

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Antonín Hlaváček

Dálkové migrace pestřenkovitých (Diptera: Syrphidae)
Long-distance migrations of hover flies (Diptera: Syrphidae)

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Jiří Hadrava, Ph.D.

Praha, 2023

Prohlášení

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

V Praze, dne 1. 8. 2023

.....

Antonín Hlaváček

Poděkování

Děkuji svému školiteli, Jiřímu Hadravovi, a to nejen za cenné rady při psaní bakalářské práce, ale i za provedení skrze první úskalí vědeckého života. Dále bych rád poděkoval nadaci Nadání Josefa, Marie a Zdeňky Hlávkových, která mi umožnila účast na mezinárodní konferenci 11th International symposium on Syrphidae, ve francouzském Barcelonnette. V neposlední řadě patří dík mé úžasné přítelkyni a nejbližším kamarádům, jmenovitě Davidu Sommerovi a Petru Baňarovi, kteří mi dodávali sílu a energii práci dokončit a byli mi vždy nablízku.

Abstrakt

Dálková migrace hmyzu je dobře známý fenomén, studovaný zejména u motýlů (Lepidoptera) nebo sarančat (Caelifera). Až donedávna byla migrace pestřenek (Diptera: Syrphidae) považována spíše za okrajovou záležitost a nebyla ji věnována větší pozornost. Miliardy pestřenek se však každoročně účastní jarní a podzimní migrace, čímž dochází k přenosu stovek tun biomasy a živin.

Cílem této práce je shrnout dosavadní poznatky o migraci pestřenek v kontextu jejich ekologie a evoluce. V první části se věnuji biogeografii a diverzitě migrujících pestřenek a metodám studia migrace a jejich aplikaci ve výzkumu migrace pestřenek. V následujících kapitolách rozebírám migraci jednotlivých druhů v kontextu ekologie a evoluce. Zejména pak detailně pojednávám o populační dynamice, fenologii, orientaci a dimorfismu u migratorní generace.

Klíčová slova: pestřenkovití; migrace; ekologie; biogeografie; diverzita

Abstract

Long-distance migration of insects is well-known phenomenon, studied especially in butterflies and locusts. Until now, the migration of hover flies (Diptera: Syrphidae) was considered a rather marginal issue and not much attention has been given to it. However, billions of hoverflies take part in the spring and autumn migration every year, transferring hundreds of tonnes of biomass and nutrients.

The aim of this thesis is to review an existing knowledge on the migration of hoverflies in context of their ecology and evolution. In the first part, I discuss the biogeography and diversity of migratory hover flies, methods for studying migration and the application of such methods in hover flies migration. In the following chapters, I focus on the migration of particular species in context of their ecology and evolution, especially on population dynamics, phenology, orientation, and dimorphism in the migratory generation.

Keywords: flower flies; migration; ecology; biogeography; diversity

Obsah

1	Úvod.....	1
2	Metody studia migrace.....	2
2.1	Přímá pozorování a hromadná značení.....	2
2.2	Radary	4
2.2.1	Vertikální entomologické radary	4
2.2.2	Harmonické radary a telemetrie	5
2.3	Stabilní izotopy vodíku	6
2.4	Citizen science.....	7
3	Diverzita a biogeografie migrujících pestřenek	7
3.1	Palearktická oblast – Evropa	8
3.2	Palearktická oblast – Asie	11
3.3	Nearktická oblast.....	12
3.4	Neotropická oblast.....	13
3.5	Afrotropická oblast.....	14
3.6	Australská oblast	15
4	Ekologie	16
4.1	Fenologie	16
4.2	Abundance a populační dynamika.....	17
4.2.1	Asymetrický poměr pohlaví	19
4.3	Částečná migrace.....	20
4.4	Orientace	21
4.5	Selekce vhodných povětrnostních podmínek	23
4.6	Dimorfismus a adaptace migrujících pestřenek.....	24
4.6.1	Křídla.....	24
4.6.2	Energetické hospodaření	25
4.6.3	Letové svaly	26
4.6.4	Hormonální regulace	27
5	Diskuse a závěr	28
5.1	Plány do budoucna	30
6	Seznam literatury	31

1 Úvod

Dálková migrace hmyzu je povětšinou chápána jako hromadný směřovaný pravidelný pohyb s dočasnou nebo trvalou změnou habitatu (Williams, 1957). První zmínky o migraci hmyzu nalézáme již ve 13. století př. n. l., ve kterém jsou evidovány masivní ekonomické ztráty v Egyptě (Exodus 10: 12–20) a Kanaánu (Joel 1: 2–12) v důsledku migrace saranče pustinné (*Schistocerca gregaria* (Forskål, 1775)) (Nevo, 1996). Výzkum migrace hmyzu se pak po následujících 25 století omezoval pouze na ekonomicky významné nebo vizuálně atraktivní druhy.

Pestřenky (Syrphidae) jsou čeledí dvoukřídlého hmyzu (Diptera), která celosvětově čítá více než 6 100 druhů (Zhang, 2011). Dle nejnovějších fylogenomických studií jsou klasifikovány do 7 podčeledí (Ceriodinae, Eristalinae, Merodontinae, Microdontinae, Pipizinae, Syrphinae a Volucellinae) a několik tribů *incertae sedis* (Mengual et al., 2015; Moran et al., 2022; Wong et al., 2023). Dospělci jsou známi především díky Batesiánským mimikry, kdy napodobují různé žahadlové blanokřídlé (Hymenoptera: Aculeata), jako jsou včely, čmeláci, vosy či sršně (Golding & Edmunds, 2000; Hlaváček et al., 2022a; Penney et al., 2012). Silně diverzifikovaný habitus dospělců je v kontrastu s jejich potravními strategiemi – většina pestřenek se živí nektarem a pylem (Rotheray a Gilbert, 2011). Výjimkou jsou některé rody z podčeledi Microdontinae, u kterých ústní ústrojí v dospělosti zaniká (Reemer, 2012).

Pestřenky zprostředkovávají celou řadu ekosystémových služeb (Rotheray a Gilbert, 2011). Dospělci opylují až 72 % entomogamních hospodářských plodin a také 70% druhů rostlin vyskytujících se v Palearktické oblasti (Doyle et al., 2020). Larvy pestřenek z podčeledí Pipizinae a Syrphinae se živí mšicemi a jsou tak využívány jako biologická kontrola (Bellefeuille et al., 2021). Dle některých studií jsou tyto larvy několikanásobně efektivnější predátoři než například všem dobře známá slunéčka (Coccinellidae) (Bičík a Láska, 2011).

První doklady o migraci pestřenek sice pocházejí již ze století devatenáctého (Symes, 1864; Walker, 1864), avšak systematické observační studie jsou záležitostí až 70. let století dvacátého (Aubert a Goeldlin de Tiefenaou, 1976; Gatter, 1976). Tradičně rozlišujeme u pestřenek jarní a podzimní tah. Počet jedinců migrujících na jaře a na podzim se řádově liší a i průběh migrace je zcela rozdílný (Wotton et al., 2019). Jarní migrace směrem na sever (v Holoarktu) je ve srovnání s podzimním tahem méně orientovaná (Gao et al., 2020) a z toho důvodu hůře pozorovatelná. Podzimní migrace je výrazně nápadnější a orientované letící

masy pestřenek mohou být při svém letu na jih pozorovány od konce července (Norsko, Dánsko) až do konce října (jižní Evropa). Pestřenky (stejně jako většina hmyzu) jsou relativně krátkověké organizmy s maximálně několika generacemi ročně (Speight, 2017). Na rozdíl od ptáků či letounů se tak jarní a podzimní migrace účastní odlišné generace, které jsou i příslušně adaptovány (Doyle et al., 2022).

V současnosti se dostává migraci pestřenek stále více pozornosti, a to jak díky intenzivnímu rozvoji entomologických radarů (Chapman et al., 2003; Gao et al., 2020), tak zejména kvůli ekologickému významu migrujících pestřenek (Gilbert, 2019; Wotton et al., 2019).

V první části této bakalářské práce shrnuji dosavadní poznatky o biogeografii a diverzitě migrujících pestřenek v kontextu fylogeneze a evoluce migrace. Krátce se taktéž zmiňuji o metodách využitelných ve výzkumu migrace pestřenek a selekci tras vhodných pro jejich migraci. V druhé části se zabývám ekologií, eko-morfologií a adaptacemi souvisejícími s dálkovou migrací u pestřenek. Zvláštní zřetel je pak kladen na orientaci letu, fenologii, selekci vhodných povětrnostních podmínek, dimorfismus migratorní generace a rozdíly v poměru pohlaví.

2 Metody studia migrace

Nejsnáze můžeme migraci hmyzu pozorovat v horských sedlech (Aubert a Goeldlin de Tiefenaou, 1976; Gepp, 2004; Lack a Lack, 1951), na poloostrovech (Hawkes et al., 2022b; Sutton, 1969) či pobřežích (Fisler a Marcacci, 2022; Hawkes et al., 2022a). Geomorfologické uspořádání těchto míst vede k vyšší koncentraci migrantů (Menz et al., 2019a). Migrace je neoddelitelně spjata i se směrem a rychlostí větru (Gao et al., 2020), kdy v odezvě na povětrnostní podmínky hmyz mění směr letu a výšku letové hladiny. Kombinace georeliéfu a nízké letové hladiny tvoří z výše zmíněných habitatů ideální místa pro pozorování dálkové migrace nejen hmyzu, ale třeba také ptáků nebo netopýrů (Menz et al., 2019a; Vavřík et al., 2016).

2.1 Přímá pozorování a hromadná značení

Tradičním způsobem studia migrace jsou přímá pozorování, nezdědka kdy doplněna o extrapolaci celkového počtu migrantů (Beebe, 1951; Hawkes et al., 2022a; Menz et al., 2019a). Pozorování mohou být prováděna osobně (Gepp, 1975; Hawkes et al., 2022a), za pomoci kamer (Menz et al., 2019a) nebo za využití různých typů pastí. Nejčastěji jsou využívány tzv. Malaiseho pasti (Malaise, 1937), které i přes svou vysokou

selektivitu (Campbell a Hanula, 2007) dodnes patří mezi nejrozšířenější a nejspolehlivější metody využívané pro studium dvoukřídlých (Burgio a Sommaggio, 2007). Vedle Malaiseho pastí jsou používány i různé modifikace nárazových pastí (Aubert, 1963; Raymond et al., 2013) nebo tzv. Helgolandských tunelových pastí (Martens, 2020). Řada záznamů o migraci pestřenek byla získána i díky světelným lapačům, které však byly instalovány za účelem sběru nočních motýlů a pestřenky chytali pouze přes den, kdy lapače fungovaly jako nárazové pasti (Hill, 2013; Jia et al., 2022; Sparks et al., 1986).

Hromadné značení jedinců se i přes svou popularitu v populační ekologii (Schroeder a Mitchell, 1981; Wolf et al., 1997) nikdy neseťkalo u migrujících pestřenek s větším úspěchem. Na přelomu 60. a 70. let dvacátého století se tým Jacqua Auberta (Aubert et al., 1969) pokoušel značit pestřenky v alpských průsmycích pomocí fluorescenčních prášku *Lumogen T* nanášeného vzduchovou pistolí na hmyz zachycený v kapse tunelové pasti umístěné v průsmyku Col de Bretolet. Počet označených pestřenek následně porovnali s počtem označených/neoznačených jedinců zachycených identickými pastmi v průsmyku Col de la Golése, vzdáleném necelé tři kilometry od místa značení a v průsmyku Col du Glandon vzdáleného na 111 kilometrů. Z 48 až 53 000 označených pestřenek (M), bylo znovu zachyceno pouze 31 označených jedinců – Col de la Golése (R), respektive pět označených jedinců – Col du Glandon. Při celkovém počtu 60 000 (T) pestřenek zachycených na Col de la Golése se jedná o žalostný výsledek, kdy byla zachycena pouze jedna označená pestřenka na 1 935 neoznačených. Použití jednoduchého Lincoln – Petersonova indexu pro odhad velikosti populace (Lincoln, 1930; Petersen, 1896), viz rovnice níže, nám napovídá, že byl výzkum zatížen jistou metodickou chybou.

$$N = \frac{M \times T}{R} = \frac{53\,000 \times 60\,000}{31} = 100\,645\,161$$

Je vysoce nepravděpodobné, že by během sledovaného období migrovalo přes 100 milionů jedinců, když celkový počet migrujících pestřenek mezi lety 1962 až 1973 nepřesáhl ani 2,4 milionu (Aubert a Goeldlin de Tiefenaou, 1976). Sami autoři přiznávají, že po označení na Col de Bretolet mohli některé pestřenky zvolit jinou migrační cestu. Mezi další časté příčiny nízkých zpětných odchytů patří zvýšená mortalita jedinců. Použitý fluorofor by dle autorů neměl být díky své rychlosti odpařování pro hmyz toxický, avšak samotné značení mohlo vést k nadměrnému stresování jedinců. Případné zakrytí jejich smyslových orgánů barvou však zřejmě nemělo na orientaci a let jedinců výraznější vliv (Aubert et al., 1969).

Za použití stejné metodiky opakovali Aubert a Goelding (1981) tento pokus i o 12 let později, kdy si na teoretické migrační trase vybrali několik dalších průsmyků zakončených již zmiňovaným Col de Bretolet (Aubert a Goeldlin de Tiefenaou, 1981). Poměry zpětně chycených/označených pestřenek byly takřka identické jako ve studii z roku 1969 (Aubert et al., 1969). Navzdory všem metodickým chybám, na které sami autoři upozorňují, jsou tyto dvě studie jediným doloženým pozorováním migrační trasy o celkové délce přes 160 km (Aubert a Goeldlin de Tiefenaou, 1981).

Přímá pozorování se pojí s celou řadou metodických problémů, jako je například časová náročnost, extrapolace pouze na základě krátkého časového úseku, z malého počtu jedinců nebo malé plochy pastí, která nikdy nepokryje celý migrační koridor. I přes tyto nevýhody jsou metody přímého pozorování jediné, které umožňují přesnou identifikaci druhů, jejich pohlaví nebo celkově výzkum a popis tzv. *nature history*.

2.2 Radary

Již několik málo let po 2. světové válce, během které došlo k prvnímu významnému rozvoji této technologie, si někteří autoři všimli ozvěn na radarech způsobených migrujícím hmyzem (Crawford, 1949; Rainey, 1955). Až do 90. let 20. století byly s úspěchem využívány klasické skenovací radary, a to buď umístěné na zemi s paprsky směřujícími vzhůru (Schaefer, 1976) nebo umístěné na palubách letadel s paprsky směřujícími dolů (Schaefer a Rainey, 1979). Díky radarům v letadlech se například podařilo nepřetržitě sledovat migraci severoamerických mūr po více než 400 kilometrů (J. W. Chapman et al., 2011a; Wolf et al., 1997). Kvůli vysoké časové i finanční náročnosti se v průběhu 90. let začalo od skenovacích radarů postupně upouštět až došlo k jejich úplnému nahrazení radary vertikálními a harmonickými.

2.2.1 Vertikální entomologické radary

Vertikální radary vysílají ve specifických časových intervalech svazek paprsků, který může díky rotaci roviny lineární polarizace detekovat celou řadu charakteristik, např. velikost, tvar, letová hladina, směr a rychlost detekovaného objektu, které by byly ze skenovacích radarů pouze složitě extrapolovatelné (Chapman et al., 2003; J. W. Chapman et al., 2011a). Automatické zpracování naměřených dat umožňuje získat i několikaletá pozorování bez větší časové investice (J. W. Chapman et al., 2011a).

Významným průlomem na poli migrace pestřenek bylo přes deset let dlouhé radarové pozorování z jižní Británie, které ukázalo, že celkový počet pestřenek každoročně migrujících

z/do Británie fluktuuje mezi jednou a čtyřmi miliardami jedinců (Wotton et al., 2019). Tato čísla o řád překonala i nejodvážnější odhady založené na klasických monitorovacích metodách (viz výše) (Aubert a Goeldlin de Tiefenaou, 1976). Autoři brzy odhalili, že takto ohromné množství jedinců nutně musí ovlivnit i distribuci a přenos biomasy mezi Británií a Francií. Migranti navíc zprostředkovávají celou řadu ekosystémových služeb, jako je opylování nebo biologická kontrola škůdců, což se musí nutně odrazit v ročních výnosech hospodářských plodin (Gilbert, 2019; Wotton et al., 2019).

Za využití identických entomologických radarů byla popsána i schopnost orientace a směrovost letu u pestřenek (Gao et al., 2020), která byla do té doby přisuzována pouze motýlům či sarančatům (Guerra et al., 2014), více viz kapitola 4.4.

Největší nevýhodou vertikálních entomologických radarů zůstává jejich cena, kterou odhadl Chapman a kolektiv (2003) na 30 000 amerických dolarů, tj. dnes přes 49 500 dolarů, respektive necelých 1,1 milionu korun po započtení inflace. Vysoké pořizovací a servisní náklady jsou hlavním důvodem, proč celkově vzniklo pouze několik málo kusů.

2.2.2 Harmonické radary a telemetrie

Harmonické odpovídače jsou v zásadě polovodičové usměřňovače, které vyslanou vlnu odrážejí zpět k vysílači s přesně poloviční vlnovou délkou. Jelikož je množství přirozeně se vyskytujících usměřňovačů velmi malé, můžeme sledovat dané jedince bez rušivých signálů z okolí (J. W. Chapman et al., 2011a). Na rozdíl od telemetrického sledování jedinců (kdy je na těle hmyzu umístěný samotný vysílač) nepotřebují harmonické odpovídače baterii a díky své nízké váze (dnes používané odpovídače váží od 1 do 15 mg (Maggiore et al., 2019; Miller et al., 2022), ale byly vyvinuty i přístroje o váze 0,4 mg (Roland et al., 1996)) se stávají atraktivní i pro výzkum disperze menšího hmyzu. Krátký dosah (maximálně vyšší stovky metrů) a zejména nemožnost identifikovat sledovaného jedince bez opětovného odchyty diskvalifikovali harmonické radary jako metodu pro sledování dlouhých migračních tras. Své místo si však našli ve výzkumu metapopulační dynamiky (Ovaskainen et al., 2008), v monitoringu invazních druhů (Maggiore et al., 2019) nebo v zemědělství (Miller et al., 2022).

