

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Tomáš Jor

Metody studia mobility hmyzu
Methods in research of insects mobility

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Jiří Hadrava
Konzultant: Mgr. Petr Šípek, Phd.

Praha, 2019

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval/a samostatně a že jsem uvedl/a všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 15. 8. 2019

Poděkování

Rád bych tímto poděkoval svému školiteli Jířímu Hadravovi za velmi cenné připomínky a komentáře k mé bakalářské práci. Dále bych rád poděkoval i svému konzultantu Petru Šípkovi za podmětné diskuze související se s problematikou. Také děkuji svým přátelům a rodině za podporu během psaní této práce.

Abstrakt

Mobilita je jedna ze základních charakteristik hyzích populací. Tato bakalářská práce přináší přehled metod pro její studium. V první části jsou představeny metody individuálního značení využívané ve studiích se zpětnými odchyty pro studium pohybů hmyzu. Nejprve jsou popsány metody nepřímého sledování, dále je pak řešena problematika přímého sledování hmyzu pomocí radio-telemetrických metod. Ve druhé části jsou popsány přístupy sloužící k modelování mobility hmyzu, jako jsou disperzní funkce s propojením do metapopulační dynamiky a diperse. Dále jsou popsány difuzní modely a jednodušší odhady pohybů hmyzu.

klíčová slova: hmyz, mobilita, zpězné odchyty, modelování

Abstract

Mobility is one of the basics characteristics of the insects populations. This bachelor thesis presents a compendium of methods used in research of insects mobility. In the first part are described methods of marking individuals utilized for Mark-Recapture studies aiming to study insects movements. First are presented the indirect methods of individuals tracking, further the methods of direct tracking of insects using a radio-telemetry are described. In the second part the thesis focused on modeling of insects mobility using dispersion functions with connection to metapopulation dynamics and a dispersion itself. Difusion model based methods and simpler estimates of movemensts are also presented in this part.

Key words: Insects, Mobility, Mark-Recapture, Modeling

Obsah

1. Úvod.....	5
2. Metody individuálního značení a zpětných odchyť.....	6
2.1 Nepřímé metody sledování jedinců.....	7
2.1.1 Značení přímým popisem.....	8
2.1.2 Značení poškozením.....	10
2.1.3 Hromadné značení hmyzu.....	10
2.2 Přímé metody sledování jedinců	11
2.2.1 Harmonické radary.....	12
2.2.2 Radiofrekvenční identifikátory (RFID)	15
2.2.3 Aktivní telemetrie.....	16
3. Modelování mobility	18
3.1 Modelování pomocí disperzních funkcí.....	19
3.2 Průměrný denní přelet	24
3.3 Difuzní modely	24
4. Závěr.....	26
5. Literární zdroje.....	28
6. Internetové zdroje.....	39

1. Úvod

Mobilita je jedním z významných vlastností každého hmyzího druhu. Právě pochopení pohybů hmyzu v rámci prostředí, které obývají, bylo a stále je klíčové pro porozumění jejich ekologie. Díky studiu hmyzích populací byla například popsána část metapopulační dynamiky (Hanski, 1999; Hanski et al., 2000). Dále je možné díky znalosti o disperzích a mobilitě jedinců studovat míru a vliv fragmentace krajiny a jejích následků na evoluci i současný výskyt studovaných druhů (Eycott et al., 2012). Velký význam mají také poznatky o pohybech hmyzu v krajině v rámci snah o jeho ochranu. Bez dobrého pochopení právě pohybů chráněných druhů není možné správně cílit jejich ochranu a ani správně nastavit ochranu biotopů, které tyto druhy obývají (Dover & Settele, 2009; Kadlec et al., 2010).

Tato bakalářská práce si klade za cíl představit v první části současně používané metody individuálního značení hmyzu, které se využívá v rámci metody zpětných odchyťů. Tato metoda se stále běžně uplatňuje pro studium demografie hmyzích populací. Ačkoliv se spíše využívá k odhadům velikosti populací nebo indexů přežívání, je nutné podotknout, že zpětné odchyty jsou zatím jedinou metodou, která přináší ucelené informace o pohybech hmyzu. Bude proto kladen důraz na představení způsobů značení využívaných pro potřeby modelování mobility, tedy pohybů na menších prostorových škálách.

V druhé části této práce bude přiblíženo několik hlavních metod modelování mobility hmyzu, které jsou dnes běžně využívány. Především se jedná o modely založené na disperzních funkcích, které velmi dobře propojují mobilitu s disperzí hmyzu (Hanski et al., 2000; Konvička et al., 2005). Díky nim je poté možné studovat například rozšíření druhů v krajině (Cowley et al., 2001). Dále pak jsou představeny difuzní modely, které spíše slouží ke studiu lokálních pohybů v rámci biotopů, které obývají studované druhy.

2. Metody individuálního značení a zpětných odchytů.

Samotné individuální značení jedinců sahá poměrně hluboko do historie. Již ze starověkého Egypta, z doby cca 2500 let př. n. l., máme doklady o značení skotu, kdy byla využívána značka vytvořená za pomoci rozžhaveného železa (Khan & Mufti, 2007; Rajaram, 2012). Tato značka tehdy měla sloužit jako rozpoznávací znamení vlastníků skotu, aby si poznali svůj dobytek na společných pastvinách. Později, z dob antiky, jsou dokladovány i určité magické (ochranné) charakteristiky této značky (D'Ambra, 2007).

V rámci vědeckých studií se tato metoda rozšířila spíše až v druhé polovině dvacátého století s rozvojem ekologie jako vědecké disciplíny (Pollock, 1991), kde se především využívá k odhadům demografických parametrů populací, jako je například velikost populace (Lincoln, 1930; Schnabel, 1938; Craig, 1953; White, 1982), imigrace a emigrace jedinců v rámci populace (Seber, 1965; Anderson & Burham, 1976; Seber, 1986), přežívání jedinců v populaci (Bart & Robson, 1982; White, 1983; Woodward et al., 1987; Hanski et al., 2000), mobilita a disperze jedinců (Parr, 1973; Cook et al., 1976; Best et al., 1981; Weseloth, 1985; Charlewood & Alecrim, 1989; Hanski et al., 2000) a další populační parametry.

Nejprve se individuální značení rozšířilo u velkých obratlovců a ryb (Schnabel, 1938; Le Cren, 1965). Později se tento výzkumný přístup rozšířil i na ostatní skupiny živočichů včetně bezobratlých, kde převažují studie na hmyzích populacích (například Craig, 1953, Cameron & Williamson, 1977; Morris et al., 1989). Dnes jsou již tyto metody běžně využívány v rámci rozličných ekologických výzkumů a v entomologii patří ke standardům populačních studií u většiny řádů hmyzu (například: Lepidoptera – Habel et al. 2018; Goff et al., 2019, Odonota – La Porta & Goretti, 2019; Khelifa et al., 2019, Coleoptera: Carabidae – Arnold & Kinsley, 2018, Coleoptera: Cerambycidae – de Gasperis et al., 2018, Orthoptera – Gwynne & Kelly, 2018; Hernandez-Salinas, et al., 2019, atd.). Jelikož se jedná o velmi šetrné metody, které značené jedince obvykle nijak nepoškozují a nehendikepují, jsou využívány i pro studium ochránářsky významných druhů, jako je například výzkum demografie a mobility hnědáseka osikového (*Euphydryas maturna*), v ČR kriticky ohrožený druh (Čížek & Konvička, 2005; Schultz et al., 2019), demografie celoevropsky ohroženého žluťáseka barvoměnného (*Colias myrmidone*, ČR-vymřelý) (Silezniew et al., 2019) nebo třeba z obratlovců odhad

početnosti ustupujícího geparda štléého (*Acinonyx jubatus*, VU) (Edwards, et al., 2018) atd.

S rozvojem populačních modelů se začalo využívat zpětných odchytů i v oborech mimo „terénní biologii“, jako je sociologie (např. Williams & Cheal, 2002; Vuylsteke et al., 2010) a epidemiologie (např. Huisman et al., 2011). Nicméně je zde nutné podotknout, že první dobře doložené využití zpětných odchytů a v podstatě Lincoln-Petersenova modelu (Pollock, 1991) lze datovat do 18. století, kdy tuto metodu využil Pier-Simon Laplace (1786) pro odhad počtu nemocných obyvatel Paříže při morové epidemii. V podstatě první moderní práce využívající zpětné odchyty na lidech je od Sekara & Deminga (1949), ve kterém odhadují a doplňují porodnost a úmrtnost v registrech USA. Především pak od 90. let minulého století se tato metoda v „humanitních“ oborech stala velmi rozšířenou. V epidemiologii jsou tyto metody používány převážně pro zkompletování registrů o pacientech a celkově o záznamech o nemocnosti, velikosti a dalších parametřů v rámci lokálních populací lidí (detailně např. Chao, 2001).

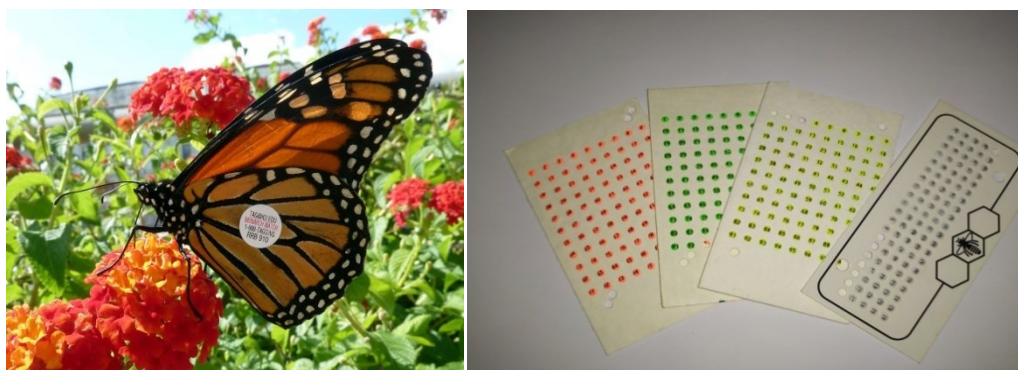
2.1 Nepřímé metody sledování jedinců

2.1.1 Značení pomocí štítků

Mezi první metody značení patří využití rozličných štítků, které mají na sobě napsaný specifický kód. Tato metoda se zcela běžně využívá u obratlovců (např. Swingland, 1978; McIntyre, 2014), jelikož dosahují dostatečné velikosti těla, aby je připevněný štítek nijak neobtěžoval. Za určitý specifický příklad mohou být považovány kroužky používané v rámci ornitologických studií (např. Hjort, 1978 nebo Spina, 1999), které jsou specificky určeny pro jednotlivé velikostní kategorie ptačích druhů, aby je nijak neohrožovaly. Právě velikost a hmotnost štítků jsou hlavní limity jejich využití v rámci entomologického výzkumu. Lze je použít pouze u značně velkých druhů. Proto se nejdříve zkoušelo tyto štítky vyrábět z papíru nebo celofánu, což značně snižovalo jejich hmotnost. Dlouhodobě jsou takové štítky (viz Obr. 1.) běžně využívány například pro značení monarchů stěhovavých (*Danaus plexippus*, Lepidoptera: Rhopalocera). Zde jsou štítky jednotně tisknuty a distribuovány organizací Monarch Watch (<https://www.monarchwatch.org>) mezi dobrovolníky z řad jednotlivců až celých vzdělávacích institucí, kteří velmi aktivně značí imága, díky čemuž jsou získávána velmi cenná data o migraci tohoto druhu v rámci jeho přirozeného areálu rozšíření (např. Prysby & Oberhauser, 2004; Kantola et al., 2019; atd.). Dalším běžným použitím

štítků je značení včelích matek u včely medonosné (*Apis mellifera*, Hymenoptera: Aculeata) (Hagler & Jacson, 2001). To bylo zavedeno německými včelaři a dnes je poměrně běžně rozšířené. Obecně se používají štítky zelené, modré, bílé, žluté a červené, které nesou vždy číslo od 0 do 99 (viz Obr. 2.). Barevné rozdělení se používá pro zpřehlednění chovů včel, kdy jsou vždy značeny šlechtěné královny specifickou barvou, která odpovídá konkrétnímu roku a cyklicky se opakuje. Samotné značení se obvykle provádí nalepením štítku akrylátovou barvou/lepidlem na hrudní tergity.

