

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

Fakulta životního prostředí



**Odolnost hmyzu vůči stresu způsobenému  
hladověním**

Bakalářská práce

Autor: Veronika Šilhánová

Vedoucí práce: Ing. Michal Knapp, Ph.D.

2018

## ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Veronika Šilhánová

Aplikovaná ekologie

Název práce

**Odolnost hmyzu vůči stresu způsobenému hladověním**

Název anglicky

**Starvation tolerance in insects**

---

### Cíle práce

Cílem práce bude zpracovat literární rešerši na téma "Odolnost hmyzu vůči stresu způsobenému hladověním". Součástí bakalářské práce bude i laboratorní experiment zkoumající odolnost několika druhů původních slunéček a invazního slunéčka *Harmonia axyridis* vůči stresu způsobenému hladověním.

### Metodika

Literární rešerše bude vypracována především na základě anglicky psaných vědeckých článků vyhledaných na Web of Knowledge. Obsahem rešerše bude především shrnutí základů potravní ekologie hmyzu, popsání mezidruhových rozdílů v odolnosti vůči hladovění a popsání adaptací, které se u hmyzu vyvinuly za účelem omezení stresu z nedostatku potravy. Během laboratorního experimentu bude měřena délka přežívání bez přístupu k potravě a vodě pro dospělé invazního slunéčka *Harmonia axyridis* a dalších nejméně pěti druhů našich původních slunéček. Vedle stresovaných jedinců bude měřena délka přežívání i pro kontrolní jedince, kterým bude poskytována potrava a voda. Analyzován bude vliv stresu (stresovaní vs. kontrolní jedinci), vliv druhové identity (rozdíly mezi stresovanými jedinci různých druhů) a vliv velikosti těla (jako vysvětlení pozorovaných mezidruhových rozdílů) na délku přežívání.

## **Doporučený rozsah práce**

30-40 stran + přílohy dle potřeby

## **Klíčová slova**

hladovění, slunéčka, pohlavní dimorfismus, invazní druhy

---

## **Doporučené zdroje informací**

- Campero, M et al. (2008): Correcting the short-term effect of food deprivation in a damselfly: mechanisms and costs. *Journal of Animal Ecology* 77: 66-73.
- Chown, SL; Gaston, KJ (1999): Exploring links between physiology and ecology at macro-scales: the role of respiratory metabolism in insects. *Biological Reviews* 74: 87-120.
- Perry, JC; Roitberg, BD (2005): Ladybird mothers mitigate offspring starvation risk by laying trophic eggs. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58: 578–586.
- Rion, S; Kawecki, TJ (2007): Evolutionary biology of starvation resistance: what we have learned from *Drosophila*. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1655-1664.

---

## **Předběžný termín obhajoby**

2017/18 LS – FŽP

## **Vedoucí práce**

Ing. Michal Knapp, Ph.D.

## **Garantující pracoviště**

Katedra ekologie

---

Elektronicky schváleno dne 6. 3. 2018

**doc. Ing. Jiří Vojar, Ph.D.**

Vedoucí katedry

---

Elektronicky schváleno dne 6. 3. 2018

**prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.**

Děkan

V Praze dne 22. 04. 2018

## Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně, pod vedením Ing. Michala Knappa, Ph.D., a že jsem uvedla všechny literární prameny a publikace, ze kterých jsem čerpala.

V Praze dne 25. 4. 2018

.....

## Poděkování

Ráda bych poděkovala rodině za podporu při studiu. Všem, kteří se podíleli na sběru slunéček pro mou práci a mému školiteli Ing. Michalu Knappovi, Ph.D. za nedozírnou ochotu a pomoc.

V Praze dne 25. 4. 2018

.....

## Abstrakt

Se stresem vyvolaným nedostatkem potravy se běžně setkává většina živočichů. Nedostatek potravy může být způsoben střídáním ročních období, vysokými populačními hustotami a s tím spojenou vnitrodruhovou konkurencí například biologickými invazemi a s nimi spojenou mezidruhovou konkurencí. Hmyz využívá celou řadu strategií, jak potravu získávat. Aby byl hmyz schopen v podmínkách konkurence a nedostatku potravy přežít, musí být na její nedostatek adaptován. Adaptací může být zvýšení obsahu zásobních látek, snížení čerpání energie či přečkání nepříznivých podmínek ve stavu dormance.

