisequum* – foto: Antonín Hlaváček

Obrázek 6 *Episyrphus balteatus* – foto: Antonín Hlaváček

1.1.4. Eristalinae

Eristalinae jsou největší podčeledí pestřenek, která čítá více než 3500 druhů ve 110 rodech (Rotheray a Gilbert 2011, s. 95). Podčeleď Eristalinae je však parafyletycká, je očekáván její rozpad do několika podčeledí (Young et al. 2016, s. 8-10). Do podčeledi Eristalinae se řadí asi nejznámější druhy mimitizující čeleď Apidae (včelovití), a to např. druh *Eristalis tenax*, který mimitizuje včelu medonosnou (*Apis mellifera*), nebo *Eristalis intricaria* či *Volucella bombylans* napodobující čmeláky. Do této skupiny však patří i řada druhů mimitizujících čeleď Vespidae (sršňovití), dobrým příkladem může být sršní mimetik *Volucella zonaria* nebo vosí mimetici rodu *Temnostoma* či *Helophilus*. Další zástupci této skupiny, jako např. rod *Xylota*, mimitizují např. Pompilidae (hrabalkovití), najdeme tu však také druhy, které jsou nejspíše ne-mimetické (Rotheray a Gilbert 2011). Larvy této podčeledi žijí převážně v detritu, ale v této podčeledi najdeme i druhy s dravými, mykofágními a herbivorními larvami nebo druhy, jejichž larvy žijí komenzálně či paraziticky v hnízdech sociálních žahadlových blanokřídlých (Rotheray a Gilbert 2011, s. 95).



Obrázek 7 *Helophilus pendulus* – foto: Antonín Hlaváček

Obrázek 8 *Eristalis intricaria* – foto: Antonín Hlaváček



Obrázek 9 *Temnostoma vespiforme* – foto: Antonín Hlaváček

1.2. Rozšíření

Po celém světě je známo přes 6100 druhů pestřenek (Zhang 2011, s. 225). To samozřejmě není konečný počet a každým rokem je popsáno mnoho nových druhů nebo i rodů, a to dokonce i z území Evropy (Vujić et al. 2018, Vujić a Stahls 2018, Ricarte 2018, Nedeljkovic 2018). Studnicí nepopsaných druhů jsou však stále především tropy (Rotheray a Gilbert 2011, s. 5). Čeleď Syrphidae je kosmopolitně rozšířená a vyskytuje se na všech kontinentech kromě Antarktidy (Rotheray a Gilbert 2011, s. 5). V České republice je něco přes 400 druhů pestřenek (Mazánek 2009, s. 1), (Hadrava et al. 2018). Čeleď pestřenkovití je schopná migrovat i na velké vzdálenosti. Za hlavní činitele migrace jsou považovány vzdušné proudy, které pestřenky využívají ke své migraci (Nielsen 2009, s. 74). Migrace může být ovlivněna i dostupností potravy pro larvy, například migrace samců druhu *Eupeodes corollae* je ovlivňována abundancí mšic dané i předchozí sezóny (Svensson 1984, s. 334). Migrační koridory pestřenek mohou být dokonce korelována s migračními koridory ptáků (Lack 1951, s. 67). Téma migrace pestřenek a s ní související jejich rozšíření je dodnes neuzavřené a v dnech budoucích očekáváme mnoho nových poznatků dané problematiky (Odermatt et al. 2017).

1.3. Vliv na ekosystém

Pestřenky jsou nejen dobrým modelovým organismem pro výzkum ekologie hmyzu, ale mají i hospodářský význam. Jsou totiž jedny z nejvýznamnějších opylovačů (Szymank et al 2008). To je způsobeno i tím, že na květech tráví výrazně více času než jiní opylovači (Inouye et al. 2015). Není bez zajímavosti, že některé pestřenky, například rod *Melanostoma*, opylují i anemogamní rostliny (Szymank 2008, s. 86-89, Inouye 2015, s. 119). Pestřenky jsou považovány za oportunistické opylovače, bylo například zjištěno, že predaci nektaru a s tím spojené opylování závisí například na výšce nebo zbarvení opylované rostliny (Klečka et al. 2018).

Pestřenky jsou užitečné i jako přirození regulátoři některých hospodářských škůdců. Larvy podčeledí *Pipizinae* a *Syrphinae* jsou aktivními lovci mšic či některých červců a třásněnek (*Rotheray a Gilbert 2011, s. 93*). Pestřenky jsou při konzumaci mšic velmi efektivními predátory, dokonce se zdá, že jich v přepočtu na jedince dovedou zkonzumovat výrazně více než například slunéčka či larvy zlatooček (*Bičík a Láska 2011, s. 2*).

1.4. Termoregulace

1.4.1. Termoregulace z pohledu fyziky

Teplu se přenáší dvěma základními způsoby: vedením a prouděním.

- Přenos tepla vedením je způsoben rozdílností teplot dvou jsovcen, kdy teplejší předává svou energii v podobě tepla studenějšímu.
- Přenos prouděním je založeno na rozdílu teplot tekutiny a tělesa, kdy tak vzniká tzv. přirozené proudění mezi těmito jsovcy.

Když organismus přijímá teplo od okolí, děje se tak na základě přenosu tepla prouděním, kdy přijaté teplo pochází od okolního vzduchu.

S teplotou organismu souvisí i tzv. šíření tepla sáláním, kdy je pohlcováno elektromagnetické vlnění, např. v podobě slunečního záření, a zvýší se tak vnitřní energie daného organismu. Dochází tak ke sdílení tepla sáláním a organismus se zahřívá. Dogma je založeno na 1. termodynamickém zákonu, který říká: Celkové množství energie (všech druhů) izolované soustavy zůstává zachováno. Tj. energie dodaná do soustavy se může libovolně měnit na jiný typ energie, ale nemůže se ztratit. Vzorcem:

$$\Delta U = Q + W + Wch,$$

kdy rozdíl mezi koncovou a počáteční teplotou soustavy lze vyjádřit jako součet přidaného/odebraného tepla Q , vykonanou práci W nebo chemickou reakcí Wch .

Tmavé organismy se zahřívají z fyzikálního hlediska lépe, neb tmavá barva lépe pohlcuje a méně odráží již zmíněné elektromagnetické vlny.

Na zahřívání a ochlazování organismu má vliv i jeho chlupatost. Kol těla chlupatého jedince proudí vzduch pomaleji, a tak se okolní vzduch, díky kterému by docházelo k tepelné výměně vedením (soustava okolí – jedinec), vyměňuje pomaleji. Daný jedinec je pak de facto izolován od okolního vzduchu – zahřívá se pomaleji, ale za to je lépe izolován, takže nabyté teplo pomaleji ztrácí.

S termodynamikou a termoregulací souvisí i tzv. tepelná kapacita, vyjádřena jako podíl dodaného tepla – Q a rozdílu teplot na začátku a na konci děje ΔT^1 . Na rovnici tepelné kapacity

¹ Tepelná kapacita jest odvozena od násobku hmotnosti a měrné tepelné kapacity daného tělesa. Měrná tepelná kapacita je definována jako: množství tepla, potřebného k ohřátí jednoho kilogramu látky o jeden teplotní stupeň – z toho plyne, že se jedná o předem definovanou, pro každou jednu látku unikátní, konstantu. Ergo, tepelná kapacita je variabilní dle hmotnosti daného jsovcna.

stojí prakticky celá termodynamika. Svůj význam nachází například při výpočtu množství tepla, které je zapotřebí k ohřátí hmoty určité hmotnosti:

$$C = \frac{Q}{\Delta T}.$$

Každý organismus vykazuje určitou generaci tepla. Vedlejším produktem jakéhokoliv metabolismu je generování tepla. Každý organismus generuje teplo, ale mnohdy je tepelný výtěžek, často nechtěný, zcela zanedbatelný. Na vyšších úrovních se setkáme se svalovou termogenezí. Teplo generované svaly je už zanedbatelné a mnohdy tvoří hlavní složku termoregulace některých živočichů.

Většina organismů není adaptovaná na extrémní teploty, tj. teploty pod nulou nebo teploty nad 40 °C (*Tanford 1968*).

Když teplota klesne pod 0 °C, začíná v tkáních krystalizovat voda, a v případě, že organismus není tomuto jevu přizpůsoben, tak jsou jeho tkáně doslova roztrhány krystalizující vodou zevnitř. Výjimku mohou tvořit například sněžnice (rod *Boreus*, Mecoptera), viz dále.

Do svízelné situace se organismus dostává i v případě, že jeho tělesná teplota překročí 40 °C. Celkově je výhodné mít vyšší teplotu, a to z důvodu lepšího průběhu fyziologických dějů (rychlejšího metabolismu), ale při teplotách nad 40 °C se začínají denaturovat proteiny, a organismus tak hyne.

Existují samozřejmě výjimky, ale většina živočichů se snaží udržet svou tělesnou teplotu ve zmíněném rozmezí. Termoregulace je vlastně tedy takový neustálý boj s okolním prostředím, kdy se daný organismus snaží zvýšit nebo snížit svou tělesnou teplotu, jak to jen umí.

Životní procesy většiny živočichů jsou limitovány přítomností vody v kapalném stavu. Na teplotě prostředí přímo závisí:

- rozpustnost plynů ve vodě,
- iontová disociace molekul a pH,
- aktivita enzymů,
- rychlost metabolických drah a fyziologických procesů.

Voda je v termoregulaci neopomenutelným hráčem, jelikož se jejím odpařováním snižuje teplota daného jedince. S tímto mechanismem se setkáme od rostlin až po savce. U psů pozorujeme transpiraci dutinou ústní za pomoci vyplazeného jazyka. V létě je dopad lidské transpirace znatelný v každém hromadném dopravním prostředku. Hmyzí kutikula je prakticky nepropustná membrána, tudíž se hmyzí transpirace uskutečňuje skrze tzv. spirakula – dýchací otvory v kutikule.

V neposlední řadě se podíváme na souvislost mezi velikostí těla objektu a rychlostí zahřívání a chladnutí. Proč si větší organismy dokáží udržet vyšší tělesnou teplotu déle než organismy menší? Objem těla roste s třetí mocninou jeho délky ($V = a^3$), ale povrch jen s druhou mocninou ($S = a^2$). Při zachování stejného tvaru tedy platí, že čím větší je organismus, tím má větší poměr objemu ku povrchu. Míra metabolicky generovaného tepla a stejně tak tepelná kapacita jsou přímo úměrné objemu, ale míra tepelných ztrát je úměrná povrchu těla (resp. metabolismus je úměrný hmotnosti^{3/4}) (Storch 2004). S rostoucí hmotností roste i rychlost metabolismu rychleji, než s jakou rychlostí roste plocha, na které dochází k tepelným ztrátám, resp. obecně k tepelné výměně.

Tato část byla zpracována za použití Kompendia Fyziky (Gascha et al. 2008).

1.4.2. Obecná rozprava o termoregulaci

„Termoregulace je řízený proces, určený behaviorální či fyziologickou odpovědí organismu na jeho přirozené prostředí“ (May 1979, s. 313). Živočichy (Animalia) rozlišujeme na tzv. endotermní a ektotermní druhy na základě toho, zda si udržují vlastní vnitřní teplotu (tj. jsou endotermní), nebo pouze přejímají tepotu z okolního prostředí (tj. jsou ektotermní). Do českého jazyka se tyto pojmy někdy překládají nepřiliš přesnými označeními jako teplokrevní a studenokrevní živočichové. Dále se ještě uvádějí pojmy homoitermie a poikilitermie, které mají rozlišit, zda má živočich stálou, nebo kolísající tělesnou teplotu. Všechna tato rozdělení však mají původ v přírodovědě minulých staletí. Novější vědecké poznatky ukazují, že mnohdy není možné druhy jednoznačně zařadit do jednotlivých kategorií a často se vyskytují i různé výjimky či přechodné formy, u kterých hovoříme například o částečně endotermii nebo tzv. mezotermii. Zajímavý je také pojem gigantitermie, který se používá např. u některých dinosaurů a označuje situaci, kdy původně ektotermní, resp. poikilitermní plaz vyrostl do takových rozměrů, že jeho vlastní metabolické teplo stačilo k tomu, aby jeho tělesná teplota zůstávala na teplotě stabilně vyšší, než je teplota okolního prostředí (Spotila et al. 1991, s. 203, Palandino et al. 1990).

- Jako **endotermní** živočichy označujeme ty, jež dokáží udržet stálou tělesnou teplotu, pomocí biochemických či fyzikálních procesů (Heinrich 2013, s. 8-9). Tradičně jsou do této skupiny řazeni ptáci (Aves) a savci (Mammalia). U endotermie stojí za zmínku i tzv. **heterotermie** – schopnost udržovat stálou teplotu za různých podmínek, tj. organismus je částečně homoitermní a částečně poikilitermní, například v závislosti na ročním období. Pojem heterotermie bývá nejčastěji používán v souvislosti s netopýry (Microchiroptera) (Heinrich 2013, s. 8-9).

- **Ektotermní** živočichové jsou taci, jejichž tělesná teplota závisí na okolním prostředí. Prostředí je zde primárním zdrojem tepla. Za ektotermní živočichy je považována většina živých organismů včetně hmyzu (Heinrich 2013, s. 8-9). Nepříznivé období přecházejí ve stavu strnulosti nebo v imaturním stadiu.

- **Homoitermie** je schopnost udržet si stálou teplotu těla díky aktivitě metabolismu a svalové činnosti (Heinrich 2013, s. 8-9).

• **Poikilothermie** je strategie, kdy je teplota těla jedinců určena prostředím. (Heinrich 2013, s. 8-9). Pojem poikilothermií bývá považován za analogický k pojmu ektothermií.

• **Mezothermie** je jakýsi mezistupeň mezi poikilothermií a homiothermií. Organismus je schopen částečně regulovat teplotu, například pomocí svalstva (Grady et al. 2014, s. 4), ale hlavním faktorem ovlivňující teplotu organismu zůstává okolní prostředí.

1.4.3. Termoregulace hmyzu

Hmyz je tradičně považován za ektothermní skupinu, tedy je závislý na výměně tepelné energie s prostředím. Avšak některé skupiny hmyzu využívají endothermií i ektothermní termoregulační mechanismy. (May 1979, s. 314). Někdy je hmyz dělen na:

- a) alespoň částečné endothermie schopný hmyz
- b) hmyz teplotně závislý čistě na okolním prostředí²

U hmyzu se vyvinuly různé způsoby aktivní termoregulace. Nejvíce se mluví o tzv. svalovém třesu, který je viditelný při zahřívání nebo o metabolické generaci tepla (May 1979, s. 325-326). Některý hmyz se dokáže i samovolně ochlazovat, a to prouděním hemolymfy mezi hrudí a zadečkem (May 1979, s. 329). Mechanismus výměny hemolymfy je založen na principu rozdílných teplot hrudí a zadečku, tudíž i hemolymfy v nich. Teplota hrudí je vyšší, jelikož orgány (zejména letací svaly), jež se zde nacházejí, generují významné množství tepla. S mechanismem výměny hemolymfy mezi hrudí a zadečkem se setkáváme například u vážek (Odonata) nebo štíhloupatých blanokřídlých (Apoecrita: Hymenoptera), kteří díky zúžené bázi zadečku (tzv. stopce) mohou účinně regulovat míru proudění hemolymfy mezi hrudí a koncovými částmi zadečku.

Svalový třes je děj, který u hmyzu vzniká při pohybu hrudních svalů. Slouží k zahřátí jedince na teplotu potřebnou k aktivaci nebo k letu (May 1979, s. 325-326). Pohyby zadečku, které často doprovází svalový třes, také mohou dodávat kyslík pracujícím svalům a zároveň být účinnou behaviorální mimezí (May 1979, s. 326). Schopnost regulace tělesné teploty je známa u několika hmyzích řádů, mezi něž patří například blanokřídlí (Hymenoptera), dvoukřídlí (Diptera) nebo brouci (Coleoptera) (May 1979, s. 314-342).

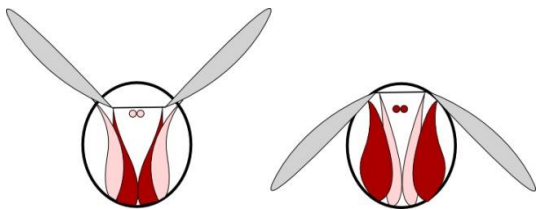
Svalový třes je způsoben specifickou aktivitou hrudních svalů, které jsou jinak zodpovědné za skládání křídla a let. Proto, pokud se chceme zabývat termoregulačními mechanismy, musíme se nejdříve podívat na evoluci hrudních svalů, potažmo křídla. Hrudní svaly můžeme rozdělit na přímé a nepřímé. Dva páry přímých hrudních svalů se vyskytují u některých bazálních skupin okřídleného hmyzu (Paleoptera), z dnes žijících skupin pouze u vážek (Odonata) či jepic (Ephemeroptera) (Smrž 2015, s. 140). Svaly se u těchto skupin táhnou

² Nemůžeme přesně říct, že některé řády nebo čeledi jsou čistě ektothermní, nebo že jsou všichni zástupci schopni částečné endothermie, jelikož ekofyziologické adaptace bývají i v rámci těchto taxonomických skupin dosti variabilní.

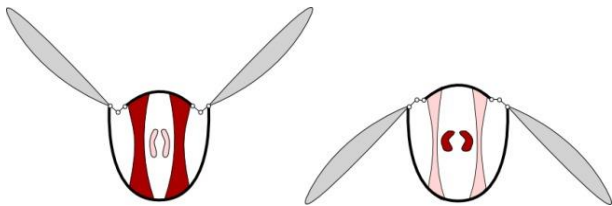
dorsoventrálně viz obr. 10. Křídlo je pak ovládáno přímo, tj. stahováním a uvolňováním hrudních svalů.

Nepřímé hrudní svaly nalezneme u skupiny Neoptera, která získala svůj název díky „novému“ způsobu ovládání křídel. Do skupiny Neoptera patří naprostá většina dnešní diverzity hmyzu, a to včetně dvoukřídých (Diptera). Hrudní svaly se táhnou dorsoventrálně od sternu po tergum, ale i antero-posteriorně od hlavy po abdomen (viz obr. 11). Křídla jsou ovládána nepřímo, tedy, přes pohyblivé torsální sklerity. (Smrž 2015).

Svalový třes vzniká díky pohybu hrudních letových svalů. Soudobý pohyb antagonistických svalů brání vzletu. Díky tomu se jedinec zahřívá, ale nevznese se.



Obrázek 10 přímé letové svaly-<https://www.amentsoc.org/insects/glossary/terms/direct-flight-muscles>, Copyright © 1997-2019 Amateur Entomologists' Society



Obrázek 11 nepřímé letové svaly <https://www.amentsoc.org/insects/glossary/terms/indirect-flight-muscles>, Copyright © 1997-2019 Amateur Entomologists' Society

1.5. Od slunění, ke komplexním mechanismům, aneb průřez nejzajímavějšími termoregulačními strategiemi hmyzu

Hmyz je nejdiverzifikovanější živočišnou třídou (Zhang 2011, s. 7). Vysoké diverzity dosahuje nejen co do počtu druhů, nýbrž i co do velikosti těla, tělních plánů či ekologických strategií. S tím souvisí i rozdílné termoregulační mechanismy u různých skupin. Na následujících řádkách se pokusím o představení těch nejzajímavějších, ale i nejběžnějších strategií.

1.5.1. Vážky (Odonata)

U vážek se vyvinula velmi dobrá schopnost regulovat svoji teplotu. Jako u ostatního hmyzu zde nalezneme strategii, kdy se jedinec zahřívá díky slunečnímu záření. Nejnižší možná vzletová teplota pozitivně koreluje s tělesnou hmotností, což je pravděpodobně dáno úměrou mezi hmotností a velikostí křídla (May 1976, s. 1). Schopnost vážek udržet si konstantní tělesnou teplotu závisí především na klimatu, velikosti těla a chování (May 1976, s. 1-32).

Hmyz, tedy i vážky, musí při termoregulaci často řešit problém opačný, a to problém nadměrného přehřívání. Vážky si vyvinuly několik strategií zajišťujících optimální teplotu. Mezi zmíněné mechanismy patří kontrola metabolických dějů, klouzavý nebo posilovaný let (škubavé pohyby) nebo kontrola tělesné teploty pomocí cirkulace mezi hrudí a zadečkem, kdy se hemolymfa v zadečku ochladí a putuje zpět do hrudi (May 1979, s. 314-342). Velice zajímavý je tzv. obelisking, behaviorální chování, které vede ke snížení tělesné teploty (Corbet 1963). Vážka vztyčí svůj zadeček a křídla otočí směrem dopředu, tím docílí zmenšení plochy osvětlení slunečním zářením. Strategie obeliskingu je známá především u tropických druhů vážek (May 1976, s. 5) viz obr. 12.

Otázkou však zůstává, proč se vyvinul obelisking právě u vážek. Proč se vážky nespokojily s pouhou změnou habitatu jako většina skupin hmyzu? Odpovědí je nám jejich teritoriální chování. Vážky jsou vysoce teritoriální, tudíž je pro ně nezbytné mít o svém teritoriu „přehled“ (Suhonen et al. 2008). Nemohou tedy tak snadno změnit mikrohabitat a schovat se do stínu.

Není bez zajímavosti, že u vážek obývajících aridních oblastí, byly naměřeny teploty hrudi, které přesahovaly tzv. teplotní bod smrti, kdy byly naměřeny i teploty přesahující 40 °C (Polcyn 1994, s. 441).



Obrázek 12 *Celithemis eponina* při obeliskingu – By Raphael Carter – Own work, CC BY-SA 3.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=2594853>

1.5.2. Rovnokřídli (Orthoptera)

Rovnokřídli dokážou povětšinou regulovat svou tělesnou teplotu pouze díky výběru habitatu a určitému chování. Bylo zjištěno, že mnoho druhů sarančat a kobylek používá k maximalizování dopadu světelných paprsků unikátní polohy, a to jak na stoncích vegetace, tak i na zemi. Pro maximální účinnost využití slunečních paprsků se sarančata a kobylky natáčejí kolmo anterio-posteriální tělní osou ke slunci a vystavují tak co největší plochu těla slunečním paprskům (May 1979, s. 319-320).

Rovnokřídli předcházejí přehřátí rozličnými způsoby. Na vegetaci se jedinci uchylují na stinnou stranu stonku, na zemi zvedají přední část těla hlavou směrem ke slunci, tělo je potom téměř paralelní se slunečními paprsky. Tyto postoje dovolují značnou kontrolu teploty těla (May 1979, s. 319-320).

Teplota habitatu je pro rovnokřídle určujícím faktorem. Areál rozšíření je často závislý na teplotních tolerancích druhu, a to ještě striktněji než u jiných druhů hmyzu. (Willot a Hassal 1997, s. 705). Při poklesu teplot prostředí jen o 5 °C se u některých druhů snížilo fitness až o 88 % (Willot 1998, s.232).