Obecnou výhodou takovýchto štítků je jejich odolnost a dlouhodobé setrvání v nepoškozeném stavu. Oproti tomu je obrovskou nevýhodou jejich hmotnost, což značně limituje jejich použití na drobnější řády hmyzu. Už i běžně používané štítky na včely mohou být považovány za příliš těžké v rámci studií zabývajících se disperzemi jedinců nebo jejich mobilitou, což např. v rámci označení včelí královny v úlu není potřeba nijak výrazněji řešit.



Obr. 1. (vlevo): Příklad označení monarchy stěhovavého (*Danaus plexipus*) pomocí štítku, Autor: Katja Schulz, upraveno převzato z Wikimedia commons.

Obr. 2. (vpravo): Štítky používané ke značení včelích královen, foto: autor.

2.1.2 Značení přímým popisem

Značení hmyzu pomocí barev a různých popisovačů je nejrozšířenější metodou používanou pro entomologické populační studie. Jedná se buď o symbolické kódy nanesené barevným inkoustem či jinou barevnou látkou (např. Hinnekint, 1974), v druhé variantě se jedná (častější varianta) o přímo napsaný specifický kód (např. Čížek & Konvička, 2005) na vybranou část těla hmyzu. Jedinými podmínkami je, aby používané látky byly pro studovaný druh v použitém množství zcela netoxické, snadno zasychaly, nebyly příliš těžké a nabízely dostatečnou škálu barevných kombinací,

pokud se přímo nevyužijí číselných kódů. Dnes se pro tyto potřeby jeví jako zcela ideální běžně dostupné lihové popisovače, případně i další fixy na lihové bázi, které se běžně prodávají. Případně se ještě osvědčují popisovače elektrických rozvodů, opět běžně sehnatelné.

Oba výše uvedené typy popisovačů splňují všechny nutné podmínky pro použití na značení hmyzu v rámci studií za použití zpětných odchyť. To bylo již mnohokrát odzkoušeno ve studiích zahrnující i ochránářsky velmi významné druhy. Například to může být autekologická studie v ČR kriticky ohroženého okáče metlicového (*Hipparchia semele*) z uhelné výsypky elektrárny Tušimice (Čížek et al., 2010), kde byli první jedinci označeni specifickým číselným kódem pomocí lihových fixů na začátku července a tyto značky jim bez problémů vydržely po celou dobu letu imág, tj. asi do první dekády září.

Značení pomocí lihových fix (viz Obr. 3.) představuje tedy asi nejlevnější metodu označování hmyzu v terénu. Je také velmi šetrné ke značenému jedinci, jelikož samotný popis na křídlo nebo jinou část těla zvládne zkušený pracovník provést do 30 sekund, čímž se výrazně snižuje míra stresu pro značeného jedince oproti komplikovanému lepení štítků. Celý proces od odchycení jedince až po jeho vypuštění je tedy možné stihnout za 1 až 2 minuty. Nicméně jednoznačnou nevýhodou je nutná zkušenost při manipulaci se značeným jedincem a dále také je nezbytné investovat poměrně velkou snahu pro získání zpětných odchyť obdobně, jako je tomu u značení štítky. Množství To především u velkých populací a mobilních druhů může znamenat nutnost označit velké množství jedinců, jelikož pravděpodobnost zpětného odchyty klesá s velikostí a mobilitou populace (Bailey, 1951).



Obr. 3.: Příklad označené (T17) samice v ČR kriticky ohroženého okáče skalního (*Chazara briseis*). Foto: autor

2.1.3 Značení poškozením

Tato varianta individuálního značení hmyzu je jediná, která vyžaduje aktivní poškození vybrané části těla. Obvykle se jedná o nastřížení nebo vyrytí značky do jednoho z párů křídel, krovek, polohovek či krytek. Jelikož se jedná o relativně destruktivní metodu, její využití se uplatňuje spíše u živočichů, kteří jsou řádově větší než hmyz, tedy u savců, plazů a ptáků (Stonehouse, 1978). Zde se běžně jedná o amputaci určitých částí těla, např. odštížení prstu u drobných hlodavců (např. Borremans et al., 2015) neb stříhání šupin u hadů (Brown & Parker, 1976) atd.

U hmyzu je nejšetrnějším poškozením vyrytí značky do krovek nebo krytek. To samozřejmě lze využít převážně u brouků a rovnokřídlého hmyzu. U brouků se velmi často využívá entomologických špendlíků k vyrytí značky. Ačkoliv se jedná o částečně destruktivní metody, tak se ukazuje, že pokud jsou provedeny správně a šetrně, tak nijak neovlivňují životní charakteristiky značeného jedince, jak ukazují mnohé provedené studie (např. Unruh & Chuavin, 1993). Poměrně časté je využití odštížení noh nebo panožek u larválních stádií hmyzu. Zde je poškozování velmi efektivní metoda, jelikož nedochází ke ztrátám značek při ekdyzi, ke které v této fázi vývoje dochází velmi často. Jako příklad je zde možné uvést studii o disperzním potenciálu larev bekyně velkohlavé (*Lymantria dispar*), při které bylo právě využito značení pomocí odstříhávání panožek (Weseloh, 1985). Co se týká odstříhávání částí krovek, křídel nebo krytek, tak není udáván negativní efekt na délku nebo dožití či fitness značených jedinců (pro Orthoptera Gangrewe et al., 1964), nicméně ve vztahu k jejich mobilitě či disperzi by se dalo o neutrálním efektu značení značně diskutovat, jelikož si tyto části těla aktivně podílejí na letu nebo udržování vztlaku při letu (Grodnitsky, 1995).

Celkově se tedy jedná o velmi levnou metodu, která nevyžaduje příliš mnoho času v terénu, nicméně o to je náročnější na zručnost a zkušenosti entomologa, který celou proceduru provádí. Sporné jsou také efekty na studované charakteristiky jedinců, tím pádem je pro studium mobility lepší zvolit značení jinou metodou.

2.1.4 Hromadné značení hmyzu

Poměrně dlouho se v entomologii používají metody hromadného značení hmyzu. Obzvláště pak pro mnohé populační modely není nutné vyloženě specifické značení jedinců např. (Polívka, 1949), jelikož v rámci jejich proměnných ((např. Craigův odhad,

Lincol-Petersenův odhad) vystupují pouze označení a neoznačení chycení jedinci atp. Ve studích hmyzích pohybů se hromadné značení zas velmi často využívá v rámci klecových experimentů, kdy je nachytáno větší množství jedinců studovaného druhu, kteří jsou následně hromadně vypuštěni z určitého místa. Dostačující je v tomto případě pouze informace o uletěné vzdálenosti a čase (Narisu, 1999).

V zásadě jsou dvě možnosti hromadného značení, které jsou běžně dostupné. Za prvé to je značení pomocí inkoustů a barevných sprejů. Ačkoliv by se zdáli tyto dvě varianty jako zcela ideální, tak mají dvě zásadní omezení. V první řadě to je toxicita pro většinu druhů hmyzu. Za druhé to je značně velká lepivost, tudíž dochází opět k usmrcení značených jedinců a v případě sprejů je to i síla tlačného plynu, která je především pro menší druhy příliš velká. Tyto přístupy jsou tak spíše omezeny na zástupce větších druhů. (Hagler & Jacson, 2001). Ovšem zajímavá je i možnost automatizace, jak to bylo provedeno v rámci studie provedené na kovoškleci cizokrajném (*Trichoplusia ni*, Lepidoptera: Noctuidae). Zde bylo využito barevného spreje k automatickému značení velkého množství jedinců. Zde byla využita fotobuňka, která spustila sprej a jedinec byl tak automaticky označen. Podle autorů ani nebyla významně ovlivněna životaschopnost značených imág (Wolf & Stimman, 1972). Daleko běžnější je značení pomocí barevných prášků. Zde se využívá označení velkého množství jedinců barevným práškem, který není nijak toxický ani škodlivý pro hmyz a zároveň je velice levný. To na enormním množství jedinců využil např. Schroeder & Mitchell (1981). Poměrně populární je i značení UV-fluorescenčními barvivy, která tak umožňují sledování zkoumaných jedinců i během noci, jelikož při excitaci UV světlem tyto prášky poměrně výrazně světélkují (Hagler & Jacson, 2001). Značení pomocí prášků je oblíbené i mezi polinačními ekology. Zde se využívají tak, že na různé skupiny rostliny jsou umístěny barevné prášky a hmyz se jimi sám obalí při sběru pylu (Smith & Townsend, 1951; Prasifka et al., 1999).

2.2 Přímé metody sledování jedinců

S rozvojem technologií se rozvíjejí i metody značení živočichů. V posledních třech dekáдах 20. století došlo k výraznému rozvoji telemetrie, a to především u obratlovců. Především to bylo motivováno snahou o detailní porozumění disperze a mobility napříč živočišnými taxony (Kissling et al., 2014), což je považováno za klíčové pro další

zásadní pokroky v ochranářské a inženýrské ekologii (Schick et al., 2008; Dover & Settele, 2009).

S tím, jak se rozvíjeli tyto metody u skupin velkých živočichů, se začalo i s experimenty na hmyzu (např. Hayashi & Nakane, 1989; Ricken & Raths, 1996). Ovšem zde většina používaných metod narazila na jasně vymezenou hranici v podobě relativně velké hmotnosti používané techniky, jelikož připevněný vysílač by neměl přesahovat 5 % hmotnosti studovaného jedince, aby ho významně neovlivňoval (Kenward, 1987). Co se týká aktivní telemetrie, tak drtivá většina studií byla dosud provedena na značně velkých zástupcích hmyzu, jako je střevlík vrásčitý (*Carabus coriaceus*) (Riecken & Ries, 2002), roháč obecný (*Lucanus cervus*), velké druhy kobylek (*Tetigoniidae*) (Gibs & McIntyre, 1997) a velká šídla (*Aeshnidae*) (Wikelski et al., 2006). Nicméně v současné době se začíná experimentovat i s mnohem menšími jedinci, kdy tuto metodiku testoval Hamer (2018) na epidemiologicky významných zákeřnicích (Hemiptera: *Reduviidae*). Především právě kvůli hmotnosti je dnes škála možných metod stále značně omezená a je nutné ještě další pokrok technologií pro umožnění studia na více taxonech hmyzu (Kissling et al., 2014; Kissling, 2015).

Trochu lépe je na tom využití pasivního sledování hmyzu v podobně harmonického radaru a radiofrekvenčních identifikátorů (RFID). U těchto metod je zásadní relativně malá hmotnost, která je v rámci entomologických studií klíčová. Tato vlastnost je ovšem vykoupena absencí aktivní odpovědi (není zde baterie) s informací o poloze a u obou metod je nutné aktivně vyhledávat signály z připevněných vysílačů.