Alternativou k harmonickým radarům jsou aktivní telemetrické vysílače (Knight et al., 2019; Menz et al., 2022), které sami o sobě vysílají signál k přijímači a dávají nám tak informaci nejen o poloze, ale i identitě jedince. Hlavní nevýhodou telemetrických vysílačů je kromě ceny právě již výše zmiňovaná hmotnost. Vývoj vysílačů sice kráčí v posledních

letech mílovými kroky kupředu (srov. 300 mg v roce 2010 (Wikelski et al., 2010) a jen 80 mg v roce 2021 (Shearwood et al., 2021)), ale na využití telemetrických značek ve výzkumu pestřenek si budeme muset ještě pár let počkat. Největší prokazatelně migrující pestřenkou je pestřenka trubcová (*Eristalis tenax*) (Speight, 2017), jejíž hmotnost se pohybuje okolo 116 ± 14 mg (Tomlinson and Menz, 2015), tudíž nejlehčí z telemetrických značek dosahují zhruba 8/10 hmotnosti jedince. U obratlovců je za maximální hmotnost značky standartně považována 1/20 hmotnosti jedince (Kissling et al., 2014). Dle Kalába et al. (2021) je u hmyzu situace výrazně komplikovanější a nejdůležitějším faktorem ovlivňující letovou aktivitu je teplota. Během nízkých teplot může dojít k poklesu letové aktivity i u jedinců označených velmi lehkou značkou (26 % hmotnosti těla). Naopak při optimálních aktivačních teplotách dokáže hmyz bez větších potíží unést i relativně těžkou značku (72 % hmotnosti těla).

2.3 Stabilní izotopy vodíku

V poslední době na oblibě získávají metody analýzy stabilních izotopů vodíků (Clem et al., 2023, 2022; Raymond et al., 2014). Deuterium (^2H , D) je stabilní izotop vodíků, jehož zastoupení vůči běžnému vodíku ^1H je odvislé od zeměpisné šířky, elevace či teploty (Bowen et al., 2005). Je tak možné sestavit mapy koncentrace na základě poměru izotopů ve srážkové vodě. Obsah deuteria se pak propisuje i do tkání živočichů, kteří pocházejí z dané oblasti a dle rovnice níže je stanoveno δ -Vzorku jako poměr těžšího z izotopů ku lehčímu v poměru vzorku ku standardu vyjádřeno jako promile rozdílu od referenční hodnoty (Quinby et al., 2020).

$$\delta \text{ Vzorku} = \left\{ \frac{\frac{^2\text{H}}{^1\text{H}} \text{ vzorku}}{\frac{^2\text{H}}{^1\text{H}} \text{ stand.}} - 1 \right\} \times 1000\text{‰}$$

U hmyzu jsou při určování původu analyzovány metabolicky neaktivní tkáně (např. křídla nebo exoskelet nohou), které neprocházejí obměnou a zabudované deuterium tak pochází z lokality, kde se daný jedinec vyvíjel jako larva a kukla (Clem et al., 2023; Schimmelman, 2011). Touto metodou byla zjištěna například migrace severoamerických pestřenek z Kanady až do Alabamy (Clem et al., 2023) nebo původ jarních migrantů v jižní Francii (Raymond et al., 2014).

2.4 Citizen science

Nejnovější nepřímou metodou, která si našla uplatnění ve výzkumu migrace, je analýza latitudinálního posunu abundance. Na základě dat získaných metodami *citizen science* jsou v rámci vybraných zeměpisných šířek porovnávány výskyty jednotlivých druhů během sezóny. Náhlý přírůstek následovaný úbytkem jedinců v jedné zeměpisné šířce a následný výskyt v nižší/ vyšší zeměpisné šířce může být důsledkem hromadné dálkové migrace druhu.

Tyto studie jsou nutně zatíženy celou řadou metodických chyb pojících se s občanskou vědou, ale i přes mnohé nevýhody jsou neocenitelným pomocníkem při primárním průzkumu málo známých regionů jako je v kontextu dálkové migrace pestřenek například Austrálie (Finch a Cook, 2020) nebo Severní Amerika (Menz et al., 2019a).

3 Diverzita a biogeografie migrujících pestřenek

Pestřenky jsou kosmopolitně rozšířenou čeledí s výjimkou Antarktidy a několika málo ostrovů v jižním Atlantiku (Thompson a Vockehort, 1989a). Nejvyšší druhové diverzity dosahují v Neotropích, odkud je známo více než 2000 druhů (Thompson et al., 2010) a velkou diverzitu očekáváme taky v dosud nepříliš probádané Orientální oblasti (771 formálně popsanych druhů v roce 1975 (Knutson et al.), od té doby stovky nově formálně popsanych druhů (např. Mengual, 2022; Sankararaman et al., 2022; Thompson, 2019; Thompson et al., 2017)). Relativně vysoké diverzity dosahují také v Evropě, odkud je známo 892 druhů pestřenek (European Red List of Hoverflies, 2023; Speight, 2017). Jedním z center evropské diverzity pestřenek je Mediterán (Aguado-Aranda et al., 2023; Radenković et al., 2018). Mnohé rody evropských pestřenek jsou však adaptované na chladné klima a většina jejich zástupců se vyskytuje spíše v horských a severských oblastech (Keil and Konvička, 2005). Znamá diverzita Nearktické oblasti je jen o něco málo nižší než evropská a čítá přes 818 druhů (Thompson, 2010). Z celé Afrotropické oblasti je známo pouze něco málo přes 610 druhů (Ssymank et al., 2021), ale vzhledem k neprobádanosti celého regionu můžeme očekávat, že počet druhů zde bude výrazně vyšší. Celkový počet druhů v Afrotropické oblasti však pravděpodobně nebude ani zdaleka dosahovat diverzity v Orientální nebo Neotropické oblasti. Poslední příčku v diverzitě zaujímá Austrálie a Oceánii, odkud je známo pouze 427 druhů pestřenek (Thompson a Vockehort, 1989b), z nichž se 193 vyskytuje v Austrálii (Australian Faunal Directory, 2023).

Pestřenky jsou hluboce izolovaná linie dvoukřídlého hmyzu, od sesterské skupiny (Schizophora + Pipunculidae) se oddělily již v první polovině křídly a jejich následná

diverzifikace je spojována s radiací krytosemenných rostlin (Wong et al., 2023). Fylogeografický původ pestřenek není doposud spolehlivě objasněn, spekuluje se jak o gondwanském původu, z oblasti dnešní Antarktidy a Jižní Ameriky, ale i o laurasijském původu, z oblasti dnešního Orientu. Pravděpodobnější se však zdá být původ gondwanský (Cheng a Thompson, 2008; Rotheray a Gilbert, 2011).

Všechny známé migratorní druhy patří do podčeledí Eristalinae, Syrphinae a Volucellinae. Vzhledem k nepřibuznosti těchto podčeledí v rámci pestřenek (Mengual et al., 2015; Moran et al., 2022; Wong et al., 2023) a nepřibuznosti migrujících druhů i v rámci samotných podčeledí se můžeme domnívat, že fenomén migrace vznikl u pestřenek mnohokrát nezávisle. U skupin sesterských pestřenkám (Schyzophora+ Pipunculidae) nebyla migrace nikdy pozorována.

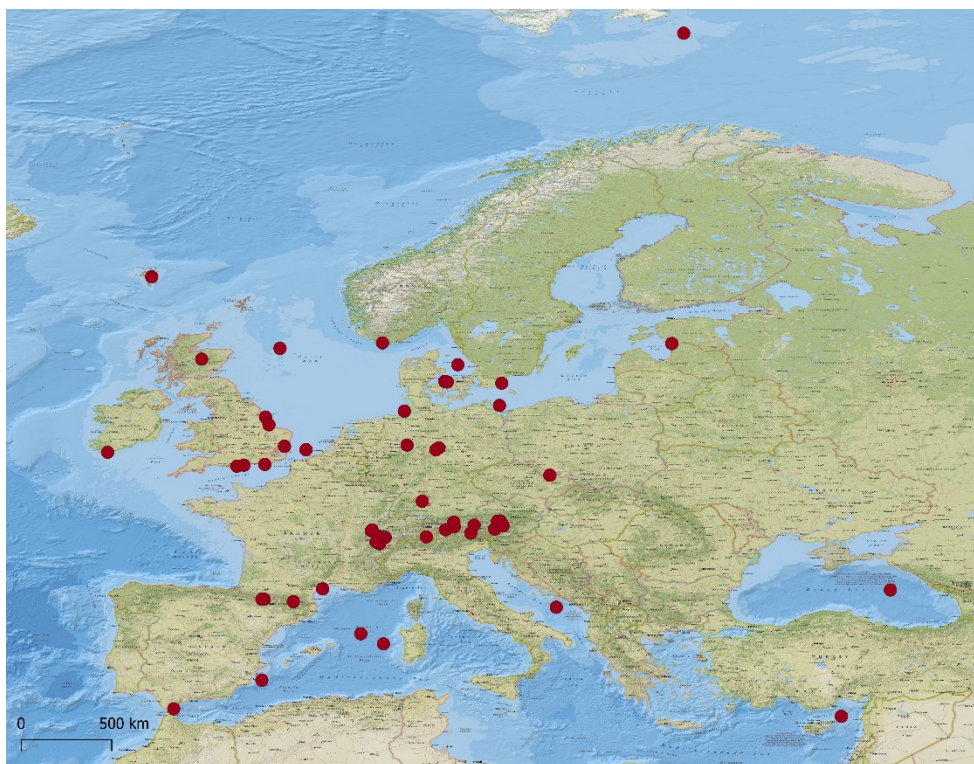
3.1 Palearktická oblast – Evropa

První pozorování dálkové migrace pestřenek pocházejí již z poloviny 19. století, popisují neočekávaný masivní podzimní tah pestřenek na jihu Británie (Buchman, 1871; Dunning, 1869; Symes, 1864; Walker, 1864). V podobném duchu se nesla i většina studií ve století dvacátém, sestávajících nejčastěji z náhodného pozorování podzimního tahu pestřenek skrze horská sedla (Burmman, 1978; Gepp, 1975; Snow a Ross, 1952; Williams et al., 1956), na pobřeží moří (Nielsen, 1968; Speight, 1996) či pozorování tahu z lodí (Lempke, 1962; Schmid, 1999) a ropných plošin (Young, 1984). Velká část těchto studií trpí svou nesystematičností a krátkou dobou pozorování zpravidla v délce několika hodin až jednotek dnů (Snow a Ross, 1952; Sutton, 1969). Mezi nejobskurnější případy patří pozorování údajné migrace pestřenek založené na počtu much rozpláclych na chladiči autorova automobilu (George, 1960), které bylo „vyšší než obvyklé“. Někteří autoři dokonce dlouhodobě a zcela chaoticky zaměňovali dálkovou migraci s lokální disperzí (Speight, 1996).

Významný posun ve studiu migrace palearktických pestřenek přišel až v 60. a 70. letech 20. století, kdy autoři studií ze švýcarského průsmyku Col de Bretolet (Aubert, 1962; Aubert a Goeldlin de Tiefenaou, 1981, 1976; Aubert a Jaccard, 1981) a německého Randecker Maar (Gatter, 1976; Gatter et al., 2020) opakovaně pozorovali podzimní tah pestřenek přes Alpy. Na obou lokalitách byly po více než deset sezón, od července do října, exponovány modifikované nárazové a Malaiseho pasti. Zejména díky studiím Jacqua Auberta bylo migratorní chování popsáno u 30 evropských druhů pestřenek včetně fenologie a poměru pohlaví u jednotlivých druhů (Aubert, 1962; Aubert et al., 1969; Aubert a Goeldlin de Tiefenaou, 1976; Aubert a Jaccard, 1981).

Nejsevernější záznamy podzimní migrace pestřenek pocházejí z Norska (Nielsen, 2009) a Británie (Buchman, 1871). Je známo i jedno pozorování podzimní migrace na/přes Faerské ostrovy (Jensen, 2001), nicméně i autoři této studie uvádějí, že pozorování předcházelo silný orkán, který mohl pestřenky na ostrovy vrhnout. Ovšem, severní rozšíření pestřenek sahá až na Špicberky, kde oba tamní druhy nepřezimují a na ostrovy pravděpodobně pravidelně migrují (Elton, 1925). Pozorování z Faerských ostrovů by tak mohla být opravdu součástí migrační trasy pestřenek ze severu.

K pestřenkám migrujícím ze Skandinávie se dále přidávají i jedinci z Pobaltí (Martens, 2020), střední Evropy (Gepp, 2004; Hlaváček et al., 2022b), Francie (Aubert et al., 1969) nebo Německa (Gatter et al., 2020), respektive alespoň část populace uzpůsobená k migraci. Jiná část populace migratorních druhů v těchto oblastech přezimuje (Doyle et al., 2022; Odermatt et al., 2017). Pestřenky dále pokračují jihozápadním směrem (Gao et al., 2020), k čemuž využívají vhodné povětrnostní podmínky (Hawkes et al., 2022b) a schopnost orientace dle slunce (Massy et al., 2021), více viz kapitola 4.4.



Mapa 1. Záznamy migrace pestřenek v palearktické oblasti. Body reprezentují jednotlivá pozorování. Mapa byla vytvořena v programu QGIS 3.28 (QGIS project, 2023) na základě zdrojů zmíněných v Tabulce 1.

Na základě jednotlivých pozorování a směru migrace se můžeme domnívat, že pestřenky stabilně využívají několik málo migračních tras (Odermatt et al., 2017), viz graf. 1. I přes to, že dálková migrace pestřenek je v Palearktu zdokumentována zdaleka

nejlépe, neexistuje jediný záznam o migraci přes Balkánský poloostrov (s výjimkou jednoho pozorování jarní migrace z lodi kotvící v Jaderském moři) nebo z Kavkazu. Nejvýchodnější pozorování migrace pestřenek pochází z Černého moře, konkrétně z lodi kotvící asi 165 km jižně od Novorossijsku (Zaitsev, 1970).

Cíl podzimních migrantů taktéž není známý. Nejjižnější pozorování máme ze španělských Pyrenejí (Snow a Ross, 1952; Williams et al., 1956). Na základě pozorování jarního návratu pestřenek, např. z jižního svahu Gibraltaru (Ebejer a Bensusan, 2010) nebo Kypru (Hawkes et al., 2022a), se můžeme domnívat, že pestřenky nalézají svá zimní útočiště minimálně v oblastech Maghrebu a Levanty. Analýzou odrazivosti zeleně (založené na poměru absorpce červeného a blízkého IR světla, které vegetace absorbuje, respektive odrazí) lze přibližně stanovit začátek vegetačního období v jednotlivých oblastech. Pestřenky migrující na jaře přes Kypr pocházejí pravděpodobně nejen z blízké Sýrie, ale i Saudské Arábie, Iráku a Íránu (Hawkes et al., 2022a).

Pobaltí → Česko → Rakousko/ Německo → Švýcarsko → Francie → Španělsko → ?
Skandinávie → Německo → Švýcarsko → Francie → Španělsko → ?
(Faerské ostrovy) → Britské ostrovy → Francie → Španělsko → ?
Rusko → Černé moře → ?

Graf 1. Hypotetické migrační trasy palearktických pestřenek. Jednotlivé trasy byly sestaveny na základě práce Odermatta et al. (2017) a nejnovějších studií citovaných v Tabulce 1.

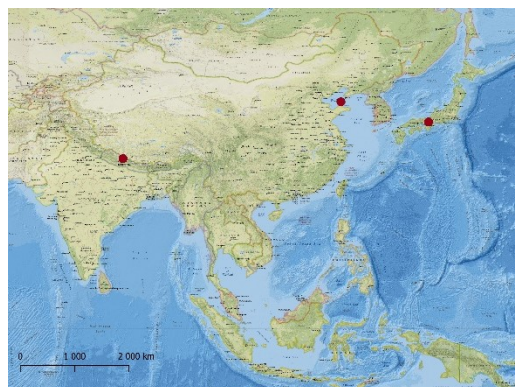
V Evropě je známo přes 892 druhů pestřenek (European Red List of Hoverflies, 2023; Speight, 2017). Migratorní chování bylo zdokumentováno minimálně u 52 druhů z 23 rodů, viz tabulka 1. Mezi nejpočetnější a nejběžnější podzimní migranty patří ubikvitní druhy s aphidofágními larvami jako jsou pestřenka pruhovaná (*Episyrphus balteatus* (De Geer 1776)), pestřenka psaná (*Sphaerophoria scripta* (Linnaeus, 1758)), pestřenka *Melanostoma mellinum* (Linnaeus, 1758) nebo pestřenka *Eupeodes corollae* (Fabricius, 1794) (Aubert a Goeldlin de Tiefenaou, 1976). Právě mšicožravost může být jedním z hlavních důvodů jarního návratu těchto pestřenek. To však nemůže platit u pestřenky *Eristalis tenax*, jejíž larvy se vyvíjejí v eutrofizovaných vodách, loužích či výkalech (Rotheray a Gilbert, 2011). Vysvětlení tohoto fenoménu tak bude pravděpodobně výrazně komplexnější, zahrnující kromě potravních příležitostí i prostorovou a populační dynamiku jednotlivých druhů.