1.5.3. Termiti (Isoptera)

Termiti tvoří eusociální společenství. Mnohé druhy pěstují ve svých hnízdech, které jsou častou dominantou stepí či savan, houby sloužící jim za potravu. Houby potřebují mít správnou teplotu a klima pro svůj růst, a tak termiti staví svá vysoká a komplexní hnízda. Hnízda se liší podle toho, v jakém biotopu druh žije. Kupříkladu termiti druhu *Macrotermes bellicosus* staví na savanách katedrálovitá hnízda, která jsou relativně tenkostěnná. V lese zas tvoří hnízda tlustostěnná a kopulovitá. (Korb 2007). Australští termité druhu *Amitermes meridionalissi* staví deskovitá termitišťe v severo-j jižním směru, aby ráno i večer dopadalo na hnízdo slunečních paprsků co nejvíce a přes poledne téměř žádné (Jacklyn 1991).

1.5.4. Motýli (Lepidoptera)

U motýlů hraje velkou roli při kontrole tělesné teploty pozice a orientace křídel (May 1979, s. 320). Zahřívající se motýli natáčejí dorsální stranu těla přímo ke slunci s křídly široce či částečně rozloženými, nebo s křídly zavřenými, s co největší expozicí povrchu těla směrem ke slunci. Motýli neexponují první a druhý pár křídel zároveň. Byli by nápadní a lehce zranitelní predátory nebo by zbytečně odkrývali aposematické zbarvení (May 1979, 319-320).

Snížení tělesné teploty motýli dosahují s křídly ve vertikální poloze otevřenými jen na tenkou škvírku natočenou směrem ke slunci. Teplo z křídel je předáváno přímým propojením s hrudí nebo teplým vzduchem zachyceným mezi křídly (May 1979, s. 319-320).

Tělesná teplota jednotlivých druhů se liší, ale ve většině případů je teplota těla vyšší než teplota okolí (May 1979, s. 319-320). Druhy obývající kamenité a travnaté mikrohabitaty mají vyšší tělesnou teplotu než druhy obývající lesní habitaty, což jim umožňuje zůstat aktivní i za nižších

teplot (Klečková et al. 2014, s. 50). Morfologie je individuální a nehraje v termoregulaci velkou roli, avšak zdá se, že větší a mladší jedinci mají průkazně vyšší tělesnou teplotu (Klečková et al. 2014, s. 50). Nebyla nalezena žádná korelace mezi světelnou absorpcí křídel a teplotou obývaného habitatu (Bosi et al. 2008, s. 5240). Opět se zde ukazuje prostředí jako hráč držící většinu karet.

1.5.5. Blanokřídli (Hymenoptera)

Blanokřídli jsou druhým nejpočetnějším (někteří autoři předpokládají, že prvním, neboť je očekávána velká diverzita tropických blanokřídlych, zejména drobných parazitoidů) řádem hmyzu (Zhang 2011, s. 101) s extrémně různorodými životními strategiemi, takže zobecnit jejich termoregulační mechanismy by bylo hrubě nepřesné. Naopak shrnout všechny strategie, byť jen u všech čeledí, daleko přesahuje rámec práce, a proto jsem vybral jen některé nejzajímavější mechanismy typické pro řád blanokřídlych.

Blanokřídli se tradičně rozdělují na dvě skupiny: parafyletickou skupinu širopasí (Symphyta) a monofyletické štíhlopasé (Apocrita). U štíhlopasých můžeme pozorovat výhodu v zúženém začátku abdominu. Toto zúžení se nazývá stopka a jeho přítomnost pomáhá v regulaci toku hemolymfy mezi hrudí, jež díky letovým svalům vystupuje endotermně, a zadečkem, který nemá endotermní charakter, ale naopak ektotermní, a díky své velké ploše svého povrchu lépe absorbuje teplotu z okolí (Heinrich a Esch 1994, s. 4).³

Aculeata

Aculeata jsou velmi diverzifikovaným podřádem blanokřídlych, s charakteristickým žihadlem, podle nějž nese podřád i své jméno. Stejně tak jako u ostatního hmyzu se setkáme s běžnými mechanismy sloužícími k regulaci tělesné teploty, jako je zahřívání na slunci nebo svalový třes. Vyskytují se zde však i skupiny, například pískorypky (Andrenidae) nebo čmeláci (Bombini) s velmi zajímavými strategiemi.

Je známo, že druhy vázané na chladné biotopy se dokážou zahřívát rychleji (Žáková 2008, s. 7-9). To nás vede k myšlence, jak vůbec blanokřídli snášejí chlad. Je všeobecně známo, že na obou polokoulích ubývá diverzita hmyzu směrem od rovníku k pólům (Hillebrand 2004). Mnozí blanokřídli jsou však velice schopní ve snášení chladu a areály rozšíření některých druhů blanokřídlych sahají hluboko na sever. Např. čmeláci jsou jen o trochu pozadu oproti dvoukřídlym, kteří jsou jakousi poslední výspou opylovačů před nekonečnými pláněmi zimy a chladu (Elberling a Olesen, 1999).

³ U štíhlopasých (Apocrita) se tělní části hrudí a zadeček změnili tzv. mesosoma a metasoma. Apocrita sensu stricto mají první zadečkový článek těsně přiléhající k hrudí, stopku tvoří až druhý nebo třetí článek. Nazývat část těla před stopkou hrudí a za stopkou zadeček je tudíž nepřesné. Byly tak vytvořeny dva nové pojmy: mesosoma – označující hrudí a první zadečkový článek, a metasoma – část zadečku za stopkou. Pro srozumitelnost text budou však nadále používány pojmy hrudí a zadeček (pozn. autora).

Pískorypky (Andrenidae)

Pískorypky (Andrenidae) jsou známé díky své brzké aktivaci v jarních měsících. Dokázaly totiž fyziologicky uzpůsobit svou minimální letovou teplotu na co nejnižší úroveň. Např. *Andrena frigida* a *A. thaspis* (Andrenidae) aktivují již při tělesné teplotě 11,3 °C a 18,5 °C (Bishop and Armbuster, 1999), (Žáková 2008).

Pískorypky navíc k termoregulaci využívají svalový třes nebo vhodnou volbou mikrohabitatů, kdy jsou zahřívány prvními jarními paprsky. Při slunečném dni potom mohou létat dříve i za nízkých teplot vzduchu (Schönitzer a Klinksik, 1990). Např. *Andrena clarkella* může být aktivní již při teplotě 4 °C, pokud je však splněna podmínka, že svítí slunce (Janvier, 1977). Tyto adaptace dávají pískorypkám značnou výhodu, že mohou vyletovat a sbírat potravu z květů již v době vykvetení prvních jarních rostlin, a mohou se tak vyhnout konkurenci s jinými opylovači.

Čmeláci (Bombini)

Čmeláci jsou další skupinou včel, která je adaptovaná na chladné prostředí. Můžeme je tak potkat brzy z jara, a to i v chladných oblastech severských zemí či v horách. Na rozdíl od pískorypek jim však k letu nestačí nízká tělesná teplota okolo 15 °C, teplota hrudi čmeláků se za letu pohybuje mezi 35-40 °C, podobně jako u teplomilných druhů včel (Heinrich 1975, s. 155). Ale proč zrovna čmeláci dokázali obsadit tak nepřístupnou niku pro ostatní hmyz? Každý blanokřídlý hmyz dokáže generovat tělesné teplo pohybem letového svalstva, avšak ztráty jsou obrovské. Vysokou tělní teplotu za chladného dne si čmeláci dokážou udržet díky své morfologii. Jejich tělo je velké a oblé, takže vůči objemu těla mají jen malou plochu povrchu, kterým by teplo ztráceli. Pro význam tělesné velikosti svědčí také to, že schopnost udržet si vysokou tělesnou teplotu je lepší u čmeláků s vyšší hmotností (Heinrich 1975, s. 155). Tělo čmeláků je navíc pokryto hustými dlouhými chlupy, které mají izolační funkci a snižují rychlost výměny vzduchu z těsného okolí těla čmeláka za chladný vzduch z okolí.

Mravenci (Formicidae)

Mravenci udržují teplotu mraveniště přibližně o 10 °C vyšší, než jaká je teplota okolního vzduchu, a to i v částech mraveniště vzdálených od jeho středu. Na udržování stálé vyšší teploty se podílí stavba mraveniště, která má dobré izolační vlastnosti, a navíc díky kuželovitému tvaru zachycuje sluneční paprsky lépe než vodorovný povrch. Kromě toho se zde uplatňují vnitřní a vnější zdroje tepla. Vnitřním zdrojem tepla jsou mravenci a z menší části mikroorganizmy v mraveništi. Energie může být přenášena dovnitř prostřednictvím mravenců. Mravenci jsou tmaví, a proto se snadno zahřívají. Jejich těla obsahují značné množství vody, která má vysokou měrnou tepelnou kapacitu. A konečně se pohybují i mimo mraveniště, a tak dokážou přinášet teplo z okolí do mraveniště. Intenzivní je tento mechanismus při specializovaném chování známém jako slunění mravenců, pozorovatelným zejména z jara, kdy mravenci tvoří husté shluky na povrchu mraveniště nebo v jeho těsné blízkosti tak, aby byli co nejvíce vystaveni slunečnímu záření. V chomáči mravenci minimalizují tepelné ztráty do stran a zahřívají se tak rychleji než jednotliví mravenci viz. obr. 13. Teplota chomáče se na slunci může zvýšit

za dvacet minut o více než 20 °C (Kadochová et. al. 2017). Jakmile se mravenci zahřejí, vracejí se zpět do vnitřních prostor mraveniště, které tím ohřívají (Biologická olympiáda, Studijní text 51. BiO 2016, s. 13). U mravenců jsou zajímaví i tzv. mravenci teplonoši, kteří zůstávají i přes zimu při povrchu mraveniště, a v momentu, kdy jsou zahřátí prvními jarními paprsky, tak se vracejí zpět dovnitř mraveniště, prohřívají ho, a to je signálem pro ostatní mravence, aby mohli začít aktivovat (Kadochová et. al. 2017).



Obrázek 13 Brzce zjara se sluníci shluk mravenců. Zdroj: fotogalerie Pixabay- <https://pixabay.com/cs/mravenci-lesn%C3%ADch-mravenc%C5%AF-umakart-3961/>

1.5.6. Brouci (Coleoptera)

Brouci jsou podle dosavadních poznatků nejpočetnějším řádem hmyzu čítajícím přes 387 000 popsáných druhů (Zhang 2011, s. 101). Je proto jasné, že shrnout jejich termoregulační strategie opět není v rozsahu této práce, proto jsem vybral jen malý průřez znalostmi o jejich termoregulačních mechanismech.

Ani brouci nejsou výjimkou, i zde se setkáváme s osvědčenou strategií svalového třesu (May 1979, s. 326-330). Jejich teplota těla bývá o 5-7 °C vyšší než teplota okolí, před letem až o 8-10 °C (May 1979, s. 326-330). Svou teplotu také zvyšují pomocí slunečního (May 1979, s. 326-330).

Mandelinkoví (Chrysomelidae)

Mandelinky jsou převážně malé organismy, tudíž je zřejmé, že ztráta tepla je u nich obrovská. Proto se zde nemůžeme bavit o endotermním zahřívání, jelikož vygenerované teplo je velmi rychle ztraceno a endotermie ztrácí v tento moment smysl.

U mandelinky bramborové (*Leptinotarsa decemlineata*) byla naměřena teplota o několik málo stupňů vyšší než teplota okolí. Svou teplotu mandelinky kontrolovaly volbou stinného či slunného mikrohabitatu. Teplota těla je ovlivněna pouze teplotou okolí (*May 1982, s. 413*).

Vrubounovití (Scarabaeidae)

U vrubounovitých (Scarabaeidae) byla zjištěna schopnost endotermie v závislosti na velikosti. Druhy s hmotností větší než 1,9 g byly schopny zvýšit svou tělesnou teplotu nad teplotu okolí, přičemž druhy menší toho schopny nebyly. Hmotnost tedy bude hrát roli při obsazování různých teplotních nik a celkové disperzi (*Verdú et al. 2006, s. 314*). Dle výzkumů byla maximální letová teplota 42 °C, minimální 25 °C. Brouci si i bez létání dokázali udržet teplotu o 12 °C vyšší, než byla teplota okolí, nezávisle na slunění či jiném chování vedoucí k zahřátí (*Chappell 1984, s. 581*).

U severoamerických chrobáků čeledi Pleocomidae byla zjištěna výrazná endotermická schopnost. Rychlost zahřívání u Pleocomidae závisela na letu a rychlosti chůze. Při vyšší tělesné teplotě, tedy i při zvýšené letové aktivitě a při rychlejší chůzi, rostla jejich šance na vyhnutí se predátorům (*Morgan et al. 1987, s. 107*).

Zástupci vrubounovitých jsou očividně velmi schopní při regulaci tělesné teploty. Tato schopnost je způsobena pravděpodobně jejich vysokou hmotností, díky které jsou kapabilní k udržení si tělesné teploty.

Potemníkovití (Tenebrionoidea)

Potemníci jsou jistě také schopni elevace tělesné teploty nad teplotu okolí, avšak mnohem více je pálí jiný problém, a to doslova. Jejich výskyt je spojen s teplejšími oblastmi, často i pouštěmi, kde se nemusejí zahřívát, aby dosáhli teploty nutné pro aktivace, naopak jsou ohroženi přehřátím. U potemníků můžeme pozorovat dva typy chování, která vedou ke snížení tělesné teploty. Prvním z nich je zahrabávání se do substrátu, čímž se výrazně sníží jejich teplota. Druhy, které toto využívají, pak bývají vázány nejčastěji na prostředí písčinych pouští, jako je Sahara nebo Namib, kde lze potkat celou řadu endemických druhů potemníků s denní i noční aktivitou. Druhým způsobem, který potemníci zdá se využívají častěji, je šplhání na vegetaci, čímž se vyhnou vysoké teplotě substrátu, a navíc zde můžou i lovit (*Ward a Seely 1996, s. 442*).

1.5.7. Sněžnice (Mecoptera: Boreidae): exkurs do světa chionofilního hmyzu

Sněžnice patří mezi tzv. chionofilní hmyz. Jsou schopny aktivace až do -6° a jejich kopulace je přímo vázána na sněhové plochy (Hågvar 2010, s. 281), (Burrows 2011, s. 2362-2374). Jak ale dokážou sněžnice přežít zimu, když dokonce i v mírném pásu dosahují zimní teploty často mnohem nižších hodnot než -3°C ? Sněžnice se totiž nejčastěji nevyskytují přímo na větrem bičovaném zasněženém povrchu, ale pod ním (Schorock 1992). Teplota mezi sněhovou pokrývkou a povrchem země se totiž pohybuje mezi -1 a $+3^{\circ}\text{C}$, zatímco teplota na povrchu sněhové pokrývky fluktuuje mezi -2 až -23°C (Mail 1930), (Schorock 1992). Avšak i teploty okolo -3°C nejsou pro běžný hmyz slučitelné se životem, tudíž se stejně jako u jiných chionofilních organismů musel i u sněžnic vyvinout aparát zamezující krystalizaci vody. Jediný známý mechanismus, který sněžnice využívají, je produkce glycerolu (Schorock 1992). Larvy se živí fyloidy různých mechů (Byers 2002).

Jeffrey Bale roku 1996 rozdělil hmyz do 3 skupin ohledně tolerance chladu. Hmyz je dělen na chlad tolerantní, na chlad citlivý a chlad oportunisticky akceptující. Klasifikace není zatížena taxonomickou příslušností. (Bale 1996). Sněžnice jasně patří mezi chlad tolerantní hmyz, pestřenky by se řadily mezi chladové oportunisty.



Obrázek 14 Sněžnice *Boreus westwoodi*: By Markku - <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=11905348>

1.5.8. Dvoukřídli (Diptera)

Dvoukřídli, ač velmi početný (dle nejnovějších výzkumů konkurují v diversitě již zmiňovaným blanokřídlym (*Borkent et. al. 2018*)) a diverzifikovaný řád, je jakousi popelkou na poli entomologie. Ne že by žádný výzkum neprobíhal, ale v porovnání s ostatními velkými řády hmyzu, tzv. velkou čtyřkou hmyzích řádů (brouci, blanokřídli, motýli, dvoukřídli), do které dvoukřídli patří, je tento řád prozkoumán žalostně⁴. Situace je ještě bizarnější, když si uvědomíme, že dvoukřídly hmyz je pro lidský druh velice významný: jak pozitivně – opylovači jedněch z ekonomicky nejvýznamnějších plodin (čaj (*Wickramaratne 1985*), kakao (*Winder 1972*), mango (*Anderson 1982*)), tak negativně jako vektory jedněch z nejnebezpečnějších nemocí (malárie, dengue, západonilská horečka apod. (*Sinka 2010*)). Situace ohledně výzkumu termoregulačních mechanismů není v oboru výjimkou. Studie, které proběhly, se zaměřovaly spíše na termoregulaci nekrofágních larev a teplotu jejich kolonií. Termoregulačním mechanismům dospělých jedinců se věnovalo jen několik málo studií.

Kuklice (Tachinidae)

Kuklice (Tachinidae) jsou významnými parazitoidy jiného hmyzu (*Smith et. al. 2006*), ale i regulátory škůdců (*Lee et. al. 2019*). Kuklice vykazovaly v laboratorních podmínkách schopnost endotermického zahřívání, rychlostí v průměru 2,59 °C/min. Teplota hrudi se za nízké teploty vzduchu a ve vysoké nadmořské výšce pohybovala okolo 29,8 °C. Teplota hrudi byla o 6,9-23,8 °C vyšší než teplota okolí. Minimální teplota vzduchu nutná pro let byla 5-8 °C (*Chappell 1987, s. 550*).

Bzučivky (Calliphoridae)

Bzučivky jsou významnými dekompozitory mrtvol, tudíž znalost jejich ekologie je důležitá například ve forensní entomologii či medicíně (*Badenhorst 2018*). U bzučivek (čeleď Calliphoridae, podčeleď Luciliinae) se teplota hrudi pohybovala 0,1 °C výš než teplota vzduchu při bezvětří a o 0,1 °C pod teplotou vzduchu za větrných podmínek. Během letu se teplota těla zvýšila maximálně o 1 °C nad teplotu okolí (*Yurkiewicz 1966, s. 189*). Povšimněme si, že bzučivky, na rozdíl od kuklic, nejsou prakticky schopny udržet si tělesnou teplotu nad teplotou okolí⁵.

Roupci (Asilidae)

Strategie zahřívání je u roupců poněkud prazvláštní. Žádný z výzkumů nezaznamenal ani náznaky svalového třesu. Jejich zahřívání je podobné spíše strategiím rovnokřídlych, kdy se roupci zahřívají díky slunečnímu záření, zrána se pohybují blízko u země a natáčejí své tělo pro maximalizaci dopadu slunečních paprsků. Obdobně jako rovnokřídli, i roupci obývají

⁴ Dva nejstudovanější hmyzí rody jsou *Drosophila* a *Anopheles*, zástupci řádu dvoukřídlych, avšak z pohledu klasické taxonomie, popř., z hlediska širokospektrého pokrytí čeledí je dvoukřídly hmyz prakticky zcela neprozkoumán. (pozn. autora)

⁵ Bzučivky nejsou pravděpodobně limitovány svou neschopností efektivní generace tepla, jelikož jako ideální avšak krátkodobý zdroj tepla zde mohou působit právě výkaly nebo mršiny, které jsou pro bzučivky životně důležité (pozn. autora).

především suché teplé biotopy a k termoregulaci využívají protažený tvar svého těla. Se stoupající teplotou vzduchu se postupně jedinci přesouvají na vegetaci (O'Neill 1990, s. 181). Roupci dokáží fyziologicky kontrolovat přesun hemolymfy z hrudi do zadečku, a tím se ochlazovat. Jejich termoregulace však závisí především na výběru mikrohabitatu, tělesná teplota se výrazně neliší od teploty okolí. Jedině v letu dovedou roupci udržet teplotu těla nad teplotou okolí a fungovat endotermicky (Morgan 1985, s. 561).

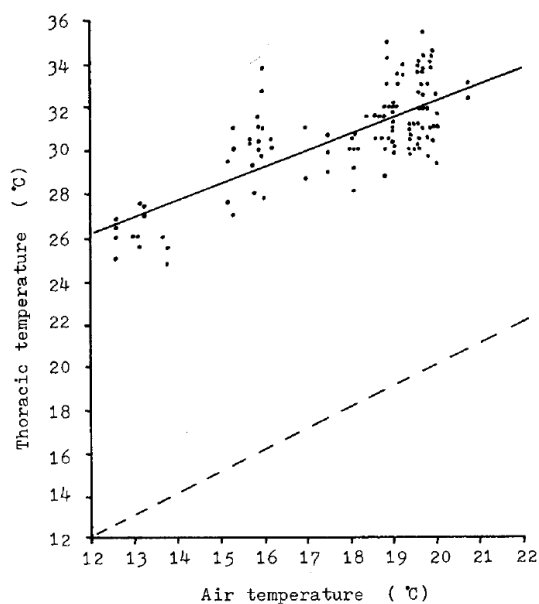
Je zajímavé, že roupci, svou strategií dravci, nedokážou efektivně zvyšovat tělesnou teplotu (pravděpodobně je to kompenzováno již zmiňovanou vhodnou selekcí mikrohabitatu). Vždyť přeci by díky tomu mohli aktivovat dříve, než je prohřejí sluneční paprsky, a tak zvýšit počet úlovků. U této otázky opět vidíme, jak je ekologie dvoukřídlého hmyzu skoro neznámá.

Ovádovití (Tabanidae)

Bzikavky jsou schopné aktivního zahřívání, a navíc dokážou kontrolovat svou teplotu přeléváním hemolymfy z hrudi do zadečku (Humphreys a Reynolds 1980, s.235).

1.5.9. Dvoukřídlí – pestřenky (Diptera: Syrphidae)

Problematikou termoregulace čeledi Syrphidae se poprvé zabýval Francis Gilbert ve svém článku *Thermoregulation and structure of swarms in Syrphus ribesii (Syrphidae)* z roku 1984. Jedinci byl schopni si udržet svou tělesnou teplotu cca o 10-14 °C nad teplotou okolí (viz graf 1). Aktivace pestřenek je, stejně jako u ostatního hmyzu, limitována zahřátím se na minimální aktivační, respektive letovou teplotu. Procesy jako let jsou velmi energeticky náročné. Hmyz se potřebuje dostat na minimální letovou teplotu, která je z pravidla o několik stupňů vyšší než teplota okolí. U pestřenek je to přibližně 32 °C při okolní teplotě 20 °C (Gilbert 1984, s. 251-252). Ve svém článku Gilbert zmínil i možný vliv rychlosti zahřívání na pohlavní výběr: schopnější samci se dokážou zahřát rychleji, a mohou tedy aktivovat dříve, díky čemuž dorazí dříve na místo, kde se dvoří samičkám a mají tedy výrazně lepší šanci na zvýšení svého fitness.



Graf 1 Poměr teploty hrudi ku teplotě okolí u živé pestřenky (Gilbert 1984)

Studium termoregulačních mechanismů pestřenek dále pokračovalo. Nejzásadnějším článkem jak pro výzkum termoregulace pestřenek, tak i pro mou práci byl článek *Temperature regulation in bee – and wasp-mimicking Syrphid flies* z roku 1987 od Heinricha a Morgana.