2.2.1 Harmonické radary

Harmonické radary fungují v obecnosti na principu toho, že objekty (transpondéry) jsou ozařovány s nelineární volt-ampérovou charakteristikou, kdy dochází k odrazu těchto vln s ještě vyšší harmonickou frekvencí. V praxi se to projevuje tím, že je k objektu vyslán radiový signál o určité vlnové délce, který se pak indukčním odrazem vrací s přesně poloviční vlnovou délkou než signál původně vyslaný, což umožňuje rozlišit zkoumané transpondéry od radiového šumu odrazů okolních objektů.

Harmonické radary mohou být využity dvěma způsoby podle způsobu umístění vysílače s antenou (přijímačem). Za I. stacionárně a za II. v mobilní podobě. V prvním případě je radar s anténou umístěn pevně u zkoumané plochy a vysílá poměrně silný signál. Zde je nespornou výhodou, že je možné sledovat konkrétní směry pohybů včetně jejich

vzdáleností od pevné stanice. Velkou nevýhodou je velice náročné a finančně nákladné provedení a samozřejmě také poměrně nízká mobilita vysílače (Kiisling et al, 2014). V dnešní době je možné takto sledovat živočichy i v členitém terénu, což dříve nebylo možné kvůli přílišné hmotnosti transpondérů (Milanesio et al., 2018). V druhém případě je vysílač s anténou mobilní a pracovník s ním aktivně vyhledává signály. Tento způsob má zásadní výhodu, že je technologicky a finančně o poznání méně náročným a také umožňuje využití harmonických radarů v těžko přístupném terénu. Ovšem mobilnost je vykoupena menším dosahem detekce signálu a ztrátou informací o vzdálenosti transpondéru. Je tedy spíše vhodná pro nalezení živočichů za účelem studia migrací případně dalších pohybů na delší vzdálenosti nebo ke specifické detekci v rámci obývaných mikrohabitátů (Drake & Reynolds, 2012).

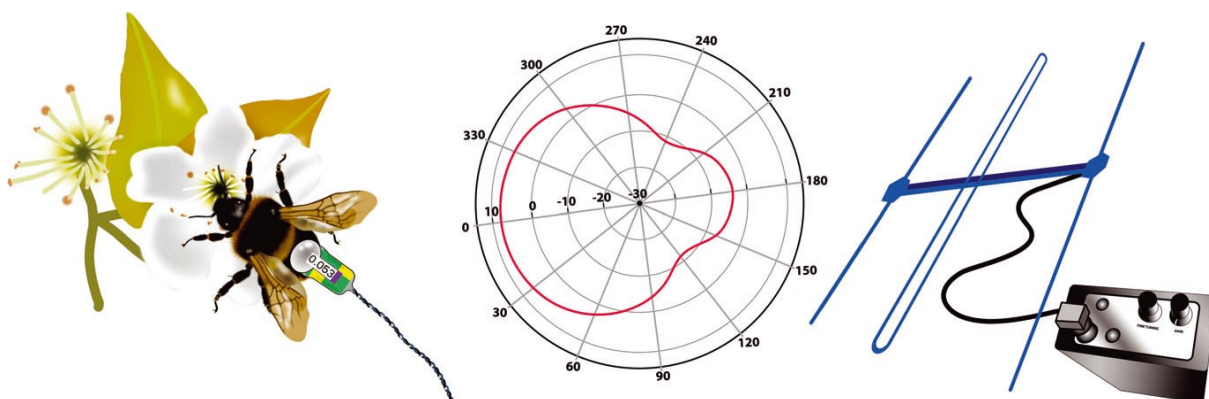
V entomologii se tato metoda začala používat především ve variantě vertikálního harmonického radaru, který nebyl určen k vyhledávání na zemi sedícího hmyzu, ale byl využíván ke sledování migrací a pohybů velkých druhů v letu (detailně Chapman et al., 2004). Tato metoda využívala přirozených odrazů od těl letícího hmyzu, tudíž nebylo nutné na sledované jedince připevňovat žádný transpondér, který by vysílal zpětný signál. To samozřejmě obnášelo značnou nespecifitu kvůli špatné kvalitě odražených vln.

Později se harmonické radary začaly využívat i k horizontálnímu sledování pohybů hmyzu (Mascanzoni & Wallin, 1986). Tato metoda začala být poměrně populární a výrazně se rozšířilo i tématické spektrum ekologických odvětví, ve kterých byly horizontální radary využity (Chapmann et al., 2011). Jako příklad je možné uvést studie zaměřené na orientaci a orientační tanečky u včely medonosné (*Apis mellifera*) (Capaldi et al., 2000; Riley et al, 2005), studia dálkových migrací hmyzu (Feng et al., 2003; Mikkola, 2003; Chapman et al., 2008) atd.

Velmi zajímavé jsou i příspěvky přímo k otázce pohybů hmyzu v menších škálách a v rámci metapopulační dynamiky. Ačkoliv byl Hanskim (1999) a jeho týmem ustaven určitý obecný model metapopulační dynamiky po studiích provedených na hnědásku kostkovaném (*Melitaea cinxia*, Lepidoptera: Rhopalocera) v rámci Ålandských ostrovů, bylo mnoho z jeho vlastností stále neprozkoumáno. Právě k jejich doplnění bylo velice efektivně využito sledování pomocí horizontálních harmonických radarů. Například bylo zjištěno, že disperzní potenciál jednotlivých subpopulací je výrazně

ovlivněn jejich historií. Čím starší je sledovaná populace, tím méně jedinců aktivně disperguje do okolí (Ovaskainen et al., 2008). Dále byl prokázán jasný vliv fragmentace krajiny na disperzní schopnosti jednotlivých populací, což bylo i metodickým srovnáním modelů velmi hezky ukázáno (Wang et al., 2011). Případně i spojení disperzí hnědáka kostkovaného s jeho genetickou charakteristikou izomerázy pro fosfoglukózu. Zde bylo pomocí harmonických radarů ukázáno, že vyšší disperzní potenciál mají heterozygotní jedinci nad homozygotními (Niitepõld et al., 2009).

Celkově harmonické radary poskytují velmi cenné informace o pohybech hmyzu a případně jejich biotopových preferencích. Značnou nevýhodou je nutnost, při využití horizontálních radarů, označení jedinců pomocí transpondérů, jejichž hmotnost je stále nejvýraznější limitou této metody pro její využití přes všechny řády a skupiny hmyzu. Nicméně nejen hmotnost je zde překážkou, ale byl ukázán i značný efekt různých typů lepidel, používaných pro připevňování transpondérů na těla hmyzu (Lee et al., 2013). To znamená, že je nutné před použitím harmonických radarů provést ověřovací experiment, který by zhodnotil efekty používaných materiálů na mobilitu a přežívání označovaných jedinců. Ačkoliv se jedná o spíše dražší metodu, tak je téměř jisté, že bude se zdokonalujícími se technickými parametry využívaných zařízení stále populárnější (transpondéry již pod 1 mg) a nejspíše přinese další zásadní poznatky o migracích a pohybech hmyzu, které posunou „radarovou“ entomologii na špičku výzkumu hmyzího letu a pohybů.



Obr 4.: Ukázka značení pomocí radarových/telemetrických technik. V levé části je čmelák označený transpondérem nesoucím specifický kód, uprostřed je příklad zobrazení signálu (směr a vzdálenost), vpravo je pak zobrazena anténa, která vysílá a přijímá signál z transpondérů. Převzato a upraveno z Kissling et al., 2014.

2.2.2 Radiofrekvenční identifikátory (RFID)

S rozvojem využití radiofrekvenčních identifikátorů v oblasti nákupních center (patent řetězec Walmart) bylo jen otázkou času, kdy najdou svoje uplatnění i v zoologii. Obdobně jako u harmonických radarů se jedná o pasivní metodu radiového značení, nicméně její nespornou výhodou je specifita značky, takže je možné rozpoznávat přímo konkrétního jedince, což u harmonických radarů možné není. Zásadní limitací je opět hmotnost čipů, které musejí být na značená individua připevněny (Silcox et al., 2011; Kissling et al., 2014.)

Opět tato metoda využívá systému vysílač (čtečka) – přijímač (odpovídač). Vysílač vyšle elektromagnetický impuls, který aktivuje odpovídač, což vede k vyslání informace za využití získané energie aktivačním pulsem (Finkenzeller, 2010).

V entomologii se tato metoda začala využívat především na dlouhodobé experimenty. V rámci entomologických studií musí být odpovídač velmi malý, což značně limituje vzdálenost od vysílače, na kterou dokáže reagovat. V případě hmyzu se tak jedná většinou o nižší desítky centimetrů. Z tohoto důvodu není příliš tento způsob značení rozšířený pro studium hmyzu v přirozeném prostředí. Ačkoliv relativně velké popularity se dočkal v rámci hymenopterologických studií, a to především na včele medonosné (*A. mellifera*) a na čmelácích (*Bombus* spp.). Zde se tato metoda využívá tak, že se k hnízdu umístí čtečka, která zaznamenává odlety a přílety označených jedinců odpovídačem. Tato metodika vedla například k demonstraci reakce včelí kolonie na počasí, přičemž se ukázal nárůst aktivity spojený se sháněním potravy před větším deštěm (He et al., 2016). Provedena byla též např. analýza faktorů ovlivňující svatební lety u včel (Heidinger et al., 2014). Dále takto zkoumal Schneider a jeho tým (2011) efekty pesticidů na včelí kolonie. Na čmelácích byly takto studovány efekty pesticidů na dolet a přežívání jedinců z kolonie (Henry et al., 2012). Jiná metodika, při které byla zvolena mobilní varianta vysílače, se týkala studie prostorové organizace a sociálních interakcí v rámci mravenčí kolonie, při které bylo celé mraveniště povrchově systematicky monitorováno pomocí přenosného RFID vysílače (Moreau et al., 2011; Jeanson, 2012). Zajímavým přístupem je invazivní zavedení odpovídače do těla hmyzu. Tento přístup byl zvolen u sledování krtonožek (Orthoptera: Gryllotalpidae) na Norfolkském golfovém hřišti. Odpovídač (104 mg) byl značeným jedinců zaveden v anestézii pomocí CO₂ po naříznutí spojení mezi šestým a sedmým sternitem. Takto označení jedinci byli

ponechání v laboratorních podmínkách, aby se zotavili. Posléze byly studovány jejich pohyby pomocí čtečky, se kterou byla skenována půda (Silcox et al., 2011).

Ačkoliv jsou radiofrekvenční identifikátory široce rozšířeny, což se také výrazně podepisuje v podobě velmi nízkých nákladů v rámci metodiky radiové identifikace, tak není v entomologii tato metoda šířeji rozšířena. To je především dáno velmi krátkým dosahem signálu odpovídače, což velice limituje její použití v ekologických studiích oproti třeba harmonickým radarům. Například pro potřeby studia migrací i lokálních pohybů hmyzu je zatím radiofrekvenční značení téměř nepoužitelné, nicméně u vysílačů i odpovídačů došlo během posledních 15 let k razantnímu technologickému zlepšení, tak možná v blízké budoucnosti se budou pro tento typ studií využívat častěji.