V bakalářské práci jsem porovnávala odolnost vůči hladovění našich původních druhů slunéček s odolností invazivního druhu *Harmonia axyridis*. Slunéčka byla chována v klimaboxech a vystavena podmínkám bez přístupu k potravě. Při mezidruhovém porovnání se průměrná délka života pohybovala od 10 po 80 dní. Nejdéle vydržela afidofágní *Coccinella septempunctata*. Výsledky navíc prokazují závislost odolnosti vůči hladovění na velikosti těla a spojitost odolnosti vůči hladovění s biotopovými a potravními nároky druhů.

**Klíčová slova:** hladovění, slunéčka, nedostatek potravy, invazní druhy

## Abstract

It is a common state for most of animal species to be stressed by food shortage. Food limitation that can be caused by seasonal changes, high population density which results in high intraspecific competition or biological invasions resulting in high interpecific competition. Insects are adapted to the scarcity of food and use a variety of strategies to sustain themselves in order to survive, e.g. lowering standards of living and use of energy, outlasting harsh periods in dormancy or increasing the ability to store energy. The main goal of my thesis is to compare starvation tolerance of native Central European-ladybirds and *Harmonia axyridis*, representing an invasive species. Several species were studied under standardized conditions in climatic chambers. The longevity without food significantly differ between species, average values ranging from 10 to 80 days. *Coccinella septempunctata*, a native aphidophageous, proved to be the most resistant. The results also show that the longevity without food is related to body size, habitat and food preferences.

**Key words:** starvation, ladybirds, food shortage, invasive species

## Obsah

1. Úvod.....	9
1.1. Příjem potravy hmyzu .....	9
1.1.1. Dostupnost, preference a kvalita zdrojů.....	9
1.1.2. Životní strategie.....	11
1.2. Odolnost vůči hladovění.....	11
1.3. Adaptace na hladovění .....	12
1.3.1. Dormance .....	13
1.4. Mezidruhové rozdíly .....	14
1.5. Důsledek hladovění .....	16
1.5.1. Vliv nedostatku potravy na reprodukci .....	16
1.5.2. Ovlivnění larválního vývoje.....	17
1.5. Adaptace na hladovění u slunéček .....	18
1.5.1. Potrava slunéček.....	18
1.5.2. Vývoj.....	19
1.5.3. Kanibalismus .....	20
1.5.4. Trofická vajíčka.....	21
2. Metodika.....	22
2.1. Problematika a charakteristika druhů.....	22
2.2. Popis experimentu .....	24
2.2.1. Sběr jedinců.....	24
2.2.2. Chov .....	24
2.2.3. Vystavení stresu .....	25
2.3. Analýza dat.....	25
3. Výsledky.....	27
4. Diskuze.....	30
5. Závěr .....	32
6. Citovaná literatura .....	33



# 1. Úvod

## 1.1. Příjem potravy hmyzu

Hmyz se živí heterotrofně. energii získává z organické hmoty, která se může vyskytovat v podobě široké škály zdrojů. Potrava může být rostlinná, živočišná nebo tvořena odumřelou organickou hmotou. Jednotlivé druhy se specializují na specifický druh potravy, který dokáže zajistit zdroj látek potřebných k podpoře jejich růstu, vývoje a realizaci maximální reprodukce (fitness). Zdroje potravy se napříč druhy hmyzu liší v dostupnosti a kvalitě (Schowalter 2011).

### 1.1.1. Dostupnost, preference a kvalita zdrojů

Dostupnost potravy mohou ovlivňovat abiotické vlivy jako nedostatek vody, vysoké/nízké teploty a s tím související střídání ročních období. Mohou ji ale také ovlivňovat vlivy jako populační hustota (nedostatek potravy pro přemnoženou populaci), konkurence jiných druhů např. při invazích (Rion and Kawecki 2007). Úspěšnost druhu závisí na umění přizpůsobit se těmto stresovým podmínkám (Laparie et al. 2012).