Všichni jedinci studovaní v této práci byli v laboratorních podmínkách schopni aktivního generace tepla pomocí svalového třesu, s rychlostí zahřívání 1,2 - 5,5 °C za min. Tato rychlost závisela na hmotnosti daného jedince. U všech zkoumaných jedinců byla teplota hrudi o pár stupňů nižší než teplota hrudi jejich blanokřídlých modelů, testovaných v totožných podmínkách (Heinrich 1987, s. 59-71).

Čas, který jedinci potřebovali k dosažení teploty nutné pro let, se pohyboval okolo 2-5 minut (Heinrich 1987, s. 59-71).

Nejzajímavější tématem tohoto výzkumu byl podle mého názoru pokus o zjištění jakési tepelné kapacity a rychlosti chladnutí. Proběhl párový test čmeláků (*Bombus spp.*), pestřenek *Criorhina nigriventris*, které čmeláky napodobují, a několika dalších čmeláčích mimetiků, kdy byl testován rozdíl mezi rychlostí chladnutí u jedinců ponechaných s plným ochlupením a jedinců, kterým bylo odstraněno ochlupení z hrudi. Odstranění chloupků z hrudi zvýšilo rychlost ochlazování o 30 %.

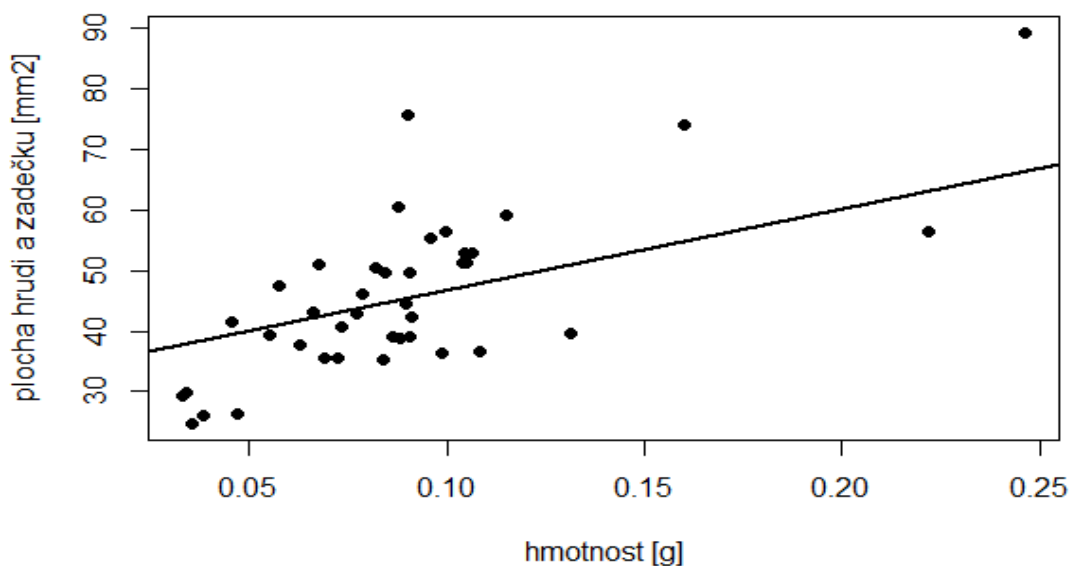
Po srovnání vosích a čmeláčích mimetiků bylo zjištěno, že chloupky nejsou nezbytné pro dosažení endotermie a pravděpodobně je jejich funkce důležitější z důvodu mimize než termoregulace (Heinrich 1987, s. 59-71).

Některé pestřenky přežívají období zimy ve stadiu dospělce (Hart 1997, s. 337), (Schneider 1948), tudíž musejí být schopny odolat nízkým teplotám. Při přezimování je snížena rychlost metabolismu (Hart 1997, s. 337). Pro pestřenky je paradoxně horší, pokud jsou trvale vystaveny teplotám okolo 5 °C, při nichž již začínají aktivovat, než když jsou vystaveny nižším teplotám (Hart 1997, s. 337). Pestřenky pak umírají spíše vyčerpáním než podchlazením (Hart 1997, s. 337).

1.5.10. Shrnutí výsledků mé loňské práce SOČ

Práci na téma termoregulace pestřenek jsem se věnoval již v loňském ročníku SOČ. Tehdy jsem v laboratorních podmínkách zjišťoval, jak se zamražení mrtvých jedinců pestřenek různých druhů zahřívají pod infračerveným zářičem a jak následně vychládají na teplotu okolního vzduchu. Zde uvádím shrnutí základních výsledků své loňské práce:

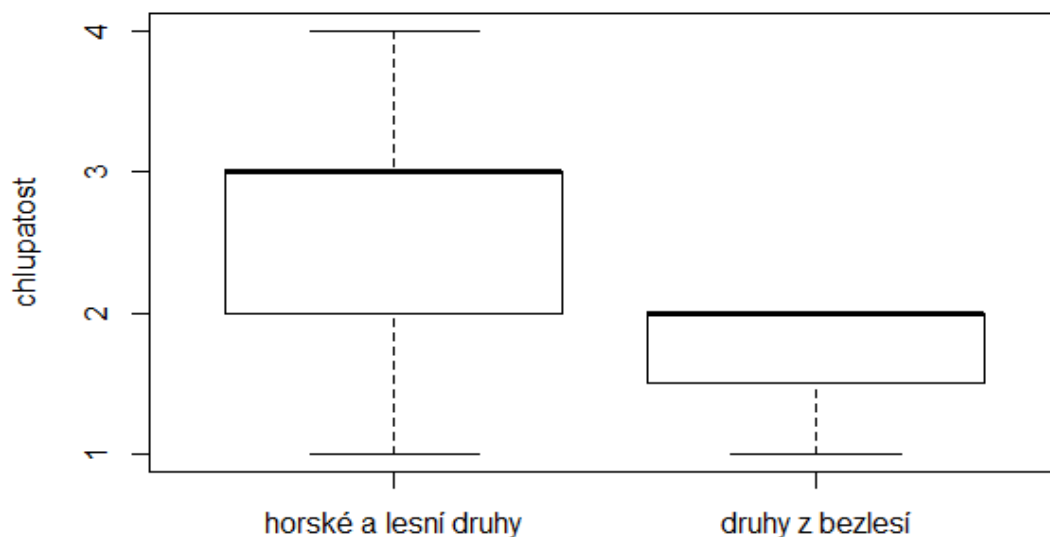
V práci byl zjištěn vliv morfologických faktorů na rychlost zahřívání, potažmo chladnutí. Nejvýraznější vliv na zmíněné rychlosti měla hmotnost. S rostoucí hmotností jsem evidoval zpomalení rychlosti zahřívání i chladnutí, což je zřejmý důsledek 2. termodynamického zákona (větší pestřenky mají menší poměr povrchu vůči objemu a větší tepelnou kapacitu). Z toho plyne, že těžší jedinci se zahřívají pomaleji, ale nabytou teplotu si dokážou déle udržet. Těžší druhy jsou tedy teoreticky schopny aktivace i za chladnějšího počasí, což jim přináší značnou výhodu. Dle mých výsledků se ale těžší jedinci zahřívají pomaleji než druhy menší. Nesmíme však zapomenout na to, že práce byla prováděna s mrtvými jedinci a není zde tedy započítán vliv svalového třesu a vliv prostředí, ve kterém se jedince právě nachází, a tedy ani behaviorální faktory jako volba vhodného mikrohabitatu. Kromě hmotnosti jsem u pestřenek zaznamenával i plochu hrudi a zadečku jako další způsob hodnocení jejich velikosti. Ukázalo se, že tyto dvě veličiny spolu velmi dobře korelují (viz graf 2), a ve statistické analýze jsem se rozhodl dále pracovat pouze s hmotností, neboť vysvětlovala větší množství variability než plocha hrudi a zadečku.



Graf 2 závislost hmotnosti na ploše hrudi a zadečku

*Ve svých datech jsem nenalezl průkaznou závislost mezi chlupatostí druhu a rychlostí zahřívání a chladnutí. Chlupatost jedinců však korelovala s areálem rozšíření, horské druhy byly chlupatější (Hlaváček 2018, s. 22). Z toho plyne, že chlupatost druhu není ani tak ovlivněna teplotou prostředí, ale evoluční tlak je způsoben snahou o dokonalejší mizezi modelů žijících v daném prostředí. Proto jsou horské druhy, např. *Sericomyia superbiens*, *Eristalis intricaria**

nebo *Volucella bombylans* chlupatější, jelikož se snaží o mimezi čmeláků (*Bombus* spp.) obývajících horský biotop. Podobného výsledku dosáhl i Heinrich v roce 1987, s. 59-71., kdy zjistil, že chlupatost sice má na udržení tělesné teploty vliv, ale dle jeho názoru nepřiliš silný (Heinrich 1987, s. 59-71). To rozhodně není bez zajímavosti, jelikož i přes veškerou intuici nám tento výsledek říká to, že chlupy mají malý vliv na izolaci organismu před ztrátou tepla. Chlupatost jedince však nemusí mít vliv pouze mimetický, a v tomto případě by zde vyvstávala otázka významu chlupů u mimetizovaných druhů (Hlaváček 2018, s. 25).



Graf 3 Chlupatost druhů obývajících dva disjunktní biotopy

Dále jsem se zajímal o vliv zbarvení na termoregulační vlastnosti. U zahřívání na teplotu i nad teplotu okolí se navzdory očekáváním neprojevil žádný vliv zbarvení. U chladnutí se vliv zbarvení projevil výrazněji: světlé druhy chladly pomaleji než druhy tmavé. Platí zde všeobecně známý fakt, že tmavé objekty chladnou rychleji než objekty světlé, jelikož více emitují tepelné záření. Je poněkud zvláštní, že se vliv zbarvení neukázal i při zahřívání. Data ze zahřívání však vykazují vyšší variabilitu než data z chladnutí, to možná z důvodů, že měření jedinci mohli být každý trochu jinak natočen, a nemuseli tak být všichni vystaveni záření všichni stejně, což mohlo v datech způsobit vyšší míru šumu, ve které se efekt zbarvení schoval.

Při zahřívání nad teplotu okolí vyšel těsně neprůkazný vliv pohlaví na rychlost zahřívání. Avšak neprůkaznost faktoru mohla být způsobena i nízkým počtem vzorků. Pokud se však samci zahřívají rychleji, byť jen díky své nižší hmotnosti, je to pro ně rozhodně výhodou, jelikož mohou aktivovat dříve (v horizontu dne). Zároveň se však oproti samicím musejí vypořádávat s rychlejší ztrátou teploty, což mohou kompenzovat aktivní termoregulací (především letem a svalovým třesem).

V práci jsem se pokusil dokázat i vliv preferovaného habitatu a délky letové periody na rychlost zahřívání i chladnutí. Ani jedno se mi však nepodařilo prokázat. Z toho plyne, že délka letové

periody ani habitatová preference nejsou ovlivňovány fyziologií jedince. Toto chování je tedy pravděpodobně podmíněno aktivní termoregulací či úplně jinými faktory.

Z metodického hlediska zde mohlo být i pár chyb na mé straně. Například to, že jedinci byli převáženi a vyndáváni z mrazáku, a tím mohlo dojít k nadměrnému vysušení mrtvých jedinců. Dále můžu zmínit i to, že v místnosti, kde práce probíhala, jsem měl teplotu a vlhkost kontrolovanou jen částečně, a proto jsem nemohl arbitrárně určit jednotnou teplotu pro všechny jedince. Tento jev byl však vyřešen při zpracování dat.

V práci se mi podařilo zjistit vlivy různých proměnných na rychlosti zahřívání a chladnutí. Bohužel musím konstatovat, že můj soubor vzorků neměl ideální velikost. Proto se nemusely prokázat některé trendy (např. vliv chlupatosti). Je v mém plánu do budoucna zvýšit počet, druhovou variabilitu a pohlavní vyváženost jedinců.

Ve své předchozí jsem se pokusil zpracovat téma vlivu fyziologie na rychlost zahřívání. S trochou nadsázky můžeme říct, že jsem pracoval pouze se „schrámkami organismů“. Tento pilotní výzkum byl však zásadní pro mou další práci. I přesto, že se mi nepodařilo dokázat většinu korelací, které jsem předpokládal, rozhodl jsem se pro rozšíření počtu pozorování mrtvých jedinců a zejména pro re-analýzu naměřených dat. V minulé práci probíhala analýza dat tím způsobem, že jsem rozdělil rychlost zahřívání na dvě části – zahřívání na teplotu okolí a zahřívání nad teplotu okolí (mechanismy snižování teploty jsem v letošní práci nezkoumal). Celkově byl přehodnocen celý výzkum, a díky tomu bylo v letošním roce dosaženo prokazatelných výsledků a korelací.

Informace získané díky přepracování výsledků z minulé práce jsou pro mne zásadní, jelikož jsem se díky nim mohl věnovat analýze ekologických dat korelovaných s mým letošním výzkumem, tudíž efektivně odfiltrovat vliv fyziologie a morfologie od ekologických proměnných.

2. Shrnutí a cíle práce

V minulé práci jsem se zaměřil na práci pouze s mrtvými jedinci. V této práci jsem daný datový soubor rozšířil a následně provedl pečlivější analýzy.

Dalším cílem této soutěžní práce je pečlivě prozkoumat teploty jedinců přímo v terénu, v závislosti na charakteru habitatu, ve kterém byli sbíráni, a na aktivitě, kterou vykazovali před měřením.

Informace získané terénním výzkumem jsem spojil jak s daty získanými z laboratorní práce, tak s databází pestřenek Syrph the Net, ze které jsem získal data o ekologii druhů. Informace o ekologii druhů jsem hodnotil jak na úrovni druhů ze svého datasetu, tak i na úrovni všech druhů České republiky, o kterých byly dané vlastnosti známy.

Zaměřil jsem se i na souvislost termoregulace pestřenek s jejich mimezí a taxonomickou příslušností.

3. Hypotézy

3.1. Rychlost zahřívání mrtvých jedinců – pasivní termoregulace

Je asi bezpředmětné vynášet hypotézu o vlivu hmotnosti na rychlost zahřívání, jelikož tento trend jsem již opakovaně prokázal. Re-analýza dat přinese dle mého názoru kýžené výsledky a dokážu tím vliv následujících proměnných na tzv. pasivní termoregulaci.

Zbarvení

Tmavší jedinci by se měli pod infračerveným zářičem zahřívát rychleji než světlí jedinci. Jde o dokázání fyzikálního jevu, který by měl mít vliv na rychlost zahřívání.

Ochlupení

Ochlupení by mělo mít vliv na rychlost zahřívání (a chladnutí), jelikož ochlupení jedinci by měli méně ztrácet teplo. Důvod této otázky je stejně jako u zbarvení vysvětlitelný prostými fyzikálními zákonitostmi.

3.2. Aktivační a letové teploty živých jedinců

Rozhodl jsem se pro práci s živými jedinci, a to mi přineslo zcela nový pohled na zkoumanou tematiku. Mým hlavním cílem bylo zjistit vliv níže vypsanych efektů na teplotu živého jedince, nebo vliv teploty živého jedince na tyto efekty.

Momentální stav jedince

Při změření teploty jsem si zapsal i stav, ve kterém byl jedinec chycen, tj. let nebo sezení. Let je velmi energeticky náročný proces, a je při něm letovými svaly generováno velké množství tepla. Očekávám proto, že letící jedinci by měli mít vyšší teplotu než jedinci sedící.

Teplota prostředí

Vliv teploty okolí na teplotu jedince je u ektotermních živočichů nezpochybnitelný. Otázkou je, o kolik bude teplota jedince vyšší než teplota prostředí. Předpokládám, že mé hodnoty se nebudou lišit od hodnot naměřených v již citovaném článku (*Heinrich 1987, s. 59-71*), tj. o 9-12° Celsia. Ve svém výzkumu jsem měl mnohem rozmanitější paletu druhů, se kterými jsem pracoval viz tab. 1, než uvedená práce (*Heinrich 1987, s. 60*), tudíž očekávám i nové poznatky oproti literatuře.

Meteorologická situace při měření

Při měření jsem zaznamenával i osluněnost místa, ve kterém se pestřenka nacházela. Logicky předpokládám, že jedinci, kteří se právě vyskytují v osluněném mikrohabitatu, budou mít vyšší teplotu než jedinci ve stínu.

Mezidruhová variabilita

Pracoval jsem s 565 jedinci v 29 rodech a 47 druzích (viz tab. 2). Druhy byly určovány dle následujících klíčů: *Van Veen 2010*, *Ball a Morris 2013*, *Speight 2012*. Pestřenky disponují vysokou mezidruhovou variabilitou. Nutně tedy předpokládám rozdílnost aktivačních teplot jak mezidruhovou, tak i mezi vyššími taxony, jako jsou rody, triby či podčeledi.

Ekologické aspekty

Provedl jsem analýzu dat o ekologii zkoumaných druhů za použití databáze Syrph the Net. Všechny zkoumané proměnné jsou popsány dále v metodice. Vybíral jsem ta data, jež by mohla z termoregulačními mechanismy úzce či široce souviset.

Mimeze

Porovnával jsem letové teploty u druhů mimitizujících různé blanokřídlé. Rozlišoval jsem pestřenky napodobující včelu medonosnou (*Apis mellifera*), vosy (*Vespula* a *Dolichovespula*), čmeláci (*Bombus*), sršně (*Vespa*) a i druhy zcela nemimetické. Druhy mimitizující různé blanokřídlé by se díky odlišné morfologii měly lišit.

4. Metodika

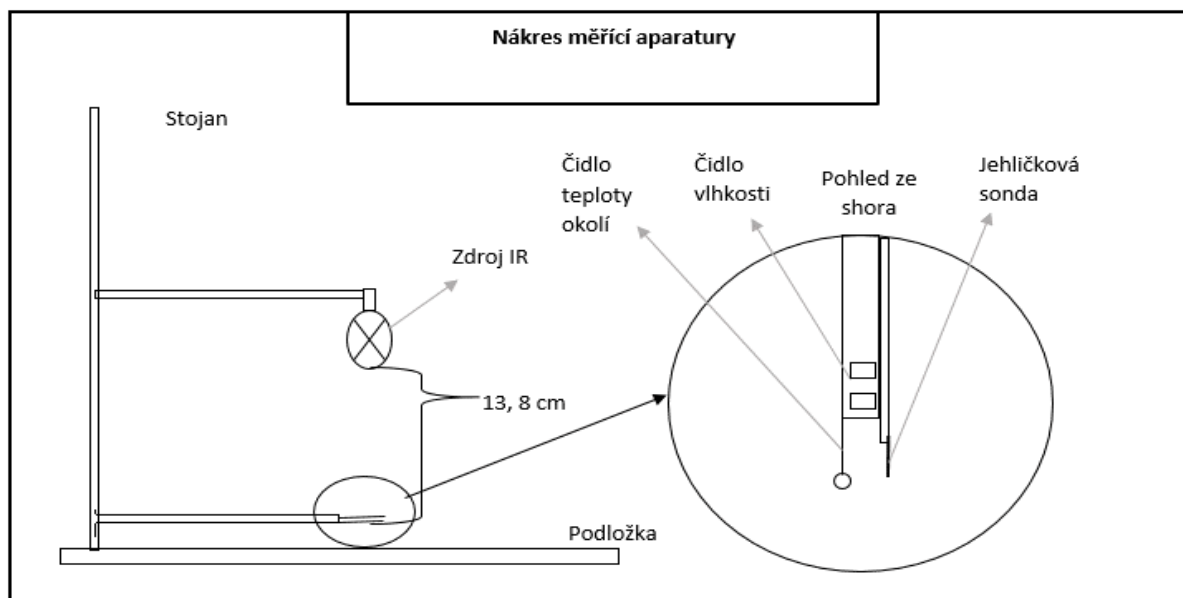
4.1. Laboratorní pokusy s mrtvými jedinci

Jedinci byly jednotlivě vyjímány z mrazáku a nabodávány na jehličkovou sondu (Physitemp Type T MT 23/3) pomocí entomologické pinzety. Vzorky byly nabodávány skrze zadeček, tak aby sonda snímala celou svou plochou, tudíž byl měřen zejména zadeček a část hrudi. Po nabodnutí jedince na sondu jsem zapnul zdroj infračerveného záření (dále jen IR) a nechal vzorek zahřát na 35 °C, tedy nad teplotu okolního vzduchu. Po dosažení této teploty jsem zdroj IR vypnul a vzorky nechal zchladnout na teplotu prostředí. Pro ilustraci přikládám náčrt použité aparatury viz obr. 15.

Měření rychlosti zahřívání a chladnutí probíhalo v místnosti s regulovanou teplotou a humiditou. Teplota se pohybovala okolo 28 °C \pm 2 °C a humidita okolo 60 % \pm 10 %. Humidita byla monitorována senzorem *Vernier Relativ Humidity Sensor*, teplota pomocí senzoru *VernierGo Direct™ Surface Temperature Sensor*.

Teplota jedinců byla měřena pomocí teploměru *Physitemp BAT-12* se sondou typu T. Bezprostředně po nabodnutí byl zapnut zdroj infračerveného záření v podobě žárovky *Infrared Basking spot* o výkonu 75 W, umístěný 13,8 cm od jedince (viz obr. 4). Tato vzdálenost byla zvolena na základě předchozích pokusů.

Detailnější informace o způsobu měření jsou uvedeny v mé loňské práci SOČ (Hlaváček 2018).



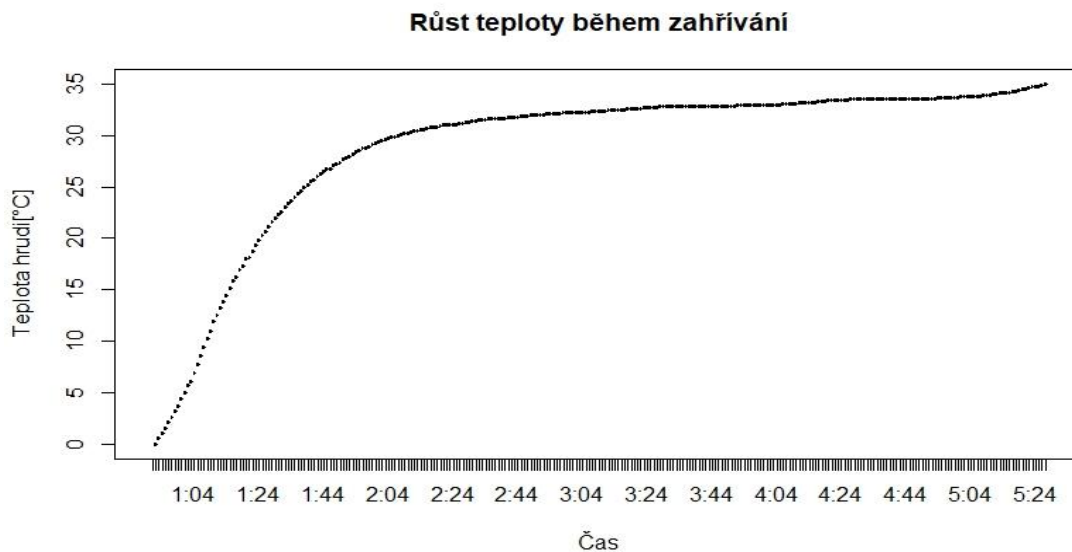
Obrázek 15 Náčrt aparatury, používané k pokusům týkajících se rychlosti zahřívání mrtvých jedinců.