2.2.3 Aktivní telemetrie

Na rozdíl od předchozích metod je v rámci aktivní telemetrie vyslán signál přímo vysílačem, který je umístěn na těle sledovaného jedince, kdy energie na tento proces je brána ze zabudované baterie. Právě baterie je největší slabinou této metody, a to kvůli její hmotnosti. Pokud je baterie příliš malá (lehká), tak zas nesplňuje základní požadavek na dlouhodobý provoz vysílače. Nicméně tento fakt je vykoupen mírou informací, které vysílač poskytuje. Je zde totiž možné specifické označení, které automaticky vysílá informaci o poloze bez nutnosti impulsu z přijímače. Oproti pasivním metodám radiového sledování se tím tedy značně zjednodušuje cesta signálu, který nese všechny tyto informace. To je hlavní výhoda, která je motivací pro další rozvoj tohoto způsobu sledování v entomologii.

První pokusy byly provedeny na značně velkých druzích (viz začátek kapitoly). Nicméně i pilotní pokusy byly již celkem úspěšné. Vysílač, který použili Hayashi & Nakane (1989) vážil pod vodou pouhých čtvrt gramu, což je svým způsobem zatím téměř limitní hranice i moderních vysílačů. Nejdříve se tento způsob využíval pro vodní a nelétavý hmyz – především střevlíkovití brouci. Co se týká klasických létavých řádů (motýli, vážky, blanokřídli), tak první studie na nich byly aktivní telemetrií provedeny až v posledních dvaceti letech. Oproti obratlovcům je tak využití aktivního sledování značně opožděné (Kissling et al., 2014).

Co se týká studií zaměřených na pohyby, migrace a disperze hmyzu, tak zde našla telemetrie velké uplatnění. Využívá se především ke sledování pohybů na delší vzdálenosti a jejich kvantifikaci. Z recentních studií to je například zjištění, že čmeláci

se nezdržují pouze kolem svého hnízda cca do 1 km, jak se po dlouhou dobu myslelo z empirických dat (Greenleaf, 2007), ale že běžně létají i na vzdálenosti pěti kilometrů (Hagen et al., 2011), jak bylo predikováno teoretickými modely (Creswell et al., 2000). Další studie se například u roháčů obecných (*L. cervus*) zaměřují nejen na popis doletové vzdálenosti, ale i mezipohlavní rozdíly. Například díky telemetrii bylo ukázáno, že samice v zásadě udělá jeden delší přelet za účelem páření a další přesuny pak dělá po zemi. Oproti tomu samci jsou během svého života poměrně aktivní letci (Rink & Sinch, 2007). Obdobný, avšak obrácený vzorec byl pozorován u ekonomicky významného invazního druhu nočního motýla *Paysandisia archon* (Lepidoptera: Castniidae). Jeho invaze se týká evropské části Mediteránu, kde velmi radikálně napadá palmy a způsobuje na nich kalamitní holožírny. Zde se díky aktivní telemetrii ukázalo, že samice velmi aktivně létají a jsou schopné odletět na vzdálenosti přesahující 500 metrů, nicméně to bylo ještě mnohem dále, jelikož 500 metrů byla vzdálená hranice studované plochy od místa označení a vypuštění jedinců, delší vzdálenosti tak byly mimo dosah radiolokátoru. Samci se zdrželi do vzdálenosti 300 metrů. Tyto výsledky tak značně přispěly k pochopení dynamiky invazivity tohoto druhu, jelikož právě velmi mobilní samice mu umožňují jeho velice rychlé šíření od místa vypuštění (Liégeois et al., 2016). V České republice byla provedena telemetrická studie na střevlíkovi zahradním (*Carabus ulrcihii*), ve které autoři řešili pohyby v rámci obývaných mikrohabitatů a také odhadli průměrnou rychlost pohybu označených jedinců (Růžičkova & Veselý, 2016).

Celkově je aktivní telemetrie spíše méně využívanou metodou pro studium hmyzích pohybů (cca 30 článků na WOS). Při zdokonalení a znatelném odlehčení baterií může být tato metoda zcela zásadní pro další postup v poznání hmyzích migrací, disperzí atd. To je zatím i jedna z nevýhod, jelikož malé baterie jsou i limitující pro výdrž celého vysílače, která se dnes pohybuje v řádech dnů, maximálně jednotek týdnů. Oproti pasivním metodám je aktivní telemetrie sice o něco nákladnější, což je ovšem vyváženo množstvím informací, které aktivní vysílače poskytují. Nicméně nesmíme zapomínat nato, že je nákladnější jen v případě mobilní varianty harmonických radarů. Pokud je využit pasivní radar, tak je zapotřebí finančně poměrně nákladné zařízení. Zcela nejlevnější je stále metoda radiofrekvenční identifikace, ovšem za cenu velice krátkého dosahu. Aktivní telemetrie je tedy zatím jediná metoda, která umožňuje specifické sledování označených jedinců nepřetržitě i na relativně velké vzdálenosti.

3. Modelování mobility

Porozumění pohybům hmyzu je stále považováno za jeden ze základních cílů ekologické, evoluční i aplikované entomologie. To především proto, že bez porozumění toho, jak se hmyz pohybuje v krajině, je téměř nemožné vytvořit například dobré modely speciace a dalších evolučních procesů. Jelikož je vznik nových druhů bez velkých pochybností spojen s disperzním potenciálem jedinců zdrojové populace (Wiens & Donoghue, 2004; Schmit et al., 2005). Tyto znalosti se uplatňují například v modelech metapopulační dynamiky (Hanski, 1999). V této práci bylo nejprve nutné detailně porozumět pohybům hnědásků na Ålandských ostrovech, až poté bylo možné vytvořit obecný model dynamiky a provázanosti jednotlivých populací, které společně tvoří jednu velkou metapopulaci. S tím souvisí i evoluce pohybu hmyzu v rámci změn krajiny, kde byly prokázány poměrně těsné souvislosti. Například byly prokázány vztahy mezi letovými schopnostmi a fragmentací krajiny, kdy se dobře ukázalo, že motýli jsou méně mobilní ve fragmentované krajině, ačkoliv mohou mít jednotlivé přelety o něco delší, ikdyž jsou spojené s razantně vyšší mortalitou (Merckx et al., 2003). Podobné poměrně pevné vztahy s evolucí pohybů hmyzu a změn krajiny je možné pozorovat i u dalších druhů motýlů (van Dyck & Matthysen; van Dyck & Baguette, 2005), nicméně i dalších řádů hmyzu je možné najít různorodé efekty krajinných změn na jejich pohyby (Dempster, 1991).

Porozumění pohybům hmyzu je i velice důležité v rámci aplikované biologie. Přispívá tak například k lepším možnostem ochrany před invazemi v agroekosystémech, kde jsou tyto podklady zcela nezbytné k predikci šíření významných škůdců (Mazzi & Dorn, 2012; Liégeois et al., 2016). Své místo mají tyto studie i v rámci ochránářské biologie, kdy se využívají především k hodnocení stability metapopulací a predikcí případných rekolonizací u ochránářsky významných druhů (oboje např. Konvička et al., 2005) atd.

Většinu pohybů hmyzu můžeme rozdělit do tří kategorií (Stevens et al., 2010)

Mobilita: jsou to pohyby, které slouží hmyzu k uspokojení běžných životních potřeb, jako je například shánění potravy, vytváření teritorií, termoregulační pohyby, hill-topping atd.

Disperze: jsou pohyby, které zásadním způsobem podporují genový tok. Často to jsou emigrace, dlouhé přelety mezi subpopulacemi metapopulací atd.

Migrace: Jedná se o periodické masivní přesuny, obvykle na značné vzdálenosti.

3.1 Modelování pomocí disperzních funkcí

Ačkoliv jsou tyto funkce spíše určeny k modelování disperze jedinců (Vandewoestijne & Baguette, 2004), tak vycházejí z mobility a zároveň složí i k jejímu modelování (Baguette et al., 2000; Petit et al., 2001) a dnes je můžeme stále považovat za jedny z nejrozšířenějších modelů (Fric & Konvička, 2007). Původě se však v biologii tyto funkce používaly pro modelování šíření semen a pylových zrn (např. Noris-Hill, 1995; Spitzer, 1995; Helbig et al., 2004), kde se empiricky prokázalo, že dosažená vzdálenost exponenciálně závisí na množství uvolněného pylu.

V rámci ekologické zoologie tyto funkce našly velice významné uplatnění v modelování metapopulační dynamiky. Metapopulací je zde myšlen soubor menších oddělených populací (patchů). Dále pak v rámci jednotlivých patchů mají jedinci mezi sebou podstatně více interakcí než s jedinci ze sousedních patchů. Celkově se jedná o velmi dynamický systém, ve kterém jsou právě jednotlivé patche různou mírou propojeny (Levins, 1969).

Zde slouží disperzní funkce jak k vyjádření konektivity jednotlivých patchů, tak i k vyjádření pravděpodobnosti, že jedinec opustí svojí domovskou patch bez zohlednění na přežití či dosažení jiné patche, tyto dva parametry je nutné modelovat pomocí dalších funkcí (Hanski et al. 2000). Zde je tedy konektivita dvou patchí vyjádřena jako inverzní funkce izolovanosti, tedy jako

$$S_j = \sum_{k \neq j} \exp(-\alpha d_{jk}) * A_k^{\zeta_{im}},$$

kde S_j vyjadřuje funkční konektivitu, $i > 0$ je parametr efektu vzdálenosti na izolovanost, d je vzdálenost dvou patchí, A představuje rozlohu patche a ζ_{im} je parametr míry imigraceovlivněné plochou patche. Právě parametr α je klíčový a druhově specifický. Jelikož se jedná o model vyjádření funkční konektivity, tak pro různé druhy mohou být stejně velké a vzdálené patche rozdílně. Právě tento zásadní parametr se velice často odhaduje z lokálních pohybů (mobility) (Kuras et al., 2003; Konvička et al., 2005; Fric & Konvička, 2007), jelikož ne vždy je technicky možné

zaznamenat přelety mezi patchi, jelikož pravděpodobnost odchytu označeného jedince je velmi malá.

Výše zmíněný koncept konektivity se dále uplatňuje v metapopulačním modelování, kdy vstupuje jako parametr pro model přežívání jedinců při přeletech z patche na patch. To je vyjádřeno vztahem

$$\phi = \frac{S_j^2}{\lambda + S_j^2},$$

kde Φ je pravděpodobnost přežití jedince při přeletu, S_j je funkční konektivita a parametr λ označuje mortalitu během přeletu.

Oba předchozí modely je ještě pro úplnost nutné doplnit o funkční vztah vyjadřující míru emigrace ze studované patche. Ten sice nemá přílišnou souvislost s disperzními funkcemi, nicméně velice zásadně doplňuje oba předchozí modely. Míra emigrace z patche j je tedy vyjádřena

$$\varepsilon_j = \eta A_j^{-\zeta em},$$

kde η a ζem jsou parametry, první z nich je parametr určující pravděpodobnost emigrace a druhý parametr škáluje vliv velikosti patche (A_j) na míru emigrace (Hanski et al., 2000).

Pokud se tyto uvedené modely zkombinují, tak je možné vyjádřit pravděpodobnost přeletu jedince z patche j na patchi k , za předpokladu, že jedinci přežili přelet (ϕ) a mají potenciál emigrovat (ε), v okolí jsou dostupné další volné plochy a jedinci přeletují mezi patchi úměrně míře funkční konektivity. Pravděpodobnost přeletu a zároveň přežití jedince (ψ) je pak vyjádřena jako

$$\psi_{j,k} = \frac{\exp(\alpha d_{j,k}) A_k^\zeta}{\frac{\lambda}{S_j} + S_j},$$

kde α je opět disperzní parametr druhu, A , je velikost cílové patche, λ je parametr přežití a S je funkční konektivita.