Přijatelnost potravy určuje preferenční pořadí při jejím výběru, jež závisí na úsilí, které je nutné vyvinout pro získání daného typu potravy (např. detoxikace rostlin - viz kvalita zdrojů) (Schowalter 2011). Hmyz využívá zvláštní fyziologické a behaviorální adaptace, pomocí kterých se mu daří získávat živiny a vyhýbat se toxickým a nestravitelným materiálům. Rozmanitost potravy i její obranné schopnosti jsou velmi různorodé, a proto se hmyz na svůj hlavní zdroj musí specializovat a nedokáže využít celé spektrum. Kvůli specializaci hmyzu na určitý druh se vytrácí schopnost využívat jiné zdroje (Miller and Hanson 1989). Hmyz můžeme podle rozsahu zdrojů, kterými se živí, rozdělit na specialisty a generalisty. Specialisté se zaměřují na maximalizaci efektivity získávání kvalitní potravy ze specifického zdroje (např. pomocí specifických detoxifikačních enzymů), zatímco generalisté se snaží o maximalizaci rozsahu zdrojů (Schowalter 2011). Specializace dravce spočívá v kompromisech mezi druhy kořisti. Specialisté jsou velmi úspěšní v lovu pouze několika druhů kořisti, ale mají špatné výsledky u mnoha dalších (Sloggett 2008).

Kvalitu zdrojů vytváří energetická a nutriční hodnota po odečtení energie potřebné k trávení a asimilaci zdrojů. Některé zdroje jsou lehce stravitelné, jiné mohou poskytovat nízkou nutriční hodnotu kvůli nutnosti odbourávat toxické látky (nízká nutriční hodnota na úkor získávání a trávení). Výzvou pro organismy je získávání vhodných zdrojů (Schowalter 2011). Většina druhů hmyzu má kvalitativně podobné požadavky (podobné chemické složení a metabolické schopnosti). Požadavky pro všechny druhy hmyzu jsou: uhlohydráty, aminokyseliny, cholesterol, vitamín B, anorganické živiny P, K, Ca, Na. Rostlinný materiál je často limitován nedostatkem N a Na. (Ohmart, Stewart, and Thomas 1985) uvádějí, že blahovičník *Eucalyptus blakelyi*, vystavený různým hladinám hnojení N, významně ovlivnil plodnost mandelinky *Paropsis atomaria*. Zvýšení obsahu N v rostlinných tkáních z 1,5 % na 4,0 % zvýšilo počet nakladených vajec o 500 %. Druhy se podle svých potřeb specializují na konkrétní diety a často využívají symbiózu s mikroorganismy, které dokáží poskytnout specifické živiny (Chapman 1998). Požadavky na potravu ovlivňuje hlavně velikost a zralost hmyzu. To, s jakou účinností je energie v těle larev hmyzu zpracovávána, ovlivňuje výslednou velikost těla dospělců. Větší jedinci mají samozřejmě větší energetické nároky než menší. Avšak objem tělesné hmoty se zvětšuje rychleji než její povrch, proto mají menší organismy procentuálně větší povrch těla než ti větší, což s sebou přináší nevýhodu v podobě vyšších tepelných ztrát, vysychání. Větší organismy tedy sice mají vyšší energetické nároky, ale výdaje energie na jednotku váhy se zmenšují (Reichle 1967). Větší organismy mají také výhodu ve využívání energie při pohybu a získávání zdrojů (mají konkurenční výhodu při střetu s menším jedincem), tímto se snižují jejich relativní výdaje a zvyšuje se jejich efektivnost metabolismu (Van den Werf and Ernsting 1988). Druhy s proměnou dokonalou musí uschovávat dostatečné množství energetických rezerv z larválního stadia pro stádium kukly a rozvoj dospělců, rozmnožování capital breeders (druhy nepřijímající potravu v dospělosti). Nutriční hodnota se často mění sezonně a ontogeneticky (Reichle 1967).