Druh	P	J	Druh	P	J	Druh	P	J
<i>Dasysyrphus albostrigatus</i>	✓		<i>Fagisyrphus cinctus</i>	✓		<i>Platycheirus peltatus</i>	✓	
<i>Dasysyrphus tricinctus</i>	✓		<i>Helophilus pendulus</i>	✓		<i>Platycheirus scutatus</i>	✓	
<i>Dasysyrphus venustus</i>	✓		<i>Helophilus tirvittatus</i>	✓	✓	<i>Scaeva albomaculata</i>		
<i>Didea alneti</i>	✓		<i>Cheilosia pagana</i>	✓		<i>Scaeva mecogramma</i>		
<i>Didea fasciata</i>	✓		<i>Lapposyrphus lapponicus</i>	✓		<i>Scaeva pyrastris</i>	✓	✓
<i>Epistrophe ochrostoma</i>	✓		<i>Megasyrphus erraticus</i>	✓		<i>Scaeva selenitica</i>	✓	
<i>Episyrphus balteatus</i>	✓	✓	<i>Melangyna cincta</i>	✓		<i>Sphaerophoria interrupta</i>	✓	
<i>Eristalinus taeniops</i>		✓	<i>Melanostoma mellinum</i>	✓	✓	<i>Sphaerophoria scripta</i>	✓	✓
<i>Eristalis abusiva</i>		✓	<i>Melanostoma scalare</i>	✓		<i>Syrphus ribesii</i>	✓	✓
<i>Eristalis arbustorum</i>	✓	✓	<i>Meliscaeva auricolis</i>	✓	✓	<i>Syrphus torvus</i>	✓	
<i>Eristalis interrupta</i>	✓		<i>Meliscaeva cinctella</i>	✓		<i>Syrphus vitripennis</i>	✓	
<i>Eristalis pertinax</i>	✓	✓	<i>Parasyrphus annulatus</i>	✓		<i>Volucella zonaria</i>	✓	
<i>Eristalis similis</i>	✓		<i>Parasyrphus lineolus</i>	✓		<i>Xanthadrus commtus</i>	✓	
<i>Eristalis tenax</i>	✓	✓	<i>Parasyrphus punctulatus</i>	✓		<i>Xylota florum</i>	✓	
<i>Eupeodes corollae</i>	✓	✓	<i>Parasyrphus vittiger</i>	✓		<i>Xylota segnis</i>	✓	
<i>Eupeodes latifasciatus</i>	✓		<i>Platycheirus albimanus</i>	✓		<i>Xylota sylvarum</i>	✓	
<i>Eupeodes lundbecki</i>	✓		<i>Platycheirus clypeatus</i>	✓				
<i>Eupeodes luniger</i>	✓		<i>Platycheirus manicatus</i>	✓				

Tabulka 1. Seznam migrujících druhů pestřenek známých z Palearktické biogeografické oblasti. P: podzimní migrace, J: jarní migrace. Nomenklatura druhů vychází ze *Systema Dipterorum* (Evenhuis a Pape, 2023). Data o migraci byla převzata z následujících článků: (Aubert, 1962; Aubert a Goeldlin de Tiefenaou, 1981, 1976; Aubert a Jaccard, 1981; Buchman, 1871; Burmann, 1978; Dal a Irhammer, 1981; Dunning, 1869; Ebejer a Bensusan, 2010; Eimer, 1882; Eitschberger, 1973; Fisler a Marcacci, 2022; Gatter, 1976, 1975; Gatter a Schmid, 1990; Gatter et al., 2020; Gepp, 2004, 1975; Hawkes et al., 2022a; Hlaváček et al., 2022b; Huss, 1975; Jeekel a Overbeek, 1968; Jensen, 2001; Kehlmaier, 2002; Krčmar et al., 2010; Lack a Lack, 1951; Lempke, 1962; Martens, 2020; Mazzucco, 1967; Meineke, 1979; Nielsen, 1968, 2009; Parmenter, 1960; Pedersen, 1982; Saunt, 1945; Schmid, 1999, 1987; Snow a Ross, 1952; Speight, 1996; Sutton, 1969; Svensson a Janzon, 1984; Verlinden, 2020; Walker, 1864; Williams et al., 1956; Young, 1984; Zaitsev, 1970)

3.2 Palearktická oblast – Asie

Výzkum dálkové migrace pestřenek patří ve východním Palearktu, v kontextu ostatních ekonomicky významných druhů, jako jsou zavíječi (Guo et al., 2019) nebo křísi (Hereward et al., 2020), spíše k okrajovým záležitostem, a to i přes vysokou diverzitu (Hippa et al., 2015) a vhodné geomorfologické podmínky pro sledování tohoto fenoménu. Pozorování z Himalájí ukázala, že fenologie migrace je pravděpodobně stejná jako v západním Palearktu. pestřenky migrují na podzim na jih do Orientální oblasti a na jaře se přes vysoká himalájská sedla (např. průsmyk Thorong La, 5 416 m n. m.) vracejí zpět na sever (Gatter, 1980). Detailní vhled do východo-palearktické migrace vnesla komplexní studie z minulého roku popisující migraci *Episyrphus balteatus*



Mapa 2. Záznamy migrace pestřenek ve východním Palearktu. Body reprezentují jednotlivá pozorování. Mapa byla vytvořena v programu QGIS 3.28 (QGIS project, 2023) na základě zdrojů zmíněných v Tabulce 2.

přes úžinu mezi Pochajským mořem a Korejským zálivem. Pestřenky migrující na podzim pocházejí pravděpodobně z čínské provincie Vnitřní Mongolsko a migrují až do 1300 km vzdálené provincie An-chuej (Jia et al., 2022). Migrace pestřenek probíhá údajně i mezi Japonskými ostrovy (Ohishi a Takemoto, 1998), avšak hromadná migrace zde nebyla nikdy uspokojivě dokumentována, viz mapa 2.

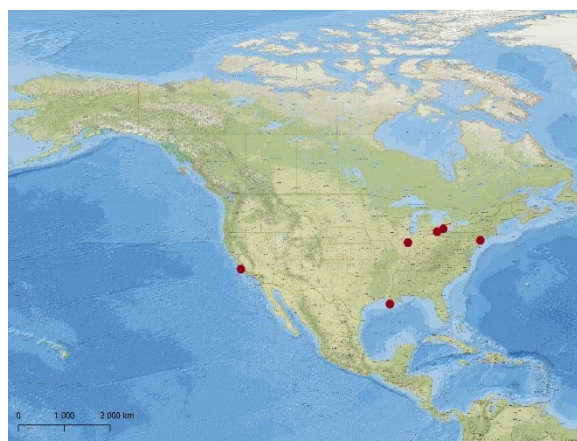
Doposud bylo migratorní chování ve východním Palearktu prokázáno u devíti druhů pestřenek. S výjimkou *Scaeva komabensis* (Matsumura, 1918) a *Dasysyrphus bilineatus* (Matsumura, 1917) jsou všechny druhy známými migranty i v Evropě, viz tabulka 2. Mezi hlavní důvody migrace hmyzu ve východní Asii pravděpodobně patří vyšší dostupnost potravy ve vyšších zeměpisných šířkách (Hereward et al., 2020), ale i vyšší kontinentalita spojená s chladnějšími zimními obdobími.

Druh	P	J	Druh	P	J	Druh	P	J
<i>Dasysyrphus bilineatus</i>	✓	✓	<i>Episyrphus balteatus</i>	✓	✓	<i>Sphaerophoria scripta</i>		✓
<i>Didea alneti</i>	✓	✓	<i>Eristalis tenax</i>	✓		<i>Syrphus ribesii</i>		✓
<i>Didea fasciata</i>	✓	✓	<i>Scaeva komabensis</i>	✓	✓	<i>Syrphus ribesii/vitripennis</i>		✓

Tabulka 2. Seznam migrujících druhů pestřenek známých z Východní Palearktické oblasti. P: podzimní migrace, J: jarní migrace. Nomenklatura druhů vychází z *Systema Dipteroorum* (Evenhuis a Pape, 2023). Data o migraci převzata z následujících článků: (Gatter, 1980; Guo et al., 2020; Jia et al., 2022; Ohishi a Takemoto, 1998)

3.3 Neartická oblast

Dálkové migrace hmyzu jsou v Severní Americe dobře známým fenoménem, zejména díky migraci monarchů stěhovavých (*Danaus plexippus* (Linnaeus, 1758) (Reppert a de Roode, 2018). S výjimkou jednoho pozorování migrace pestřenky trubcové (*Eristalis tenax*) na východním pobřeží (Shannon, 1926) a dat získaných z ropných plošin v Mexickém zálivu (Sparks et al., 1986) je výzkum migrace pestřenek v Neartku otázkou až posledních pěti let (Clem et al., 2023, 2022; Menz et al., 2019a; Skevington a Buck, 2021). Vzhledem k absenci pohoří orientovaných východozápadním směrem je přímé pozorování migrace omezeno takřka jen na pobřeží nebo poloostrovy (Menz et al., 2019a), viz mapa 3. Nejen proto se v Severní Americe dostávají do popředí metody nepřímého výzkumu migrace jako je analýza stabilních izotopů (Clem et al., 2023, 2022) nebo metaanalýzy fenologických studií a dat získaných metodami *citizen science* (Menz et al., 2019a).



Mapa 3. Záznamy migrace pestřenek v neartické oblasti. Body reprezentují jednotlivá pozorování. Mapa byla vytvořena v programu QGIS 3.28 (QGIS project, 2023) na základě zdrojů zmíněných v Tab. 3.

Díky izotopové analýze deuteria bylo prokázáno migratorní chování např. u *Eupeodes americanus* (Wiedemann, 1830), *Syrphus rectus* Osten Sacken, 1875 nebo *Syrphus ribesii* (Linnaeus, 1758) (Clem et al., 2023, 2022), viz tabulka 3. Pestřenka *Eupeodes americanus* je ekonomicky významný (Bellefeuille et al., 2021) několikagenerační druh, který patří k nejběžnějším druhům Nearktu (Skevington et al., 2019). Izotopové studie ukázaly, že jedinci *Eupeodes americanus* chycení v Alabamě pocházejí minimálně z 3000 km vzdáleného jihu Kanady (Clem et al., 2023). Kanadský původ některých migrujících pestřenek potvrzuje i pozorování z oblasti Velkých jezer (Skevington a Buck, 2021). Díky záznamům z ropných plošin v Mexickém zálivu (Sparks et al., 1986) a výskytu některých migratorních druhů i v Jižní Americe se můžeme domnívat, že severoameričtí migranti míří na podzim až do střední nebo jižní Ameriky.

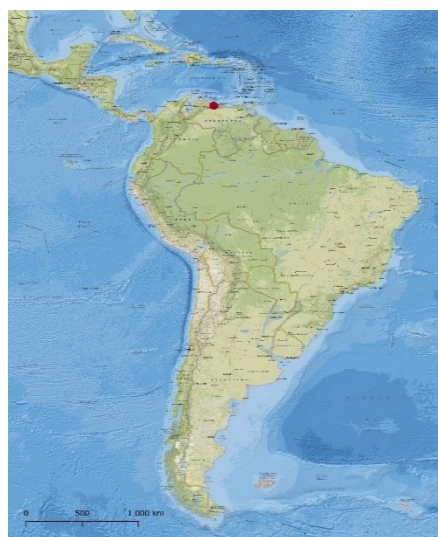
Druh	P	J	Druh	P	J	Druh	P	J
<i>Allograpta obliqua</i>	✓		<i>Eupeodes fumipennis</i>	✓		<i>Scaeva pyrastris</i>		✓
<i>Eristalis stipator</i>	✓		<i>Eupeodes volucris</i>	✓		<i>Syrphus opinator</i>		✓
<i>Eristalis tenax</i>	✓		<i>Hypocritanus fascipennis</i>	✓		<i>Syrphus rectus</i>		✓
<i>Eupeodes americanus</i>	✓	✓	<i>Pseudodoros clavatus</i>	✓		<i>Syrphus ribesii</i>		✓

Tabulka 3. Seznam migrujících druhů známých z Nearktické biogeografické oblasti. P: podzimní migrace, J: jarní migrace. Nomenklatura druhů vychází z *Systema Dipteroorum* (Evenhuis a Pape, 2023). Data o migraci převzata z následujících článků: (Clem et al., 2022; Menz et al., 2019a; Shannon, 1926; Skevington a Buck, 2021)

3.4 Neotropická oblast

Jediný záznam migrace pestřenek v Neotropické oblasti pochází z roku 1948, kdy expedice new yorské zoologické společnosti pozorovala stovky pestřenek migrujících severo-jihním směrem skrz horský průsmyk Portachuelo (Beebe, 1951), viz mapa 4. Z geografického hlediska se jedná o jediné pozorování migrace mezi obratníky, tj. v tropickém pásu. Migrace byla pozorována během června a července, kdy v tropech severní polokoule vrcholí období dešťů. Vzhledem k odlišné sezónní dynamice je přinejmenším složité určit, zda se jedná o tah nearktických nebo středoamerických a jihoamerických druhů směrem do centra kontinentu.

Během zmíněného pozorování byly zaznamenány dva druhy pestřenek, viz tabulka 4. Oba jsou typické pro jih Spojených států, avšak vyskytují se i ve střední Americe a zejména pak v celé Neotropické oblasti (Thompson et al., 2010).



Mapa 4. Záznamy migrace pestřenek v neotropické oblasti. Body reprezentují jednotlivá pozorování. Mapa byla vytvořena v programu QGIS 3.28 (QGIS project, 2023) na základě zdrojů zmíněných v Tabulce 4.

Podzimní migrace pestřenky *Dioprosopa clavata* (Fabricius, 1794) byla pozorována i na ropných plošinách v Mexickém zálivu (Sparks et al., 1986) a není tedy pochyb, že pestřenky aktivně migrují mezi oběma kontinenty.

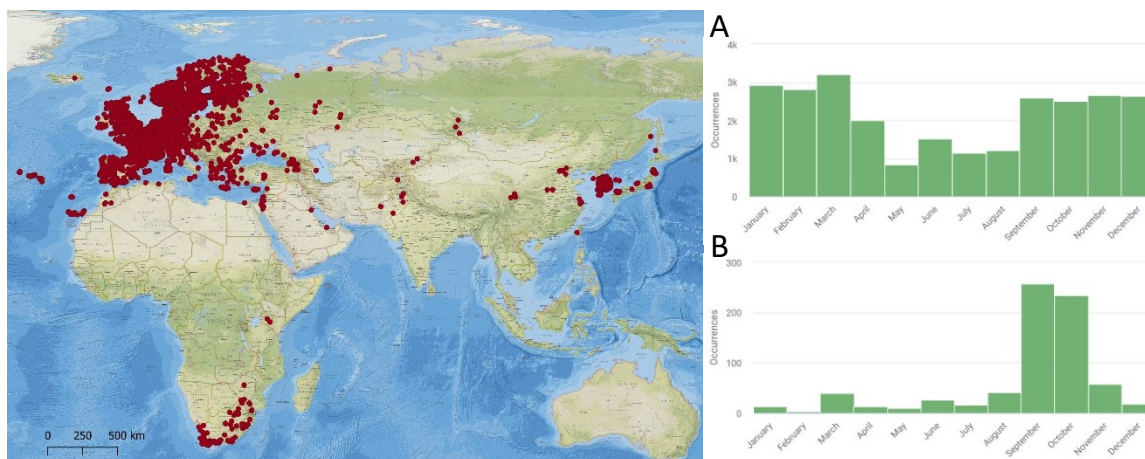
Druh	P	J
<i>Ocyptamus dimidiatus</i>	?	?
<i>Dioprosopa clavata</i>	?	?

Tabulka 4. Seznam migrujících druhů známých z Neotropické biogeografické oblasti. P: podzimní migrace, J: jarní migrace. Nomenklatura druhů vychází z *Systema Dipteroorum* (Evenhuis a Pape, 2023). Data o migraci převzata z (Beebe, 1951)

3.5 Afrotropická oblast

Kvůli nízké prozkoumanosti Afrotropického regionu doposud neexistuje jediný záznam o dálkové migraci pestřenek. Evropské populace některých druhů motýlů, jako je např. babočka bodláková (*Vanessa cardui* (Linnaeus, 1758)), jsou známy svou podzimní migrací z Evropy do oblastí Maghrebu, Sahelu nebo rovníkové Afriky (Stefanescu et al., 2016). Na základě záznamu o jarním migraci pestřenky *Eupeodes corollae*, pocházejících z východního svahu Gibraltaru (Ebejer a Bensusan, 2010), můžeme předpokládat, že stejnou trasu využívají i migrující pestřenky při cestě na svá zimní útočiště.

Pestřenka *Eupeodes corollae* je jedním z nejběžnějších druhů západního Palearktu, který se však vyskytuje i podél afrického pobřeží a zejména pak v jižní Africe, viz mapa 5. Je otázkou, zda se jedná o recentně vzniklou (nově oddělenou) populaci nebo zda je africká a zejména pak jihoafrická populace tvořená pestřenkami migrujícími z Evropy nebo je s nimi alespoň propojena. Napovědět by nám mohla analýza latitudinálního posunu fenologie. Většina pestřenek jihoafrické oblasti je aktivní během jarních a podzimních měsíců, viz graf 2A. Oproti tomu pestřenka *Eupeodes corollae* v jižní Africe dosahuje nejvyšších abundancí až ke konci podzimu, což by odpovídalo přiletu migrantů z Evropy, viz graf 2 B. Jarnímu návratu do Evropy by nasvědčovala i brzce jarní pozorování z jižní Keni, která však mohou být způsobena i příchodem období dešťů. Pro potvrzení této teorie by byla nutná haplotypová analýza nebo analýza stabilních izotopů vodíku. Podobné rozšíření má v Evropě a Africe i *Eristalis tenax*, další běžný migrant v Paleartické oblasti.

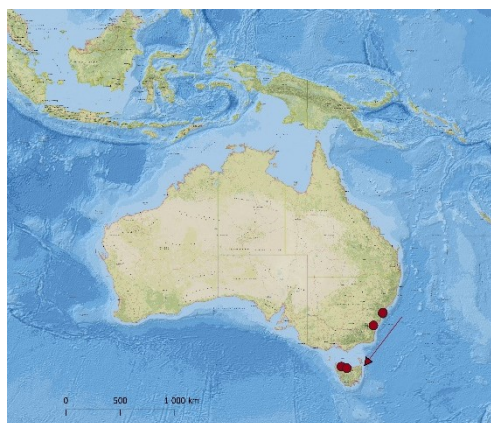


Mapa 5. Rozšíření pestřenky *Eupeodes corollae*. Data excerptována ze serveru GBIF (GBIF, 2023). Mapa vytvořena v programu QGIS 3.28 (QGIS project, 2023).

Graf 2. Počet jedinců pozorovaných v Jižní Africe dle jednotlivých měsíců. A: všichni zástupci čeledi Syrphidae; B: pestřenka *Eupeodes corollae*. Data excerptována ze serveru GBIF (GBIF, 2023).