Celkově tak tyto modely popisují pohybovou dynamiku v metapopulačním modelu, jak jej navrhl Hanski se svými spoluautory (2000). Ti rovnou tyto základní modely

i podrobili evaluaci za přispění reálných dat, která získali ze studií populací hnědáška kostkovaného (*Melitaea cinxia*) na Ålandských ostrovech za pomoci zpětných odchytů, přičemž dostali velice dobrou shodu predikovaných výsledků a reálných údajů na základě dat u odchytů. Tento model tak hned vzbudil velkou pozornost populačních ekologů, jelikož je aplikovatelný nejen na hmyz, ale má i obecnou platnost pro další skupiny organismů (např. Hanski & Gaggiotti, 2004; Gauffre et al., 2009; Bonte & Saastamoinen, 2012) a zároveň byla i potvrzena jeho platnost na dalších populacích (např. Ovaskinen et al., 2008; Wang et al., 2011).

Pro modelování samotné mobility se spíše používají disperzní funkce v základním tvaru. Obvykle se používají dvě základní funkce, exponenciální funkce a mocninná (viz obr 5.). V některých případech byla ještě použita sigmoidní funkce. Jelikož se jedná o poměrně základní vztahy, je možné je logaritmicky transformovat do lineární podoby (viz dále). Tím pádem je možné jejich parametry odhadovat na základě lineární regrese za pomoci metody nejmenších čtverců prvního typu.

V obecnosti tedy postup získání parametrů disperzních funkcí vypadá takto:

Při uvažované funkční závislosti (lineární funkce): $f(x) = ax + b$, ze které po algebraických úpravách dostáváme následující vztah vyjadřující sumu čtverců (S), za použití souřadnic bodů v kartézské soustavě souřadnic (x_i, y_i)

$$S_{(a,b)} = \sum_{i=1}^n (f(x_i) - y_i)^2.$$

Minimální suma je posléze získána soustavou rovnic s parciálními derivacemi podle parametru a a b

$$0 = \frac{\partial S}{\partial a} = 2 \sum_{i=1}^n (ax_i + b - y_i)x_i$$

$$0 = \frac{\partial S}{\partial b} = 2 \sum_{i=1}^n (ax_i + b - y_i)$$

Z těchto derivací pak již algebraickými úpravami přes soustavu dvou rovnic obdržíme vztahy pro vyjádření parametrů regresní přímky v podobě

$$a = \frac{n \sum x_i y_i - \sum x_i \sum y_i}{n \sum x_i^2 - (\sum x_i)^2}$$

$$b = \frac{\sum x_i^2 \sum y_i - \sum x_i \sum x_i y_i}{n \sum x_i^2 - (\sum x_i)^2}$$

kde n je počet aproximovaných bodů (např. Meloun et al., 1994). V případě disperzních funkcí v entomologii jsou aproximovány body, které představují kumulativní frakce vzdáleností přeletů získaných pomocí zpětných odchytů. Prakticky je vždy zaznamenávána poloha každého odchytu specificky označeného jedince. Z těchto dat je pak možné získat informace o přeletech a na základě jedné z disperzních funkcí odhadovat model mobility a disperzedruhu z určité studované populace.

Negativní exponenciální funkce: tato funkce se používá tradičně k modelování mobility hmyzu. V přirozené podobě má tvar

$$I = ae^{-kD} =$$

$$\ln(I) = \ln(a) - kD,$$

kde a a k jsou odhadované parametry charakterizující mobilitu hmyzu a I je pravděpodobnost přeletu na vzdálenost D . Zde jsou tedy aproximovány na základě lineární regrese logaritmičky transformované kumulativní frakce přeletů proti vzdálenosti v aritmetickém měřítku (Fric & Konvička, 2007).

Inverzní mocinná funkce: V několika pracích (Hill et al., 1996; Kuras et al., 2003; Kendal, 2004) si autoři všimli, že exponenciální funkce je poměrně špatnou aproximací, pokud má zkoumaný druh dlouhé přelety. Z tohoto důvodu doporučují autoři využívat inverzní mocinné funkce, která má tvar

$$I = cD^{-n} =$$

$$\ln(I) = \ln(c) - n \ln(D),$$

kde I je opět pravděpodobnost přeletu na vzdálenost D , c a n jsou pak parametry disperzní funkce. Oproti první funkci se zde aproximují logaritmičky transformované kumulativní frakce délky přeletů proti zlogaritmované vzdálenosti.

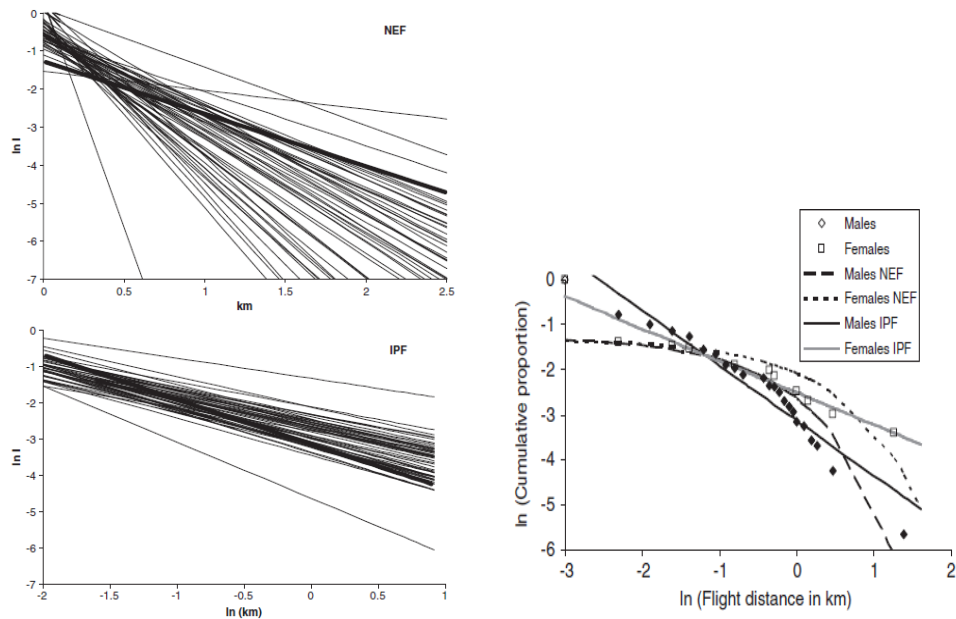
Sigmoidní funkce: V případě, že studovaný druh má velké množství krátkých a zároveň i dlouhé přelety, tak obě předchozí funkce selhávají v aproximacích, a tím pádem i predikce přeletů je značně nepřesná. Z tohoto důvodu se pro takové případ využívá sigmoidní funkce ve tvaru

$$I = 1 - e^{-ae^{-bD}} =,$$

$$\ln(-\ln(1 - I)) = \ln(a) - bD,$$

kde I je pravděpodobnost přeletu na danou vzdálenost D ; a , b jsou pak disperzní parametry. V tomto případě se aproximuje dvojitý logaritmus kumulativních frakcí přeletů proti vzdálenosti v aritmetickém měřítku (Heinz et al., 2005).

Při uvážení vlastností disperzních funkcí, tak je možné je používat k druhovému srovnávání, jelikož mobilita je jedna z velmi významných druhových charakteristik (Ducatez et al., 2014), nicméně s tím omezením, že je nutné provést odchytů všech studovaných druhů v rámci jednoho roku, jelikož disperzní funkce ze své podstaty nezaručují invariantnost vůči času, což velmi hezky ukazují Čapková & Chodová (2015) na příkladu vřetenušky mokřadní (*Zygaena trifolii*), u které se změnila mobilita samců přibližně o 30 % v rámci jednoho roku. Dále je nutné mít na paměti to, že jednotlivé populace jednoho druhu se svojí mobilitou mohou zásadně lišit (Ovaskainen et al., 2008), tudíž není možné brát odhadnuté parametry za druhové konstanty. Na druhou stranu je velice zajímavá invariantnost exponenciální a mocninné funkce (viz Obr. 6.) vůči počtu zaznamenaných přeletů, což v rámci simulačního experimentu ukázal Fric & Konvička (2007). Zde využili datasey využívající zpětných odchytů a v simulčních modelech postupně náhodně snižovali početpřeletů, které vstupovaly do výsledných disperzních modelů.



Obr. 5. (vpravo): Výsledky simulačního experimentu ukazujícího invariantnost exponenciální a mocnné disperzní funkce vůči počtu zaznamenaných přeletů. Převzata a upraveno dle Fric & Konvička(2007)

Obr. 6. (vlevo): Ukázka modelu mobility a disperze pomocí negativně exponenciální a inverzní mocnné funkce. Převzata a upraveno dle Fric & Konvička(2007).

3.2 Průměrný denní přelet

Ačkoliv se jedná o velmi hrubý model mobility, je občas používán pro svoji jednoduchost a snadné vyčíslení (Schneider et al., 2003; Schtickzelle et al., 2005; Ouin et al., 2008), které může dobře sloužit k rychlému porovnávání studovaných druhů (Whalberg et al, 2002) nebo samců a samic v rámci jednoho druhu (Konvička et al., 2005). Podstatou je odhadnutí průměrného přeletu vykonaného za jeden den na základě průměrné vzdálenosti mezi jednotlivými odchty, pročež je možné využít váženého aritmetického nebo harmonického průměru. Většinou se tento údaj doplňuje i o průměrný přelet bez vztahení ke dni, což lze využít prakticky stejně jako průměrný denní přelet k vyčíslení mobility. U obou metod je tak stanovena charakteristika pohybů studovaných jedinců. Značnou nevýhodou je, že se velice těžko odhaduje chybovost takového odhadu u nepřímých metod sledování, které jsou použity v drtivé většině studií, jelikož je možné zachytit jen velice malou frakci přeletů, které jedinci za den vykonají. Jedinou možnou alternativou ke zpřesnění těchto odhadů je nepřetržité sledování pomocí aktivní telemetrie.

3.3 Difuzní modely

Jako další alternativu diskutuje Kareiva (1983) modelování pohybů hmyzu na základě prostého difuzního modelu ve tvaru

$$\frac{\partial N(x, y, t)}{\partial t} = D \left(\frac{\partial^2 N}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 N}{\partial y^2} \right),$$

ve kterém N představuje denzitu jedinců v populaci, x a y jsou prostorové parametry, t je čas a D je disperzní koeficient. Tento model tak popisuje vzdálenost, kterou pozorování jedinci urazí za určitý čas. Takto postavený model by předpokládal, že jedinci se pohybují ve stejném prostředí bez překážek (nekonečná rovina), pohybují se konstantní rychlostí a populace má konstantní počet jedinců. Kareira (1983) ukazuje, že použití takového modelu by vedlo k poměrně špatným predikcím, ale má sloužit spíše jako podklad pro nové metodické přístupy modelování mobility a pro případné další vylepšení takovýchto modelů. Také poukazuje na limitace vstupních dat, které vycházejí pouze ze zpětných odchytů, kdy je běžnou praxí, že je zpětně odchyceno kolem 10 – 70 % označených jedinců a právě v případě malého počtu zpětných odchytů oproti značeným jedincům může použití difuzního modelu poskytovat nedostačující až zavádějící informace.