4.1.1. Re-analýza dat

Rozhodl jsem se pro pečlivou revizi a re-analýzu dat získaných minulou sezónu. Letos jsem se zaměřil především na termoregulaci živých jedinců, z dat zjištěných na mrtvých jedincích tak pro mě byla podstatná především informace o rychlosti zahřívání jedinců z teploty okolního vzduchu na vyšší teplotu, tedy o vlastnostech pestřenek, které určují míru jejich schopnosti zahřívát se od IR nad okolní teplotu. Otázkami, jak jedinec dosáhl teploty prostředí či jak může řešit přehřátí jsem se tentokrát nezabýval.

Díky této metodice jsem mohl rozšířit datový soubor o již získaná data, která však nevyhovovala pokusům roků minulých. V předchozím roce jsem vybíral pouze perfektní datový soubor, ve kterém byly bezchybně změřeny všechny aktuální teploty od vyjmutí z mrazáku po dosažení teploty 35 °C. Jelikož jsem se tentokrát ptal jen na zahřívání teploty z teploty 27 °C na teplotu vyšší, mohl jsem si dovolit rozšířit datový soubor na 59 pozorování v 23 druzích, oproti původním 40 pozorování v 17 druzích viz tab. 1.

Jako arbitrání hodnotu jsem určil rychlost zahřívání z teploty okolí (tj. povětšinou 27 °C, jinak vždy známou v moment měření) na teplotu vyšší o 3°C. Tento součet ve většině případů odpovídá stagnaci růstu teploty jedince před opětovným nastartováním procesu zahřívání, viz graf 4.



Graf 4 Růst teploty hrudi u druhu *Eristalis interruptus* během zahřívání.

Laboratorní pokusy s mrtvými jedinci – počet vzorků a jejich vlastnosti

druh	n	zbarvení	mimeze	chlupatost
<i>Eristalis arbustorum</i>	1	B	A	2
<i>Eristalis similis</i>	1	B	A	2
<i>Eristalis interruptus</i>	4	B	A	2
<i>Eristalis pertinax</i>	6	B	A	2
<i>Eristalis tenax</i>	6	B	A	2
<i>Helophilus hybridus</i>	1	Y	V	1
<i>Helophilus pendulus</i>	4	Y	V	1
<i>Helophilus trivittatus</i>	1	Y	V	1
<i>Cheilosia spp.</i>	6	B	N	3
<i>Chrysotoxum verralli</i>	2	Y	V	1
<i>Chrysotoxum festivum</i>	1	Y	V	1
<i>Milesia semiluctifera</i>	2	Y	V	1
<i>Myathropa florea</i>	4	Y	V	2
<i>Scaeva pyrastris</i>	4	B	N	1
<i>Scaeva selenitica</i>	1	B	N	1
<i>Sericomyia lappona</i>	1	B	V	2
<i>Sericomyia silentis</i>	1	B	V	2
<i>Sericomyia bombiformis</i>	2	B	B	3
<i>Volucella bombylans</i>	4	B	B	3
<i>Volucella inanis</i>	3	Y	V	2
<i>Volucella pellucens</i>	2	B	N	1
<i>Volucella zonaria</i>	1	Y	V	1
<i>Xylota segnis</i>	1	B	N	1
Celkem:	58			

Tabulka 1 Laboratorní pokusy s mrtvými jedinci – počet vzorků a jejich vlastnosti. B=tmavý jedinec, Y=světlý jedinec. Mimeze → A= mimeze včely medonosné (*Apis mellifera*), B= mimeze čmeláků (*Bombylidae*), V= mimeze vos (*Vespidae*), N= druhy nemimetické. Stupně chlupatosti jsou řazeny od 1 (nejméně chlupatá) po 3 (velmi chlupatá), podrobněji je vymezení kategorií popsáno v textu.

4.2. Měření aktivačních a letových teplot

Měření v terénu probíhala od rána do večera, kvůli podchycení co největšího rozmezí teplot, při kterých pestřenky (Diptera, Syrphidae) aktivují. Jedinci byli chyceni pomocí entomologické sítě, a nejpozději do 7 sekund po chycení byla změřena jejich teplota. Teplotu jsem měřil pomocí dvou teploměrů. Nejdříve byl používán teploměr Bat-12 se sondami Typu T (Physitemp Type T MT 23/3 a Omega HYP0-33-1-T-G-60-SMP-M), poté byl používán teploměru Omega HH806AU. Ke změně teploměrů a sond bylo přistoupeno z důvodu technických potíží. Sondy i teploměry byly vůči sobě kalibrovány.

Jedinci byli měřeni v entomologické síťce, aniž by došlo k přímému kontaktu mezi člověkem a pestřenkou, a tím k jejich ohřátí. Ze stejného důvodu jsem jedince měřil v zástínu. Sonda byla zabodnuta do středu hrudi (thorax). Teplota byla odečtena nejpozději do 10 sekund od penetrace hrudi. Tímto způsobem bylo změřeno více než 565 jedinců v 47 druzích viz tab. 2.

Bezprostředně po změření vzorku byla zaznamenána teplota vzduchu v mikrohabitatu, ve kterém byl jedinec chycen. Zaznamenán byl taktéž stav osluněnosti mikrohabitatů: **osluněný x stinný** a typ aktivity, kterou jedinec právě vykonával: **sezení x let**.

Po ukončení měření byl jedinec umístěn do mikro zkumavky a při nejbližší možné příležitosti uložen do mrazáku. Jedinci byli takto uchováni pro účely následné determinace a změření morfologických charakteristik.

4.2.1. Lokality vybrané pro terénní měření

Pro měření byly vybrány lokality, na kterých bylo možno zachytit co nejbohatší druhové spektrum na co nejširším gradient teplot mikrohabitatů.

Měření probíhalo na těchto lokalitách:

- Orlické hory – louky poblíž Rokytnice v Orlických horách, hřebeny Orlických hor a Orlické záhoří,
- Plzeň – okolí plzeňských rybníků,
- NP Podyjí – Kraví Hora, Havranické vřesoviště, okolí Retzbachu, pramen Danýže,
- Praha – NPP Divoká Šárka, NPP Černá rokle a PP Vizerka,
- Kutnohorsko – podmáčené louky u obce Vernýřov.

4.3. Morfometrická analýza jedinců

Cílem morfometrických analýz bylo zjistit souvislost mezi morfologií jedince a jeho letovou teplotou. Rozhodl jsem se pro dvojí typ morfometrických analýz, a to vážení jedinců a měření proporcí jednotlivých tělních segmentů – plochy křídel a šířky hlavy dle (*Hlaváček 2018*).

4.3.1. Hodnocení hmotnosti jedince

Všichni jedinci byli po ukončení měření teploty umístěni do mikro zkumavek a uloženi do mrazáku, aby se zabránilo jejich vysychání, a byla tak zachována jejich tělesná hmotnost. Takto byly vzorky skladovány do doby, než byly zváženy na váze *Scaltec SBC 22* s přesností na 0,0001 g.

4.3.2. Morfometrická analýza

K analýze morfometrických vlastností jedince bylo přistoupeno kvůli kontrole správnosti měření hmotnosti, abychom předešli chybě způsobené případným odpařením vody z jedince mezi dobou měření teploty a měření hmotnosti. Ve své předchozí práci jsem dokázal, že všechny velikosti všech tělních částí jsou na sobě závislé, a jsou i přímo závislé na hmotnosti jedince. Proto jsem si jako ukazatel vybral šířku hlavy. Šířku hlavy jsem zvolil jak z důvodu pragmatického, tak i z důvodu nejlepšího korelačního koeficientu s hmotností daného jedince

oproti ostatním částem těla. Jedinci byli foceni pomocí fotoaparátu *Canon EOS 70 D*, objektiv *Canon MP-E 65 mm f/2.8 1-5x Macro Photo*.

4.3.3. Stanovení ekologických gild a kategoriálních vlastností druhů

Stejně jako ve své předchozí práci jsem se rozhodl pro metaanalýzu dat o ekologii jednotlivých druhů pestřenek (Diptera, Syrphidae) a korelaci s mnou získanými daty o jejich termoregulaci. Používal jsem databázi Syrph the Net (*Speight 2015*). Zaměřil jsem se zejména na údaje o následujících vlastnostech, a zároveň stanovil jednotlivé kategorie:

Počet generací – rozlišoval jsem 3 kategorie pestřenek, a to podle kritéria, jestli mají jednu, dvě, nebo více než dvě generací do roka. Počet generací je limitován jak rozmnožovací schopností, tak schopností aktivovat brzy v sezóně. Zároveň platí, že zatímco dospělci vícegeneračních druhů musejí být přizpůsobeni k životu v teplotních podmínkách jarních i letních měsíců, dospělci jednogeneračních druhů aktivují obvykle pouze na jaře, a rozpětí teplot, s nimiž se setkávají, je užší.

Migrační potenciál – rozlišoval jsem 3 kategorie: nemigratorní, občasně migatorní, silně migatorní druhy.

Aktivace během sezóny – spočítal jsem součet hodnoty měsíců, která jim byla přidělena dle jejich průměrných teplot (listopad až únor 3, březen a duben 2, květen až srpen 1, září a říjen 2 – čím nižší je průměrná teplota v daném měsíci, tím vyšší mu byla přidělena číselná hodnota, jelikož je pro pestřenky mnohem těžší aktivovat). K určení sezónní aktivace druhu jsem opět použil databázi Syrph the Net (*Speight 2015*).

Ochlupenost – Chlupatost pestřenek jsem rozdělil do tří kategorií: 1 – **nechlupaté druhy** = zcela nebo téměř lysé druhy, 2 – **lehce ochlupené** = druhy, které byly jen lokálně či řídce pokryty krátkými chloupky, 3 – **ochlupené** = druhy s hustým krátkým ochlupením nebo lokálním pokrytím dlouhými chlupy, čmeláci mimetici. Ochlupenost jednotlivých druhů jsem stanovil po poradě se svými konzultanty.

Zbarvení – zbarvení druhů jsem definoval stejně jako ve své předchozí práci, tj. jako světlé druhy byly definovány ty druhy, u kterých obsah všech světlých ploch zadečku (abdomen) byl roven alespoň 1/3 jeho celkové plochy. Zbytek druhů byl definován jako tmavý.

Habitatové preference druhy byly rozděleny do dvou kategorií, za použití Syrph the Net, a to na druhy preferující horské biotopy a na druhy preferující habitaty nížinné.

Migrační potenciál, aktivaci během sezóny a maximální počet generací jsem hodnotil pro všechny druhy České republiky, u kterých jsou tyto faktory známy. Jednalo se o 362 druhů.

4.3.4. Statistická analýza dat

Získaná data byla analyzována ve statistickém software R pomocí programu Rstudio. Pro základní analýzu byly použity balíčky: *lme4*, *lattice*, *ggplot2*, *gridExtra*, *caper*, *RColorBrewer*⁶. Při analýze v minulé práci jsem používal zejména metody lineární korelace a fylogenetické autokorelace. V současné práci jsem používal zejména obecné lineární modely a lineární mixované modely. Podrobné vysvětlení daných metod viz: (*Crawley 2012*).

Dále byly použity i základní statistické metody jako například analýza variance (ANOVA), TukeyHSD nebo Studentův t-test. Pro porovnání kvality jednotlivých modelů jsem používal Akaikého informační kritérium (AIC) (*Lepš 2016*).

Měření aktivačních a letových teplot - výpis druhů, jejich počet a mimetický model

druh	n	mimizeze	druh	n	mimizeze	druh	n	mimizeze
<i>Anasimyia lineata</i>	1	N	<i>Eupeodes corollae</i>	4	N	<i>Scaeva pyrastris</i>	2	N
<i>Brachypalpus valgus</i>	5	N	<i>Helophilus hybridus</i>	4	V	<i>Sericomyia lappona</i>	9	V
<i>Dasisyrphus tricinctus</i>	1	V	<i>Helophilus pendulus</i>	71	V	<i>Sericomyia silentis</i>	3	V
<i>Didea intermedia</i>	3	N	<i>Helophilus trivittatus</i>	28	V	<i>Spherophoria scripta</i>	37	N
<i>Epistrophe eligans</i>	1	A	<i>Cheilosia himantopa</i>	4	N	<i>Syrirta pipiens</i>	4	N
<i>Episyrphus balteatus</i>	75	N	<i>Cheilosia illustrata</i>	3	B	<i>Syrphus ribesii</i>	3	N
<i>Eristalis alpina</i>	1	A	<i>Chrysotoxum cautum</i>	1	V	<i>Syrphus vitripennis</i>	6	N
<i>Eristalis arbustorum</i>	21	A	<i>Chrysotoxum bicinctum</i>	2	V	<i>Temnostoma bombylans</i>	1	V
<i>Eristalis horticala</i>	6	A	<i>Chrysotoxum fasciolatum</i>	3	V	<i>Temnostoma meridionale</i>	10	V
<i>Eristalis interrupta</i>	32	A	<i>Chrysotoxum verralli</i>	1	V	<i>Temnostoma vespiforme</i>	7	V
<i>Eristalis intricaria</i>	5	B	<i>Melanostoma mellinum</i>	1	N	<i>Volucella bombylans</i>	16	B
<i>Eristalis jugorum</i>	1	A	<i>Melanostoma scalare</i>	1	N	<i>Volucella pellucens</i>	9	N
<i>Eristalis pertinax</i>	30	A	<i>Meliscaeva cinctella</i>	9	N	<i>Xanthandrus comtus</i>	1	N
<i>Eristalis rupium</i>	1	A	<i>Myathropa florea</i>	12	V	<i>Xanthogramma cf. pedisequum</i>	4	V
<i>Eristalis similis</i>	4	A	<i>Parhelophilus frutetorum</i>	1	N	<i>Xylota segnis</i>	3	N
<i>Eristalis tenax</i>	90	A	<i>Platycheirus albimanus</i>	1	N			

Tabulka 2 Měření aktivačních a letových teplot – výpis druhů, jejich počet a mimetický model. Mimizeze → A= mimizeze včely medonosné (*Apis mellifera*), B= mimizeze čmeláků (*Bombus spp.*), V= mimizeze vos (*Vespidae*), N= druhy nemimetické.

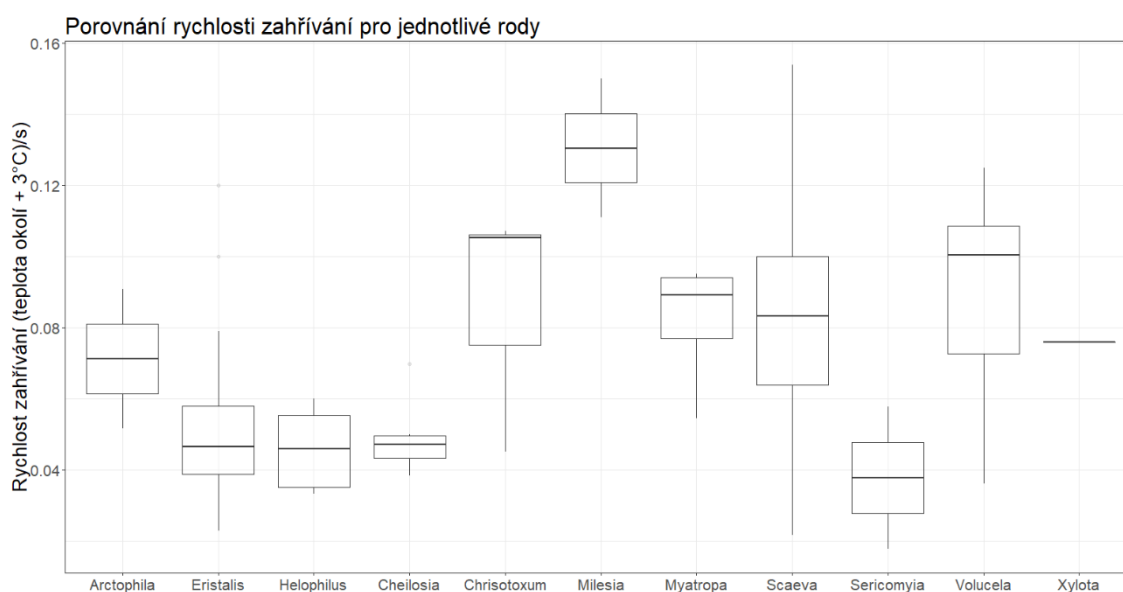
⁶ Odkazy na danou verzi jazyka R a použité balíčky naleznete v sekci použité literatury.

5. Výsledky

V následujících odstavcích ukazují, s jakými vlastnostmi jedinců měřených v laboratorních pokusech souvisela jejich rychlost zahřívání pomocí infračerveného zářiče (tj. o kolik stupňů Celsia za sekundu se v průměru zahřáli mezi dosažením teploty okolního vzduchu a teploty o 3 °C nad okolní teplotu vzduchu).

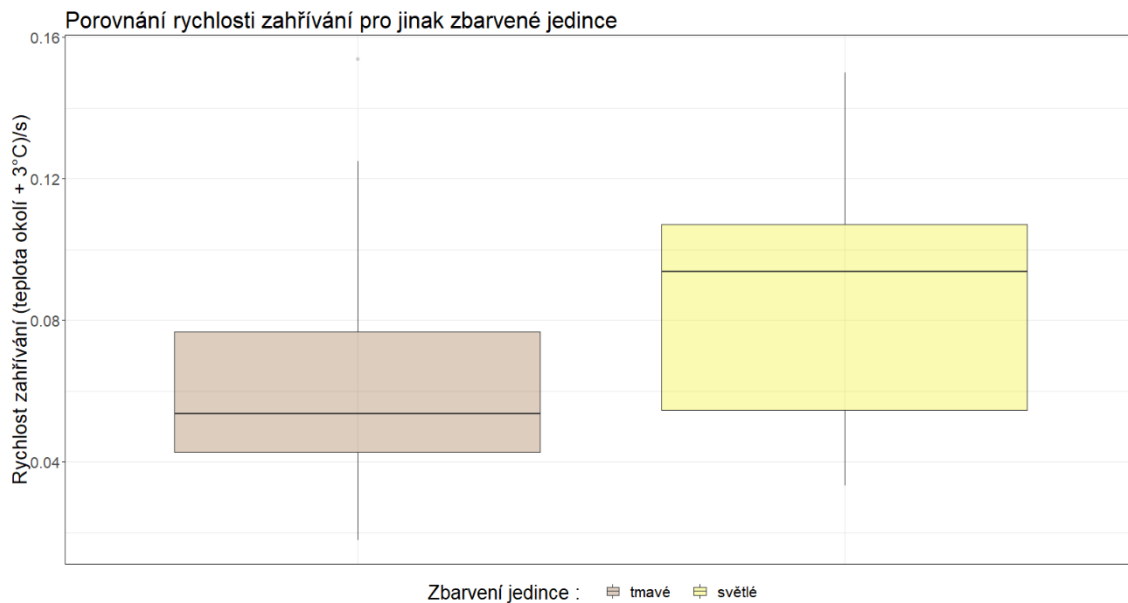
5.1. Laboratorní pokusy s mrtvými jedinci

Na grafu č. 5 si můžeme povšimnout rozdílů rychlostí zahřívání, pro přehlednost ilustrovanou na kategorii rodů. Některé rody mají rozdílnou rychlost zahřívání (p -value = 0,001012, ANOVA).



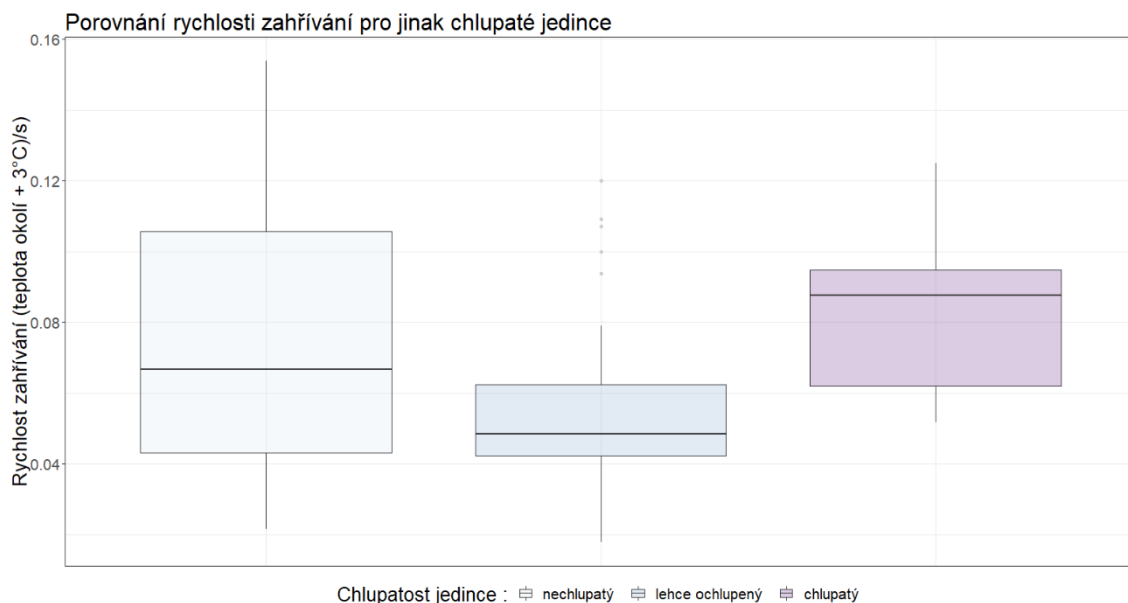
Graf 5 Rychlost zahřívání jednotlivých rodů.

Graf č.6 nám ukazuje vliv zbarvení na rychlost zahřívání. Světlejší druhy se zahřívají rychleji než druhy tmavé (p-value = 0,03234, t-test).



Graf 6 Závislost rychlosti zahřívání na zbarvení jedince. Dle grafu se světlejší jedinci zahřívají rychleji. $n=59$, $B=40$, $Y= 19$.