### 1.1.2. Životní strategie

Konkrétní životní strategie jsou výsledkem kompromisů mezi růstem, vytvářením rezerv a reprodukcí. Rozlišujeme dva extrémní typy životních strategií, a to „capital breeders“ a „income breeders“. U capital breeders se rezervy vytvářejí ve stadiu larvy, a to dospělcům umožňuje rozmnožovat se nezávisle na dostupnosti potravy. Income breeders naopak využívají na reprodukci potravu získanou až během života dospělého. V praxi je možná řada strategií od čistého income breeding až po čistý capital breeding na druhé straně (Sainmont et al. 2014). Příkladem mohou být motýli, které lze rozdělit na dvě skupiny dle toho, zda dospělci mají funkční ústní ústrojí nebo ne. Dospělci s vyvinutým ústním ústrojím se během dospělosti živí především sacharidy, druhá skupina je odkázána pouze na zásoby získané ve stadiu larvy (Tammaru and Haukioja 2018).

(Sainmont et al. 2014) zkoumali, jaký má vliv na fitness délka krmné sezóny a velikosti těla dospělců. Drobní capital breeders mají lepší podmínky při krátkých krmných sezónách, ale při prodlužování krmné sezóny za většími jedinci zaostávají. U income breeders mají výhodu menší jedinci, díky tomu že jejich krátkodobá generace umožňuje více generací během jednoho roku.

### 1.2. Odolnost vůči hladovění

Většina živočichů se ve svém životě setkává s nedostatkem potravy, proto se očekává, že musí vytvářet adaptace, které zvýší odolnost vůči hladovění. Většina genetických a fyziologických úprav, trade-offs (kompromisů) a vzorců chování v populaci vychází ze znalostí získaných na studiích o octomilkách – *Drosophila spp.* (Rion and Kawecki 2007). Pokusy na octomilkách nejsou omežovány žádnými etickými ani právními pravidly na rozdíl od pokusů na obratlovcích. Výsledky se dají uplatňovat obecněji (molekulární mechanismy, fyziologické reakce) na celou zvířecí říši. Ideálním organismem na výzkum je *Drosophila melanogaster*, protože reakce octomilek chovaných v laboratorních podmínkách jsou velmi rychlé a dochází k velkým genetickým změnám v populacích. Oproti tomu *Drosophila simulans* se na rychlé změny adaptovat nedokáže, což upozorňuje na mezidruhovou variabilitu způsobnou pravděpodobně rozdíly v biotopových preferencích druhů. Mušky adaptované na nedostatek potravy

prokazují nižší ztráty vody, nikoli nižší minimální obsah vody (Hoffmann and Harshman 1999).

### 1.3. Adaptace na hladovění

Aby byly organismy schopny přežít, musí se na stres vyvolaný hladověním adaptovat. Existují 3 způsoby, jak zvýšit odolnost vůči hladovění. Jsou to 1.) zvýšení energetických zásob, 2.) snížení čerpání energetických zásob při hladovění 3.) snížení energetických potřeb nutných pro přežití (estivace, diapauza) (Rion and Kawecki 2007).

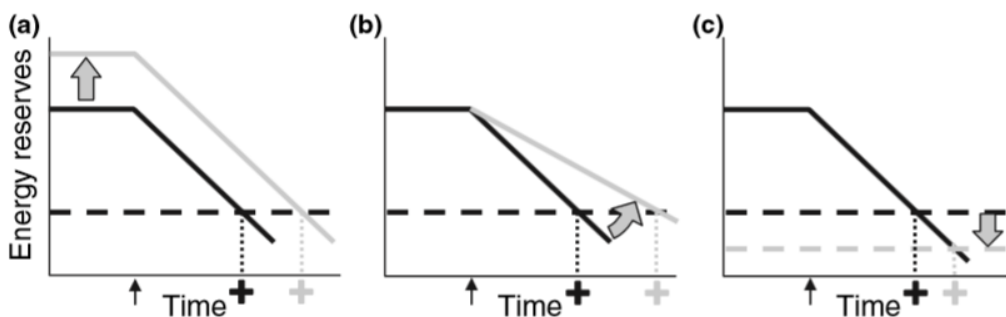
- Zvýšení zásob

Pro prodloužení odolnosti vůči hladovění může pomoci zvýšení energetických zásob – převážně lipidů. Tyto změny metabolismu mohou nastávat již při stádiu larvy (Hoffmann and Harshman 1999).