3.6 Australská oblast

Diverzita pestřenek Austrálie a Oceánie byla po dlouhou dobu přehlížena. Ze 193 formálně popsaných druhů australských pestřenek (Australian Faunal Directory, 2023) bylo migratorní chování prokázáno pouze u čtyř druhů, viz tabulka 5. Absence rovnoběžníkových pohoří, které by migranti museli překonávat, omezuje pozorování dálkových migrací pestřenek takřka jen na přímořské lokality. První záznamy o hromadné migraci pestřenek z Australské oblasti pocházejí ze západního pobřeží Austrálie, kde byly pozorovány dva nejběžnější druhy australských pestřenek, *Melangyna viridiceps* (Macquart, 1847) a *Simosyrphus grandicornis* (Macquart, 1842), hromadně migrující v okolí Sydney (Smithers, 1970). Odhalení cílové destinace migrujících pestřenek přišlo až o téměř 50 let později, kdy na severním pobřeží Tasmánie byl pozorován masivní přílet pestřenek z Austrálie přes Bassův průliv (Hill, 2013; Kelly, 2017), viz mapa 6.



Mapa 6 Záznamy migrace pestřenek v Austrálii a Oceánii. Body reprezentují jednotlivá pozorování, červená šipka naznačuje předpokládaný směr migrace. Mapa vytvořena v programu QGIS 3.28 (QGIS project, 2023) na základě zdrojů zmíněných v Tabulce 5

Fenologie a směr migrace australských pestřenek jsou oproti Holoarktu, kde pestřenky na podzim směřují do teplejších oblastí (na jih) a na jaře do oblastí úživnějších (na sever), zcela obrácené. V Austrálii během tamního jara (září – říjen) pestřenky migrují na jih do chladnějších poloh a na podzim (duben – květen) migrují zpět na sever (Finch a Cook, 2020).

Toto zjištění podporují i předchozí studie, ve kterých byla migrace pozorována od konce srpna (Kelly, 2017; Smithers, 1970) a září (Hill, 2013) až do poloviny listopadu (Smithers, 1970). Mezi australské migrující pestřenky patří i pestřenka *Eristalis tenax*, kosmopolitně rozšířený druh, který je jedním z nejběžnějších migrantů Holoarktu. Ostatní druhy jsou endemity Austrálie a Oceánie.

Druh	P	J	Druh	P	J
<i>Eristalinus punctulatus</i>	✓	✓	<i>Melangyna viridiceps</i>	✓	✓
<i>Eristalis tenax</i>	✓	✓	<i>Simosyrphus grandicornis</i>	✓	✓
<i>Melangyna</i> sp.		✓			

Tabulka 5. Seznam migrujících druhů známých z Australské biogeografické oblasti. P: podzimní migrace, J: jarní migrace. Nomenklatura druhů vychází z *Systema Dipteroorum* (Evenhuis a Pape, 2023). Data o migraci převzata z následujících článků: (Finch a Cook, 2020; Hill, 2013; Kelly, 2017; Smithers, 1970)

4 Ekologie

Tradičně byl migrující hmyz rozlišován do dvou kategorií, na základě toho, zda je schopen aktivní orientované migrace nebo se stává součástí tzv. aeroplanktonu a jeho šíření je závislé pouze na povětrnostních podmínkách. Pasivní unášení větrem nebylo po dlouhou dobu vůbec řazeno mezi migratorní chování (Williams, 1930). Tento dichotomický pohled na migraci byl sice již dávno překonán (Kennedy, 1961), ale ekofyziologické charakteristiky, jako je schopnost orientace, adaptace pro let či selekce vhodného počasí, jsou stále relevantně diskutovány v kontextu aktivní a pasivní migrace (Doyle et al., 2022; Massy et al., 2021).

4.1 Fenologie

Pomineme-li jediné pozorování migrace z tropů (Beebe, 1951), kde je sezonalita principiálně odlišná od teploty, můžeme migraci rozdělit na jarní a podzimní tah (Hawkes et al., 2022b; Jia et al., 2022), které se liší jak ve své směrovosti a orientaci, tak v počtu migrantů, viz kapitoly 4.2. a 4.4.

Informace o jarní migraci jsou značně kusé, avšak s jistotou můžeme říct, že na celé severní polokouli migrují pestřenky na sever již od konce března (Verlinden, 2020) a zejména pak v květnu a červnu (Gatter, 1980; Hawkes et al., 2022a; Menz et al., 2019a). Na rozdíl od podzimních migrantů nejsou jarní jedinci tak silně limitováni nepříznivými podmínkami (Chapman et al., 2015) a během své migrace využívají příznivých zadních větrů vanoucích na sever (Gao et al., 2020; Hawkes et al., 2022b). Podzimní migrace je striktně omezena na slunečné dny bez srážek, kterých postupně ubývá, což způsobuje výrazné posuny v načasování migrace a v jejím vrcholu, a to v řádu desítek dnů (Hlaváček et al., 2022b).

Načasování migrace se u jednotlivých druhů liší (Hlaváček et al., 2022b). Na základě předběžných výsledků se zdá, že zatímco velké druhy pestřenek migrují na podzim relativně brzy, u malých druhů kulminuje migrace až o několik dní později nebo probíhá ve stejnou dobu. Ve studii autoři navrhují dvě hypotézy, a to a) lepší disperzní schopnosti větších druhů a jedinců, b) dokonalejší adaptace malých druhů na nepříznivé podmínky a vyšší toleranci k nízkým teplotám. Vzhledem k absenci komparativních morfologických studií zabývajících se velikostí letových svalů a křídel nebyla první z teorií doposud nijak podpořena. Na platnost druhé z teorií ukazují experimenty s pestřenkami *Episyrphus balteatus* a *Eristalis tenax* z roku 2015 (Tomlinson a Menz, 2015). Minimální aktivační teplota pro menší z druhů, *Episyrphus balteatus*, je výrazně nižší, zatímco maximální teplota je srovnatelná pro oba zmíněné druhy. V načasování migrace se druhy neliší jen mezi sebou navzájem, ale i v rámci pohlaví, více viz kapitola 4.2.1.

Fenologie migratorních druhů může být ovlivněna nejen průběhem sezóny, počasím nebo ekofyziologií, ale i zvyšující se urbanizací (Luder et al., 2018). Migratorní druhy pestřenek se v městských lokalitách objevují dříve než nemigratorní, nejvyšších abundancí dosahují později a aktivují déle, což je způsobeno tzv. *heat island* efektem – městská zástavba je o několik stupňů teplejší než okolní krajina (Hart a Sailor, 2009). Dříve se myslelo, že posun v aktivitě může vést až k *phenological decoupling*, neboli časové desynchronizaci mezi mutualistickými organismy (Willmer, 2012), v případě pestřenek mezi opylovačem a rostlinou. Pokud jsou na sebe interagující druhy striktně specializovány může teoreticky dojít až k vymření obou specialistů. Míra specializace u pestřenek je fylogeneticky konzervovaná a výrazně se liší mezi podčeledmi (Klečka et al., 2018). Většina migratorních pestřenek je považována za generalisty (Speight, 2017), i přes to, že u mnoha z nich neznáme preferované živné rostliny či sílu vazby larev na mikrohabitat. Teorie časové desynchronizace byla však většinou ekologů opuštěna, jelikož opylovací sítě jsou dostatečně robustní vůči vymření jednoho z opylovačů, respektive jedné z rostlin (Benadi et al., 2014).

4.2 Abundance a populační dynamika

Již v počátcích výzkumu migrace autoři popisovali celkový počet pestřenek jako „nekonečný“, „obrovský“, či „nepočítatelný“ (Beebe, 1951; Lack a Lack, 1951; Symes, 1864). Jeden z prvních odhadů přinesl Nielsen (1968). Počet pestřenek migrujících přes dánský poloostrov Røsnæs odhadl na 30 000 jedinců za hodinu. Množství pestřenek zachycených pomocí Malaiseho pastí však napovídalo, že počet migrantů se bude pohybovat minimálně v řádu milionů (Aubert a Goeldlin de Tiefenaou, 1976; Gepp, 1975).

Na první kvantifikované odhady jsme si museli počkat až do jednadvacátého století, kdy díky rozvoji vertikálních entomologických radarů bylo možné pozorovat migraci v celém vzdušném sloupci a ne jen pár metrů nad zemí (Wotton et al., 2019).

Vertikální entomologický radar byl exponován mezi lety 2000 až 2009 na jihu Británie. Každý den zaznamenával počet jedinců a směr letu pestřenek z rodů *Episyrphus* Matsumura & Adachi, 1917 a *Eupeodes* Osten Sacken, 1877. Během podzimní migrace z Británie na kontinent průměrně ročně migrovalo 2,66 miliard pestřenek. Jarních migrantů do Británie bylo mnohonásobně méně, průměrně jen 0,48 miliardy. Tyto odhady předčily všechna předchozí očekávání (Gilbert, 2019) a ukázaly na významnost migrace jak z vědeckého, tak i ekonomického pohledu. Během jediného roku je migrací pestřenek přeneseno mezi kontinentem a Británií enormní množství živin a energie, dle nejstřízlivějších odhadů 1 710 kg dusíku, 171 kg fosforu a 100 GJ energie (Wotton et al., 2019). Ekosystémové služby zprostředkované migranty jsou vyčíslitelné na miliardy dolarů (Doyle et al., 2020; Wotton et al., 2019).

V posledních letech se objevili i odhady na základě analýzy kamerových záznamů pořízených pomocí mobilních telefonů (Hawkes et al., 2022a; Menz et al., 2019a). Tímto způsobem sice není možné poznat spolehlivě pestřenky do druhu, ale klasifikace do čeledi je většinou bezproblémová. Při rozumné prostorové a časové extrapolaci mohou kamerové záznamy sloužit pro primární odhad počtu migrantů. Menz a kolektiv (2019) tak odhadli, že přes dvacet metrů široký úsek na pobřeží Kalifornie migrovalo během půl hodiny přes 34 000 pestřenek. Hawkesova studie z Kypru (Hawkes et al., 2022a) odhadla podobným způsobem počet jarních migrantů přilétajících z oblasti Levanty do Evropy na 1,17 miliard jedinců.

Abundance aphidofágních druhů pestřenek je přímo závislá na množství a dostupnosti jejich potravy (Honěk, 1983), což se propisuje i do počtu migrantů v dané sezóně (Jia et al., 2022). Dostupnost a množství mšic ve vyšších latitudách je považována za jeden z důvodů migrace pestřenek (Jia et al., 2022; Svensson a Janzon, 1984). Populační cykly mšic a pestřenek jsou pravděpodobně propojeny a vyšší abundance jarních migrantů by tak teoreticky mohla sloužit jako varování před přemnožením mšic (Jia et al., 2022; Svensson a Janzon, 1984).

4.2.1 Asymetrický poměr pohlaví

Jak již bylo nastíněno výše, doposud není jasné, jestli se migrace účastní všichni jedinci daného druhu, popřípadě jen část populace uzpůsobená k migraci nebo jen jedno z pohlaví za účelem hledání nových partnerů k páření či nových míst pro kladení. Rozdílného poměru pohlaví u migrujících pestřenek si autoři všímají již po více než šest dekád (Aubert, 1962; Gatter, 1976; Heydemann, 1967; Hlaváček et al., 2022b; Nielsen, 1968; Svensson a Janzon, 1984). Epizodická pozorování z druhé poloviny dvacátého století ukázala na mezidruhové rozdíly – poměry pohlaví se pohybovali od 1:1 až po 1:16 a to s odchylkami od rovnováhy směrem k samicím, ale i samcům (Aubert, 1962; Nielsen, 1968; Svensson a Janzon, 1984).

První hypotézou vysvětlující tzv. *sex ratio bias* (dále jen SXB) byla teorie odlišných migratorních tras a odlišného chování během migrace (Nielsen, 1968), což potvrzovalo i pozorování migrace ze švýcarských Alp, kde se jednotlivé druhy lišily nejen odlišnou preferencí pro určitý průsmyk, ale i svým SXB (Aubert et al., 1969). Dle Nielsena (1968) by samci a samice měli preferovat různé migratorní trasy, avšak své tvrzení zakládá na jediném pozorování ze dvou lokalit, které navštívil během jediného dne.

Svensson a Janzon nabídli vysvětlení SXB jako metodického biasu používaných pastí (Svensson a Janzon, 1984). *Sex ratio bias* mohlo údajně vzniknout kvůli odlišné selektivě barevných misek pro samce a samice. Sami autoři však toto vysvětlení obratem opouštějí, neboť poměr pohlaví zachycený pomocí misek mimo migratorní periodu byl vyrovnaný. Ve své studii následně přicházejí i s několika dalšími hypotézami, jako je vyšší mortalita jednoho z pohlaví nebo vyšší tlak na samice z důvodu ovipozice. Dle teorie ovipozice jsou samice pod silnějším tlakem prostředí a na rozdíl od samců reagují na lokální abundanci mšic, kdy se musejí rozhodnout, zda je množství mšic na původní lokalitě dostatečné nebo musejí migrovat. Zároveň musejí najít vhodný habitat pro kladení. Z toho důvodu údajně migrují častěji a dříve, což vede k SXB. Teorie ovipozice byla později postulována například i pro motýly (Guo et al., 2019).

Čtyři roky výzkumu migrace pestřenek ukázaly, že se poměr pohlaví liší nejen mezi druhy, ale i mezi sezónami (Hlaváček et al., 2022b). U *Sphaerophoria scripta* je poměr migrantů vždy vychýlen směrem k samicím, u pestřenky *Melanostoma mellinum* je poměr vyrovnaný, u *Eupeodes corollae* a *Episyrphus balteatus* poměry meziročně fluktuují mezi rovnovážným stavem a výchylkou směrem k jednomu z pohlaví. Je důležité podotknout že migrující samci a samice se v laboratorních podmínkách neliší ani v délce letu, ani v počtu pokusů o vzletnutí (Dällenbach et al., 2018), dokonce ani ve standardním metabolickém

obratu (SMR – minimální množství energie nutné pro udržení základních životních funkcí) (Tomlinson a Menz, 2015). Zůstává tedy otázkou, zda za SXB stojí spíše populační dynamika, průběh sezóny nebo je migrace opravdu výhodnější pro jedno z pohlaví.

4.3 Částečná migrace

Migrace se mnohdy účastní jen část populace, zatímco zbytek jedinců zůstává na původní lokalitě (B. B. Chapman et al., 2011a; Lack, 1943). Nejširší definice částečné migrace říká, že migraci podstupuje 1–99 % jedinců (B. B. Chapman et al., 2011b). Tato definice však zahrnuje snad všechny migratorní druhy. Evoluční příčiny částečné migrace (dále jen PM – *partial migration*) nebyly doposud objasněny. Částečná migrace může být způsobena celou řadou vnějších i vnitřních příčin, které se však navzájem nevylučují¹. Mezi nejdiskutovanější teorie patří např. parazitární teorie (Poulin a De Angeli Dutra, 2021), dle které se část populace snaží uniknout před parazitem nebo naopak nakažení jedinci odlétají od těch zdravých (Narayanan et al., 2020). Částečná migrace může být také důsledkem populační hustoty. Když je překročena nosná kapacita prostředí, tak se v populaci začnou mnohem častěji objevovat migratorní formy (Lin et al., 2018). Ani jedna z uvedených teorií však neodpovídá pravidelnosti, se kterou pestřenky migrují.

Evoluční stabilitu PM vysvětlují následující teorie. Dle teorie evolučně stabilních stavů (ESS) jsou v populaci migratorní a nemigratorní fenotypy udržovány v křehké rovnováze díky vyšší reprodukční schopnosti nemigratorních jedinců a zároveň lepší schopnosti kolonizace nových území jedinci migratorními (Chapman et al., 2011; Menz et al., 2019b; Roff a Fairbairn, 1991). Oproti tomu teorie podmíněných strategií (*conditional strategy*) zohledňuje individuální vlastnosti jedince (pohlaví, fyziologii, připravenost k migraci, schopnost získat zdroje). Migrace se pak účastní optimálně adaptovaná část populace za účelem zvýšení vlastního fitness (B. B. Chapman et al., 2011b; Menz et al., 2019b). Obě teorie jsou doposud považovány za validní a nejsou nutně konkurenční.

Dálková migrace je časově i fyzicky velmi náročná (Rankin a Burchsted, 1992) a pojí se s celou řadou omezení. Setkáme se tak s fenoménem diverzifikace migratorních a nemigratorní jedinců, kteří byly někdy dokonce mylně rozeznáváni jako samostatné poddruhy² (př. *Locusta migratoria migratorioides* (Fairmaire & L.J. Reiche, 1849) (Fathy a El-Rahman, 2023)), jelikož se jedinci migratorní generace od nemigratorní generace liší

¹ Parafraze prof. Zrzavého: „Ne všechny evoluční teorie se navzájem vylučují, i když si to autoři s oblibou myslí.“

² Dle mého názoru ztratily poddruhy svůj význam již před několika desetiletími a plně se ztotožňují s přístupem navrženým například v práci Vínarski (2015). Příklad poddruhu sarančete stěhovavé zde uvádím pouze pro celistvost pohledu na vývoj v chápání částečné migrace.

morfoložicky i behaviorálně (Menz et al., 2019b). Většina studií PM se u pestřenek zaměřovala pouze na pestřenku *Episyrphus balteatus*. Existence PM u *Episyrphus balteatus* byla několikrát spolehlivě prokázána (Ankersmit et al., 1986; Hondelmann a Poehling, 2007; Raymond et al., 2014), avšak populační dimorfizmus a rozdíly v chování migratorní generace byly až donedávna předmětem mnoha diskuzí (Doyle et al., 2022).

Dällenbach et al. (2018) zjistili pomocí laboratorních experimentů za použití tzv. *teatherd flight* zařízení, kdy je jedinec přilepen k tenkému drátku a světleným senzorem je sledována jeho letová aktivita, počet započatých letů a rychlost letu, že potomci migrujících jedinců jsou oproti nemigratorní nebo jarní generaci výrazně aktivnější. Fenotypy se však lišily pouze v počtu započatých letů, nikoliv v jejich délce. Dle autorů se tak děje díky absenci environmentálních podmínek prostředí, které mohou silně ovlivnit aktivitu pestřenek. Rozdíly v aktivitě a stresové odpovědi migratorních a nemigratorních jedinců pozorovali již rok předtím Odermatt et al. (2017). Ve své studii ukázali na odlišnosti nejen mezi migratorními fenotypy, ale také mezi pohlavími.