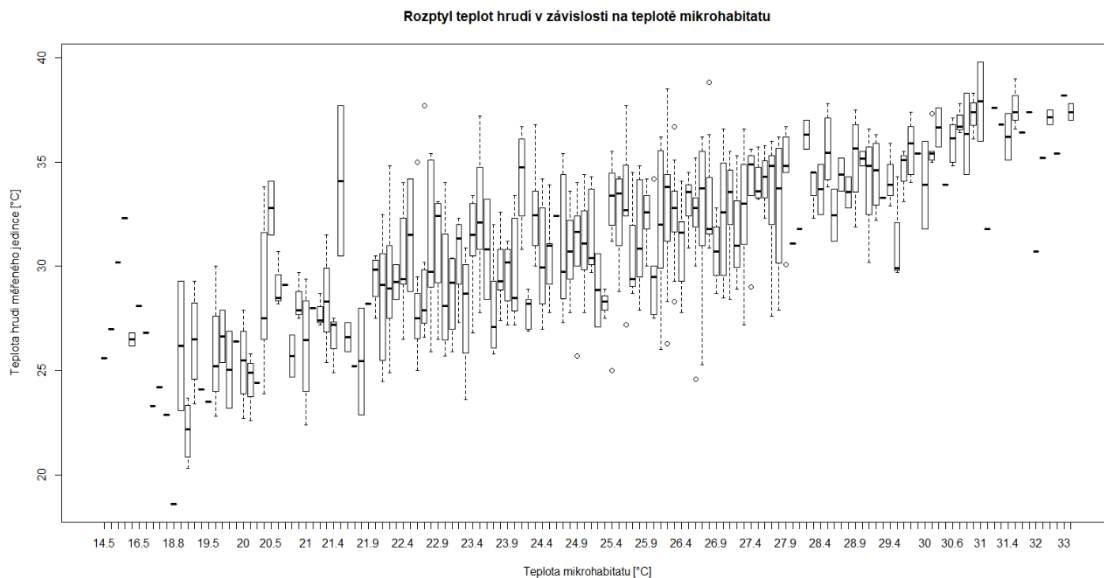
Chlupatost měla průkazný vliv na rychlost zahřívání (p-value = 0,02661, ANOVA). Nepotvrdila se však jednoduchá souvislost mezi rychlostí zahřívání a mírou chlupatosti: Zatímco krátké chloupky pokrývající zadeček rychlost zahřívání snižovaly, a to jak v porovnání s lysými pestřenkami (p-value = 0,1617262, Tukey HSD), tak v porovnání se silně ochlupenými čmeláčími mimetiky (p-value = 0,0307463, Tukey HSD), lysé druhy a čmeláčí mimetici se mezi sebou se nelišili (p-value = 0.5309354, Tukey HSD) viz. graf 7.



Graf 7 Závislost rychlosti zahřívání na chlupatosti daného jedince. $n=59$, n (nechlupatí) =20, n (lehce ochlupení) =29, n (chlupatí) =10.

Měření aktivačních a letových teplot živých jedinců v terénu

Na grafu č. 8 je ukázáno rozpětí teplot hrudí měřených jedinců při stejné teplotě mikrohabitatu. Graf jasně ukazuje rozdíly v teplotách hrudí pro odlišné jedince při stejné teplotě mikrohabitatu. Důvody pro rozdílnost teplot hrudí jsou popsány níže.



Graf 8 Graf ukazující rozptyl teplot hrudí měřených jedinců při stejné teplotě mikrohabitatu. $n = 565$.

Model byl fitován jako lineárně mixovaný. Výsledky analýzy variance jsou zobrazeny tabulkou č. 3.

Analysis of Variance Table

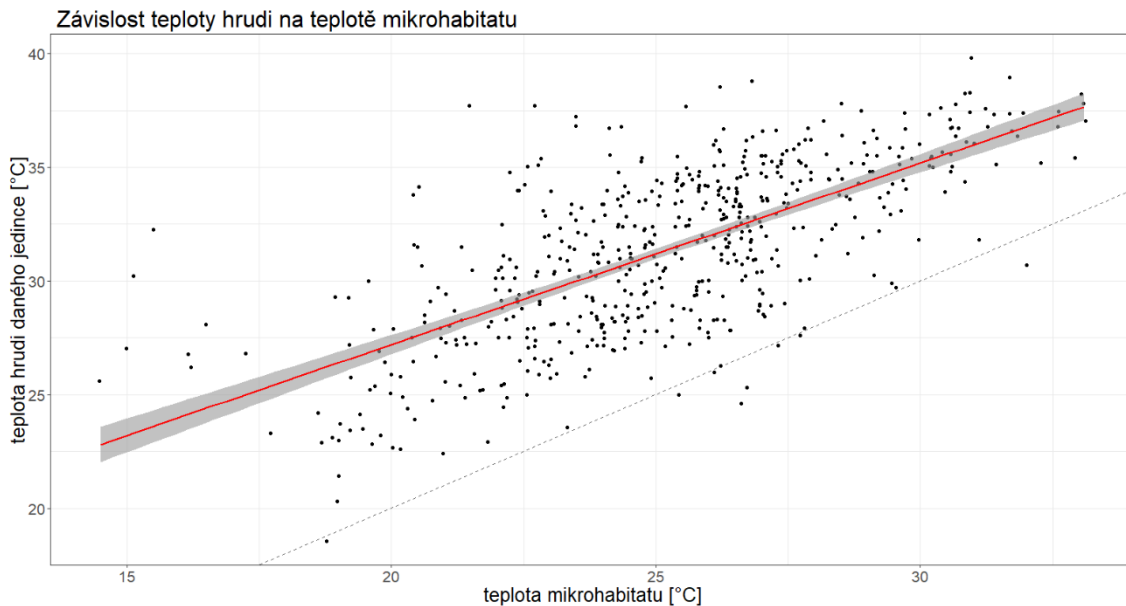
Response: sqrt(nad)

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	
m	1	30.029	30.0288	132.9384	< 2.2e-16	***
cinnost	1	0.146	0.1458	0.6456	0.422059	
osvit	2	6.547	3.2734	14.4913	7.560e-07	***
mimeze	4	4.070	1.0174	4.5041	0.001387	**
let	7	3.447	0.4925	2.1802	0.034598	*
SEX	1	4.347	4.3473	19.2457	1.397e-05	***
Residuals	511	115.427	0.2259			

 signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

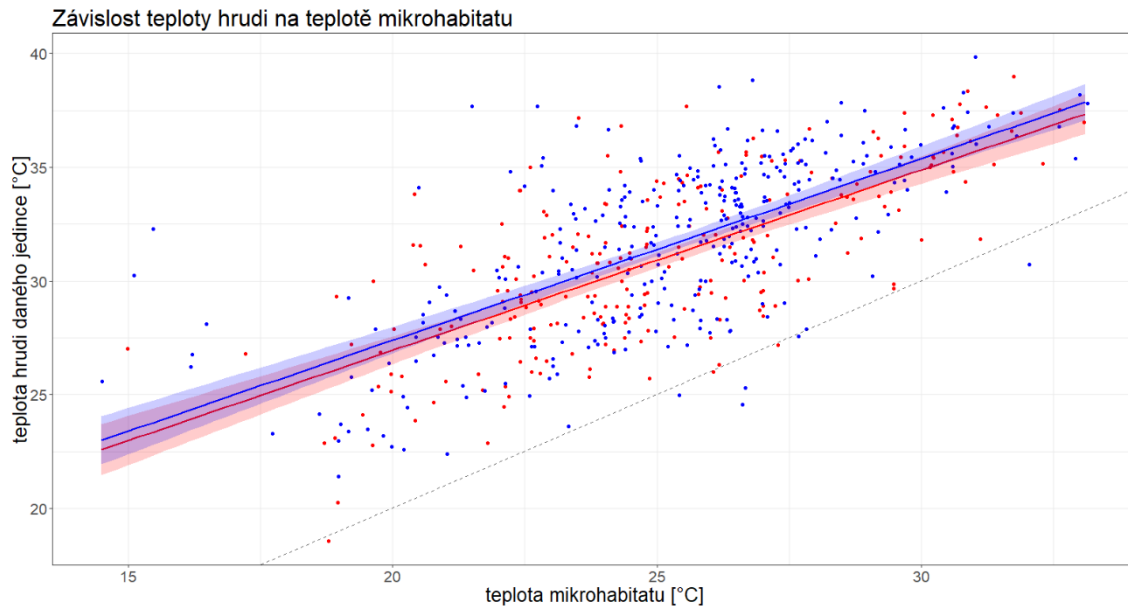
Tabulka 3 Analýza variance testovaného lineárního modelu. m = hmotnost jedince, $cinnost$ = činnost, kterou jedinec právě vykonával, $osvit$ = zastíněnost mikrohabitatu, ve kterém se jedinec nacházel před měřením, $mimeze$ = mimetický model, let = délka letové periody, SEX = pohlaví jedince.

Graf č 9. znázorňuje závislost teploty jedince na teplotě mikrohabitu. Teplota jedince stoupá lineárně s teplotou mikrohabitu, a je zpravidla o několik, v průměru o 6 °C, stupňů vyšší než teplota mikrohabitu (med= 6,1 °C), (p-value = 2,2e-16, ANOVA).



Graf 9 Závislost teploty hrudi daného jedince, na teplotě mikrohabitu. $n = 565$. Plnou čarou je vyznačena lineární závislost teploty hrudi na teplotě mikrohabitu. Čárkovaná čára je lineární závislost v případě, že by teplota hrudi byla ekvivalentní teplotě prostředí. Šedě jsou zobrazeny 95 % konfidenční intervaly.

Graf č. 10 znázorňuje teploty hrudí u samců a samic v závislosti na teplotě mikrohabitu. Samci měli při stejné teplotě prostředí v průměru vyšší tělesnou teplotu než samice, rozdíl však byl pouze marginálně signifikantní (p-value = 0,05956, ANOVA). Samci měli oproti samicím o něco vyšší variabilitu v teplotách těla, extrémní hodnoty v teplotách hrudi na obě strany tvoří povětšinou samci, kteří navíc častěji aktivují i za nepříznivých podmínek (v teplotách pod 18°C).



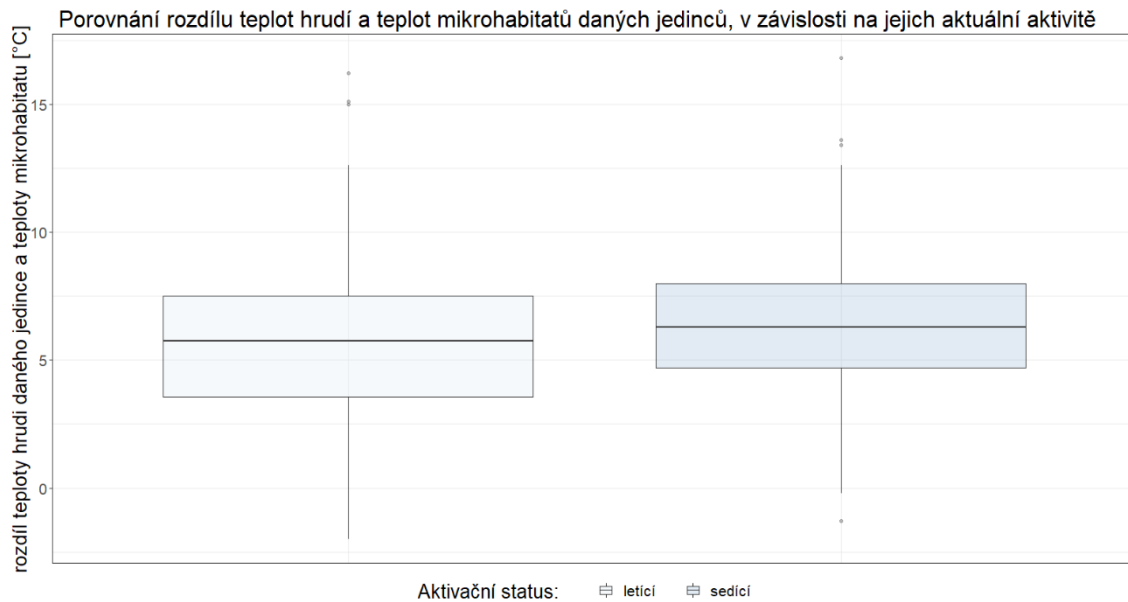
Graf 10 Porovnání teplot hrudi u samců (modrá barva) a samic (červená barva) v závislosti na teplotě mikrohabitatu. Odlišnost teplot hrudi pro jednotlivá pohlaví je těsně nesignifikantní, $p\text{-value} = 0.05956$. Čárovaná čára je lineární závislost v případě, že by teplota hrudi byla ekvivalentní teplotě prostředí. 95 % konfidenční intervaly jsou na grafu zobrazeny pro jednotlivé lineární závislosti příslušnou barvou.

Porovnání teplot hrudí u jedinců, kteří před měřením obývali odlišný habitat nám přináší graf č. 11. Jedinci, kteří se právě nacházeli v osluněném habitatu, měli vyšší teploty hrudi než jedinci z habitatů stinných ($p\text{-value} < 0,001$, t-test).



Graf 11 Porovnání teplot hrudí u jedinců, kteří před měřením obývali odlišný habitat. $n = 514$, $n(\text{osluněný}) = 287$, $n(\text{stinný}) = 227$.

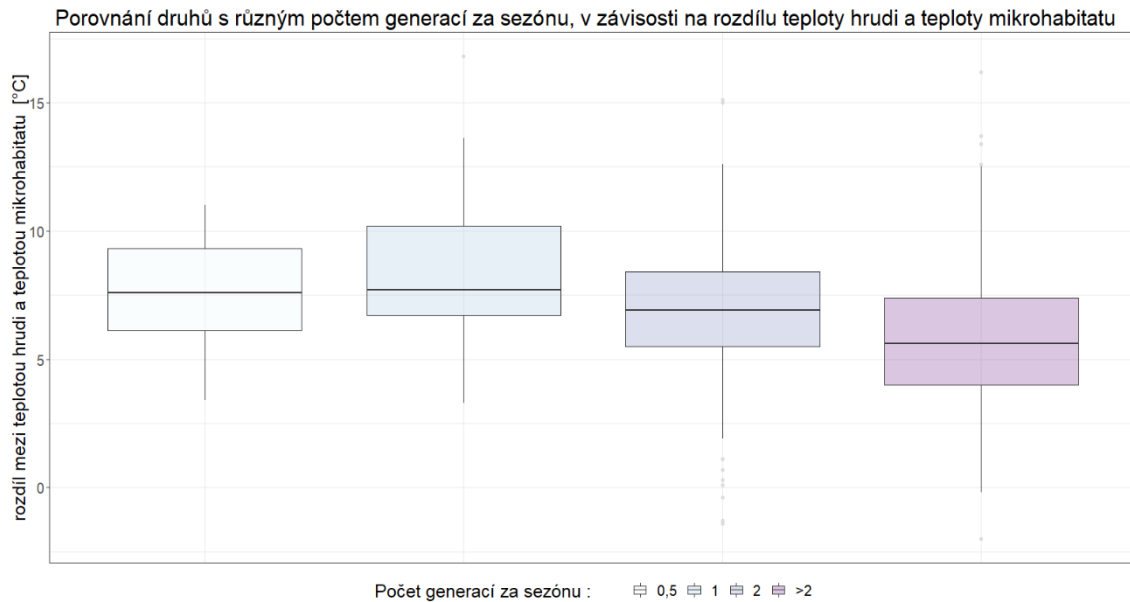
Na grafu č. 12 je porovnávána teplota hrudi u jedinců při odlišných aktivitách. Sedící jedinci by měli mít vyšší teplotu hrudi oproti jedincům letícím. Proměnné jsou od sebe prokazatelně odlišné (p -value = 0,01357, t -test). Překvapivě činnost, kterou jedinec právě vykonával, neovlivňovala jeho tělesnou teplotu.



Graf 12 Porovnání rozdílu teplot hrudi daného jedince a mikrohabitátu, při odlišných aktivitách. $n=514$, $n(\text{let})=200$, $n(\text{sezení})=314$.

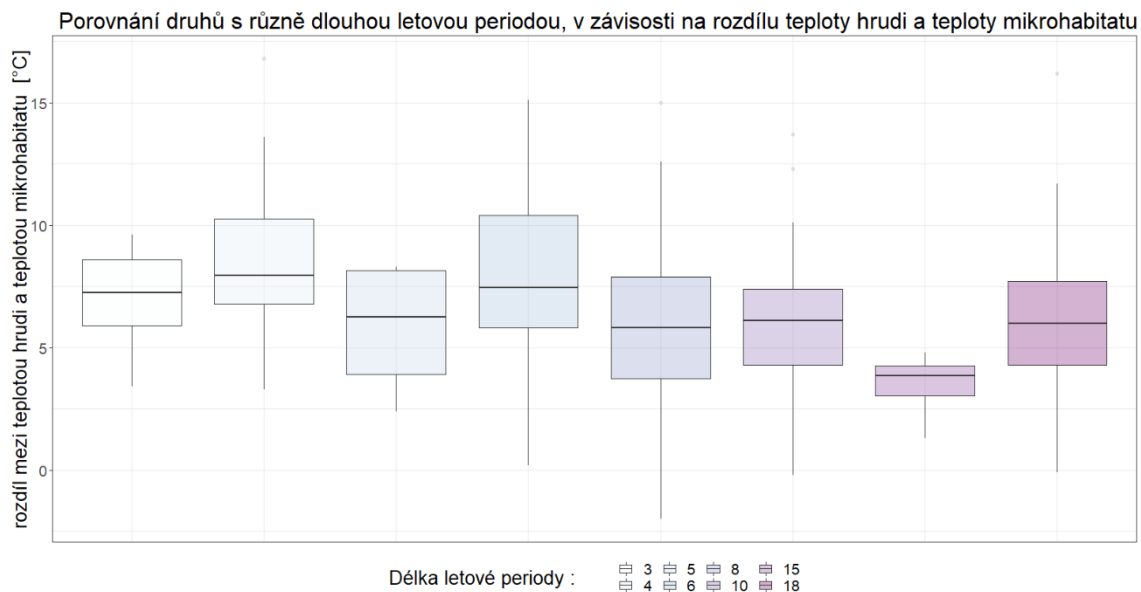
5.2. Analýza ekologie jednotlivých druhů v termoregulačních souvislostech

Na grafu č. 13 je ukázána souvislost mezi počtem generací za jednu sezónu a rozdílem teplot hrudí daných jedinců a mikrohabitátů. Se zvyšujícím se počtem generací se snižoval rozdíl teplot hrudí a teplot mikrohabitátu (p-value = 3,353e-09, ANOVA).



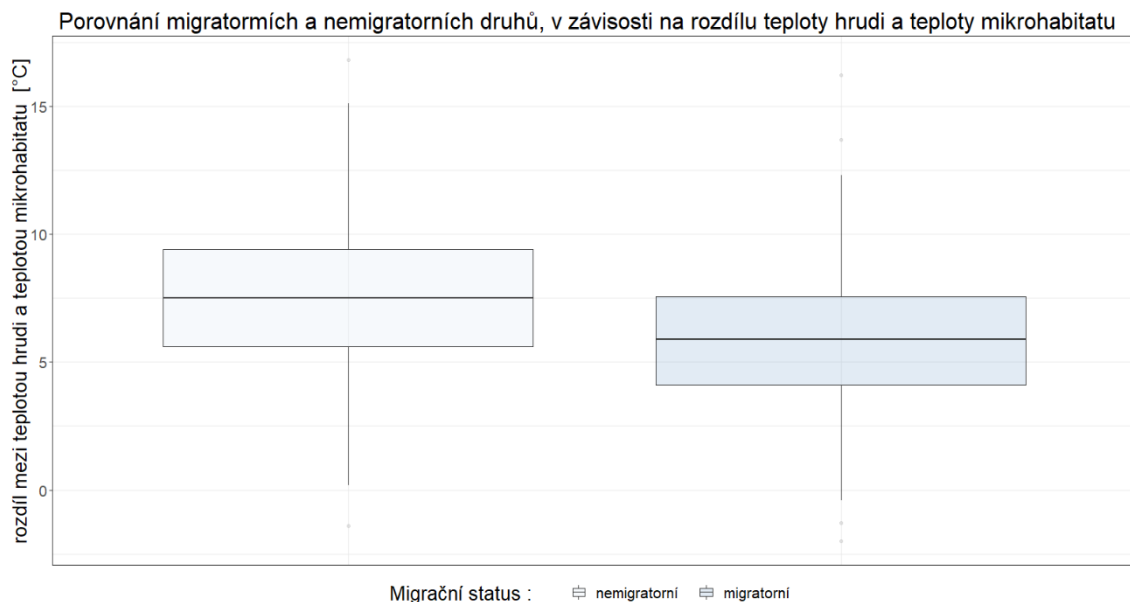
Graf 13 Počet generací za rok, v závislosti na rozdílu teplot hrudi daného jedince a mikrohabitátu. $n = 538$, $n(0.5$ [jedna generace za dva roky]) = 18, $n(1)$ = 33, $n(2)$ = 141, $n(>2)$ = 346.

Grafem č. 14 je ilustrována závislost letové periody (fenologie) na rozdílu teploty hrudi měřeného jedince a teploty prostředí. Se prodlužující se letovou periodou se snižoval rozdílnost teplot hrudí a teplot mikrohabitatů (p-value = 0,034598, ANOVA).



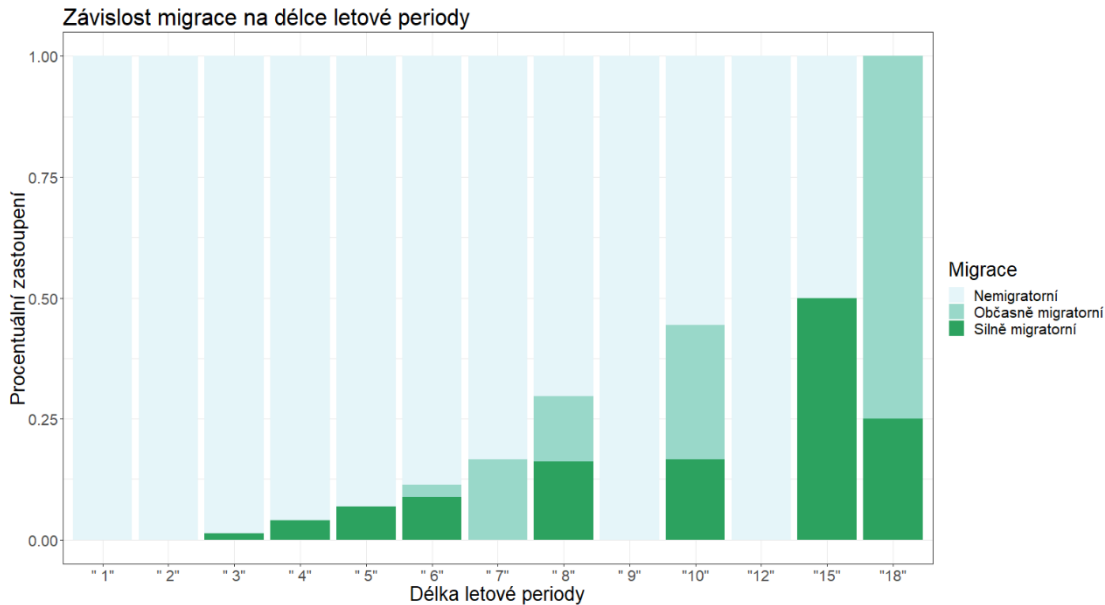
Graf 14 Porovnání druhů s různě dlouhou letovou periodou, v závislosti na rozdílu teploty hrudi a teploty mikrohabitatů $n=538$, $n(3) = 14$, $n(4) = 36$, $n(5) = 4$, $n(6) = 40$, $n(8) = 138$, $n(10) = 105$, $n(15) = 4$, $n(18) = 197$

Schopnost migrace v závislosti na rozdílu teploty hrudi měřeného jedince a teploty prostředí je ukázána na grafu č. 15. S migračním potenciálem se snižoval rozdílnost teplot hrudí a teplot mikrohabitatů (p-value = 0,04844, t-test).