- Snížení čerpání zásob při hladovění

Když přístup k potravě začne být omezený, je třeba přejít do úspornějšího využití energetických rezerv.

- Snížení energetických potřeb na minimum umožňující přežití. Tento stav může být obecně nazván dormancí (Rion and Kawecki 2007).



Obrázek 1: Tři modely zvýšení odolnosti vůči hladovění. Tenká šipka značí začátek hladovění, organismus vyčerpá své energetické zásoby (silná čára). Smrt (kříž) značí vyčerpání zásob potřebných k zaručení fungování organismu. Model (a) značí nabírání většího množství rezerv. Model (b) snížení čerpání zásob a model (c) snížení hladiny zaručující životaschopnost organismu.

Zdroj: (Rion and Kawecki 2007)

Pro hmyz je důležité umění přizpůsobit se změnám v klimatu, u rodu *Drosophila* je adaptace mezi druhy velmi rozmanitá. Od druhů žijících ve vyprahlých biotopech, které se přizpůsobily vysokou odolností vůči vysoušení, po druhy se zvýšenou odolností vůči chladu, žijících ve vysokých zeměpisných šířkách (Hoffmann and Harshman 1999). Odolnost vůči hladovění může být částečně plastická a ovlivnitelná. Při experimentu byl jako jediný zdroj potravy octomilkám *D. melanogaster* podáván citron nakrájený na plátky. Citron je pro octomilky nedostatečná potrava. U octomilek podrobených experimentu došlo ke zvýšení odolnosti vůči hladovění, octomilky si v porovnání s kontrolními vzorky začaly uschovávat vyšší lipidové zásoby, měly pomalejší vývin a jejich objem těla se zvýšil, z čehož vychází, že odolnost vůči hladovění je genotypicky proměnná a může docházet k jejímu zvyšování. (Harshman, Hoffmann, and Clark 1999) Zacházení s energií hraje centrální roli pro životaschopnost organismů. Plasticita SR má za následek ovlivňování fyziologických procesů v těle jedinců. Při zvýšení SR dochází ke snížení reprodukce, zvyšuje se odolnost vůči vysychání, oxidačnímu stresu, což přivádí organismus do „režimu přežití“, ve kterém se snaží přestát těžké podmínky. V posledních letech dochází k odhalování molekulárních základů vycházejících z reakcí na hladovění. Byly identifikovány první geny přispívající ke genetickým změnám SR. Hlavní molekulární mechanismy – reakce na výživový stres jsou běžné u všech zvířat, proto by poznatky mohly být uplatněny obecněji (Hoffmann and Harshman 1999).

### 1.3.1. Dormance

Dormance v širokém slova smyslu je jakékoli adaptivní klidové stádium. Hmyz má velice omezenou schopnost regulovat teplotu těla, a proto musí volit řadu strategií na podporu života (Hodek, van Emden, and Honěk 2012).

#### 1.3.1.1. Diapauza a kviescence

Diapauza je spouštěna hormonálně, její funkcí je synchronizovat vývoj aktivních stádií s příznivými podmínkami (teplota, fotoperioda, zásoby, ...). Při diapauze je pro hmyz rozhodující řízení metabolických zdrojů, zdroje potravy jsou nedostupné. Je to dynamický proces, kdy hmyz

musí být schopen regulovat, na jak dlouho v diapauze zůstat. Hmyz musí před diapauzou nahromadit dostatečné množství zdrojů, aby byl schopen přežít období diapauzy a zároveň zachoval dostatečné množství pro rozvoj postdiapauzy, kdy dochází k energeticky náročným procesům (metamorfóza, dlouhý let). Oproti tomu kviescence je pouze dočasné zastavení nebo zpomalení vývoje z důvodu nepříznivých podmínek (Denlinger and Hahn 2011)