Turchin (1998) formuloval difuzní model pohybů živočichů, který již alespoň zohledňoval početnosti jedinců ve studované populaci. Jeho model má pak tvar

$$\frac{\partial \mu}{\partial t} = D \left(\frac{\partial^2 \mu}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 \mu}{\partial y^2} \right) - \Delta \mu,$$

ve kterém μ je rozdělení denzity jedinců ve studované populaci, které má dva prostorové parametry (x, y) a jeden parametr času (t). $\Delta \mu$ zde pak představuje změnu v rozdělení denzity jedinců. Disperzní koeficient (D) z tohoto modelu je možné převést na vzdálenost, kterou jedinec urazí za svůj život, pomocí následujícího vztahu pro odhad střední hodnoty této vzdálenosti a jejího rozptylu:

$$E[r] = \frac{\pi}{2} \sqrt{\frac{D}{\mu}}$$

$$\sigma(r) = \frac{D}{\mu} \left(4 - \frac{\pi^2}{4} \right)$$

Tento model byl využit k predikci šíření lýkohuba (*Dendroconus frontale*; Coleoptera: Curculionide), který je považován za významného lesního škůdce (Turchin & Thoeny, 1993).

Zatím asi nejpřesnější modely využívající difuzi hmyzu v prostoru, vytvořil Ovaskainen (2004), který zvolil jak Bayesianský přístup k vytvoření výsledných modelů, tak i přístup parametrické modelování pomocí metody maximální věrohodnosti. Model zahrnuje nejen základní demografické parametry populací, jako je například míra emigrace, imigrace, mortality a natality, ale zároveň díky zvolenému přístupu modelování kombinuje tyto odhady i se svými předchozími modely (Ovaskainen & Cornell, 2003), kde detailně řeší efekt různých typů bariér na mobilitu studovaných jedinců. Dále pak byly tyto modely ještě zdokonaleny o efekty typů biotopu na základě klasifikace krajinné matice do stanovištních typů, na kterých jsou modelované druhy studovány. V dalších modelech byly také výrazně ošetřeny artefakty odchytů vzniklé při získávání dat o pohybech, jako je například nadhodnocení krátkých přeletů (Ovaskainen et al., 2008).

4. Závěr

Jelikož je hmyz velmice diverzifikovanou skupinou, tak je poznání toho, jak se v krajině pohybuje naprosto základní podmínkou pro hlubší pochopení hmyzí ekologie. K tomuto účelu se především využívá údajů vycházející ze zpětných odchytů. V rámci této metody se využívá individuálního značení hmyzu pro detekci jeho pohybů. To může být buď založeno na principu přímého (aktivní telemetrie, harmonické radary) sledování nebo na nepřímých metodách sledování pohybu (popisování fixem, značení štítky). Oba přístupy přinášejí potřebná data k dalšímu modelování pohybů hmyzu.

Samotné modely většinou vycházejí z propojení mobility a disperze jedinců ze studované populace. Využívá se tak tradičních disperzních funkcí, které byly empiricky testovány, čímž se ukázala jejich vhodnost pro studium mobility. Dále jsou využívány difuzní modely, které obvykle slouží k vymodelování vzdálenosti, na kterou se jedinci dokáží rozšířit z určitého místa za svůj život. To buď jednodušším přístupem s málo parametrizovaným modelem nebo i pomocí složitých modelů, které v sobě mají zakomponovány i charakteristiky prostředí nebo populační dynamiky studovaného druhu. Případně se ještě využívají spíše informační jednoduché techniky zakládající se většinou jen na průměrných přeletech, které je pak možné vtáhnout k určitým časovým měřítkům, tedy například vyjádřit průměrný dolet za hodinu, den atd. Všechny vyjmenované metody modelování hmyzích pohybů mají vždy určité výhody a nevýhody. Není proto možné zvolit jeden „nejlepší“ přístup, který by měl být

používaný, ale spíše je nutné posoudit vždy vhodnost a úskalí všech metod pro zvolenou studii a její účely.

Výše zmíněné přístupy se dnes zcela běžně využívají jak v teoretické ekologii, kde slouží například k hlubšímu porozumění metapopulační struktury a její dynamiky nebo i k evoluci samotného létání, případně k evoluci hmyzí speciace. Nemenší význam má studium pohybů hmyzu i v aplikované biologii, kde je především modelováno šíření škůdců v krajině. Veliké využití mají modely mobility v ochraně přírody. Využívají se zde například na posouzení vhodnosti reintrodukcí, kdy je nejdříve nepredikována šance na samovolné rozšíření jedinců na nové biotopy z přežívajících populací, až pokud tato predikce není příznivá, se přistupuje k umělé reintrodukci ze vzdálenějších populací. Případně nacházejí využití i v samotné biotopové ochraně, kde je modelována plocha, na které je vhodné začít dělat ochranné managementy pro určitý druh atd.

5. Literární zdroje

- Anderson, D. R., & Burnham, K. P. (1976). *Population ecology of the mallard: VI. The effect of exploitation on survival* (No. 128). US Fish and Wildlife Service.
- Arnold, R. A., & Knisley, C. B. (2018). Biology and Conservation of *Cicindela ohlone* Freitag and Kavanaugh (Coleoptera: Carabidae: Cicindelinae), the Endangered Ohlone Tiger Beetle. II. Population Ecology of Adults and Larvae and Recommended Monitoring Methods. *The Coleopterists Bulletin*, 72(3), 577-590.
- Baguette, M., Petit, S., & Quéva, F. (2000). Population spatial structure and migration of three butterfly species within the same habitat network: consequences for conservation. *Journal of Applied Ecology*, 37(1), 100-108.
- Bailey, N. T. (1951). On estimating the size of mobile populations from recapture data. *Biometrika*, 293-306.
- Bart, J., & Robson, D. S. (1982). Estimating survivorship when the subjects are visited periodically. *Ecology*, 63(4), 1078-1090.
- Benes, J., Konvicka, M., Dvorak, J., Fric, Z., Havelda, Z., Pavlicko, A., Vrabec V., & Weidenhoffer, Z. (2002). Motýli České republiky: Rozšíření a ochrana I, II. *Butterflies of the Czech Republic: Distribution and Conservation, I, II.* SOM, Prague.
- Best, R. L., Beegle, C. C., Owens, J. C., & Ortiz, M. (1981). Population density, dispersion, and dispersal estimates for *Scarites substriatus*, *Pterostichus chalcites*, and *Harpalus pennsylvanicus* (Carabidae) in an Iowa cornfield. *Environmental Entomology*, 10(6), 847-856.
- Bonte, D., & Saastamoinen, M. (2012). Dispersal syndromes in butterflies and spiders. *Dispersal ecology and evolution*, 161-170.
- Borremans, B., Sluydts, V., Makundi, R. H., & Leirs, H. (2015). Evaluation of short-, mid- and long-term effects of toe clipping on a wild rodent. *Wildlife Research*, 42(2), 143-148.
- Brown, W. S., & Parker, W. S. (1976). A ventral scale clipping system for permanently marking snakes (Reptilia, Serpentes). *Journal of Herpetology*, 10(3), 247-249.
- Cameron, R. A. D., & Williamson, P. (1977). Estimating migration and the effects of disturbance in mark-recapture studies on the snail *Cepaea nemoralis* L. *The Journal of Animal Ecology*, 173-179.
- Capaldi, E. A., Smith, A. D., Osborne, J. L., Fahrbach, S. E., Farris, S. M., Reynolds, D. R., Edwards, A. S., Martin, A. P., Robinson, G. E., Poppy, G. M., & Riley, J. R. (2000). Ontogeny of orientation flight in the honeybee revealed by harmonic radar. *Nature*, 403(6769), 537.

- Cook, L. M., Thomason, E. W., & Young, A. M. (1976). Population structure, dynamics and dispersal of the tropical butterfly *Heliconius charitonius*. *The Journal of Animal Ecology*, 851-863.
- Cowley, M. J. R., Thomas, C. D., Roy, D. B., Wilson, R. J., León-Cortés, J. L., Gutiérrez, D., Bulman, C. R., Quinn, R. M., Moss, D., & Gaston, K. J. (2001). Density–distribution relationships in British butterflies. I. The effect of mobility and spatial scale. *Journal of Animal Ecology*, 70(3), 410-425.
- Craig, C. C. (1953). On the utilization of marked specimens in estimating populations of flying insects. *Biometrika*, 40(1/2), 170-176.
- Cresswell, J. E., Osborne, J. L., & Goulson, D. (2000). An economic model of the limits to foraging range in central place foragers with numerical solutions for bumblebees. *Ecological Entomology*, 25(3), 249-255.
- Čapková D., & Chodová T., (2016). *Jakou roli hraje biotop: Nové poznatky o mobilitě vřetenušky mokřadní*. Poděbrady, SOČ, ročník 37., obor Biologie. Gymnázium Jiřího z Poděbrad
- Čížek, O., & Konvička, M. (2005). What is a patch in a dynamic metapopulation? Mobility of an endangered woodland butterfly, *Euphydryas maturna*. *Ecography*, 28(6), 791-800.
- Čížek, O., Tropek, R., Kadlec, T., & Šamata, J. (2010). Zhodnocení stavu populace kriticky ohroženého okáče metlicového (*Hipparchia semele*) na odkališti elektrárny Tušimice. *Msc. depon KÚ Ústeckého kraje, Ústí nad Labem*, 44p.
- D'Ambra, E. (2007). Racing with death: *Circus sarcophagi* and the commemoration of children in Roman Italy. *Hesperia Supplements*, 41, 339-351.
- Daniel Kissling, W., Pattemore, D. E., & Hagen, M. (2014). Challenges and prospects in the telemetry of insects. *Biological Reviews*, 89(3), 511-530.
- de Gasperis, S. R., De Zan, L. R., Romiti, F., Hardersen, S., & Carpaneto, G. M. (2018). Sexual dimorphism and allometry of secondary sexual character in *Morimus asper* (Coleoptera: Cerambycidae). *Zoomorphology*, 137(1), 119-130.
- Dempster, J. P. (1991). Fragmentation, isolation and mobility of insect populations. *The conservation of insects and their habitats*, 143-153.
- Dover, J., & Settele, J. (2009). The influences of landscape structure on butterfly distribution and movement: a review. *Journal of Insect conservation*, 13(1), 3-27.
- Drake, V. A., & Reynolds, D. R. (2012). *Radar entomology: observing insect flight and migration*. Cabi.