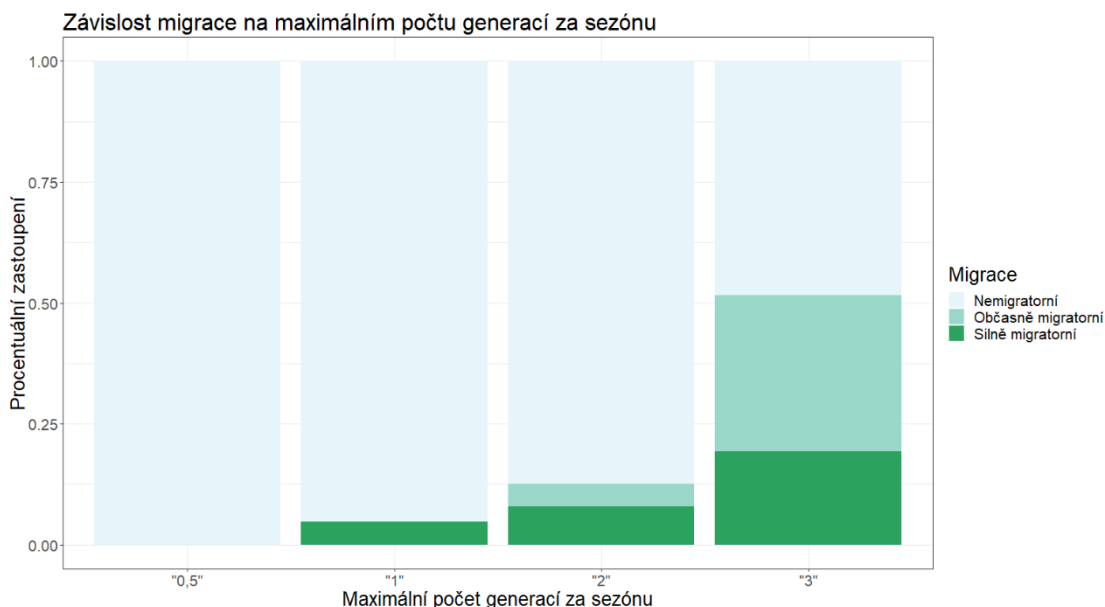
Graf 15 Schopnost migrace v závislosti na rozdílu teploty hrudi měřeného jedince a teploty prostředí, $n= 538$, $n(\text{nemigratorní})= 128$, $n(\text{migratorní})= 410$

Na grafu č. 16 je ukázána souvislost mezi letovou periodou a migrací. Druhy si mohou dovolit migrovat pouze v případě, že mají dostatečně dlouhou letovou periodu. Opačný případ, tj. druhy mají dlouhou letovou periodu, jelikož migrují, je vyloučitelný, neboť data o délce letové periody jsou pro evropské druhy univerzální.



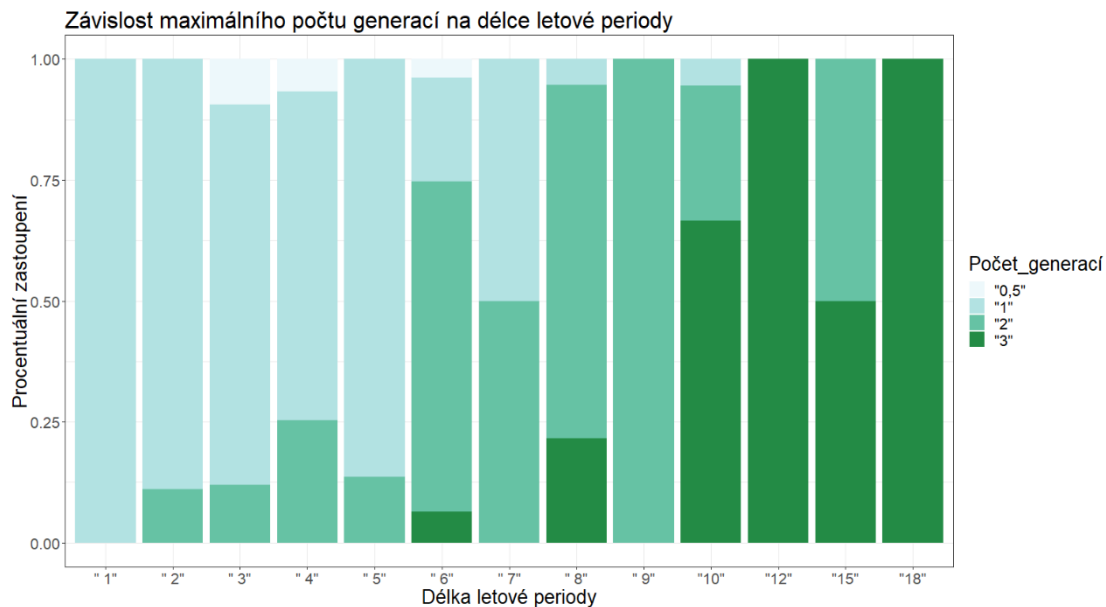
Graf 16 Závislost migrace na letové periodě. n=362, délka letové periody viz. metodika

Graf č. 17 nám ukazuje souvislost mezi migrací a maximálním počtem generací za jednu sezónu. S rostoucím počtem generací roste i schopnost migrovat.



Graf 17 Souvislost mezi migrací a maximálním počtem generací. n= 362. "0,5"= méně než jedna generace za sezónu, "1"=jedna generace za sezónu, "2"= dvě generace za sezónu, "3"= více jak dvě generace za sezónu.

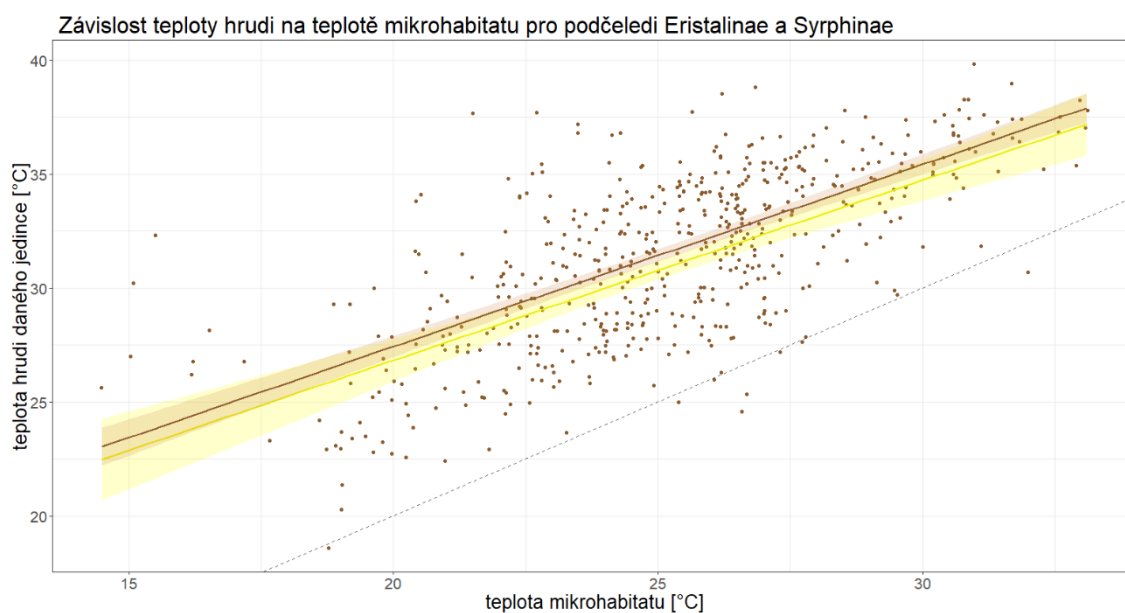
Grafem č. 18 je ilustrována souvislost mezi počtem generací a letovou periodou. S prodlužující se letovou periodou roste i maximální počet generací za sezónu.



Graf 18 Souvislost mezi počtem generací a délkou letové periody. $n = 362$. "0,5" = méně než jedna generace za sezónu, "1" = jedna generace za sezónu, "2" = dvě generace za sezónu, "3" = více jak dvě generace za sezónu. (Jelikož zde pracují se všemi druhy, které jsou z České republiky známy, tak do analýz přibývají druhy s méně než jednou generací za rok – tj. vícegenerační druhy, například *Callicera aurata*, *Ceriana conopsoides* apod. Délka letové periody viz metodika

5.3. Termoregulace ve fylogenetických souvislostech

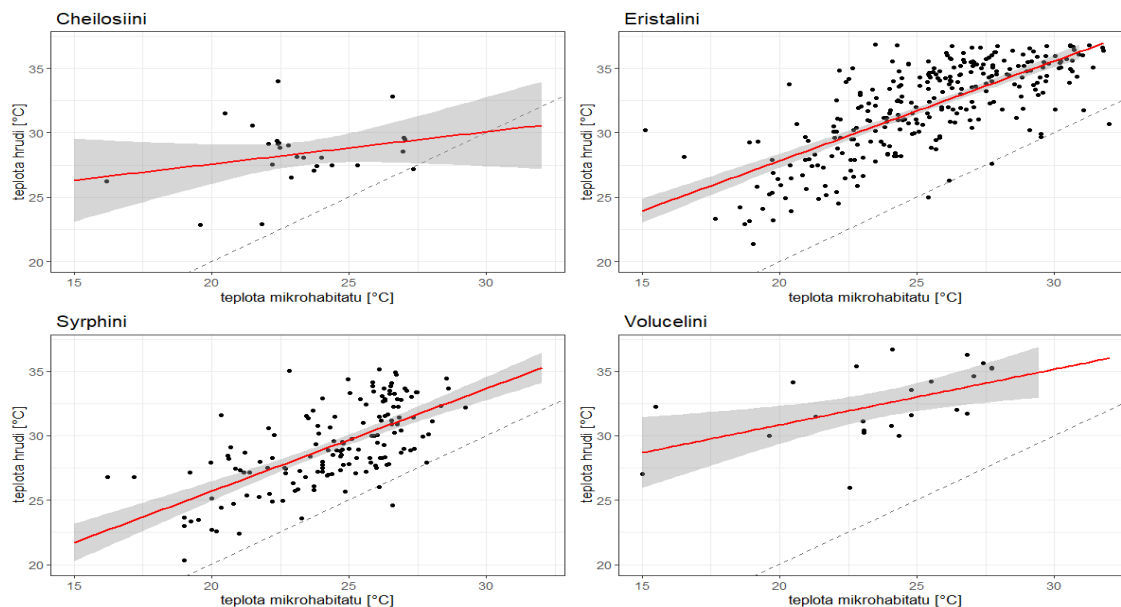
Graf č. 19 ukazuje rozdílnost teplot hrudí pro podčeledi Eristalinae a Syrphinae v závislosti na mikrohabitatu. Povšimněme si, že teplota hrudí je u podčeledi Eristalinae průkazně vyšší než u podčeledi Syrphinae (p -value = $2e-16$, ANOVA).



Graf 19 Porovnání teplot hrudí v závislosti na teplotě mikrohabitatu u podčeledi Syrphinae (žlutá čára) a podčeledi Eristalinae (hnědá čára). $n = 565$, $n(\text{Syrphinae}) = 156$, $n(\text{Eristalinae}) = 409$. Čárkovaná čára je lineární závislost v případě, že by teplota

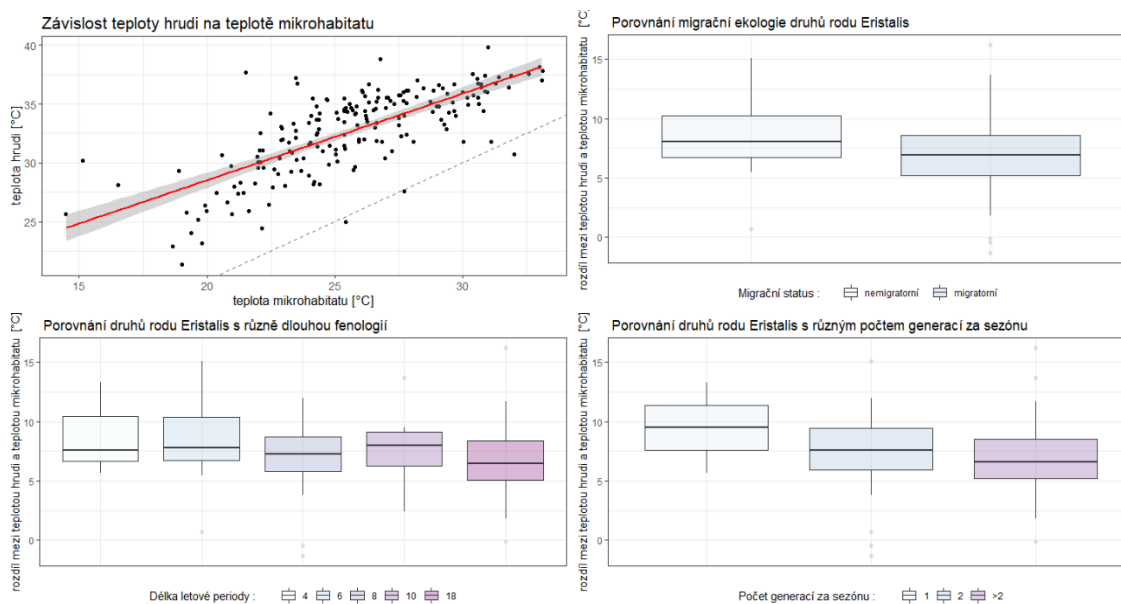
hrudi byla ekvivalentní teplotě prostředí. 95 % konfidenční intervaly jsou na grafu zobrazeny pro jednotlivé lineární závislosti příslušnou barvou.

Následující grafy pod hlavičkou č. 20 porovnávají teploty hrudi v závislosti na teplotě mikrohabitu pro jednotlivé triby.



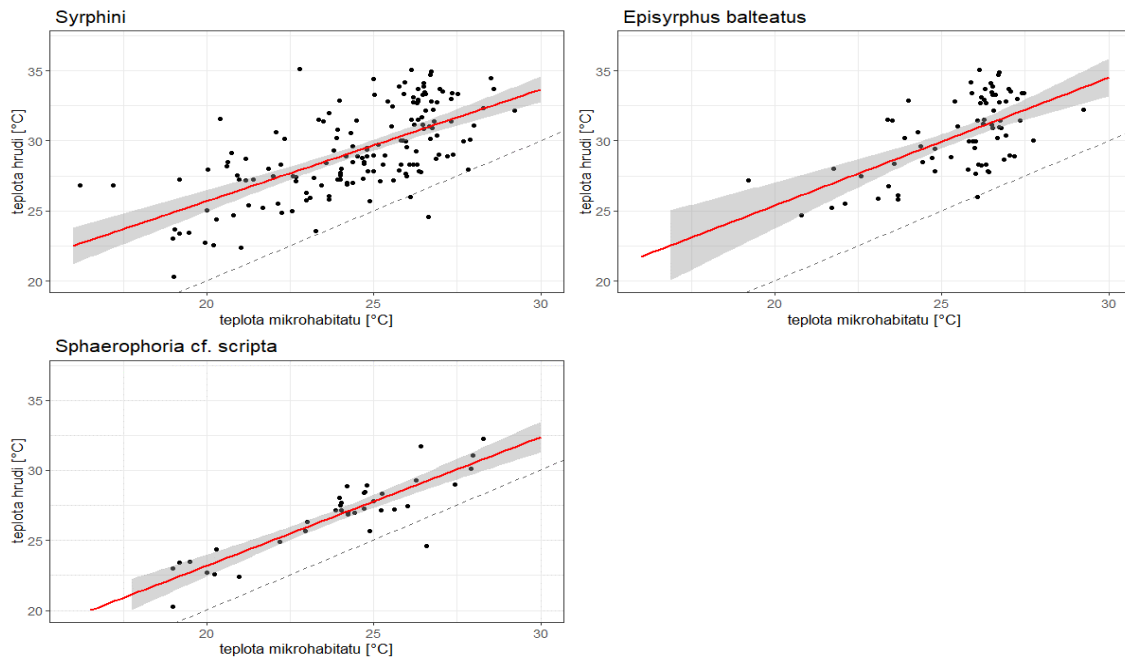
Graf 20 Porovnání teplot hrudi v závislosti na mikrohabitu pro jednotlivé triby. Osa-x= teplota mikrohabitu, Osa-y = teplota hrudi daného jedince $n(\text{Cheilosini})= 25$, $n(\text{Eristalini})= 312$, $n(\text{Syrphini})= 153$, $n(\text{Volucellini})= 25$. Čárkovaná čára je lineární závislost v případě, že by teplota hrudi byla ekvivalentní teplotě prostředí. Šedě jsou zobrazeny konfidenční intervaly.

Na následujících grafech pod hlavičkou Graf č. 21 je zobrazena: Letová perioda, maximální počet generací a migrace v závislosti na rozdílu teploty hrudi a mikrohabitu a závislost teploty hrudi na hmotnosti pro rod *Eristalis*.



Graf 21 Letová perioda, maximální počet generací, migrace v závislosti na rozdílu teploty hrudi a mikrohabitu a závislost teploty hrudi na hmotnosti pro rod *Eristalis*. $n= 193$. Čárkovaná čára je lineární závislost v případě, že by teplota hrudi byla ekvivalentní teplotě prostředí. Šedě jsou zobrazeny konfidenční intervaly.

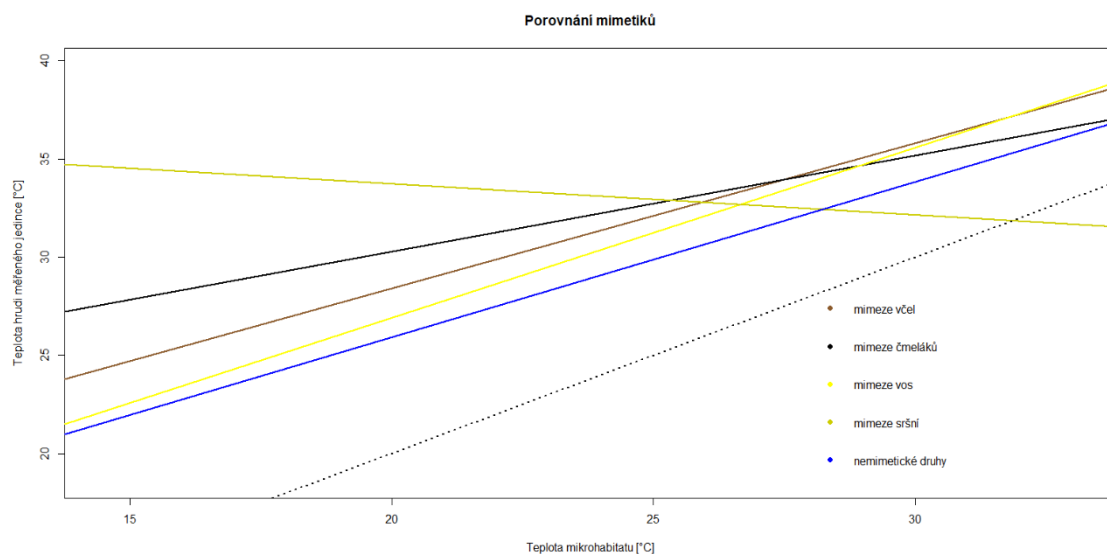
Graf č.22: Porovnání teplot hrudí v závislosti na mikrohabitatu pro rody z podčeledi Syrphinae. Teploty hrudí se u druhů prokazatelně liší.



Graf 22 Porovnání teplot hrudí v závislosti na mikrohabitatu pro jednotlivé druhy podčeledi Syrphinae. $n(\text{Syrphinae})= 156$, $n(\text{Episyrphus})= 75$, $n(\text{Sphearophoria})= 37$. Čárkovaná čára je lineární závislost v případě, že by teplota hrudi byla ekvivalentní teplotě prostředí. Šedě jsou zobrazeny konfidenční intervaly.

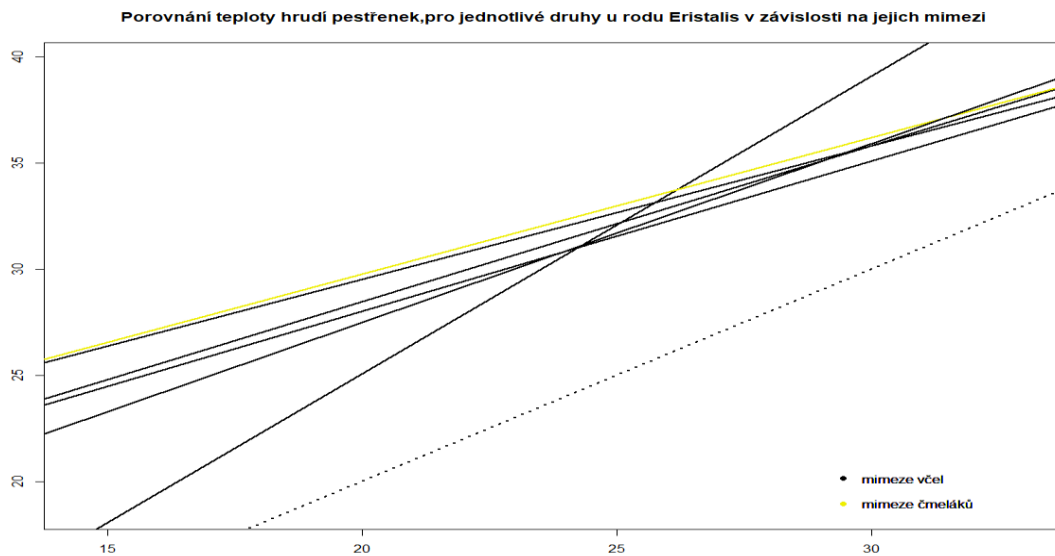
5.4. Termoregulace a mimeze

Porovnání druhů mimetizujících různé blanokřídlé nám přináší graf č. 23 Druhy mimetizující (nebo nemimetizující) různé blanokřídlé se od sebe prokazatelně liší ($p\text{-value} = 0,001$, ANOVA).