#### 1.3.1.2. Estivace a hibernace

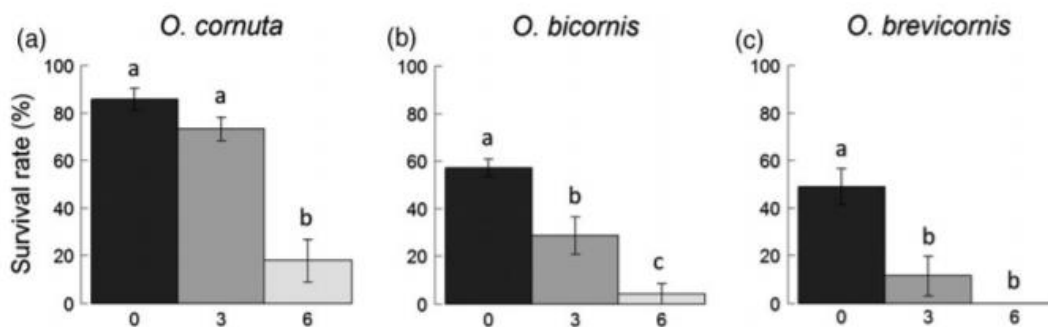
Hibernace je vyvolávána hlavně krátkými dny a nízkou teplotou. Naopak estivace, je stav zpomalení metabolismu během letního období, je vyvolaný nepříznivými podmínkami jako dlouhé denní délky, vysoké teploty a s tím spojený nedostatek vody a potravy. Většina dospělých slunéček (např. *Coccinella septempunctata*) v přípravné fázi před hibernací shromažďují rezervy. Tyto rezervy slouží jako zdroj energie pro organismus, který je po dlouhou dobu bez přístupu k potravě. Jsou tvořeny převážně tuky a glykogenem. Hibernace není pravou diapauzou, jedná se o kviescenci. Hibernace u slunéček může být indukována nepřítomností kolonií mšic. Po nabrání zásob migrují na přezimující místo. Estivace je často ukončena snížením denní délky a teploty, zatímco hibernace může být ukončena spontánně bez jakýchkoli změn podmínek (Hodek, van Emden, and Honěk 2012). Proto byly pokládány otázky, zda estivace obecně není řízena hormony jako pravá diapauza. Slunéčka *Coccinella septempunctata bruckii* žijící v Japonsku jsou rozdělena do dvou generací za sezónu, první generace se objevuje na jaře a estivuje během léta. Druhá generace se objevuje na podzim a hibernuje do následujícího jara. Podle pozorování na experimentu bylo prokázáno, že estivace není ovlivněna jen vnějšími podmínkami, ale je ovládána juvenilním hormonem (JHA) a jde tedy o pravou diapauzu (Sakurai, Hirano, and Takeda 1986).

#### 1.4. Mezidruhové rozdíly

Odolnost vůči vysoušení a hladovění se výrazně odlišují mezi druhy *Drosophila*. Bylo vytvořeno rozsáhlé srovnání 22 druhů, které se během své evoluční historie dokázaly přizpůsobit velmi různorodým podmínkám (geografické rozšíření, kosmopolitní a endemické druhy). Největší rozdíl byl

zjištěn mezi druhy mírného pásu a tropickými druhy. Druhy žijící v mírném pásu měly vyšší lipidové zásoby, vyšší hmotnost, vyšší odolnost vůči hladovění i vysychání. Při srovnání všech studovaných druhů byla zjištěna negativní korelace mezi obsahem vody a lipidů v těle. *D. buzzatii* se při experimentu na odolnost vůči hladovění při 25 °C dožila 171 h, zatímco tropická *D.sechellia* pouhých 25 h (Van Herrewege and David 2016). Testy byly prováděny v laboratorních podmínkách, studie v terénu jsou spíše vzácné. Obecně se dá říci, že tropické druhy jsou méně odolné vůči vysychání a hladovění než druhy mírného pásu. Porovnávání druhů mezi sebou může být ovlivněno vnitrodruhovou variabilitou (Hoffmann and Harshman 1999). V experimentu bylo zkoumáno okamžité hladovění mušek, jsou velmi citlivé na dehydrataci, proto byla muškám při experimentu podávána voda. Výsledky ukazují, že SR u *Drosophila* se pohybuje v rozmezí 20 hod (citliví samci) až 200 hod (samice, před experimentem nakrmené). Podle výsledků experimentu SR závisí na pohlaví, předchozí výživě i jejich interakci (Rion and Kawecki 2007).