- Ducatez, S., Humeau, A., Congretel, M., Fréville, H., & Baguette, M. (2014). Butterfly species differing in mobility show different structures of dispersal-related syndromes in the same fragmented landscape. *Ecography*, 37(4), 378-389.
- Edwards, S., Fischer, M., Wachter, B., & Melzheimer, J. (2018). Coping with intrasexual behavioral differences: Capture–recapture abundance estimation of male cheetah. *Ecology and evolution*, 8(18), 9171-9180.
- Eycott, A. E., Stewart, G. B., Buyung-Ali, L. M., Bowler, D. E., Watts, K., & Pullin, A. S. (2012). A meta-analysis on the impact of different matrix structures on species movement rates. *Landscape Ecology*, 27(9), 1263-1278.
- Feng, H. Q., Wu, K. M., Cheng, D. F., & Guo, Y. Y. (2003). Radar observations of the autumn migration of the beet armyworm *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) and other moths in northern China. *Bulletin of Entomological Research*, 93(2), 115-124.
- Finkenzeller, K. (2010). *RFID handbook: fundamentals and applications in contactless smart cards, radio frequency identification and near-field communication*. John Wiley & Sons.
- Fric, Z., & Konvička, M. (2007). Dispersal kernels of butterflies: power-law functions are invariant to marking frequency. *Basic and Applied Ecology*, 8(4), 377-386.
- Gangwere, S. K., Chavin, W., & Evans, F. C. (1964). Methods of marking insects, with especial reference to Orthoptera (Sens. Lat.). *Annals of the Entomological Society of America*, 57(6), 662-669.
- Gauffre, B., Petit, E., Brodier, S., Bretagnolle, V., & Cosson, J. F. (2009). Sex-biased dispersal patterns depend on the spatial scale in a social rodent. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1672), 3487-3494.
- Gibbs, G. W., & McIntyre, M. E. (1997). *Abundance and future options for wetapunga on Little Barrier Island* (p. 24). Wellington: Department of Conservation.
- Goff, J., Yerke, C., Keyghobadi, N., & Matter, S. F. (2019). Dispersing male *Parnassius smintheus* butterflies are more strongly affected by forest matrix than are females. *Insect science*, 26(5), 932-944
- Greenleaf, S. S., Williams, N. M., Winfree, R., & Kremen, C. (2007). Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*, 153(3), 589-596.
- Grodnitsky, D. L. (1995). Evolution and classification of insect flight kinematics. *Evolution*, 49(6), 1158-1162.
- Gwynne, D. T., & Kelly, C. D. (2018). Successful use of radiotransmitters in tracking male tree wētā *Hemideina crassidens* (Orthoptera: Tettigonioidae: Anostomatidae). *New Zealand Entomologist*, 41(1), 25-28.

- Habel, J. C., Teucher, M., & Rödder, D. (2018). Mark-release-recapture meets Species Distribution Models: Identifying micro-habitats of grassland butterflies in agricultural landscapes. *PloS one*, *13*(11), e0207052.
- Hagen, M., Wikelski, M., & Kissling, W. D. (2011). Space use of bumblebees (*Bombus* spp.) revealed by radio-tracking. *PloS one*, *6*(5), e19997.
- Hagler, J. R., & Jackson, C. G. (2001). Methods for marking insects: current techniques and future prospects. *Annual review of entomology*, *46*(1), 511-543.
- Hamer, G. L., Bejcek, J. R., Valdez, E. A., Curtis-Robles, R., & Hamer, S. A. (2018). A Pilot Radio Telemetry Field Study of Triatomine Vectors (Hemiptera: Reduviidae) of the Chagas Disease Parasite. *Journal of medical entomology*, *55*(6), 1380-1385.
- Hanski, I. (1999). *Metapopulation ecology*. Oxford University Press.
- Hanski, I. A., & Gaggiotti, O. E. (Eds.). (2004). *Ecology, genetics and evolution of metapopulations*. Academic Press.
- Hanski, I., Alho, J., & Moilanen, A. (2000). Estimating the parameters of survival and migration of individuals in metapopulations. *Ecology*, *81*(1), 239-251.
- Hayashi, F., & Nakane, M. (1989). Radio tracking and activity monitoring of the dobsonfly larva, *Protohermes grandis* (Megaloptera: Corydalidae). *Oecologia*, *78*(4), 468-472.
- He, X. J., Tian, L. Q., Wu, X. B., & Zeng, Z. J. (2016). RFID monitoring indicates honeybees work harder before a rainy day. *Insect science*, *23*(1), 157-159.
- Heidinger, I., Meixner, M., Berg, S., & Büchler, R. (2014). Observation of the mating behavior of honey bee (*Apis mellifera* L.) queens using radio-frequency identification (RFID): factors influencing the duration and frequency of nuptial flights. *Insects*, *5*(3), 513-527.
- Heinz, S. K., Conradt, L., Wissel, C., & Frank, K. (2005). Dispersal behaviour in fragmented landscapes: deriving a practical formula for patch accessibility. *Landscape Ecology*, *20*(1), 83-99.
- Helbig, N., Vogel, B., Vogel, H., & Fiedler, F. (2004). Numerical modelling of pollen dispersion on the regional scale. *Aerobiologia*, *20*(1), 3-19.
- Henry, M., Beguin, M., Requier, F., Rollin, O., Odoux, J. F., Aupinel, P., Aptel, J., Tchamitchain, S., & Decourtye, A. (2012). A common pesticide decreases foraging success and survival in honey bees. *Science*, *336*(6079), 348-350.

- Hernández-Salinas, U., Ramírez-Bautista, A., Cruz-Elizalde, R., Meiri, S., & Berriozabal-Islas, C. (2019). Ecology of the growth of *Anolis nebulosus* (Squamata: Dactyloidae) in a seasonal tropical environment in the Chamela region, Jalisco, Mexico. *Ecology and Evolution*, 9(4), 2061-2071.
- Hill, J. K., Thomas, C. D., & Lewis, O. T. (1996). Effects of habitat patch size and isolation on dispersal by *Hesperia comma* butterflies: implications for metapopulation structure. *Journal of animal ecology*, 725-735.
- Hinnekindt, B. O. N. (1974). An individual marking technique for Odonata. *Odonatologica*, 3(4), 261-263.
- Hjort, C., & Lindholm, C. G. (1978). Annual bird ringing totals and population fluctuations. *Oikos*, 387-392.
- Huisman, M. H., de Jong, S. W., van Doormaal, P. T., Weinreich, S. S., Schelhaas, H. J., van der Kooij, A. J., de Visser, M., Veldink, J. H., & van den Berg, L. H. (2011). Population based epidemiology of amyotrophic lateral sclerosis using capture–recapture methodology. *Journal of Neurology, Neurosurgery & Psychiatry*, 82(10), 1165-1170.s
- Chao, A., Tsay, P. K., Lin, S. H., Shau, W. Y., & Chao, D. Y. (2001). The applications of capture-recapture models to epidemiological data. *Statistics in medicine*, 20(20), 3123-3157.
- Chapman, J. W., Drake, V. A., & Reynolds, D. R. (2011). Recent insights from radar studies of insect flight. *Annual review of entomology*, 56, 337-356.
- Chapman, J. W., Reynolds, D. R., Hill, J. K., Sivell, D., Smith, A. D., & Woivod, I. P. (2008). A seasonal switch in compass orientation in a high-flying migrant moth. *Current Biology*, 18(19), R908-R909.
- Chapman, J., Reynolds, D., & Smith, A. (2004). Migratory and foraging movements in beneficial insects: a review of radar monitoring and tracking methods. *International Journal of Pest Management*, 50(3), 225-232.
- Charlwood, J. D., & Alecrim, W. A. (1989). Capture-recapture studies with the South American malaria vector *Anopheles darlingi*, Root. *Annals of Tropical Medicine & Parasitology*, 83(6), 569-576.
- Jeanson, R. (2012). Long-term dynamics in proximity networks in ants. *Animal Behaviour*, 83(4), 915-923
- Kadlec, T., Vrba, P., Kepka, P., Schmitt, T., & Konvička, M. (2010). Tracking the decline of the once-common butterfly: delayed oviposition, demography and population genetics in the hermit *Chazara briseis*. *Animal Conservation*, 13(2), 172-183.

- Kantola, T., Tracy, J. L., Baum, K. A., Quinn, M. A., & Coulson, R. N. (2019). Spatial risk assessment of eastern monarch butterfly road mortality during autumn migration within the southern corridor. *Biological conservation*, 231, 150-160.
- Kareiva, P. M. (1983). Local movement in herbivorous insects: applying a passive diffusion model to mark-recapture field experiments. *Oecologia*, 57(3), 322-327.
- Kendal, W. S. (2004). Taylor's ecological power law as a consequence of scale invariant exponential dispersion models. *Ecological Complexity*, 1(3), 193-209.
- Kenward, R. (1987). Wildlife radio tagging: equipment, field techniques, and data analysis Academic Press. *Orlando, Florida*.
- Khan, S., & Mufti, O. (2007). The hot history & cold future of brands. *Journal of Managerial Sciences*, 1(1), 75-87.
- Khelifa, R., Zebba, R., Amari, H., Mellal, M. K., & Mahdjoub, H. (2019). Field estimates of fitness costs of the pace-of-life in an endangered damselfly. *Journal of evolutionary biology*.
- Kissling, W. D. (2015). Animal telemetry: follow the insects. *Science*, 349(6248), 597-597.
- Konvička, M., Čížek, O., Filipová, L., Fric, Z., Beneš, J., Křupka, M., Zámečník J., & Dočkalová, Z. (2005). For whom the bells toll: Demography of the last population of the butterfly *Euphydryas maturna* in the Czech Republic. *Biologia-Bratislava*, 60(5), 551.
- Kuras, T., Benes, J., Fric, Z., & Konvicka, M. (2003). Dispersal patterns of endemic alpine butterflies with contrasting population structures: *Erebia epiphron* and *E. sudetica*. *Population Ecology*, 45(2), 115-123.
- La Porta, G., & Goretti, E. (2019). Investigation on the declining Southern Damselfly (*Coenagrion mercuriale*, Odonata) in a Mediterranean population: survival rate and population size. *Journal of Insect Conservation*, 1-9.
- Laplace, P. S. (1786), Sur les Naissances, les Mariages et les Morts in *Histoire de L'Academie Royale des Sciences*. 1783, Paris.
- Le Cren, E. D. (1965). A note on the history of mark-recapture population estimates. *Journal of animal ecology*, 34, 453-454.
- Lee, D. H., Wright, S. E., Boiteau, G., Vincent, C., & Leskey, T. C. (2013). Effectiveness of glues for harmonic radar tag attachment on *Halyomorpha halys* (Hemiptera: Pentatomidae) and their impact on adult survivorship and mobility. *Environmental entomology*, 42(3), 515-523.

- Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *American Entomologist*, 15(3), 237-240.
- Liégeois, M., Tixier, P., & Beaudoin-Ollivier, L. (2016). Use of radio telemetry for studying flight movements of *Paysandisia archon* (Lepidoptera: Castniidae). *Journal of insect behavior*, 29(2), 199-213.
- Lincoln, F. C. (1930). Calculating waterfowl abundance on the basis of banding returns.
- Mascanzoni, D., & Wallin, H. (1986). The harmonic radar: a new method of tracing insects in the field. *Ecological entomology*, 11(4), 387-390.
- Mazzi, D., & Dorn, S. (2012). Movement of insect pests in agricultural landscapes. *Annals of Applied Biology*, 160(2), 97-113.
- McIntyre, T. (2014). Trends in tagging of marine mammals: a review of marine mammal biologging studies. *African Journal of Marine Science*, 36(4), 409-422.
- Meloun, M., Militký, J., & Kočmířová, H. (1994). *Statistické zpracování experimentálních dat*. Plus.
- Merckx, T., Dyck, H. V., Karlsson, B., & Leimar, O. (2003). The evolution of movements and behaviour at boundaries in different landscapes: a common arena experiment with butterflies. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1526), 1815-1821.
- Mikkola, K. (2003). Red admirals *Vanessa atalanta* (Lepidoptera: Nymphalidae) select northern winds on southward migration. *Entomologica Fennica*, 14(1), 15-24.
- Milanesio, D., Sacconi, M., Maggiora, R., Laurino, D., & Porporato, M. (2017). Recent upgrades of the harmonic radar for the tracking of the Asian yellow-legged hornet. *Ecology and evolution*, 7(13), 4599-4606.
- Moreau, M., Arrufat, P., Latil, G., & Jeanson, R. (2011). Use of radio-tagging to map spatial organization and social interactions in insects. *Journal of Experimental Biology*, 214(1), 17-21.
- Morris, G. K., Gwynne, D. T., Klimas, D. E., & Sakaluk, S. K. (1989). Virgin male mating advantage in a primitive acoustic insect (Orthoptera: Haglidae). *Journal of Insect Behavior*, 2(2), 173-185.
- Narisu, J. (1999). A novel mark-recapture technique and its application to monitoring the direction and distance of local movements of rangeland grasshoppers (Orthoptera: Acrididae) in the context of pest management. *J. Appl. Ecol.*, 36, 1-15.