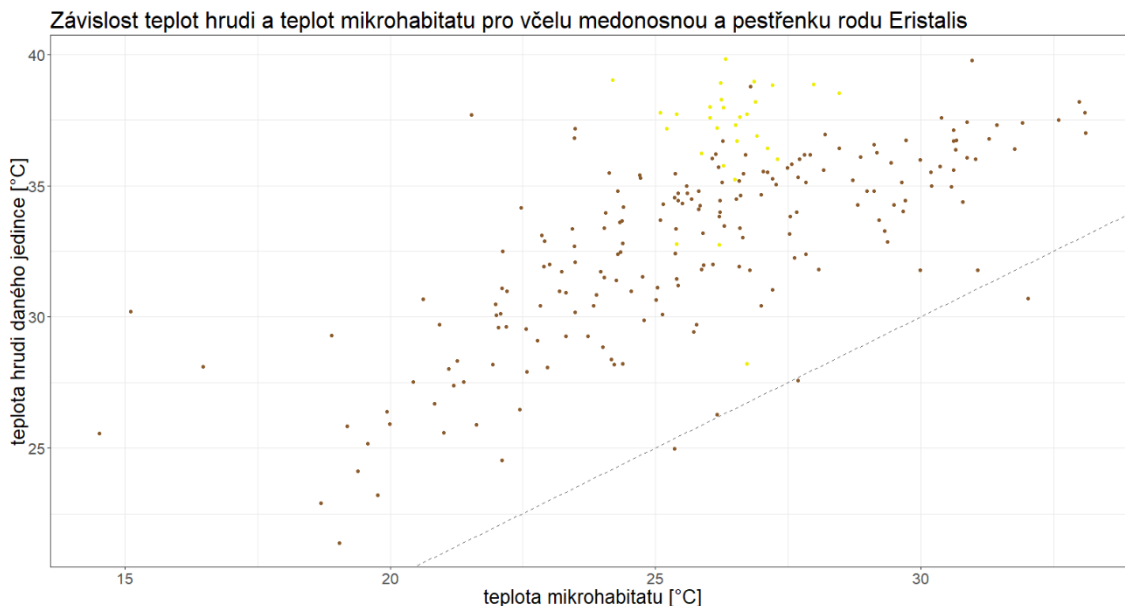
Graf 23 Porovnání teplot hrudí mimetiků. $n= 565$, $n(\text{mímeze včel}) = 189$, $n(\text{mímeze čmeláků}) = 24$, $n(\text{mímeze vos}) = 139$, $n(\text{mímeze sršňů})= 18$, $n(\text{nemimeticke druhy})= 195$.

Graf č. 24 Porovnání teploty hrudí pestřenek pro jednotlivé druhy rodu *Eristalis* v závislosti na jejich mizezi. Čmeláci mimetici se průkazněliší od mimetiků včel (p-value = 0,9927, ANOVA).



Graf 24 Porovnání teploty hrudí pestřenek pro jednotlivé druhy rodu *Eristalis* v závislosti na jejich mizezi. čmeláci mimetici se od včelích mimetiků vůbec neliší p-value = 0.9927

Porovnání teplot hrudí v závislosti na teplotě mikrohabitatu u včely medonosné a pestřenky rodu *Eristalis* nám přináší graf č.25. Teploty hrudí se signifikantně liší (p-value = 3,436e14, t-test).



Graf 25 Porovnání teplot hrudí v závislosti na teplotě mikrohabitatu, u včely medonosné (žluté body) a pestřenky rodu *Eristalis* (hnědé body). Čárkovaná čára je lineární závislost v případě, že by teplota hrudí byla ekvivalentní teplotě prostředí. n(*Apis*)=29, n (*Eristalis*) =176.

6. Diskuse

Ve své práci jsem se věnoval vlastnostem pestřenek, které ovlivňují jejich termoregulaci. Zabýval jsem se mechanismy, které pestřenky mohou využívat při zvyšování své tělesné teploty, a uvažoval jsem, jak tyto mechanismy souvisejí s jejich ekologií.

6.1. Vliv zbarvení

Na základě fyzikálních vlastností barev bychom očekávali, že světlé druhy by oproti tmavým měly světlo více odrážet a méně absorbovat, což by mělo vést k jejich pomalejšímu zahřívání za přítomnosti IR zářiče (Hlaváček 2018). Na základě měření zahřívání usmrčených jedinců jsem však pozoroval opačný jev. Vysvětlení tohoto rozporu by mohlo spočívat v tom, že zatímco světlé plochy na zadečku pestřenek mívají spíše matnou povrchovou strukturu, tmavé plochy zadečku bývají často lesklé, v některých případech až metalicky lesklé. Dalším možným vysvětlením tohoto výsledku by mohlo být, že světlé druhy se od tmavých liší v nějakých dalších morfologických vlastnostech, jako je tvar nebo plocha zadečku. Zatímco mezi tmavými druhy byli hlavně zástupci rodu *Eristalis*, kteří mají obvykle klenutý zadeček často válcovitého průměru, mezi světlými druhy byly často druhy s relativně plochým (dorzo-ventrálně zploštělým) zadečkem, jako jsou rody *Syrphus* nebo *Helophilus*. Plochý zadeček u těchto druhů může vést k tomu, že v porovnání s klenutými druhy stejné hmotnosti budou mít tyto zploštělé druhy větší plochu těla vystavenou paprskům IR světla a teplo se pro jejich prohrátí nemusí šířit do velké vzdálenosti od povrchu těla.

Ať už za nečekaný pozitivní vliv světlosti těla na rychlost zahřívání nese zodpovědnost kterýkoli z těchto mechanismů, nabízí se zde otázka, proč by to tak mělo být. Jednou z možných interpretací je, že světlé druhy potřebují své zbarvení zejména kvůli mimize (např. světlé druhy rodu *Helophilus* jsou nápadní mimetici vos), a jejich zbarvení bylo do této podoby v evoluci dotlačeno z důvodů mimize, nikoli z důvodů termoregulace. Světlé zbarvení však mohlo mít nevhodné vlastnosti z hlediska termoregulace, a pestřenky tak byly donuceny si dál v evoluci vytvořit jiné mechanismy ohřívání těla, jakými mohou být ona matná povrchová struktura zadečku nebo dorzo-ventrálně zploštělý zadeček, které nevýhody světlé barvy vykompenzovaly, a v našem pokusu, kde byl použit obzvláště silný bodový zdroj IR záření pak, mohly vliv zbarvení i překonat.

6.2. Vliv chlupatosti

Podobně jako u zbarvení, ani u vlivu chlupatosti jsme nenašli očekávaný vliv vyšší teplotní stability u chlupatějších druhů. Zatímco hustý pokryv zadečku krátkými chloupky měl na rychlost ohřívání IR zářením průkazně negativní vliv, lysé druhy se od hustě ochlupených mimetiků čmeláků nijak nelišily. To odporuje intuici, kterou by si člověk udělal na základě pokusů, které dělal Heinrich (1987) s holením čmeláků a ochlupených pestřenek. V jeho pokusech je ukázáno, že takovéto ochlupení má na termoregulační vlastnosti hmyzu vliv, ale nijak extra velký.

Mé výsledky ukazují, že druhy se zadečkem pokrytým krátkými chloupky se zahřívají pomaleji než druhy lysé nebo ochlupené dlouhými chlupy. Tento výsledek bych interpretoval tak, že krátké ochlupení, které nemá výrazný vliv na mimetické vlastnosti pestřenek, může mít vliv na odrážení světelných paprsků. Oproti tomu dlouhé ochlupení se uplatňuje především v mimezi, a druhy, které toto ochlupení nesou z důvodů mimeze čmeláků, si vyvinuly jiné mechanismy, kterými vliv těchto chlupů kompenzují (např. barva těla, mikrostruktura povrchu odhalených částí zadečku či hrudi, tvar zadečku apod.). Obdobně jako u vlivu zbarvení bych zde očekával, že evoluce mimetických vlastností zde byla doprovázena těmito jinými adaptacemi, které takto dorovnaly měnící se termoregulační vlastnosti svých nositelů, a kvůli kterým jsme nepozorovali žádný rozdíl mezi těmito druhy a lysými druhy, ovšem v případě manipulace s ochlupením pestřenky, kdy byl srovnáván chlupatý a lysý jedinec téhož druhu, byl vliv chlupů prokázán (Heinrich 1987). Jedná se však spíše o spekulace, abychom těmito mechanismům porozuměli lépe, bylo by vhodné zopakovat Heinrichovy pokusy v obdobných podmínkách, jakým jsme pestřenky vystavovali v našich pokusech.

Dle grafu č. 9 si jedinci povětšinou dokážou udržet svou tělesnou teplotu několik stupňů nad teplotou okolí – v průměru o 6 °C (medián = 6,1 °C, směrodatná odchylka = 2.78 °C), někdy však až o 16 °C vyšší, než je teplota okolí. To ukazuje, že pestřenky využívají určité mechanismy na zvýšení své tělesné teploty.

Mechanismy, díky kterým si pestřenky, dle mého názoru, udržují tělesnou teplotu vyšší, než je teplota okolí, mohou být následující:

- Již zmiňované fyziologické faktory (hmotnost, popř. chlupatost), díky kterým pestřenky pomaleji ztrácejí nabytou teplotu (grafy č. 5, 6, 7 popř. (Hlaváček 2018)), ale zato se pomaleji zahřívají.
- Zvyšování tělesné teploty díky specifickému chování. U pestřenek známe určitá specifická chování – například tzv. „shivering“ (svalový třes), která vedou ke zvýšení tělesné teploty (Heinrich 1995). Dalším způsobem, jak zvýšit svou teplotu je let, kdy svaly generují mnohem více tepla (Steavenson 1990). Ve své práci jsem vliv činnosti na teplotu hrudi daného jedince nepotvrdil viz tab. č. 3. Oproti literatuře se tak moje výsledky liší (Gilbert 1984). To může být způsobeno tím, že má metodika nebyla optimalizována pro výzkum těchto rozdílů, taktéž musím podotknout, že oproti literatuře (Gilbert 1984) jsou má data statisticky podložena (p-value = 0,01357, t-test). Jak však naznačují některé páce (Unwin 1984), tak bude daná problematika složitější.
- Vhodná selekce mikrohabitatu, kdy jedinci, kteří se vyskytují v osluněných mikrohabitatech, mají výrazně vyšší teplotu než jedinci v mikrohabitatech stinných viz graf č. 11.
- Teplu generovanému metabolismem jsem se ve své práci příliš nevěnoval, ale na základě literatury o jiných skupinách hmyzu (O'Neill 1990) nepředpokládám jeho velký význam.

Zaměřil jsem se i na rozdíl teplot hrudi v závislosti na pohlaví jedinců. Samci mají o něco málo vyšší teplotu těla, než mají samice, viz graf č.10. Není bez zajímavosti, že horní i dolní extrémy v teplotách hrudi byly tvořeny převážně samci. Dle mého názoru zde vidíme klasický příklad z evoluční biologie, kdy samci tlačeni pohlavním výběrem více riskují (Zrzavý 2017, s. 60–75). V tomto případě riskují tím, že aktivují i při nevhodně nízkých teplotách, aby mohli rychleji doletět na místo „námluv“, a měli tak větší šanci na zvýšení jejich fitness. Vyšší průměrnou teplotu hrudi v porovnání se samicemi bych vysvětlil celkovou vyšší letovou aktivitou samců ve srovnání se samicemi. Vliv na pohlavní dimorfismus v termoregulačních vlastnostech pestřenek však mohou mít i morfologické odlišnosti mezi samci a samicemi, kdy samice pestřenek řady druhů jsou větší než samci a v jejich zbarvení zadečku je větší poměr velikosti tmavých ploch ku světlým plochám.

6.3. Analýza ekologie jednotlivých druhů v termoregulačních souvislostech

Zabýval jsem se i problematikou souvislostí mezi termoregulací a ekologií pestřenek. Termoregulaci jsem zkoumal v souvislostech s migrací, maximálním počtu generací během sezóny a fenologií (letovou periodou).

Jedinci s kratší letovou periodou mají vyšší teploty hrudi než druhy s dlouhou letovou periodou. Vysvětlením bych se opět odkázal na metabolickou teorii. Druhy s vyšší teplotou hrudi jsou celkově aktivnější, rychleji se stihnou rozmnožit, ale rychleji se vyčerpají a zemřou.

Počet generací za sezónu se snižoval s rostoucím rozdílem teploty hrudi daného jedince a mikrohabitatu. Čím menší rozdíl je mezi teplotou hrudi a teplotou mikrohabitatu, tím má druh větší potenciál mít více generací nebo více migruje, často obojí najednou. To sice stojí proti obecnému chápání metabolické teorie, ale vysvětlením je kolinearita mezi letovou periodou, migrací a maximálním počtem generací.

S prodlužující se letovou periodou stoupá i migrační potenciál. Druhy, které aktivují dostatečně dlouho, mají dostatek času na migraci. Není to však pravidlem, najdeme i druhy aktivní od března po říjen, které jsou zcela nemigratorní.

S rostoucím počtem generací stoupá i schopnost migrace. Jeden z důvodů může být ten, že s rostoucím počtem generací stoupá i populační hustota pestřenek v pozdějších fázích sezóny, a ty jsou tak nuceny kvůli vyšší vnitrodruhové kompetenci migrovat.

Všechny zmíněné proměnné jsou ovlivňovány délkou letové periody. Druhy s vysokým počtem generací musejí z principu mít i dlouhou letovou periodu a mají zároveň vyšší potenciál k migraci, aby mohli v dalších generacích pokračovat i za doby klimaticky nepříznivé části roku. Nebo na to lze nahlížet opačně, že pestřenky s dlouhou letovou periodou si mohou více generací a migraci dovolit z toho důvodu, že na to mají čas.

6.4. Termoregulace ve fylogenetických souvislostech

V kapitole termoregulace ve fylogenetických souvislostech jsem nejdříve srovnal dvě podčeledi, Eristalinae a Syrphinae. Podčeledi se od sebe prokazatelně lišily. Eristalinae měli vyšší teplotu než Syrphinae viz graf č 19 (p -value = $2e-16$, ANOVA) Eristalinae obsahují celkově větší a robustnější druhy (*Eristalis*, *Volucella*) oproti Syrphinae (*Syrphus*, *Episyrphus*), proto se domnívám, že pozorovaný rozdíl může být zapříčiněn jejich odlišnou morfologií.

Porovnával jsem i nižší taxonomické úrovně (triby, druhy). Stejně jako u srovnání podčeledí zde pozorujeme rozdílnou rychlost zahřívání pro různé triby, rody nebo druhy. Jak již bylo zmíněno, pestřenky jsou z morfologického hlediska vysoce variabilní, a tak se nemůžeme divit variabilitě teplot hrudí.

U rodu *Eristalis* jsem provedl podobné analýzy jako u celého datového souboru (rozdíl letových teplot oproti teplotám mikrohabitatu v závislosti na letové periodě, maximálnímu počtu generací, migračnímu potenciálu a hmotnosti). Výsledky pro rod *Eristalis* se nijak zásadně nelišily od výsledků pro všechny druhy. Zákonitosti odhalené v této práci jsou možná univerzální na všech taxonomických úrovních čeledi pestřenkovití.

6.5. Termoregulace a mimeze

V neposlední řadě jsem se zaměřil na souvislosti mezi mimezí a termoregulací pestřenek. Druhy mimitizující různé blanokřídlé (včelu medonosnou (*Apis mellifera*), čmeláky (*Bombus*), vosy (*Vespa*, *Dolichovespula*), druhy nemimetické) měly prokazatelně odlišné teploty hrudí. Jedná se o přímý důsledek mimeze, která tak ovlivňuje morfologii daného druhu. Teplota hrudí v závislosti na mikrohabitatu je nejnižší u nemimetických druhů, což jsou druhy často velmi drobné. Vyšších teplot hrudí dosahují mimitici vos a včel a nejvyšší teploty hrudí mají čmeláci mimitici. Evoluce mimeze tak nepřímo ovlivnila termoregulační vlastnosti daného druhu.

Mimeze je bezpochyby velmi důležitý faktor, který se nemalou měrou podílí na evoluci pestřenek a jejich termoregulaci. Nesmíme však opomenout vliv taxonomické příslušnosti a zejména na vliv ekologie daného druhu.

Na grafu č. 25 si můžeme srovnat tělesné teploty pestřenek rodu *Eristalis* a včely druhu *Apis mellifera*, které jsou mimitickým vzorem těchto pestřenek. Je patrné, že tělesná teplota u včely je v průměru vyšší než u pestřenky a nezávisí tolik na teplotě okolí. To je pravděpodobně způsobeno jejich odlišnou fyziologií. Snaha o dokonalé mimikry přinesla pestřenkám mnoho evolučních novinek, ale termoregulací se fyziologicky v tomto případě svým modelům nepodobají. Domnívám se, že takováto adaptace by byla pro pestřenky kontraproduktivní, neboť dvoukřídlý hmyz je obecně úspěšnější v obsazování severských oblastí (*Elberling a Olesen, 1999*), také asi díky své vyvážené termoregulační ekonomice, kdy na rozdíl od včel se nepřibližují teplotním maximům, hraničících se smrtí.

7. Závěr

Ve svých pracích jsem se zaměřil na termoregulaci čeledi Syrphidae. Podařilo se mi popsat všechny zásadní mechanismy zahřívací a část mechanismů ochlazovacích. Při pokusech týkajících se aktivní termoregulace jsem v počtu měření dvojnásobně překonal literaturu. Díky popsání fyziologických procesů jsem se mohl zaměřit na souvislosti termoregulace s ekologií jednotlivých druhů. V práci jsem otevřel i problematiku souvislostí mezi termoregulací a taxonomickou příslušností a mimezí. V neposlední řadě jsem analyzoval i samotné ekologické aspekty pro všechny druhy České republiky, u kterých byla daná data známá. Provedl jsem základní výzkum a otevřel se mi tak prostor pro další bádání, zejména na poli ekologie a evoluce, s přihlédnutím k termoregulačním mechanismům.

8. Cíle do budoucna

Tematika termoregulačních procesů u jednotlivých skupin hmyzu je velice zajímavá, avšak velmi málo prozkoumané téma. V mé práci se mi podařilo zjistit určité základní principy termoregulačních mechanismů pro pestřenky a jak tyto mechanismy souvisí s ekologickými nároky daného organismu. Téma však rozhodně není vůbec vyčerpané. Ať se budeme zabývat tímto tématem z pohledu spíše fyziologického, nebo spíše ekologicky-evolučního, nalezneme zde vždy prostor pro základní i aplikovaný výzkum. Do budoucna plánuji zopakovat laboratorní pokusy s mrtvými jedinci, s vyšším počtem jedinců, s metodikou cílící na výzkum přenosu tepla prouděním a s přesnějšími přístroji. Dále by bylo záhodno rozšířit datový soubor tak, aby byly porovnávané výběry vyrovnané. Dále se ve stejném duchu plánuji zaměřit na výzkum dalších, ještě méně prozkoumaných čeledí, např. Conopidae nebo Stratiomyidae. Získaná data budou sloužit jako podklad k publikační činnosti v impaktovaném časopise. Nabyté informace o termoregulacích hmyzu budou využity jako dobrý myšlenkový základ při sepisování nového review o termoregulacích hmyzu. V souvislosti s nedávnými, avšak odborníky již dávno pozorovanými, informacemi o úbytku hmyzu by bylo záhodno se zaměřit i na aplikovaný výzkum, kdy informace o termoregulacích jedněch z nejdůležitějších opylovačů můžou dát vzniknout novým opatřením, vedoucích ke zlepšení současné environmentální situace.

9. Seznam grafů, obrázků, tabulek

Graf 1 Poměr teploty hrudi ku teplotě okolí u živé pestřenky (Gilbert 1984)	27
Graf 2 závislost hmotnosti na ploše hrudi a zadečku	28
Graf 3 Chlupatost druhů obývajících dva disjunktní biotopy	29
Graf 4 Růst teploty hrudi u druhu <i>Eristalis interruptus</i> během zahřívání.	34
Graf 5 Rychlost zahřívání jednotlivých rodů.	39
Graf 6 Závislost rychlosti zahřívání na zbarvení jedince. Dle grafu se světlejší jedinci zahřívají rychleji. $n=59$, $B=40$, $Y=19$	40
Graf 7 Závislost rychlosti zahřívání na chlupatosti daného jedince. $n=59$, n (nechlupatí) =20, n (lehce ochlupení) =29, n (chlupatí) =10.	40
Graf 8 Graf ukazující rozptyl teplot hrudí měřených jedinců při stejné teplotě mikrohabitu. $n = 565$	41
Graf 9 Závislost teploty hrudi daného jedince, na teplotě mikrohabitu. $n= 565$. Plnou čarou je vyznačena lineární závislost teploty hrudi na teplotě mikrohabitu. Čárkovaná čára je lineární závislost v případě, že by teplota hrudi byla ekvivalentní teplotě prostředí. Šedě jsou zobrazeny 95 % konfidenční intervaly.	42
Graf 10 Porovnání teplot hrudí u samců (modrá barva) a samic (červená barva) v závislosti na teplotě mikrohabitu. Odlišnost teplot hrudí pro jednotlivá pohlaví je těsně nesignifikantní, p -value = 0.05956. Čárovaná čára je lineární závislost v případě, že by teplota hrudi byla ekvivalentní teplotě prostředí. 95 % konfidenční intervaly jsou na grafu zobrazeny pro jednotlivé lineární závislosti příslušnou barvou.	43
Graf 11 Porovnání teplot hrudí u jedinců, kteří před měřením obývali odlišný habitat. $n= 514$, n (osluněný) =287, n (stinný) =227.	43
Graf 12 Porovnání rozdílu teplot hrudi daného jedince a mikrohabitu, při odlišných aktivitách. $n=514$, n (let) =200, n (sezení) =314.	44
Graf 13 Počet generací za rok, v závislosti na rozdílu teplot hrudi daného jedince a mikrohabitu. $n = 538$, $n(0.5$ [jedna generace za dva roky]) = 18, $n(1)$ = 33, $n(2)$ = 141, $n(>2)$ = 346.	45
Graf 14 Porovnání druhů s různě dlouhou letovou periodou, v závislosti na rozdílu teploty hrudi a teploty mikrohabitu $n=538$, $n(3) = 14$, $n(4) = 36$, $n(5) = 4$, $n(6) = 40$, $n(8) = 138$, $n(10) = 105$, $n(15) = 4$, $n(18) = 197$	46
Graf 15 Schopnost migrace v závislosti na rozdílu teploty hrudi měřeného jedince a teploty prostředí, $n= 538$, n (nemigratorní)= 128, n (migratorní)= 410	46
Graf 16 Závislost migrace na letové periodě. $n=362$, délka letové periody viz. metodika.....	47
Graf 17 Souvislost mezi migrací a maximálním počtem generací. $n= 362$. “0,5“= méně než jedna generace za sezónu, “1“=jedna generace za sezónu, “2“= dvě generace za sezónu, “3“= více jak dvě generace za sezónu.	47
Graf 18 Souvislost mezi počtem generací a délkou letové periody. $n= 362$. “0,5“= méně než jedna generace za sezónu, “1“=jedna generace za sezónu, “2“= dvě generace za sezónu, “3“= více jak dvě generace za sezónu. (Jelikož zde pracuji se všemi druhy, které jsou z České republiky známy, tak do analýz přibývají druhy s méně než jednou generací za rok – tj. vícegenerační druhy, například <i>Callicera aurata</i> , <i>Ceriana conopsoides</i> apod. Délka letové periody viz metodika	48