Migrující pestřenky se liší nejen svou aktivitou, ale i morfoložickými adaptacemi, jako je zvětšení letových svalů, ukládání tukových zásob nebo efektivita metabolismu. Dle prvních populačně genetických studií pestřenky *Episyrphus balteatus* založených na 12 mikrosatelitech, však nedochází k neutrální diverzifikaci na migratorní a nemigratorní generace, jelikož se během PM populace vždy promíchají. Migratorní fenotyp je pak způsoben zejména prostředím a individuální připraveností (Raymond et al., 2013). Fenotypy se navíc nijak neliší ve velikosti a tvaru křidel (Raymond et al., 2014), což však není u dálkových migrantů výjimečné (Menz et al., 2019b). I přes značnou kontroverzi, která se z důvodu pochybného výběru migratorních jedinců se studii Raymondové a kolektivu pojí, byly obě práce zásadní pro pochopení genetického pozadí PM. Finální důkaz o existenci migračního dimorfizmu u pestřenek však přinesla až celogenomová analýza z minulého roku (Doyle et al., 2022), viz více kapitola 4.6.

4.4 Orientace

Jedním z hlavních kritérií rozlišujících migraci od disperze je orientovanost letu (Dingle a Drake, 2007). I u aktivních migrantů, jako jsou pestřenky, motýli nebo vážky (Guerra et al., 2014; Knoblauch et al., 2021), je směr migrace do značné míry ovlivněn povětrnostními podmínkami. Bylo několikrát nezávisle pozorováno (Aubert a Goeldlin de Tiefenaou, 1976; Gao et al., 2020; Hlaváček et al., 2022b), že pestřenky migrují nejen během tzv. zadních větrů, ale i proti tzv. čelním větrům a udržují stabilně stejný směr.

Pestřenky, stejně jako celá řada dalšího hmyzu, využívají k orientované migraci tzv. sluneční kompas (Massy et al., 2021). Většina starších studií předpokládala, že organismy orientující se pomocí slunečního kompasu musejí neustále srovnávat polohu slunce se svými vnitřními cirkadiálními hodinami, a tím kompenzovat odlišnou polohu slunce během dne a v jednotlivých časových zónách (Perez et al., 1997). To však nemusí zdaleka platit pro všechny taxony a časová kompenzace může být jen částečná (Guilford a Taylor, 2014). U pestřenek není doposud jasné k jak silné kompenzaci dochází, ani u jakých druhů se objevuje.

Na podzim migrující pestřenky konzistentně směřují jižním nebo jiho-jihozápadním směrem, a to jak v Británii (Gao et al., 2020) a Španělsku (Massy et al., 2021), tak i v Česku (Hlaváček et al., 2022b)³. Podzimní migranti se tak snaží uniknout před nepříznivým podmínkami, což způsobuje výrazně silnější tlak na směrovost letu (Chapman et al., 2015). U jarních migrantů pravděpodobně neexistuje tak silný selekční tlak a v kontrastu s podzimní migrací je jarní migrace méně orientovaná a pestřenky výrazně laxněji kompenzují odchylky od daného kurzu způsobené povětrnostními podmínkami (Gao et al., 2020). Tyto odchylky však nejsou zdaleka tak silné, neboť směr větru je na jaře pro migraci povětšinou výhodný (Hawkes et al., 2022b).

Transkriptomická studie u *Episyrphus balteatus* odhalila celou řadu genových produktů, u kterých dochází ke zvýšené expresi u migratorních jedinců (Doyle et al., 2022). Vedle genů pro chemo- a mechano-receptci (*Root*, *Obp56a*) byla zjištěna i exprese genu *cry1*, kódující cryptochrom 1, který je u monarchů a octomilek součástí drah regulujících cirkadiální fotoreceptci a magnetickou orientaci (Gegeer et al., 2010, 2008). U pestřenek nebyla magnetická orientace zatím prokázána, ale *cry1* by se teoreticky mohl podílet i na kalibraci slunečního kompasu. Zůstává však otázkou, zda je genová exprese stejná u jarní i podzimní generace nebo je nedokonalá směrovost jarní migrace způsobená právě sníženou expresí genů pro orientaci.

³ Stejný směr letu by napovídal, že se může jednat i o stejnou migratorní trasu (Myles Menz, ústní sdělení, 11th International Symposium on Syrphidae, Barcelonnette, France, 7. 9.2022).

4.5 Selekce vhodných povětrnostních podmínek

Už první studie zabývající se migrací pestřenek (a hmyzu obecně) poukázali na to, že pestřenky nemigrují pouze po větru, ale často si aktivně razí cestu proti větru (Lack a Lack, 1951; Mackworth-Praed, 1929). Pestřenky při migraci střídají větrem facilitovaný let ve vysokých výškách a let proti větru několik málo metrů nad zemí, kde vítr vanoucí nevhodným směrem nemá takovou rychlost (Taylor, 1974).

Většina pestřenek migruje po směru větru několik stovek metrů (<300 m) nad mořem či kontinentem (Hu et al., 2016; Wotton et al., 2019). Vektor vlastní rychlosti ($2\text{--}3 \text{ m} \times \text{s}^{-1}$ pro *Episyrphus balteatus* (Dällenbach et al., 2018)) se tak sčítá s rychlostí větru, která je odvislá od nadmořské výšky, ve které pestřenky migrují (dle Gao et al. (2020) je to od 150 do 1200 metrů nad povrchem $\sim 9,27 \text{ m} \times \text{s}^{-1}$). Výsledný vektor rychlosti pak závisí na směru letu, tj. zda dochází k určité korekci oproti směru větru. Během jarní migrace v Evropě je směr větru pro migranty příznivý (viz kapitola o orientaci), nedochází tak k výraznější směrové kompenzaci a rychlost migrace dosahuje svého maxima (až $11,2 \text{ m} \times \text{s}^{-1}$ dle Gao et al. (2020)). Na podzim migrující pestřenky spoléhají na sluneční kompas a směřují jiho-jiho-západním směrem (Gao et al., 2020; Massy et al., 2021). Většina podzimních větrů v Evropě však vane nepříznivým směrem (Chapman et al., 2010; Hlaváček et al., 2022b). Migrace je tak omezena jen na několik málo dní, ve kterých je směr větru příznivější a pestřenky tak mohou dosáhnout dostatečné rychlosti letu (alespoň $9,8 \text{ m} \times \text{s}^{-1}$) i přes drobnou kompenzaci směru. Zároveň migrují zejména ve dnech s průměrně nižší rychlostí větru, během kterých mohou let snáze kontrolovat. (J. W. Chapman et al., 2011b; Gao et al., 2020).

Během podzimu však postupně ubývá příhodných dnů, a tak musejí pestřenky migrovat i za chladného počasí a proti větru. Při čelním větru hmyz nejčastěji volí letovou výšku několik málo decimetrů nad zemí, kde využívá tzv. *flight boundary layer* (FBL) což je hypotetická vrstva vzduchu, ve které je rychlost větru rovna nebo nižší než je rychlost letu (Taylor, 1974). Dle původní teorie využívá hmyz FBL i při migraci po větru, neboť může díky nízké rychlosti větru svůj let aktivně kontrolovat a nestává se součástí pasivně unášeného aeroplanktonu. Tato část teorie byla u většiny migrantů vyvrácena (J. W. Chapman et al., 2011a; Gao et al., 2020; Wotton et al., 2019), jelikož při příznivém zadním větru hmyz, pestřenky nevyjímaje, volí migraci ve vyšších výškách i za cenu nižší kontrolovatelnosti letu. V platnosti však zůstává teorie o využití FBL při čelním větru.

4.6 Dimorfismus a adaptace migrujících pestřenek

4.6.1 Křídla

Letové a disperzní schopnosti hmyzu jsou dány jeho hmotností a tvarem křídel, který je charakterizován plochou, délkou nebo kvadratickým momentem plochy křídla (Altizer a Davis, 2010; Boggs a Freeman, 2005; Tigreros a Davidowitz, 2019). Své uplatnění nacházejí pak i pojmy klasické aviatiky, jako je plošná zátěž křídel (dále jen WL – *wing loading*), definovaná jako hmotnost jedince (m) dělená plochou křídla (S) a štíhlost křídla (AR – *aspect ratio*), definovaná jako čtverec délky křídla (b) dělený plochou křídla (S) nebo k AR komplementární kulatost křídla (*roundness*), viz rovnice níže:

$$WL = \frac{m}{S} \quad AR = \frac{b^2}{S} \quad roundness = 4 \times \frac{S}{(\pi \times b)^2}$$

S rostoucí zátěží křídel (tj. s větším poměrem hmotnosti ku ploše křídla) roste spotřeba energie nutné pro let (Dudley, 1991) a kritická rychlost letu (Dudley a Srygley, 1994). Kritická letová rychlost v (nutná pro udržení se ve vzduchu) je definována jako podíl hmotnosti (m) ku hustotě vzduchu (ρ) ploše křídla (S) a maximálním součinitelem vztlaku (C_{Lmax}), viz rovnice níže dle Gudmundssona (2022). Pro migrující jedince je tak výhodné mít co nejnižší WL , neboť s rostoucí hmotností roste minimální rychlost nutná pro vzlet a udržení letové hladiny, potažmo i energetická náročnost letu. Na druhou stranu se s WL zvyšuje i letová rychlost (Dudley a Srygley, 1994; Le Roy et al., 2019) a dochází tedy k trade-off mezi rychlostí a hospodárností letu. Toto se však týká pouze aktivního pohybu, tj. jedné ze dvou složek určujících rychlosti letu. Druhou část vektoru rychlosti tvoří rychlost větru, a přílišné snížení WL může vést k pasivnímu unášení bez možnosti korekce směru a rychlosti (Hu et al., 2016). Takto unášený hmyz je pak označován jako aeroplankton.

$$v = \sqrt{\frac{2 \times m}{\rho \times S \times CLmax}}$$

Energetické náklady by mohli pestřenky snížit redukcí své hmotnosti. U živých organismů není hmotnost nikdy konstantní a její aktuální hodnota závisí na pohlaví, reprodukční fázi či dostupnosti a kvalitě potravy (Saastamoinen et al., 2010). Délka migrace a dostupnost lokálních zdrojů potravy je však vysoce neprediktabilní, proto dochází ke zvýšené tvorbě tukových zásob, ergo vyšší hmotnosti jedince. Vysoká energetická poptávka je pak kompenzována růstem a jinou strukturou letových svalů (Doyle et al., 2022).

Letové schopnosti hmyzu ovlivňuje nejen plocha, ale i samotný tvar křídla. Hmyz s vysokým AR, a tedy nízkou kulatostí křídla, má sice nižší rychlost letu, za to je jeho let energeticky méně náročný (Betts a Wootton, 1988). U migratorních částí populací a migrujících druhů obecně bychom tedy očekávali vyšší AR než u jedinců, kteří nemigrují. Studie zaměřené na křídelní dimorfismus u *Episyrphus balteatus* nepotvrdily, že by docházelo ke změně tvaru či velikosti křídel (Doyle et al., 2022; Raymond et al., 2014) a pestřenky jsou proto dnes považovány za tzv. křídelně monomorfní (Menz et al., 2019b). U migrující generace však dochází k odlišné expresi genů pro Insulin-like růstový receptor, který se např. u kříšů podílí na vývoji křídel a jejich délce (Xu et al., 2015). U pestřenek zatím nebyl tento efekt prokázán (Doyle et al., 2022). Schopnost migrovat se však u pestřenek objevila několikrát nezávisle a je tedy na místě předpokládat, že ostatní druhy mohou být křídelně dimorfní.

4.6.2 Energetické hospodaření

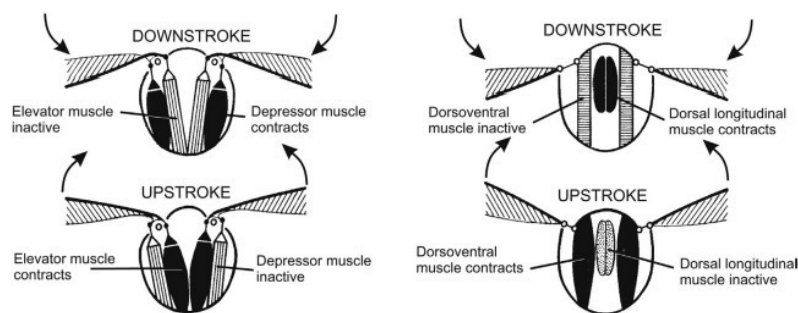
Během letu roste energetická spotřeba a to až několikanásobně oproti klidovému metabolismu (Weis-Fogh, 1964). Klouzavý let uplatňovaný během migrace některých druhů sice spotřebu snižuje, ale i tak se jedná o extrémně náročnou činnost (Rankin a Burchsted, 1992).

Hmyz využívá v zásadě tři energetické zdroje: uhlovodíky, tuky a aminokyseliny (Arrese a Soulages, 2010; Rankin a Burchsted, 1992). Hlavním substrátem metabolismu je trehalóza (Clegg a Evans, 1961), neredukující disacharid rozpuštěný v hemolymfě, vznikající v tukovém tělísku (Candy a Kilby, 1961), který se uplatňuje i jako kryoprotektant (Wen et al., 2016). Během letu jsou přednostně spotřebovávány zásoby trehalózy a glykogenu, které však pokryjí jen pár desítek minut dlouhý let (Wigglesworth, 1949). Pro dálkové migranty je tedy zásadní katabolismus lipidů uložených v tukovém tělísku (Beenackers, 1969). Časová náročnost katabolismu lipidů je oproti glykogenu sice vyšší, ale při stejném množství dostupných kalorií je tuk až osmkrát lehčí (Beenackers, 1969; Rankin a Burchsted, 1992). Hmyz navíc často během migrace nepřijímá potravu nebo nemá možnost ji přijímat. Musí si tak před migrací vytvořit dostatečné energetické zásoby (Brower et al., 2006).

Na tvorbě tukových zásob u migrujících pestřenek se kromě celé řady hormonů podílí např. i geny *Desaturasa 1* (*Desat 1*) nebo *pdgy* (*pdgy*), stimulující ukládání tuku, a naopak je umlčován gen *brummer* (*bmm*), který tuk odbourává. Zvýšenou expresi můžeme pozorovat i u genů pro enzymy glykolýzy *Hexokinase A* (*Hex-A*) a *Glycerol-3-phosphate dehydrogenase 1* (*Gpdh*) nebo u α -glukosidáz štěpících škrob (Doyle et al., 2022).

4.6.3 Letové svaly

U hmyzu se setkáme s dvěma typy svalů: a) přímé letové svaly u všech zástupců, b) nepřímé letové svaly u neopterních řádů hmyzu (Cao a Jin, 2020), kam patří i pestřenky. Přímé letové svaly se upínají na bázi křídla a svým stahem moduluji jeho tvar. Bas-alární a sub-alární svaly jsou zodpovědné za pohyb křídel dolů, sval napojující se na třetí axilární sklerit za pohyb nahoru (Klowden a Palli, 2023). Oproti tomu nepřímé letové svaly se upínají dorsoventrálně a svým stahem mění tvar pterothoraxu, čímž dojde ke zvednutí křídel. Druhá série nepřímých svalů směřuje od hlavy k zadečku a jejich stah způsobuje pohyb křídel dolů, viz obr. 1



Obrázek 1. Upínání a způsob stahu během letu u přímých (vlevo) a nepřímých (vpravo) letových svalů u hmyzu. Převzato z Klowden a Palli (2023).

Jak již bylo zmíněno výše, s velikostí hrudi, respektive velikostí letových svalů, roste letová rychlost, ale i metabolické nároky (Dudley a Srygley, 1994). Velké letové svaly jsou energeticky tak náročné, že u některých mšic dochází po migraci k jejich degeneraci (Feng et al., 2019). Udržování velkých letových svalů je nevýhodné i z hlediska rozmnožování, jelikož s rostoucí velikostí letových svalů klesá množství vajíček (Roff a Fairbairn, 2007). Žádný z 1500 genů u něhož byla detekována odlišná exprese u migrujících pestřenek není součástí katabolických drah svalů (Doyle et al., 2022). Expresse těchto genů by hypoteticky nastala až po přeletu do destinace. Jelikož však u žádné z migrujících pestřenek není znám cíl migrace, nemůžeme vyvrátit, že k rozkladu svalů na úkor růstu vaječníků dochází i u pestřenek.

Větší velikost a odlišná struktura svalů u migrujících pestřenek je zajištěna zvýšenou expresí celé řady genů (Doyle et al., 2022). Z nejvýznamnějších můžeme zmínit například *Lamin C* (*LamC*), určující správný tvar a funkci šlachových buněk, nebo *Aktin 88F* (*Act88F*), který nalézáme pouze u hmyzu s nepřímými letovými svaly, ve kterých zodpovídá za specifickou oscilaci stahů. Odlišnou strukturu, respektive vznik a stabilitu tlustých myozinových vláken, zajišťují geny *flightin* (*fln*) a *bent* (*bt*).

Za zmínku stojí i odlišná regulace genu *Collagen type IV α 1 (Col4a1)*. U monarchů stěhovavých je tento gen umlčován a což vede k vyšší efektivitě letu. U *Episyrphus balteatus* naopak dochází ke zvýšení exprese. Jeho role a význam během dálkové migraci tak zůstává neznámý (Doyle et al., 2022).

4.6.4 Hormonální regulace

Odlišná regulace exprese u migratorní generace se týká zejména genů zodpovědných za hormonální regulaci. Níže uvádím pouze několik příkladů převzatých z genomické studie na *Episyrphus balteatus* (Doyle et al., 2022).

Insulin/Insulinu podobný růstový faktor ovlivňuje rychlost metabolismu, růst nebo délku života. U migratorních pestřenek je snížena exprese *Insulin-like receptoru (InR)* a jeho adaptoru *Lnk*, což vede k oddálení rozmnožování, prodloužení života, vyšší odolnosti vůči oxidativnímu stresu nebo k tvorbě tukových zásob. Současně dochází k vyšší expresi antagonisty Insulin/Insulinu podobným faktoru, tedy *Phosphatase and tensin homologue (Pten)*. Podobný efekt na fyziologii má i nižší množství juvenilního hormonu u migrantů, respektive zvýšená exprese jeho regulátorů (např. *fiz*) nebo snížená exprese meziproductů jeho syntézy (*jhamt*). Gen *fiz* se taktéž podílí na degradaci ekdyzonu, což vede k oddálení rozmnožování.