- Niitepõld, K., Smith, A. D., Osborne, J. L., Reynolds, D. R., Carreck, N. L., Martin, A. P., Marden, J.H., Ovaskainen, O., & Hanski, I. (2009). Flight metabolic rate and Pgi genotype influence butterfly dispersal rate in the field. *Ecology*, *90*(8), 2223-2232.
- Norris-Hill, J. (1995). The modelling of daily Poaceae pollen concentrations. *Grana*, *34*(3), 182-188.
- Ouin, A., Martin, M., & Burel, F. (2008). Agricultural landscape connectivity for the meadow brown butterfly (*Maniola jurtina*). *Agriculture, ecosystems & environment*, *124*(3-4), 193-199.
- Ovaskainen, O. (2004). Habitat-specific movement parameters estimated using mark-recapture data and a diffusion model. *Ecology*, *85*(1), 242-257.
- Ovaskainen, O., & Cornell, S. J. (2003). Biased movement at a boundary and conditional occupancy times for diffusion processes. *Journal of Applied Probability*, *40*(3), 557-580.
- Ovaskainen, O., Rekola, H., Meyke, E., & Arjas, E. (2008). Bayesian methods for analyzing movements in heterogeneous landscapes from mark-recapture data. *Ecology*, *89*(2), 542-554.
- Ovaskainen, O., Smith, A. D., Osborne, J. L., Reynolds, D. R., Carreck, N. L., Martin, A. P., Niitepõld, K., & Hanski, I. (2008). Tracking butterfly movements with harmonic radar reveals an effect of population age on movement distance. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*(49), 19090-19095.
- Parr, M. J. (1973). Ecological studies of *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Zygoptera: Coenagrionidae). II. Survivorship, local movements and dispersal. *Odonatologica*, *2*(3), 159-174.
- Petit, S., Moilanen, A., Hanski, I., & Baguette, M. (2001). Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: movements between habitat patches. *Oikos*, *92*(3), 491-500.
- Polivka, J. B. "The use of fluorescent pigments in a study of the flight of the Japanese beetle." *Journal of Economic Entomology* *42*, no. 5 (1949): 818-821.
- Pollock, K. H. (1991). Review papers: modeling capture, recapture, and removal statistics for estimation of demographic parameters for fish and wildlife populations: past, present, and future. *Journal of the American Statistical Association*, *86*(413), 225-238.
- Prasifka, J. R., Krauter, P. C., Heinz, K. M., Sansone, C. G., & Minzenmayer, R. R. (1999). Predator conservation in cotton: using grain sorghum as a source for insect predators. *Biological Control*, *16*(2), 223-229.

- Prysby, M. D., & Oberhauser, K. S. (2004). Temporal and geographic variation in monarch densities: citizen scientists document monarch population patterns. *The monarch butterfly: Biology and conservation*, 9-20.
- Rajaram, S., & Shelly, C. S. (2012). History of Branding. *International Journal of Social Sciences & Interdisciplinary Research*, 1(3), 100-104.
- Riecken, U., & Raths, U. (1996). Use of radio telemetry for studying dispersal and habitat use of *Carabus coriaceus* L. In *Annales Zoologici Fennici* (pp. 109-116). Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.
- Riecken, U., & Ries, U. (1992). Untersuchung zur raumnutzung von laufkäfern (Col.: Carabidae) mittels radio-telemetrie. Methodenentwicklung und erste Freilandversuche. *Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz*, 1(2), 147-149.
- Riley, J. R., Greggers, U., Smith, A. D., Reynolds, D. R., & Menzel, R. (2005). The flight paths of honeybees recruited by the waggle dance. *Nature*, 435(7039), 205.
- Rink, M., & Sinsch, U. (2007). Radio-telemetric monitoring of dispersing stag beetles: implications for conservation. *Journal of Zoology*, 272(3), 235-243.
- Růžičková, J., & Veselý, M. (2016). Using radio telemetry to track ground beetles: movement of *Carabus ullrichii*. *Biologia*, 71(8), 924-930.
- Seber, G. A. (1965). A note on the multiple-recapture census. *Biometrika*, 52(1/2), 249-259.
- Seber, G. A. (1986). A review of estimating animal abundance. *Biometrics*, 267-292.
- Sekar, C. C., & Deming, W. E. (1949). On a method of estimating birth and death rates and the extent of registration. *Journal of the American Statistical Association*, 44(245), 101-115.
- Schick, R. S., Loarie, S. R., Colchero, F., Best, B. D., Boustany, A., Conde, D. A., Halpin, P. N., Joppa, L. N., McClellan, C. M., & Clark, J. S. (2008). Understanding movement data and movement processes: current and emerging directions. *Ecology letters*, 11(12), 1338-1350.
- Schmitt, T., Röber, S., & Seitz, A. (2005). Is the last glaciation the only relevant event for the present genetic population structure of the meadow brown butterfly *Maniola jurtina* (Lepidoptera: Nymphalidae)?. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85(4), 419-431.
- Schnabel, Z. E. (1938). The estimation of the total fish population of a lake. *The American Mathematical Monthly*, 45(6), 348-352.

- Schneider, C. W., Tautz, J., Grünewald, B., & Fuchs, S. (2012). RFID tracking of sublethal effects of two neonicotinoid insecticides on the foraging behavior of *Apis mellifera*. *PLoS one*, 7(1), e30023.
- Schneider, C., Dover, J., & Fry, G. L. (2003). Movement of two grassland butterflies in the same habitat network: the role of adult resources and size of the study area. *Ecological Entomology*, 28(2), 219-227.
- Schroeder, W. J., & Mitchell, W. C. (1981). Marking Tephritidae fruit fly adults in Hawaii for release-recovery studies.
- Schtickzelle, N., Chouat, J., Goffart, P., Fichet, V., & Baguette, M. (2005). Metapopulation dynamics and conservation of the marsh fritillary butterfly: population viability analysis and management options for a critically endangered species in Western Europe. *Biological Conservation*, 126(4), 569-581.
- Schultz, C. B., Haddad, N. M., Henry, E. H., & Crone, E. E. (2019). Movement and demography of at-risk butterflies: building blocks for conservation. *Annual review of entomology*, 64, 167-184.
- Sielezniew, M., Deoniziak, K., Dziekańska, I., & Nowicki, P. (2019). Dispersal in a metapopulation of the critically endangered Danube Clouded Yellow butterfly *Colias myrmidone*: implications for conservation. *Journal of Insect Conservation*, 23(2), 291-300.
- Smith, M. V., & Townsend, G. F. (1951). A technique for mass-marking honeybees. *The Canadian Entomologist*, 83(12), 346-348.
- Spina, F. (1999). Value of ringing information for bird conservation in Europe. *Ringing & Migration*, 19(S1), 29-40.
- Spitzer, F. (1995). *Modellierung des Beifuss-Pollengehalts der Luft anhand der Daten von Bad Lippspringe und Erstellung eines Prognoseprogramms für den Pollenflug* (Doctoral dissertation).
- Stevens, V. M., Turlure, C., & Baguette, M. (2010). A meta-analysis of dispersal in butterflies. *Biological Reviews*, 85(3), 625-642.
- Stonehouse, B. (1978). *Animal marking: recognition marking of animals in research*. Macmillan International Higher Education.
- Swingland, I. R. (1978). Marking reptiles. In *Animal marking* (pp. 119-132). Palgrave, London.
- Thomas, C. D., Hill, J. K., & Lewis, O. T. (1998). Evolutionary consequences of habitat fragmentation in a localized butterfly. *Journal of Animal Ecology*, 67(3), 485-497.

- Turchin, P. (1998). Quantitative analysis of movement. Sinauer. Inc., Sunderland, Massachusetts, USA.
- Turchin, P., & Thoeny, W. T. (1993). Quantifying dispersal of southern pine beetles with mark-recapture experiments and a diffusion model. *Ecological Applications*, 3(1), 187-198.
- Unruh, T. R., & Chauvin, R. L. (1993). Elytral punctures: a rapid, reliable method for marking Colorado potato beetle. *The Canadian Entomologist*, 125(1), 55-63.
- Van Dyck, H., & Baguette, M. (2005). Dispersal behaviour in fragmented landscapes: routine or special movements?. *Basic and Applied Ecology*, 6(6), 535-545.
- Van Dyck, H., & Matthysen, E. (1999). Habitat fragmentation and insect flight: a changing 'design' in a changing landscape?. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(5), 172-174.
- Van Dyck, H., & Matthysen, E. (1999). Habitat fragmentation and insect flight: a changing 'design' in a changing landscape?. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(5), 172-174.
- Vandewoestijne, S., & Baguette, M. (2004). Demographic versus genetic dispersal measures. *Population Ecology*, 46(3), 281-285.
- Vuylsteke, B., Vandenhoudt, H., Langat, L., Semde, G., Menten, J., Odongo, F., Ayubu, A., Sika, L., Buve, A., & Laga, M. (2010). Capture–recapture for estimating the size of the female sex worker population in three cities in Côte d'Ivoire and in Kisumu, western Kenya. *Tropical Medicine & International Health*, 15(12), 1537-1543.
- Walker, T. J., & Wineriter, S. A. (1981). Marking techniques for recognizing individual insects. *The Florida Entomologist*, 64(1), 18-29.
- Wang, R., Ovaskainen, O., Cao, Y., Chen, H., Zhou, Y. A. N., Xu, C., & Hanski, I. (2011). Dispersal in the Glanville fritillary butterfly in fragmented versus continuous landscapes: comparison between three methods. *Ecological Entomology*, 36(2), 251-260.
- Weseloh, R. M. (1985). Dispersal, survival, and population abundance of gypsy moth, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae), larvae determined by releases and mark-recapture studies. *Annals of the Entomological Society of America*, 78(6), 728-735.
- Weseloh, R. M. (1985). Dispersal, survival, and population abundance of gypsy moth, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae), larvae determined by releases and mark-recapture studies. *Annals of the Entomological Society of America*, 78(6), 728-735.
- White, G. C. (1982). *Capture-recapture and removal methods for sampling closed populations*. Los Alamos National Laboratory.

- White, G. C. (1983). Numerical estimation of survival rates from band-recovery and biotelemetry data. *The Journal of Wildlife Management*, 716-728.
- Wiens, J. J., & Donoghue, M. J. (2004). Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in ecology & evolution*, 19(12), 639-644.
- Wikelski, M., Moskowitz, D., Adelman, J. S., Cochran, J., Wilcove, D. S., & May, M. L. (2006). Simple rules guide dragonfly migration. *Biology letters*, 2(3), 325-329.
- Williams, M., & Cheal, B. (2002). Can we measure homelessness? A critical evaluation of the method of capture-recapture'. *International Journal of Social Research Methodology*, 5(4), 313-331.
- Wolf, W. W., & Stimmann, M. W. (1972). An Automatic Method of Marking Cabbage Looper Moths for Release—Recovery Identification. *Journal of Economic Entomology*, 65(3), 719-722.
- Woodward, A. R., Hines, T. C., Abercrombie, C. L., & Nichols, J. D. (1987). Survival of young American alligators on a Florida lake. *The Journal of wildlife management*, 931-937.

6. Internetové zdroje

<https://www.monarchwatch.org>