Graf 19 Porovnání teplot hrudí v závislosti na teplotě mikrohabitatu u podčeledi Syrphinae (žlutá čára) a podčeledi Eristalinae (hnědá čára). n=565, n(Syrphinae) = 156, n(Eristalinae) = 409. Čárkovaná čára je lineární závislost v případě, že by teplota hrudi byla ekvivalentní teplotě prostředí. 95 % konfidenční intervaly jsou na grafu zobrazeny pro jednotlivé lineární závislosti příslušnou barvou.	48
Graf 20 Porovnání teplot hrudí v závislosti na mikrohabitatu pro jednotlivé triby. Osa-x= teplota mikrohabitatu, Osa-y = teplota hrudi daného jedince n(Cheilosini)= 25, n(Eristalini)= 312, n(Syrphini)= 153, n(Volucellini)= 25. Čárkovaná čára je lineární závislost v případě, že by teplota hrudi byla ekvivalentní teplotě prostředí. Šedě jsou zobrazeny konfidenční intervaly.	49
Graf 21 Letová perioda, maximální počet generací, migrace v závislosti na rozdílu teploty hrudi a mikrohabitatu a závislost teploty hrudi na hmotnosti pro rod Eristalis. n= 193. Čárkovaná čára je lineární závislost v případě, že by teplota hrudi byla ekvivalentní teplotě prostředí. Šedě jsou zobrazeny konfidenční intervaly.	49
Graf 22 Porovnání teplot hrudí v závislosti na mikrohabitatu pro jednotlivé druhy podčeledi Syrphinae. n(Syrphinae)= 156, n(Episyrrhus)= 75, n(Sphearophoria)= 37. Čárkovaná čára je lineární závislost v případě, že by teplota hrudi byla ekvivalentní teplotě prostředí. Šedě jsou zobrazeny konfidenční intervaly.	50
Graf 23 Porovnání teplot hrudí mimetiků. n= 565, n (mimeze včel) = 189, n (mimeze čmeláků) = 24, n (mimeze vos) = 139, n(mimeze sršní)= 18 , n(nemimetické druhy)= 195.	50
Graf 24 Porovnání teploty hrudí pestřenek pro jednotlivé druhy rodu Eristalis v závislosti na jejich mimezi. čmeláci mimetici se od včelích mimetiků vůbec neliš p-value = 0.9927.....	51
Graf 25 Porovnání teplot hrudí v závislosti na teplotě mikrohabitatu, u včely medonosné (žluté body) a pestřenky rodu Eristalis (hnědé body). Čárkovaná čára je lineární závislost v případě, že by teplota hrudi byla ekvivalentní teplotě prostředí. n(Apis)=29, n (Eristalis) =176.....	51

Obrázek 1 Microdon analis By Adam Furlepa – Own work, CC BY-SA 4.0, https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=36671025	9
Obrázek 2 Microdon sp. By Mark Nenadov – Fly in the Genus Microdon, CC BY 2.0, https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=54840264	9
Obrázek 3 Pipiza luteitarsis By S. Rae from Scotland, UK – Pipiza luteitarsis (female), CC BY 2.0, https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=50871901	10
Obrázek 4 Pipiza austriaca By Janet Graham – Pipiza austriaca, Trawscoed, North Wales, June 2016, CC BY 2.0, https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=50040483	10
Obrázek 5 Xanthogramma pedisequum – foto: Antonín Hlaváček	11
Obrázek 6 Episyrrhus balteatus – foto: Antonín Hlaváček	11
Obrázek 7 Helophilus pendulus – foto: Antonín Hlaváček.....	11
Obrázek 8 Eristalis inticaria – foto: Antonín Hlaváček	11
Obrázek 9 Temnostoma vespiforme – foto: Antonín Hlaváček.....	12
Obrázek 10 přímé letové svaly- https://www.amentsoc.org/insects/glossary/terms/direct-flight-muscles , Copyright © 1997-2019 Amateur Entomologists' Society.....	17
Obrázek 11 nepřímé letové svaly https://www.amentsoc.org/insects/glossary/terms/indirect-flight-muscles , Copyright © 1997-2019 Amateur Entomologists' Society.....	17

Obrázek 12 <i>Celithemis eponina</i> při obeliskingu – By Raphael Carter – Own work, CC BY-SA 3.0, https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=2594853	18
Obrázek 13 Brzce z jara se slunící shluk mravenců. Zdroj: fotogalerie Pixabay- https://pixabay.com/cs/mravenci-lesn%C3%ADch-mravenc%C5%AF-umakart-3961/	22
Obrázek 14 Sněžnice <i>Boreus westwoodi</i> : By Markku - https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=11905348	24
Obrázek 15 Nákres aparatury, používané k pokusům týkajících se rychlosti zahřívání mrtvých jedinců.	33

Tabulka 1 Laboratorní pokusy s mrtvými jedinci – počet vzorků a jejich vlastností. B=tmavý jedinec, Y=světly jedinec. Mimeze → A= mimeze včely medonosné (<i>Apis mellifera</i>), B= mimeze čmeláků (<i>Bombylidae</i>), V= mimeze vos (<i>Vespidae</i>), N= druhy nemimetické. Stupně chlupatosti jsou řazeny od 1 (nejméně chlupatá) po 3 (velmi chlupatá), podrobněji je vymezení kategorií popsáno v textu.	35
Tabulka 2 Měření aktivačních a letových teplot – výpis druhů, jejich počet a mimetický model. Mimeze → A= mimeze včely medonosné (<i>Apis mellifera</i>), B= mimeze čmeláků (<i>Bombus spp.</i>), V= mimeze vos (<i>Vespidae</i>), N= druhy nemimetické.	38
Tabulka 3 Analýza variance testovaného lineárního modelu. m = hmotnost jedince, cinnost = činnost, kterou jedinec právě vykonával, osvit = zastíněnost mikrohabitu, ve kterém se jedinec nacházel před měřením, mimeze = mimetický model, let = délka letové periody, SEX = pohlaví jedince.	41

10. Použitá literatura

ANDERSON, D. L., et al. *Insect pollination of mango in northern Australia*. Australian Journal of Agricultural Research, 1982, 33.3: 541-548.

BADENHORST, Rozane; VILLET, Martin H. *The uses of Chrysomya megacephala (Fabricius, 1794)(Diptera: Calliphoridae) in forensic entomology*. Forensic sciences research, 2018, 3.1: 2-15.

BALE, Jeffrey S., et al. *Insect cold hardiness: a matter of life and death*. European Journal of Entomology, 1996, 93: 369-382.

BALL, Stuart; BALL, S. G.; MORRIS, Roger. *Britain's hoverflies: an introduction to the hoverflies of Britain*. Princeton University Press, 2013.

BALL, Stuart; MORRIS, Roger. *Britain's Hoverflies: A Field Guide-Revised and Updated Second Edition*. Princeton University Press, 2015.

Baptiste Auguie (2017). *gridExtra: Miscellaneous Functions for "Grid" Graphics*. R package version 2.3. <https://CRAN.R-project.org/package=gridExtra>

BICIK, V.; LASKA, P. *Comparison of the importance of aphid predators and parasitoids based on field samples*. Acta Societatis Zoologicae Bohemicae, 2011, 75.1-2: 1-6.

Biologická olympiáda. Praha: Institut dětí a mládeže Ministerstva školství, mládeže a tělovýchovy České republiky, [19--]-. ISBN 978-80-213-2684-2.

BISHOP, J. A.; ARMBRUSTER, W. S. *Thermoregulatory abilities of Alaskan bees: effects of size, phylogeny and ecology*. Functional Ecology, 1999, 13.5: 711-724.

BORKENT, Art, et al. *Remarkable fly (Diptera) diversity in a patch of Costa Rican cloud forest*. Zootaxa, 2018.

BOSI, Stephen G., et al. *Color, iridescence, and thermoregulation in Lepidoptera*. Applied optics, 2008, 47.29: 5235-5241.

BURROWS, Malcolm. *Jumping mechanisms and performance of snow fleas (Mecoptera, Boreidae)*. Journal of Experimental Biology, 2011, 214.14: 2362-2374.

BYERS, George William. *Scorpionflies, hangingflies, and other Mecoptera*. Emporia State University, 2002.

CORBET, Philip S. *Biology of dragonflies*. 1963.

CRAWLEY, Michael J. *The R book*. John Wiley & Sons, 2012.

DAŇKOVÁ, Klára. *Mimeze u pestřenkovitých*. 2017.

David Orme, Rob Freckleton, Gavin Thomas, Thomas Petzoldt, Susanne Fritz, Nick Isaac and Will Pearse (2018). *caper: Comparative Analyses of Phylogenetics and Evolution in R*. R package version 1.0.1. <https://CRAN.R-project.org/package=caper>

Douglas Bates, Martin Maechler, Ben Bolker, Steve Walker (2015). *Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4*. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48. doi:10.18637/jss.v067.i01.

ELBERLING, Heidi; OLESEN, Jens M. *The structure of a high latitude plant-flower visitor system: the dominance of flies*. *Ecography*, 1999, 22.3: 314-323.

Erich Neuwirth (2014). *RColorBrewer: ColorBrewer Palettes*. R package version 1.1-2. <https://CRAN.R-project.org/package=RColorBrewer>

GASCHA, Heinz; PFLANZ, Stefan. *Kompendium fyziky*. Universum, Praha, 2008.

GILBERT, Francis S. *Thermoregulation and the structure of swarms in Syrphus ribesii (Syrphidae)*. *Oikos*, 1984, 249-255. GRADY, John M., et al. Evidence for mesothermy in dinosaurs. *Science*, 2014, 344.6189: 1268-1272.

H. Wickham. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York, 2016.

HADRAVA, Jiří, et al. *New records of flies (Insecta: Diptera) from the Podyjí National Park, Czech Republic, with special focus on hoverflies (Syrphidae) Nové záznamy dvoukřídých (Insecta: Diptera) z Národního parku Podyjí se zvláštním zaměřením na pestřenkovité (Syrphidae)*.

HÅGVAR, Sigmund. *A review of Fennoscandian arthropods living on and in snow*. *European Journal of Entomology*, 2010, 107.3: 281.

HART, A. J.; BALE, J. S. *Cold tolerance of the aphid predator Episyrphus balteatus (DeGeer)(Diptera, Syrphidae)*. *Physiological Entomology*, 1997, 22.4: 332-338.

HEINRICH, B. *Insect thermoregulation*. *Endeavour*, 1995, 19.1: 28-33.

HEINRICH, Bernd. *The hot-blooded insects: strategies and mechanisms of thermoregulation*. Springer Science & Business Media, 2013.

HEINRICH, Bernd. *Thermoregulation in bumblebees*. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*, 1975, 96.2: 155-166.

HEINRICH, Bernd; ESCH, Harald. *Thermoregulation in bees*. *American Scientist*, 1994, 82.2: 164-170.

HILLEBRAND, Helmut. *On the generality of the latitudinal diversity gradient*. *The American Naturalist*, 2004, 163.2: 192-211.

- HUMPHREYS, W. F.; REYNOLDS, S. E. *Sound production and endothermy in the horse botfly, Gasterophilus intestinalis*. *Physiological Entomology*, 1980, 5.3: 235-242.
- CHAPPELL, Mark A. *Thermoregulation and energetics of the green fig beetle (Cotinus texana) during flight and foraging behavior*. *Physiological Zoology*, 1984, 57.6: 581-589.
- CHAPPELL, Mark A.; MORGAN, Kenneth R. *Temperature regulation, endothermy, resting metabolism, and flight energetics of tachinid flies (Nowickia sp.)*. *Physiological zoology*, 1987, 60.5: 550-559.
- INOUYE, David W., et al. *Flies and flowers III: ecology of foraging and pollination*. *Journal of Pollination Ecology*, 2015, 16.16: 115-133.
- JACKLYN, Peter. *Evidence for adaptive variation in the orientation of Amitermes (Isoptera, Termitinae) mounds from northern Australia*. *Australian journal of zoology*, 1991, 39.5: 569-577.
- JANVIER, H. (1977). *Comportement hivernal d'Andrena cingulata F.-Cahiers des Naturalistes*. *Bull. N. P.*, n. s. 33: 1-13
- KADOCHOVÁ, Štěpánka; FROUZ, Jan; ROCES, Flavio. *Sun Basking in Red Wood Ants Formica polycтена (Hymenoptera, Formicidae): Individual Behaviour and Temperature-Dependent Respiration Rates*. *PloS one*, 2017, 12.1: e0170570.
- KEVAN, Peter G. *Insect pollination of high arctic flowers*. *The Journal of Ecology*, 1972, 831-847.
- KLECKA, Jan, et al. *Flower visitation by hoverflies (Diptera: Syrphidae) in a temperate plant-pollinator network*. *PeerJ*, 2018, 6: e6025.
- KLECKOVA, Irena; KONVICKA, Martin; KLECKA, Jan. *Thermoregulation and microhabitat use in mountain butterflies of the genus Erebia: importance of fine-scale habitat heterogeneity*. *Journal of Thermal Biology*, 2014, 41: 50-58.
- KORB, Judith. *Termites*. *Current Biology*, 2007, 17.23: R995-R999.
- LACK, Elizabeth. *Migration of insects and birds through a Pyrenean pass*. *The Journal of Animal Ecology*, 1951, 63-67.
- LEE, Jang-Hoon; PEMBERTON, Robert W. *Phenology of Parasetigena silvestris (Diptera: Tachinidae), gypsy moth (Lymantria dispar)(Lepidoptera: Lymantriidae) larval parasitoid and its efficiency for parasitisation*. *Biocontrol Science and Technology*, 2019, 1-10.
- LEPŠ, Jan; ŠMILAUER, Petr. *Biostatistika*. Nakladatelství Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích, 2016.

- MAIL, G. Allen, et al. *Winter soil temperatures and their relation to subterranean insect survival*. Journal of agricultural research, 1930, 41:8.
- MATSUMOTO, Itsumi Nakamura¹ Rui; SATO, Katsufumi. *Gigantothermy: a strategy toward cold environment*.
- MAY, Michael L. *Body temperature and thermoregulation of the Colorado potato beetle, Leptinotarsa decemlineata*. Entomologia experimentalis et applicata, 1982, 31.4: 413-420.
- MAY, Michael L. *Insect thermoregulation*. Annual review of entomology, 1979, 24.1: 313-349.
- MAY, Michael L. *Thermoregulation and adaptation to temperature in dragonflies (Odonata: Anisoptera)*. Ecological Monographs, 1976, 46.1: 1-32.
- MAZÁNEK, Libor. *Syrphidae Latreille, 1802*. Jedlička, L., Kúdela, M. & Stloukalová, 2009, 2009.
- MENGUAL, Ximo; STÁHLS, Gunilla; ROJO, Santos. *Phylogenetic relationships and taxonomic ranking of pipizine flower flies (Diptera: Syrphidae) with implications for the evolution of aphidophagy*. Cladistics, 2015, 31.5: 491-508.
- MORGAN, Kenneth R. *Temperature regulation, energy metabolism and mate-searching in rain beetles (Pleocomma spp.), winter-active, endothermic scarabs (Coleoptera)*. Journal of Experimental Biology, 1987, 128.1: 107-122.
- MORGAN, Kenneth R.; SHELLY, Todd E.; KIMSEY, Lynn S. *Body temperature regulation, energy metabolism, and foraging in light-seeking and shade-seeking robber flies*. Journal of comparative Physiology B, 1985, 155.5: 561-570.
- NEDELJKOVIĆ, Zorica, et al. *The genus Xanthogramma Schiner, 1861 (Diptera: Syrphidae) in southeastern Europe, with descriptions of two new species*. The Canadian Entomologist, 2018, 150.4: 440-464.
- NIELSEN, Tore R. *A migration of Eristalis similis (Fallén, 1817) (Diptera, Syrphidae) at Lindesnes, South Norway in 2009*. Norwegian Journal of Entomology, 2009, 56: 74.
- ODERMATT, Jannic; FROMMEN, Joachim G.; MENZ, Myles HM. *Consistent behavioural differences between migratory and resident hoverflies*. Animal behaviour, 2017, 127: 187-195.
- O'NEILL, Kevin M.; KEMP, William P.; JOHNSON, Kathleen A. *Behavioural thermoregulation in three species of robber flies (Diptera, Asilidae: Efferia)*. Animal Behaviour, 1990, 39.1: 181-191.
- PALADINO, Frank V.; O'CONNOR, Michael P.; SPOTILA, James R. *Metabolism of leatherback turtles, gigantothermy, and thermoregulation of dinosaurs*. Nature, 1990, 344.6269: 858.

POLCYN, D. M. *Thermoregulation during summer activity in Mojave Desert dragonflies (Odonata: Anisoptera)*. Functional Ecology, 1994, 441-449.

R Core Team (2018). R: *A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

REEMER, Menno, et al. *Unravelling a hotchpotch: phylogeny and classification of the Microdontinae (Diptera: Syrphidae)*. 2012. PhD Thesis. Nationall Centrum voor Biodiversiteit Naturalis, Faculty of Science, Leiden University.

REEMER, Menno. *Surimyia, a new genus of Microdontinae, with notes on Paragodon Thompson, 1969 (Diptera, Syrphidae)*. Zoologische Mededelingen, 2008, 82.

REEMER, Menno; STÅHLS, Gunilla. *Generic revision and species classification of the Microdontinae (Diptera, Syrphidae)*. ZooKeys, 2013, 288: 1.

RICARTE, Antonio, et al. *The hoverflies of an oak dehesa from Spain, with a new species and other insights into the taxonomy of the Eumerus tricolor Group (Diptera: Syrphidae)*. In: Annales zoologici. Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences, 2018. p. 259-281.

ROTHERAY, Graham E.; GILBERT, Francis. *The natural history of hoverflies*. Forrest text, 2011.

SARKAR, Deepayan (2008) *Lattice: Multivariate Data Visualization with R*. Springer, New York. ISBN 978-0-387-75968-5

SCHNEIDER, F. (1948) *Contribution to the knowledge of the number of generations and the diapause of predatory hovdies Piptera: Syrphidae*. Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft, 21.249-285.

SCHOROCK, J. R. 1992. *Snow Flies*. Kansas School Naturalist 38: page 15.

SINKA, Marianne E., et al. *The dominant Anopheles vectors of human malaria in Africa, Europe and the Middle East: occurrence data, distribution maps and bionomic précis*. Parasites & vectors, 2010, 3.1: 117.

SMITH, M. Alex, et al. *DNA barcodes reveal cryptic host-specificity within the presumed polyphagous members of a genus of parasitoid flies (Diptera: Tachinidae)*. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2006, 103.10: 3657-3662.

SMRŽ, Jaroslav. *Základy biologie, ekologie a systému bezobratlých živočichů*. Charles University in Prague, Karolinum Press, 2015.

SPEIGHT, M. C. D., et al. *Syrph the Net: The Database of European Syrphidae*. Syrph the Net Publications, Dublin, 1998.

- SPEIGHT, Martin CD. *the Syrph the Net of European Syrphidae (Diptera)*. Quaderni della Stazione di Ecologia, 2015, 25.
- SPEIGHT, Martin CD; SARTHOU, Jean-Pierre. *STN keys for the identification of adult european syrphidae 2012*. Syrph the Net, 2012, 70: 1-130.
- SPOTILA, JAMES R., et al. *Hot and cold running dinosaurs: body size, metabolism and migration*. Modern Geology, 1991, 16: 203-227.
- SSYMANK, Axel, et al. *Pollinating flies (Diptera): a major contribution to plant diversity and agricultural production*. Biodiversity, 2008, 9.1-2: 86-89.
- STEVENSON, R. D.; JOSEPHSON, ROBERT K. *Effects of operating frequency and temperature on mechanical power output from moth flight muscle*. Journal of Experimental Biology, 1990, 149.1: 61-78.
- STORCH, David. *Metabolická teorie biologie aneb Nová teorie všeho (živého)? Vesmír, 2004, 83: 509-516. dostupné online: <https://vesmir.cz/cz/casopis/archiv-casopisu/2004/cislo-9/metabolicka-teorie-biologie-aneb-nova-teorie-vseho-ziveho.html>*
- SUHONEN, Jukka; RANTALA, Markus J.; HONKAVAARA, Johanna. *Territoriality in odonates. Dragonflies and damselflies: model organisms for ecological and evolutionary research*. Oxford University Press, Oxford, 2008, 203-217.
- SVENSSON, BO G.; JANZON, LARS-ÅKE. *Why does the hoverfly *Metasyrphus corollae* migrate?*. Ecological entomology, 1984, 9.3: 329-335.
- TANFORD, Charles. *Protein denaturation. In: Advances in protein chemistry*. Academic press, 1968. p. 121-282.
- UNWIN, D. M.; CORBET, Sarah A. *Wingbeat frequency, temperature and body size in bees and flies*. Physiological Entomology, 1984, 9.1: 115-121.
- VAN VEEN, Mark P. *Hoverflies of Northwest Europe: identification keys to the Syrphidae*. BRILL, 2010.
- VERDÚ, J. R.; ARELLANO, L.; NUMA, C. *Thermoregulation in endothermic dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): effect of body size and ecophysiological constraints in flight*. Journal of insect physiology, 2006, 52.8: 854-860.
- VOLF, Ivo; JAREŠOVÁ, Miroslava; OUHRABKA, Miroslav. *Přenos tepla*. Knihovnička FO, č, 2008, 44.
- VUJIĆ, A. N. T. E., et al. *Review of the *Merodon albifasciatus* Macquart species complex (Diptera: Syrphidae): the nomenclatural type located and its provenance discussed*. Zootaxa, 2018, 4374.1: 25-48.

- VUJIĆ, Ante; STÅHLS, Gunilla; RADENKOVIĆ, Snežana. *Hidden European diversity: a new monotypic hoverfly genus (Diptera: Syrphidae: Eristalinae: Rhingiini)*. Zoological Journal of the Linnean Society, 2018.
- WARD, D.; SEELY, M. K. *Behavioral thermoregulation of six Namib Desert tenebrionid beetle species (Coleoptera)*. Annals of the Entomological Society of America, 1996, 89.3: 442-451.
- WICKRAMARATNE, M. R. T.; VITARANA, S. I. *Insect pollination of tea (Camellia sinensis L.) in Sri Lanka*. Tropical Agriculture (Trinidad and Tobago), 1985.
- WILLOTT, S. J. *Thermoregulation in four species of British grasshoppers (Orthoptera: Acrididae)*. Functional Ecology, 1997, 11.6: 705-713.
- WILLOTT, S. J.; HASSALL, M. *Life-history responses of British grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) to temperature change*. Functional Ecology, 1998, 12.2: 232-241.
- WINDER, John A.; SILVA, Pedrito. *Cacao pollination: Microdiptera of cacao plantations and some of their breeding places*. Bulletin of Entomological Research, 1972, 61.4: 651-655.
- WOLTON, R. *Observations on ecology and behaviour of Microdon myrmicae Schönrogge et al. (Diptera, Syrphidae), with a description of egg and early instar morphology*. Dipt. Digest, 2011, 18: 55-67.
- YOUNG, Andrew Donovan, et al. *Anchored enrichment dataset for true flies (order Diptera) reveals insights into the phylogeny of flower flies (family Syrphidae)*. BMC evolutionary biology, 2016, 16.1: 143.
- YURKIEWICZ, William J.; SMYTH JR, T. *Effect of temperature on flight speed of the sheep blowfly*. Journal of Insect Physiology, 1966, 12.2: 189-194.
- ZHANG, Zhi-Qiang. *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. Magnolia press, 2011.
- ZRZAVÝ, Jan, Hynek BURDA, David STORCH, Sabine BEGALL a Stanislav MIHULKA. *Jak se dělá evoluce: labyrintem evoluční biologie. Vydání čtvrté, v českém jazyce druhé*. Praha: Argo, 2017. Zip (Argo: Dokořán). ISBN 978-80-7363-763-7.
- ŽÁKOVÁ, Zdislava. *Biotické a abiotické faktory ovlivňující chování včel*. 2008.