Některé druhy hmyzu musí být časově synchronizovány se svými partnerskými druhy (např. opylovač-rostlina). Většina druhů mírného pásu používá jako spouštěč zahájení jejich sezónní aktivity teplotu prostředí. Tento spouštěč může být ovlivňován globálním oteplováním, a narušuje jejich interakce, protože každý druh na tyto výkyvy reaguje jinak. U včel je tento vztah včela-rostlina elementární. Při experimentu byl testován vliv nedostatku potravy na fitness tří druhů včel (*Osmia brevicornis* – specialista, objevuje se koncem jara, *Osmia bicornis* – generalista, objevuje se uprostřed jara a *Osmia cornuta* – generalista, objevujících se začátkem jara). Byly simulovány 3 situace (Obrázek 2), v první (0) květy a včely se objevují současně, v druhé (3) včely objevují květy po třech dnech a ve třetí (6) až po šesti dnech. Nejhůře na delší nedostatek potravy reaguje *O. brevicornis*, u které za podmínek šesti dní bez potravy nepřežil ani jeden jedinec a nejlépe obstála *O. cornuta*.(Schenk, Krauss, and Holzschuh 2018)



Obrázek 2: Procentuální vyjádření přežití tří druhů včel při (0) okamžitém podání potravy, (3) třídenním hladovění a (6) šestidenním hladovění.

Zdroj: (Schenk, Krauss, and Holzschuh 2018)

Porovnávání odolnosti vůči hladovění u slunéček může být zajímavé z pohledu porovnání dravých a fytofágních druhů. Odolnost slunéček je závislá na příjmu vody i potravy. V experimentu byla zkoumána doba přežití bez přístupu k potravě a pozorovány změny dechové frekvence u dravého druhu *Coccinella septempunctata* a býložravého druhu *Henosepilachna vigintioctopunctata*. U slunéček podrobených experimentu byly zjištěny doby přežití u samic *C. septempunctata*  $91,4 \pm 27,2$  dní a  $31,3 \pm 10,2$  u samců. U druhu *H. vigintioctopunctata* byla doba přežití mnohem kratší a to  $17,6 \pm 6,0$  u samců a  $22,9 \pm 5,3$  u samic. V tomto experimentu byly nejodolnější samice dravého druhu (Tanaka and Itô 1982).

## 1.5. Důsledek hladovění

Zvýšená odolnost proti hladovění s sebou přináší také nutné oběti, je spojena s delším vývojovým časem a zvýšením věku první reprodukce (Hoffmann and Harshman 1999).

### 1.5.1. Vliv nedostatku potravy na reprodukci

*Coccinella septempunctata* se živí mšicemi. Dostupnost kolonií mšic není vždy jistá a v průběhu času se rychle mění. Proto se slunéčka setkávají s různě obsáhlou biomasou kořisti (velmi hojnou, střední až žádnou). Byl zkoumán různý vliv na populace krmené podle úrovní dostupnosti kořisti. Podle výsledků úroveň konzumace ovlivnila jak vývojové, tak reprodukční vlastnosti slunéček. Larvy s vyšším přísunem potravy se rychleji vyvíjely, měly nízkou úmrtnost a dospělci rostli do vysokých hmotností,



spotřebovávali vysoké množství energie, které maximálně využívali pro produkci vajec. Oproti tomu nízký příjem potravy vedl k vysoké úmrtnosti larev a jedinci, kteří se dožili dospělosti byli v porovnání s první skupinou velmi malí s nízkou plodností a krátkou životností (Bista and Omkar 2014).