Oktopamin (norsynefrin) a tyramin jsou u hmyzu analogy adrenalinu, respektive noradrenalinu a hrají významnou roli v uvolňování mastných kyselin a trehalózy z tukového tělíska, účastní se také orientace a navigace během migrace nebo dokonce pozitivně ovlivňují letové schopnosti. U migrujících pestřenek je zvýšená exprese celé řady genů, napří. *Tyrosine decarboxylase 1 (Tdc1)*, meziproductu syntézy tyraminu, a *tyramine beta hydroxylázy (tbh)*, která přeměňuje tyramin na oktopamin nebo genu s příznačným názvem *nazgul (naz)*, účastnícího se syntézy tyraminu, jenž je nezbytný pro prodloužení letu.

Poslední z řady hormonů ovlivňujících fyziologii a chování migrantů jsou neuropeptidy. Ke zvýšení exprese dochází například u *Pigment-dispersing factor receptoru (PdfR)*, podílejícího se na délce letu, *Adipokinetic hormone receptoru (AkhR)*, regulujícího obsah živin v hemolymfě, nebo *Corazonin (Crz)* a jeho receptoru, který je důležitý pro zvýšený příjem potravy během stresu.

5 Diskuse a závěr

Dálková migrace pestřenek je fascinující fenomén celospolečenského významu, který si v posledních letech získal mnoho vědecké, ale i mediální pozornosti. Migrace probíhá u pestřenek dvakrát ročně (na jaře a na podzim) a účastní se jí část nebo celá populace. Na severní polokouli migrují pestřenky během jara na sever, pravděpodobně z důvodu vyšší dostupnosti potravy pro larvy. Podzimní migraci směrem na jih naopak iniciují nepříznivé teplotní podmínky vyšších latitud, na které nejsou některé druhy adaptovány.

Tah pestřenek můžeme pozorovat díky specifickým povětrnostním podmínkám nejčastěji v horských sedlech či na mořských pobřezích. Kombinací tradičních odchyťových metod, jako např. Malaiseho či nárazových pastí a entomologických radarů, můžeme dostat relativně přesný obrázek o diverzitě a abundanci migrujících pestřenek. Původ migrantů lze přibližně odhadnout analýzou stabilních izotopů pod podmínkou správné kalibrace izotopových map⁴.

Počty migrujících pestřenek dosahují nižších jednotek miliard jedinců za rok, a to jen na trase Británie → Francie. Celkově se tak může jednat o biliardy jedinců hmyzu, které každoročně přenášejí stovky tun dusíku a fosforu mezi lokalitami a zprostředkovávají řadu ekosystémových služeb jako je transfer pylu na dlouhé vzdálenosti, opylování nebo biologickou kontrolu škůdců (mšic) i v oblastech, kde jednotlivé druhy pestřenek nedokáží přežít celoročně. Jarní a podzimní migrace se řádově liší v počtu migrantů (\bar{x} Jaro = 0,5 mld; \bar{x} Podzim = 2,6 mld.). Tlak migrovat je na „podzimní“ pestřenky výrazně silnější nejspíše kvůli nepříznivému počasí a nosné kapacitě prostředí. Abundance pestřenek meziročně silně fluktuuje, což je pravděpodobně způsobeno dostupností potravy a celkovým průběhem sezóny.

Světově je známo více než 6 100 druhů pestřenek, z nichž byla migrace pozorována zatím pouze u 66 druhů (viz kapitoly 3.1–3.6). Pokud bychom porovnali počet formálně popsáných (nP) a migrujících druhů (nMP) Palearktu, kde můžeme předpokládat, že již byla popsána valná většina druhů i jejich případná migrace, s počtem druhů formálně popsáných v ostatních biogeografických oblastech (n), dostaneme odhad celkového počtu migratorních pestřenek, který je však bez korekce na druhový překryv oblastí jen hrubě orientační, navíc nepředpokládá odlišné evoluční tlaky v tropech (více viz tabulka 6).

⁴ Na základě nepublikovaných dat Myles Menz tvrdí, že v Evropě je tato technika nepoužitelná, díky minimálním rozdílům v δH (ústní sdělení, 11th International Symposium on Syrphidae, Barcelonnette, France, 7. 9.2022).

Dle tohoto odhadu by mohlo existovat více než 300 druhů pestřenek schopných dálkové migrace. V budoucnu očekávám prudký nárůst počtu nově objevených migrantů zejména v Orientální a Neotropické oblasti, jejichž samotná diverzita je dosud značně podhodnocena.

Oblast	Počet druhů	Počet mig. druhů	Odhad počtu mig. druhů
Palearktická	892	52	-
Orientální	771	9	45
Neartická	818	12	48
Neotropická	2 000	2	117
Afrotropická	610	0	36
Australská	427	4	25

Tabulka 6. Odhad počtu migratorních druhů pestřenek na základě diverzity palearktu. n – počet druhů známých z dané biogeografické oblasti; nP – počet druhů známých z Palearktu; nMP – počet migratorních druhů známých z Palearktu. Počty druhů pro jednotlivé oblasti převzaty ze zdrojů citovaných v názvech tabulek 1-5.

Pestřenky na jaře nejčastěji migrují s větrem v zádech a odchylky od zamýšleného směru letu nejsou kompenzovány. Oproti tomu podzimní migranti se musí probíjet proti čelnímu větru a jakékoliv odchylky od směru jsou okamžitě kompenzovány díky tzv. slunečnímu kompasu. Během podzimní migrace musí být směr letu striktně vyrovnáván, neboť odchylky od kýžené destinace by mohly být fatální. Magnetorecepce nebyla doposud u pestřenek prokázána, ale u migratorní generace dochází ke zvýšené expresi genů podílejících se právě na magnetickém čítí.

Migrace se účastní povětšinou jenom část populace příslušně adaptovaná k dlouhým letům nebo naopak část populace bez adaptací důležitých pro přežití ve vyšších latitudách. Tito jedinci se liší nejen svým chováním, jako je např. zvýšená aktivita, ale i morfologií. U migrujících jedinců bylo objeveno přes 1500 genů s odlišnou expresí oproti nemigrujícím. Tyto geny jsou zodpovědné za lepší funkci svalů, metabolismu, orientaci, odlišnou imunitní odpověď či hormonální regulaci. Není bez zajímavosti, že migrující pestřenky se neliší ve tvaru ani velikosti křídel.

Poměr pohlaví během migrace je většinou asymetrický. Existuje celá řada hypotéz vysvětlujících tzv. *sex ratio bias* jako metodickou chybu, odlišnou adaptaci k migraci nebo jako rozdíl v migračních trasách. Žádná z těchto hypotéz však nevysvětluje odlišný poměr pohlaví u stejných druhů mezi sezónami. Evoluční pozadí tohoto fenoménu tak zatím zůstává neznámé.

5.1 Plány do budoucna

Ve svém navazujícím magisterském studiu bych rád pokračoval ve studiu dálkové migrace. Konkrétně bych se rád zabýval křídelním dimorfismem migratorní generace a jeho existencí napříč fylogenetickým stromem pestřenek. Dále bych se chtěl zaměřit i na asymetrické poměry pohlaví některých druhů migrantů a jejich evoluční pozadí. Myslím si, že pro úplné pochopení problematiky je nutné se na téma dívat i v širším měřítku, a proto plánuji v budoucnu zkoumat migraci nejen pestřenek, ale i ostatních dvoukřídlých, a to v kontextu co-migrace s jejich predátory. V neposlední řadě se pod vedením RNDr. Petra Baňáře, Ph.D. z Moravského zemského muzea a ve spolupráci s Kurtem Jordaensem, Ph.D. z Belgického královského muzea pro Střední Afriku začínám věnovat pestřenkám Afriky, zejména jejich ekologii a potencionálně i migraci.

6 Seznam literatury

- Aguado-Aranda, P., Ricarte, A., Nedeljković, Z., Kelso, S., van Eck, A.P.W., Skevington, J.H., Marcos-García, M.Á., 2023. Are Appearances Deceiving? Morpho-Genetic Complexity of the *Eumerus tricolor* Group (Diptera: Syrphidae) in Europe, with a Focus on the Iberian Peninsula. *Insects* 14, 541. <https://doi.org/10.3390/insects14060541>
- Altizer, S., Davis, A.K., 2010. Populations of monarch butterflies with different migratory behaviors show divergence in wing morphology. *Evolution* 64, 1018–1028. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00946.x>
- Ankersmit, G.W., Dijkman, H., Keuning, N.J., Mertens, H., Sins, A., Tacoma, H.M., 1986. *Episyrphus balteatus* as a predator of the aphid *Sitobion avenae* on winter wheat. *Entomol. Exp. Appl.* 42, 271–277. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1986.tb01032.x>
- Arrese, E.L., Soulages, J.L., 2010. Insect Fat Body: Energy, Metabolism, and Regulation. *Annu. Rev. Entomol.* 55, 207–225. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-112408-085356>
- Aubert, J., 1963. Observations sur les migrations d'insectes au col de Bretolet (alpes valaisannes, 1923 m.). *Mitteilungen Schweiz. Entomol. Ges.* 36, 303–312.
- Aubert, J., 1962. Observations sur les migrations d'insectes au col de Bretolet (Alpes valaisannes, 1923 m.): note préliminaire. *Mitteilungen Schweiz. Entomol. Ges.* 35, 130–138.
- Aubert, J., Goeldlin de Tiefenaou, P., 1981. Observations sur les migrations de Syrphides (Dipt.) dans les Alpes de Suisse occidentale.
- Aubert, J., Goeldlin de Tiefenaou, P., 1976. Douze ans de captures systematiques de Syrphides (Diptères) au col de Bretolet (Alpes valaisannes).
- Aubert, J., Goeldlin de Tiefenaou, P., Lyon, J.P., 1969. Essais de marquage et de reprise dinsectes migrants en automne 1968. *Mitt Schweiz Entomol Ges* 140–166.
- Aubert, J., Jaccard, M., 1981. Migration of hover flies (Syrphidae, Diptera) in the Jura Vaudois area [Switzerland]. *Mitteilungen Schweiz. Entomol. Ges. Bull. Soc. Entomol. Suisse.*
- Australian Faunal Directory [WWW Document], 2023. URL <https://biodiversity.org.au/afd/taxa/SYRPHIDAE/statistics> (accessed 5.27.23).
- Beebe, W., 1951. Migration of insects (other than Lepidoptera) through Portachuelo Pass, Rancho Grande, North-central Venezuela. *Zool. Sci. Contrib. N. Y. Zool. Soc.* 36, 255--266. <https://doi.org/10.5962/p.203488>
- Beenackers, A.M.Th., 1969. Carbohydrate and fat as a fuel for insect flight. A comparative study. *J. Insect Physiol.* 15, 353–361. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(69\)90281-9](https://doi.org/10.1016/0022-1910(69)90281-9)
- Bellefeuille, Y., Fournier, M., Lucas, E., 2021. Biological control of the foxglove aphid using a banker plant with *Eupeodes americanus* (Diptera: Syrphidae) in experimental and commercial greenhouses. *Biol. Control* 155, 104541. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2021.104541>
- Benadi, G., Hovestadt, T., Poethke, H.-J., Blüthgen, N., 2014. Specialization and phenological synchrony of plant–pollinator interactions along an altitudinal gradient. *J. Anim. Ecol.* 83, 639–650. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12158>
- Betts, C.R., Wootton, R.J., 1988. Wing Shape and Flight Behaviour in Butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea): A Preliminary Analysis. *J. Exp. Biol.* 138, 271–288. <https://doi.org/10.1242/jeb.138.1.271>
- Bičík, V., Láska, P., 2011. Comparison of the importance of aphid predators and parasitoids based on field samples. *Acta Soc. Zool. Bohemicae* 2011, 1–6.
- Boggs, C.L., Freeman, K.D., 2005. Larval food limitation in butterflies: effects on adult resource allocation and fitness. *Oecologia* 144, 353–361. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0076-6>
- Bowen, G.J., Wassenaar, L.I., Hobson, K.A., 2005. Global application of stable hydrogen and oxygen isotopes to wildlife forensics. *Oecologia* 143, 337–348. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1813-y>
- Brower, L.P., Fink, L.S., Walford, P., 2006. Fueling the fall migration of the monarch butterfly. *Integr. Comp. Biol.* 46, 1123–1142. <https://doi.org/10.1093/icb/icl029>
- Buchman, W., 1871. On Involuntary migration of insects. *Entomol. Mon. Mag.* 97.
- Burgio, G., Sommaggio, D., 2007. Syrphids as landscape bioindicators in Italian agroecosystems. *Agric. Ecosyst. Environ.* 120, 416–422. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2006.10.021>

- Burmann, K., 1978. Syrphiden-Wanderungen im Gebirge. Beobachtungen aus Nordtirol (Österreich)(Insecta: Diptera, Syrphidae). *Berichte Naturwissenschaftlich-Med. Ver. Innsbr.* 65, 129–137.
- Campbell, J.W., Hanula, J.L., 2007. Efficiency of Malaise traps and colored pan traps for collecting flower visiting insects from three forested ecosystems. *J. Insect Conserv.* 11, 399–408. <https://doi.org/10.1007/s10841-006-9055-4>
- Candy, D.J., Kilby, B.A., 1961. The biosynthesis of trehalose in the locust fat body. *Biochem. J.* 78, 531–536.
- Cao, T., Jin, J.-P., 2020. Evolution of Flight Muscle Contractility and Energetic Efficiency. *Front. Physiol.* 11.
- Chapman, B.B., Brönmark, C., Nilsson, J.-Å., Hansson, L.-A., 2011a. Partial migration: an introduction. *Oikos* 120, 1761–1763. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20070.x>
- Chapman, B.B., Brönmark, C., Nilsson, J.-Å., Hansson, L.-A., 2011b. The ecology and evolution of partial migration. *Oikos* 120, 1764–1775. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20131.x>
- Chapman, J.W., Drake, V.A., Reynolds, D.R., 2011a. Recent Insights from Radar Studies of Insect Flight. *Annu. Rev. Entomol.* 56, 337–356. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120709-144820>
- Chapman, J.W., Klaassen, R.H.G., Drake, V.A., Fossette, S., Hays, G.C., Metcalfe, J.D., Reynolds, A.M., Reynolds, D.R., Alerstam, T., 2011b. Animal Orientation Strategies for Movement in Flows. *Curr. Biol.* 21, R861–R870. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.08.014>
- Chapman, J.W., Nesbit, R.L., Burgin, L.E., Reynolds, D.R., Smith, A.D., Middleton, D.R., Hill, J.K., 2010. Flight Orientation Behaviors Promote Optimal Migration Trajectories in High-Flying Insects. *Science* 327, 682–685. <https://doi.org/10.1126/science.1182990>
- Chapman, J.W., Reynolds, D.R., Smith, A.D., 2003. Vertical-Looking Radar: A New Tool for Monitoring High-Altitude Insect Migration. *BioScience* 53, 503–511. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0503:VRANTF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0503:VRANTF]2.0.CO;2)
- Chapman, J.W., Reynolds, D.R., Wilson, K., 2015. Long-range seasonal migration in insects: mechanisms, evolutionary drivers and ecological consequences. *Ecol. Lett.* 18, 287–302. <https://doi.org/10.1111/ele.12407>
- Cheng, X.-Y., Thompson, F.C., 2008. A generic conspectus of the Microdontinae (Diptera: Syrphidae) with the description of two new genera from Africa and China. *Zootaxa* 1879, 21–48. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1879.1.3>
- Clegg, J.S., Evans, D.R., 1961. Blood Trehalose and Flight Metabolism in the Blowfly. *Science* 134, 54–55. <https://doi.org/10.1126/science.134.3471.54>
- Clem, C.S., Hobson, K.A., Harmon-Threatt, A.N., 2023. Insights into natal origins of migratory Nearctic hover flies (Diptera: Syrphidae): new evidence from stable isotope ($\delta^{2}\text{H}$) assignment analyses. *Ecography* 2023, e06465. <https://doi.org/10.1111/ecog.06465>
- Clem, C.S., Hobson, K.A., Harmon-Threatt, A.N., 2022. Do Nearctic hover flies (Diptera: Syrphidae) engage in long-distance migration? An assessment of evidence and mechanisms. *Ecol. Monogr.* 92, e1542. <https://doi.org/10.1002/ecm.1542>
- Crawford, A., 1949. Radar Reflections in the Lower Atmosphere. *Proc. Inst. Radio Eng.* 37, 404–405.
- Dal, B., Irhammer, C., 1981. Fjarilvandring over södra östersjön. *Entomol. Tidskr.* 102, 73–74.
- Dällenbach, L.J., Glauser, A., Lim, K.S., Chapman, J.W., Menz, M.H.M., 2018. Higher flight activity in the offspring of migrants compared to residents in a migratory insect. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 285, 20172829. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2829>
- Dingle, H., Drake, V.A., 2007. What Is Migration? *BioScience* 57, 113–121. <https://doi.org/10.1641/B570206>
- Doyle, T., Hawkes, W.L.S., Massy, R., Powney, G.D., Menz, M.H.M., Wotton, K.R., 2020. Pollination by hoverflies in the Anthropocene. *Proc. Biol. Sci.* 287, 20200508. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.0508>
- Doyle, T., Jimenez-Guri, E., Hawkes, W.L.S., Massy, R., Mantica, F., Permanyer, J., Cozzuto, L., Hermoso Pulido, T., Baril, T., Hayward, A., Irimia, M., Chapman, J.W., Bass, C., Wotton, K.R., 2022. Genome-wide transcriptomic changes reveal the genetic pathways involved in insect migration. *Mol. Ecol.* 31, 4332–4350. <https://doi.org/10.1111/mec.16588>

- Dudley, R., 1991. Biomechanics of Flight in Neotropical Butterflies: Aerodynamics and Mechanical Power Requirements. *J. Exp. Biol.* 159, 335–357. <https://doi.org/10.1242/jeb.159.1.335>
- Dudley, R., Srygley, R.B., 1994. Flight Physiology of Neotropical Butterflies: Allometry of Airspeeds During Natural Free Flight. *J. Exp. Biol.* 191, 125–139. <https://doi.org/10.1242/jeb.191.1.125>
- Dunning, J.W., 1869. Remarks at meeting. *Proc Ent Soc Lond.*
- Ebejer, M., Bensusan, K., 2010. Hoverflies (Diptera, Syrphidae) recently encountered on Gibraltar, with two species new for Iberia 17, 123–139.
- Eimer, T., 1882. Über eine Wanderun von Dipteren und Libellen –. *Entomol. Ztg. Stettin* 260.
- Eitschberger, U., 1973. Eine Massenwanderung von *Epistrophe balteata*. *Atalanta* 328.
- Elton, C.S., 1925. IX. The Dispersal of Insects to Spitsbergen. *Trans. R. Entomol. Soc. Lond.* 73, 289–299. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1925.tb02865.x>
- European Red List of Hoverflies [WWW Document], 2023. . EU Pollinator Inf. Hive - EC Public Wiki. URL <https://wikis.ec.europa.eu/display/EUPKH/European+Red+List+of+Hoverflies?preview=/23462140/60719264/European%20Red%20List%20of%20Hoverflies.pdf> (accessed 7.26.23).
- Evenhuis, N.L., Pape, T., 2023. Systema Dipteriorum, Version 4.1. [WWW Document]. URL <http://diptera.org> (accessed 5.1.23).
- Fathy, Z., El-Rahman, R.M.A., 2023. Effect of entomopathogenic nematodes *Steinernema* species (steinernematidae: rhabditida) and *Heterorhabditis bacteriophora* (heterorhabditidae: rhabditida) on the digestive enzymes and midgut histology of the African migratory locust *Locusta migratoria migratorioides* (acrididae: orthoptera). *Int. J. Trop. Insect Sci.* 43, 727–736. <https://doi.org/10.1007/s42690-023-00979-8>
- Feng, H., Guo, X., Sun, H., Zhang, S., Xi, J., Yin, J., Cao, Y., Li, K., 2019. Flight muscles degenerate by programmed cell death after migration in the wheat aphid, *Sitobion avenae*. *BMC Res. Notes* 12, 672. <https://doi.org/10.1186/s13104-019-4708-z>
- Finch, J.T., Cook, J.M., 2020. Flies on vacation: evidence for the migration of Australian Syrphidae (Diptera) - Finch - 2020 - Ecological Entomology - Wiley Online Library.
- Fisler, L., Marcacci, G., 2022. Tens of thousands of migrating hoverflies found dead on a strandline in the South of France. *Insect Conserv. Divers.* <https://doi.org/10.1111/icad.12616>
- Gao, B., Wotton, K.R., Hawkes, W.L.S., Menz, M.H.M., Reynolds, D.R., Zhai, B.-P., Hu, G., Chapman, J.W., 2020. Adaptive strategies of high-flying migratory hoverflies in response to wind currents. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 287, 20200406. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.0406>
- Gatter, W., 1980. Nordwärts gerichtete Frühjahrswanderungen palaearktischer Schmetterlinge, Fliegen und Hummeln im Himalaya-und Transhimalayagebiet Nepals. *Atalanta* 11, 188–196.
- Gatter, W., 1976. Der Zug der Schwebfliegen nach planmäßigen Fängen am Randecker Maar (Schwäbische Alb)(Dip. Syrphidae). *Atalanta* 7, 4–18.
- Gatter, W., 1975. Regelmäßige Herbstwanderungen der Schwebfliege *Eristalis tenax* am Randecker Maar, Schwäbische Alb. *Atalanta* 78–83.
- Gatter, W., Schmid, U., 1990. The migration of hoverflies at Randecker Maar. *Spixiana* 1–100.
- Gatter, Wulf, Ebenhöf, H., Kima, R., Gatter, Walter, Scherer, F., 2020. 50-jährige Untersuchungen an migrierenden Schwebfliegen, Waffenschwebfliegen und Schlupfwespen belegen extreme Rückgänge (Diptera: Syrphidae, Stratiomyidae; Hymenoptera: Ichneumonidae). *Entomol. Z.* 14.
- GBIF 2022 [WWW Document], 2023. URL <https://www.gbif.org/species/1540742> (accessed 2.12.23).
- Gegear, R.J., Casselman, A., Waddell, S., Reppert, S.M., 2008. Cryptochrome mediates light-dependent magnetosensitivity in *Drosophila*. *Nature* 454, 1014–1018. <https://doi.org/10.1038/nature07183>
- Gegear, R.J., Foley, L.E., Casselman, A., Reppert, S.M., 2010. Animal cryptochromes mediate magnetoreception by an unconventional photochemical mechanism. *Nature* 463, 804–807. <https://doi.org/10.1038/nature08719>
- George, W.S., 1960. A plague of hoverflies. *Trans. Suffolk Nat. Soc.* 11, 418.
- Gepp, J., 2004. Wandernde Schwebfliegen (Dipt., Syrphidae) im Bereich der Turracher Höhe (Gurktaler Alpen) angelockt durch Honigtau von Psylliden (Sternorrhyncha) auf Grünerlen. *Carinth. II* 194, 529–536.
- Gepp, J., 1975. Syrphidenwanderungen in der Nordweststeiermark. *Mitteilungen*.

- Gilbert, F., 2019. Migration: Ecosystem Services Helicoptered In. *Curr. Biol.* 29, R697–R699. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.06.013>
- Golding, Y.C., Edmunds, M., 2000. Behavioural mimicry of honeybees (*Apis mellifera*) by droneflies (Diptera: Syrphidae: *Eristalis* spp.). *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 267, 903–909. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1088>
- Gudmundsson, S., 2022. Chapter 20 - Performance—Cruise, in: Gudmundsson, S. (Ed.), *General Aviation Aircraft Design (Second Edition)*. Butterworth-Heinemann, pp. 833–866. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-818465-3.00020-3>
- Guerra, P.A., Gegear, R.J., Reppert, S.M., 2014. A magnetic compass aids monarch butterfly migration. *Nat. Commun.* 5, 4164. <https://doi.org/10.1038/ncomms5164>
- Guilford, T., Taylor, G.K., 2014. The sun compass revisited. *Anim. Behav.* 97, 135–143. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.09.005>
- Guo, J., Fu, X., Zhao, S., Shen, X., Wyckhuys, K.A.G., Wu, K., 2020. Long-term shifts in abundance of (migratory) crop-feeding and beneficial insect species in northeastern Asia. *J. Pest Sci.* 93, 583–594. <https://doi.org/10.1007/s10340-019-01191-9>
- Guo, J.-W., Yang, F., Li, P., Liu, X.-D., Wu, Q.-L., Hu, G., Zhai, B.-P., 2019. Female bias in an immigratory population of *Cnaphalocrocis medinalis* moths based on field surveys and laboratory tests. *Sci. Rep.* 9, 18388. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-54721-x>
- Hart, M.A., Sailor, D.J., 2009. Quantifying the influence of land-use and surface characteristics on spatial variability in the urban heat island. *Theor. Appl. Climatol.* 95, 397–406. <https://doi.org/10.1007/s00704-008-0017-5>
- Hawkes, W., Walliker, E., Gao, B., Forster, O., Lacey, K., Doyle, T., Massy, R., Roberts, N.W., Reynolds, D.R., Özden, Ö., Chapman, J.W., Wotton, K.R., 2022a. Huge spring migrations of insects from the Middle East to Europe: quantifying the migratory assemblage and ecosystem services. *Ecography* 202. <https://doi.org/10.1111/ecog.06288>
- Hawkes, W., Weston, S.T., Cook, H., Doyle, T., Massy, R., Guri, E.J., Wotton Jimenez, R.E., Wotton, K.R., 2022b. Migratory hoverflies orientate north during spring migration. *Biol. Lett.* 18, 20220318. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2022.0318>
- Hereward, J.P., Cai, X., Matias, A.M.A., Walter, G.H., Xu, C., Wang, Y., 2020. Migration dynamics of an important rice pest: The brown planthopper (*Nilaparvata lugens*) across Asia—Insights from population genomics. *Evol. Appl.* 13, 2449–2459. <https://doi.org/10.1111/eva.13047>
- Heydemann, B., 1967. Der Überflug von Insekten über Nord- und Ostsee nach Untersuchungen auf Feuerschiffen. *Dtsch. Entomol. Z.* 14, 185–215. <https://doi.org/10.1002/mmnd.19670140114>
- Hill, L., 2013. Australian painted lady butterflies light-trapped in Tasmania. *Vic. Entomol.* 43, 76–81.
- Hippa, H., Steenis, J.V., Mutin, V.A., 2015. The genus *Sphegina* Meigen (Diptera, Syrphidae) in a biodiversity hotspot: the thirty-six sympatric species in Kambaiti, Myanmar. *Zootaxa* 3954, 1–67. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3954.1.1>
- Hlaváček, A., Daňková, K., Benda, D., Bogusch, P., Hadrava, J., 2022a. Batesian-Müllerian mimicry ring around the Oriental hornet (*Vespa orientalis*). *J. Hymenopt. Res.* 92, 211–228. <https://doi.org/10.3897/jhr.92.81380>
- Hlaváček, A., Lučan, R.K., Hadrava, J., 2022b. Autumnal migration patterns of hoverflies (Diptera: Syrphidae): interannual variability in timing and sex ratio. *PeerJ* 10, e14393. <https://doi.org/10.7717/peerj.14393>
- Hondelmann, P., Poehling, H.-M., 2007. Diapause and overwintering of the hoverfly *Episyrphus balteatus*. *Entomol. Exp. Appl.* 124, 189–200. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2007.00568.x>
- Honěk, A., 1983. Factors affecting the distribution of larvae of aphid predators (Col., Coccinellidae and Dipt., Syrphidae) in cereal stands. *Z. Für Angew. Entomol.* 95, 336–345. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1983.tb02652.x>
- Hu, G., Lim, K.S., Horvitz, N., Clark, S.J., Reynolds, D.R., Sapir, N., Chapman, J.W., 2016. Mass seasonal bioflows of high-flying insect migrants. *Science* 354, 1584–1587. <https://doi.org/10.1126/science.aah4379>
- Huss, H., 1975. Ein Migrationsflug von *Epistrophe balteata* DEG. (Dipt., Syrphidae) in den Wölzer Tauern (Steiermark). *Berichte Arbeitsgemeinschaft Für Ökol. Entomol. Graz* 213–216.

- Jeekel, C. a. W., Overbeek, H., 1968. A migratory flight of hover-flies (Diptera, Syrphidae) observed in Austria. *Beaufortia* 15, 123–126.
- Jensen, J.-K., 2001. An invasion of migrating insects (Syrphidae and Lepidoptera) on the Faroe Islands in September 2000. *Norw J Entom* 263–267.
- Jia, H., Liu, Y., Li, X., Li, H., Pan, Y., Hu, C., Zhou, X., Wyckhuys, K.A., Wu, K., 2022. Windborne migration amplifies insect-mediated pollination services. *eLife* 11, e76230. <https://doi.org/10.7554/eLife.76230>
- Kaláb, O., Musiolek, D., Rusnok, P., Hurtik, P., Tomis, M., Kočárek, P., 2021. Estimating the effect of tracking tag weight on insect movement using video analysis: A case study with a flightless orthopteran. *PLOS ONE* 16, e0255117. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0255117>
- Kehlmaier, C., 2002. A short note on the migration activity of hoverflies on the Mediterranean Sea (Diptera: Syrphidae). [in German]. *Volucella* 6, 154–156.
- Keil, P., Konvička, M., 2005. Local species richness of Central European hoverflies (Diptera: Syrphidae): a lesson taught by local faunal lists. *Divers. Distrib.* 11, 417–426. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2005.00172.x>
- Kelly, M., 2017. Hoverfly migration helps record canola yield despite extreme season in Tasmania - ABC News [WWW Document]. URL <https://www.abc.net.au/news/rural/2017-01-16/canola-record/8185568> (accessed 1.2.23).
- Kennedy, J.S., 1961. A Turning Point in the Study of Insect Migration. *Nature* 189, 785–791. <https://doi.org/10.1038/189785a0>
- Kissling, D.W., Pattemore, D.E., Hagen, M., 2014. Challenges and prospects in the telemetry of insects. *Biol. Rev.* 89, 511–530. <https://doi.org/10.1111/brv.12065>
- Klecka, J., Hadrava, J., Biella, P., Akter, A., 2018. Flower visitation by hoverflies (Diptera: Syrphidae) in a temperate plant-pollinator network. *PeerJ* 6, e6025. <https://doi.org/10.7717/peerj.6025>
- Klowden, M.J., Palli, S.R., 2023. Chapter 10 - Locomotor systems, in: Klowden, M.J., Palli, S.R. (Eds.), *Physiological Systems in Insects (Fourth Edition)*. Academic Press, San Diego, pp. 471–525. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-820359-0.00011-6>
- Knight, S.M., Pitman, G.M., Flockhart, D.T.T., Norris, D.R., 2019. Radio-tracking reveals how wind and temperature influence the pace of daytime insect migration. *Biol. Lett.* 15, 20190327. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2019.0327>
- Knoblauch, A., Thoma, M., Menz, M.H.M., 2021. Autumn southward migration of dragonflies along the Baltic coast and the influence of weather on flight behaviour. *Anim. Behav.* 176, 99–109. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2021.04.003>
- Knutson, L.V., Thompson, F.C., Vockehort, J.R., 1975. Family Syrphidae, in: Delfinado, M.D., Hardy, D.E. (Eds.), *Catalog of the Diptera of the Oriental Region*. University Press of Hawaii, Honolulu, pp. 307–374.
- Krčmar, S., Kučinić, M., Durbešić, P., Benović, A., 2010. Insects from the middle of the Adriatic sea. *Entomol. Croat.* 14, 75–84.
- Lack, D., 1943. The problem of partial migration. *Br. Birds* 37, 22–130.
- Lack, D., Lack, E., 1951. Migration of Insects and Birds Through a Pyrenean Pass. *J. Anim. Ecol.* 20, 63–67. <https://doi.org/10.2307/1644>
- Le Roy, C., Debat, V., Llaurens, V., 2019. Adaptive evolution of butterfly wing shape: from morphology to behaviour. *Biol. Rev.* 94, 1261–1281. <https://doi.org/10.1111/brv.12500>
- Lempke, B.J., 1962. Insecten gevangen op het lichtschip „Noord Hinder”. *Entomol. Ber.* 22, 101–111.
- Lin, X., Xu, Y., Jiang, J., Lavine, M., Lavine, L.C., 2018. Host quality induces phenotypic plasticity in a wing polyphenic insect. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 115, 7563–7568. <https://doi.org/10.1073/pnas.1721473115>
- Lincoln, F.C., 1930. Calculating Waterfowl Abundance on the Basis of Banding Returns. U.S. Department of Agriculture.
- Luder, K., Knop, E., Menz, M.H.M., 2018. Contrasting responses in community structure and phenology of migratory and non-migratory pollinators to urbanization. *Divers. Distrib.* 24, 919–927. <https://doi.org/10.1111/ddi.12735>
- Mackworth-Praed, C.W., 1929. Migration of hover-flies in the Isle of Wight. *Entomologist* 62.

- Maggiora, R., Saccani, M., Milanesio, D., Porporato, M., 2019. An Innovative Harmonic Radar to Track Flying Insects: the Case of *Vespa velutina*. *Sci. Rep.* 9, 11964. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-48511-8>
- Malaise, R., 1937. A new insect-trap. *Entomol. Tidskr.* 58, 148–160.
- Martens, C., 2020. Use of the Helgoland Bird Trap in Kabli (Estonia) to investigate seasonal migration of Diptera (Syrphidae, Muscidae, Calliphoridae and Polleniidae). *Bull. Société R. Belge D'Entomologie Bulletin Van K. Belg. Ver. Voor Entomol.* 247–253.
- Massy, R., Hawkes, W.L.S., Doyle, T., Troscianko, J., Menz, M.H.M., Roberts, N.W., Chapman, J.W., Wotton, K.R., 2021. Hoverflies use a time-compensated sun compass to orientate during autumn migration. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 288, 20211805. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1805>
- Mazzucco, V.K., 1967. Bericht der Beobachtungsstation Weißsee. *Z. Wien. Entomol. Ges.* 111–135.
- Meineke, T., 1979. Massenwanderung von *Epritrophe balteata* Degeer am südwestlichen Harzrand 1978 (Dipt. Syrphidae). *Atalanta* 96–99.
- Mengual, X., 2022. New Flower Fly Records (Diptera: Syrphidae: Syrphinae) from China, Korea, and Malaysia. *Proc. Entomol. Soc. Wash.* 124, 302–315. <https://doi.org/10.4289/0013-8797.124.2.302>
- Mengual, X., Ståhls, G., Rojo, S., 2015. Phylogenetic relationships and taxonomic ranking of pipizine flower flies (Diptera: Syrphidae) with implications for the evolution of aphidophagy. *Cladistics* 31, 491–508. <https://doi.org/10.1111/cla.12105>
- Menz, M.H.M., Brown, B.V., Wotton, K.R., 2019a. Quantification of migrant hoverfly movements (Diptera: Syrphidae) on the West Coast of North America. *R. Soc. Open Sci.* 6, 190153. <https://doi.org/10.1098/rsos.190153>
- Menz, M.H.M., Reynolds, D.R., Gao, B., Hu, G., Chapman, J.W., Wotton, K.R., 2019b. Mechanisms and Consequences of Partial Migration in Insects. *Front. Ecol. Evol.* 7.
- Menz, M.H.M., Scacco, M., Bürki-Spycher, H.-M., Williams, H.J., Reynolds, D.R., Chapman, J.W., Wikelski, M., 2022. Individual tracking reveals long-distance flight-path control in a nocturnally migrating moth. *Science* 377, 764–768. <https://doi.org/10.1126/science.abn1663>
- Miller, N.D., Yoder, T.J., Manoukis, N.C., Carvalho, L.A.F.N., Siderhurst, M.S., 2022. Harmonic radar tracking of individual melon flies, *Zeugodacus cucurbitae*, in Hawaii: Determining movement parameters in cage and field settings. *PLOS ONE* 17, e0276987. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0276987>
- Moran, K.M., Skevington, J.H., Kelso, S., Mengual, X., Jordaens, K., Young, A.D., Ståhls, G., Mutin, V., Bot, S., van Zuijen, M., Ichige, K., van Steenis, J., Hauser, M., van Steenis, W., 2022. A multigene phylogeny of the eristaline flower flies (Diptera: Syrphidae), with emphasis on the subtribe Criorhinina. *Zool. J. Linn. Soc.* 194, 120–135. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlab006>
- Narayanan, N., Binning, S.A., Shaw, A.K., 2020. Infection state can affect host migratory decisions. *Oikos* 129, 1493–1503. <https://doi.org/10.1111/oik.07188>
- Nevo, D., 1996. The desert locust, *Schistocerca gregaria*, and its control in the land of israel and the near east in antiquity, with some reflections on its appearance in Israel in modern times. *Phytoparasitica* 24, 7–32. <https://doi.org/10.1007/BF02981450>
- Nielsen, B.O., 1968. On a Migration of Hover-flies (Dipt., Syrphidae) and Sawflies (Hym., Tenthredinidae) observed in Denmark, August 1967. *Entomol. Meddelelser* 1968, 215-224.
- Nielsen, T.R., 2009. A migration of *Eristalis similis* (Fallén, 1817) (Diptera, Syrphidae) at Lindesnes, South Norway in 2009 56, 74.
- Odermatt, J., Frommen, J.G., Menz, M.H.M., 2017. Consistent behavioural differences between migratory and resident hoverflies. *Anim. Behav.* 127, 187–195. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.03.015>
- Ohishi, H., Takemoto, T., 1998. An introduction to study on the migration of hoverflies. (大石久志・竹本卓哉 ハナアブの移動の研究法入門). *Hana Abu* 1998, 23–28.
- 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. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105, 19090–19095. <https://doi.org/10.1073/pnas.0802066105>

- Parmenter, L., 1960. Identification of migrating Syrphidae from Seaford. *Entomol. Rec. J. Var.* 200–201.
- Pedersen, E.T., 1982. Flere Syrphidae (Diptera) fra Anholt. *Flora Og Fauna* 15–17.
- Penney, H.D., Hassall, C., Skevington, J.H., Abbott, K.R., Sherratt, T.N., 2012. A comparative analysis of the evolution of imperfect mimicry. *Nature* 483, 461–464.
<https://doi.org/10.1038/nature10961>
- Perez, S.M., Taylor, O.R., Jander, R., 1997. A sun compass in monarch butterflies. *Nature* 387, 29–29.
<https://doi.org/10.1038/387029a0>
- Petersen, C.G.J., 1896. The yearly immigration of young plaice into the Limfjord from the German Sea. In Report of the Danish Biological Station. *Cph. Cent.* 1–48.
- Poulin, R., De Angeli Dutra, D., 2021. Animal migrations and parasitism: reciprocal effects within a unified framework. *Biol. Rev.* 96, 1331–1348. <https://doi.org/10.1111/brv.12704>
- QGIS project [WWW Document], 2023. . QGIS Proj. 328. URL <https://www.qgis.org/en/site/> (accessed 2.12.23).
- Quinby, B.M., Creighton, J.C., Flaherty, E.A., 2020. Stable isotope ecology in insects: a review. *Ecol. Entomol.* 45, 1231–1246. <https://doi.org/10.1111/een.12934>
- Radenković, S., Šašić Zorić, L., Djan, M., Obreht Vidaković, D., Ačanski, J., Ståhls, G., Veličković, N., Markov, Z., Petanidou, T., Kočiš Tubić, N., Vujić, A., 2018. Cryptic speciation in the *Merodon luteomaculatus* complex (Diptera: Syrphidae) from the eastern Mediterranean. *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 56, 170–191. <https://doi.org/10.1111/jzs.12193>
- Rainey, R.C., 1955. Observation of Desert Locust Swarms by Radar. *Nature* 175, 77–77.
<https://doi.org/10.1038/175077a0>
- Rankin, M.A., Burchsted, J.C.A., 1992. The Cost of Migration in Insects. *Annu. Rev. Entomol.* 37, 533–559. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.37.010192.002533>
- Raymond, L., Plantegenest, M., Gauffre, B., Sarthou, J.-P., Vialatte, A., 2013. Lack of Genetic Differentiation between Contrasted Overwintering Strategies of a Major Pest Predator *Episyrphus balteatus* (Diptera: Syrphidae): Implications for Biocontrol. *PLOS ONE* 8, e72997. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0072997>
- Raymond, L., Vialatte, A., Plantegenest, M., 2014. Combination of morphometric and isotopic tools for studying spring migration dynamics in *Episyrphus balteatus*. *Ecosphere* 5, art88.
<https://doi.org/10.1890/ES14-00075.1>
- Reemer, M., 2012. Unravelling a hotchpotch (book). Leiden University.
- Reppert, S.M., de Roode, J.C., 2018. Demystifying Monarch Butterfly Migration. *Curr. Biol.* 28, R1009–R1022. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.02.067>
- Roff, D.A., Fairbairn, D.J., 2007. The Evolution and Genetics of Migration in Insects. *BioScience* 57, 155–164. <https://doi.org/10.1641/B570210>
- Roff, D.A., Fairbairn, D.J., 1991. Wing Dimorphisms and the Evolution of Migratory Polymorphisms among the Insecta. *Am. Zool.* 31, 243–251. <https://doi.org/10.1093/icb/31.1.243>
- Roland, J., McKinnon, G., Backhouse, C., Taylor, P.D., 1996. Even smaller radar tags on insects. *Nature* 381, 120–120. <https://doi.org/10.1038/381120a0>
- Rotheray, G.E., Gilbert, F., 2011. The natural history of Hoverflies. *Forrest Text*.
- Saastamoinen, M., van der Sterren, D., Vastenhout, N., Zwaan, B.J., Brakefield, P.M., 2010. Predictive Adaptive Responses: Condition-Dependent Impact of Adult Nutrition and Flight in the Tropical Butterfly *Bicyclus anynana*. *Am. Nat.* 176, 686–698.
<https://doi.org/10.1086/657038>
- Sankararaman, H., Anooj, S.S., Mengual, X., 2022. Review of Indian species of *Monoceromyia Shannon* (Diptera: Syrphidae) with description of two new species. *J. Asia-Pac. Entomol.* 25, 101820. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2021.09.011>
- Saunt, J.W., 1945. Migration of Syrphidae (Diptera). *Entomol. Mon. Mag.* 131.
- Schaefer, G.W., 1976. Radar observations of insect flight. *Symp. R. Entomol. Soc. Lond.*
- Schaefer, G.W., Rainey, R.C., 1979. An airborne radar technique for the investigation and control of migrating pest insects. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*
<https://doi.org/10.1098/rstb.1979.0077>

- Schimmelmann, A., 2011. Carbon, Nitrogen and Oxygen Stable Isotope Ratios in Chitin, in: Gupta, N.S. (Ed.), *Chitin, Topics in Geobiology*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 81–103. https://doi.org/10.1007/978-90-481-9684-5_4
- Schmid, U., 1999. Schwebfliegen auf dem Mittelmeer (Diptera, Syrphidae). *Volucella* 4, 167–170.
- Schmid, U., 1987. Zum Vorkommen von Schwebfliegen und Waffenflehen (Diptera: Syrphidae et Stratiomyidae) auf der Wattenmeerinsel Scharhörn. *Beitr. Zur Naturkunde Niedersachs.* 249—264.
- Schroeder, W.J., Mitchell, W.C., 1981. Schroeder, W. J., & Mitchell, W. C. (1981). Marking Tephritidae fruit fly adults in Hawaii for release-recovery studies. *Proc Hawaii Entomol Soc* 23, 437–40.
- Shannon, H.J., 1926. A Preliminary Report on the Seasonal Migrations of Insects. *J. N. Y. Entomol. Soc.* 34, 199–205.
- Shearwood, J., Aldabashi, N., Eltokhy, A., Franklin, E.L., Raine, N.E., Zhang, C., Palmer, E., Cross, P., Palego, C., 2021. C-Band Telemetry of Insect Pollinators Using a Miniature Transmitter and a Self-Piloted Drone. *IEEE Trans. Microw. Theory Tech.* 69, 938–946. <https://doi.org/10.1109/TMTT.2020.3034323>
- Skevington, J.H., Buck, M., 2021. The first documented migration of a potter wasp, *Ancistrocerus adiabatus* (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae). *Can. Field-Nat.* 135, 117–119. <https://doi.org/10.22621/cfn.v135i2.2667>
- Skevington, J.H., Locke, M.M., Young, A.D., Moran, K., Crins, W.J., Marshall, S.A., 2019. *Field Guide to the Flower Flies of Northeastern North America*. Princeton University Press. <https://doi.org/10.2307/j.ctv7xbrvz>
- Smithers, C.N., 1970. Migration records in Australia. 1. Odonata, Homoptera, Coleoptera, Diptera, and Hymenoptera. *Aust Zool* 15, 380–382.
- Snow, D.W., Ross, K.F.A., 1952. Insect migration in the Pyrenees. *Entomol Mon Mag* 88, 1–6.
- Sparks, A.N., Jackson, R.D., Carpenter, J.E., Muller, R.A., 1986. Insects Captured in Light Traps in the Gulf of Mexico. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 79, 132–139. <https://doi.org/10.1093/aesa/79.1.132>
- Speight, M.C.D., 2017. Species accounts of European Syrphidae, Syrph the Net, the database of European Syrphidae (Diptera). Syrph the Net publications, Dublin.
- Speight, M.C.D., 1996. A mass migration of *Episyrphus balteatus* and *Eupeodes corollae* arriving in the south-west and remarks on other migrant hoverflies (Diptera: Syrphidae) in Ireland. *Ir. Nat. J.* 25, 182–183.
- Ssymank, A., Kurt, J., de Meyer, M., Reemer, M., Rotheray, G.E., 2021. Syrphidae (Flower Flies or Hoverflies). , *Manual of Afrotropical Diptera. Volume 3. Brachycera–Cyclorrhapha, excluding Calyptratae.*, in: Kirk-Spriggs, A.H., Sinclair, B.J. (Eds.), *Suricata*. South African National Biodiversity Institute, Pretoria, pp. 1439–1492.
- Stefanescu, C., Soto, D.X., Talavera, G., Vila, R., Hobson, K.A., 2016. Long-distance autumn migration across the Sahara by painted lady butterflies: exploiting resource pulses in the tropical savannah. *Biol. Lett.* 12, 20160561. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0561>
- Sutton, S.L., 1969. A migration of Syrphid flies at Spurn. *Naturalist* 51-53.
- Svensson, B.G., Janzon, L.-Å., 1984. Why does the hoverfly *Metasyrphus corollae* migrate? *Ecol. Entomol.* 9, 329–335. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1984.tb00856.x>
- Symes, G., 1864. Swarm of *Syrphus pyrastris* on the coast near Bridport, Dorset. *Zool* 22, 9273.
- Taylor, L.R., 1974. Insect Migration, Flight Periodicity and the Boundary Layer. *J. Anim. Ecol.* 43, 225–238. <https://doi.org/10.2307/3169>
- Thompson, F.C., 2019. A Spectacular New Chinese Species of the Genus *Mallota* Meigen (Diptera: Syrphidae). *Entomol. News* 128, 293–297. <https://doi.org/10.3157/021.128.0309>
- Thompson, F.C., 2010. Chapter One. Nearctic Diptera: Twenty Years Later, in: Bickel, D., Pape, T., Meier, R. (Eds.), *Diptera Diversity: Status, Challenges and Tools*. BRILL, pp. 1–46. <https://doi.org/10.1163/ej.9789004148970.1-459.6>
- Thompson, F.C., Mengual, X., Young, A.D., Skevington, J.H., 2017. Flower flies (Diptera: Syrphidae) of Philippines, Solomon Islands, Wallacea and New Guinea, in: Telnov, D., Barclay, M.V.L., Pauwels, O.S.G. (Eds.), *Biodiversity, Biogeography and Nature Conservation in Wallacea and New Guinea*. The Entomological Society of Latvia, Riga, pp. 501–524.

- Thompson, F.C., Rotheray, G.E., Zumbado, M.A., 2010. Family Syrphidae., in: Brown, B.V., Borkent, A., Cumming, J.M., Wood, D.M., Woodley, N.E., Zumbado, M.A. (Eds.), *Manual of Central American Diptera*. Vol. 2. NRC Research Press, Ottawa, pp. 763–792.
- Thompson, F.C., Vockehort, J.R., 1989a. 51. Family Syrphidae. *Bish. Mus Spec Publ* 86, 437–458.
- Thompson, F.C., Vockehort, J.R., 1989b. Family Syrphidae, in: Evenhuis, N.L. (Ed.), *Catalog of the Diptera of the Australasian and Oceanian Regions*. Bishop Museum Press, pp. 437–458.
- Tigreros, N., Davidowitz, G., 2019. Chapter One - Flight-fecundity tradeoffs in wing-monomorphic insects, in: Jurenka, R. (Ed.), *Advances in Insect Physiology*. Academic Press, pp. 1–41. <https://doi.org/10.1016/bs.aip.2019.02.001>
- Tomlinson, S., Menz, M.H.M., 2015. Does metabolic rate and evaporative water loss reflect differences in migratory strategy in sexually dimorphic hoverflies? *Comp. Biochem. Physiol. A. Mol. Integr. Physiol.* 190, 61–67. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2015.09.004>
- Vavřík, M., Zicha, F., Belfín, O., Koukolíková, A., Lučan, R., Lučan, K., 2016. Podzimní tah ptáků přes Červenohorské sedlo Autumn bird migration over the Červenohorské sedlo mountain pass. *Zprávy MOS* 74, 4–73.
- Verlinden, L., 2020. Records of Syrphidae (Diptera) from various regions of the Alps, the Vosges and the French Jura 1982-1999. *Syrph Net Database Eur. Syrphidae Diptera* 1–49.
- Vinarski, M.V., 2015. The fate of subspecies category in Zoological systematics. 1. the history. *Biol. Bull. Rev.* 5, 395–404. <https://doi.org/10.1134/S2079086415050060>
- Walker, F., 1864. On the late swarms of Stryphi in the Isle of Wight. *Entomol. Mon. Mag.* 1, 134–140.
- Weis-Fogh, T., 1964. Biology and Physics of Locust Flight: VIII. Lift and Metabolic Rate of Flying Locusts. *J. Exp. Biol.* 41, 257–271. <https://doi.org/10.1242/jeb.41.2.257>
- Wen, X., Wang, S., Duman, J.G., Arifin, J.F., Juwita, V., Goddard, W.A., Rios, A., Liu, F., Kim, S.-K., Abrol, R., DeVries, A.L., Henling, L.M., 2016. Antifreeze proteins govern the precipitation of trehalose in a freezing-avoiding insect at low temperature. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113, 6683–6688. <https://doi.org/10.1073/pnas.1601519113>
- Wigglesworth, V.B., 1949. The Utilization of Reserve Substances in *Drosophila* During Flight. *J. Exp. Biol.* 26, 150–163. <https://doi.org/10.1242/jeb.26.2.150>
- Wikelski, M., Moxley, J., Eaton-Mordas, A., López-Urbe, M.M., Holland, R., Moskowicz, D., Roubik, D.W., Kays, R., 2010. Large-Range Movements of Neotropical Orchid Bees Observed via Radio Telemetry. *PLOS ONE* 5, e10738. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010738>
- Williams, C.B., 1957. Insect Migration. *Annu. Rev. Entomol.* 2, 163–180. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.02.010157.001115>
- Williams, C.B., 1930. The Migration of Butterflies. *Migr. Butterflies*.
- Williams, C.B., Common, I.F.B., French, R.A., Muspratt, V., Williams, M.C., 1956. Observations on the migration of insects in the Pyrenees in the autumn of 1953. *Trans. R. Entomol. Soc. Lond.* 108, 385–407.
- Willmer, P., 2012. Ecology: Pollinator–Plant Synchrony Tested by Climate Change. *Curr. Biol.* 22, R131–R132. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.01.009>
- Wolf, W.W., Westbrook, J.K., Raulston, J., Pair, S.D., Hobbs, S.E., Riley, J.R., Mason, P.J., Joyce, R.J.V., Rainey, R.C., Browning, K.A., Cheke, R.A., Haggis, M.J., 1997. Recent airborne radar observations of migrant pests in the United States. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 328, 619–630. <https://doi.org/10.1098/rstb.1990.0132>
- Wong, D., Norman, H., Creedy, T.J., Jordaens, K., Moran, K.M., Young, A., Mengual, X., Skevington, J.H., Vogler, A.P., 2023. The phylogeny and evolutionary ecology of hoverflies (Diptera: Syrphidae) inferred from mitochondrial genomes. *Mol. Phylogenet. Evol.* 184, 107759. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2023.107759>
- Wotton, K.R., Gao, B., Menz, M.H.M., Morris, R.K.A., Ball, S.G., Lim, K.S., Reynolds, D.R., Hu, G., Chapman, J.W., 2019. Mass Seasonal Migrations of Hoverflies Provide Extensive Pollination and Crop Protection Services. *Curr. Biol.* 29, 2167–2173.e5. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.05.036>
- Xu, H.-J., Xue, J., Lu, B., Zhang, X.-C., Zhuo, J.-C., He, S.-F., Ma, X.-F., Jiang, Y.-Q., Fan, H.-W., Xu, J.-Y., Ye, Y.-X., Pan, P.-L., Li, Q., Bao, Y.-Y., Nijhout, H.F., Zhang, C.-X., 2015. Two

- insulin receptors determine alternative wing morphs in planthoppers. *Nature* 519, 464–467.
<https://doi.org/10.1038/nature14286>
- Young, M.R., 1984. Insects recorded on oil platforms in 1982. *Entomol. Rec. J. Var.*
- Zaitsev, Y.P., 1970. *Morskaya Neistonologiya*. Acad. Sci. Ukr. SSR Kiev 5–262.
- Zhang, Z.-Q., 2011. *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. Magnolia Press.