U *Drosophily* zvýšená rezistence proti hladovění přináší zvýšení plodnosti v pozdním životě, ale snižuje počáteční plodnost. Příděl energie ovlivňuje bilanci mezi přežitím a reprodukcí. U populací, které byly vybrány pro experiment po více generací, bylo zjištěno výrazné prodloužení délky života a vyšší absolutní obsah lipidů v těle oproti kontrolním vzorkům. (Borash and Ho 2001) Hladiny lipidů a glykogenu v těle, které pro organismus signalizují hlad, mají vliv na reprodukci a délku života. Tyto rezervy mohou být použity k reprodukci nebo podpoře přežití. (Hoffmann and Harshman 1999)

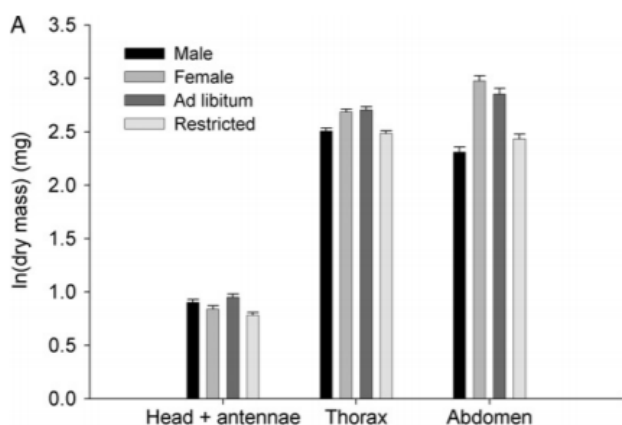
#### 1.5.2. Ovlivnění larválního vývoje

U octomilek, které se adaptovaly na vysychání a prodloužily odolnost vůči hladovění se mění také životaschopnost larvy a doba jejího vývoje. Bylo ukázáno, že se zvyšováním hladiny odolnosti se snižuje životaschopnost a prodlužuje vývoj. Nicméně larvy odolné vůči vysoušení vykazovaly naopak zvýšenou životaschopnost při výskytu ve vysokých hustotách larev a nebyla projevena žádná změna délky vývoje (Hoffmann and Harshman 1999).

*Coleomegilla maculata* je slunéčko živící se pylem a nektarem v době, kdy není přístupná kořist. V laboratorních podmínkách byl na jeho larvách proveden experiment. Larvy byly krmené každý den anebo jednou za tři dny. Byla prokázána závislost délky larválního stádia na přísunu potravy. U larev krmených jednou za tři dny toto stádium trvalo v průměru  $9,2 \pm 0,19$  dne a u larev krmených denně průměrně  $14,6 \pm 0,48$  dne. Dále bylo možno vypočítat míru přežití larev, která se podle přísunu potravy také měnila. Míra přežití larev, které byly krmeny denně činila 76,8 %, zatímco u larev krmených jednou za tři dny spadla na 23,4 % (Santos-Cividanes et al. 2011).

Mnoho morfologických rysů dospělého hmyzu vykazuje plastickou odezvu na podmínky prostředí během stádia larvy. V experimentu byl zkoumán vliv omezení přísunu potravy (violky *Viola sororia*) v posledním

instaru larvy motýla *Speyeria mormonia* na morfologii dospělců. Dospělci, kteří byli jako larvy krmeni ad libidum dosahovali větších velikostí než ti, kteří byli jako larvy krmeni omezeně. Významný byl rozdíl mezi pohlavími, zatímco u samic se hmota kumulovala více do abdomenu (pro reprodukci), u samců více do hlavy a thoraxu (funkce letu) (Boggs and Niitepöld 2016).



Obrázek 2: Zobrazení efektu vlivu diet v posledním instaru (ad libidum, restricted) na hmotnost dospělců a porovnání mezi pohlavími.

Zdroj: (Boggs and Niitepöld 2016)

## 1.5. Adaptace na hladovění u slunéček

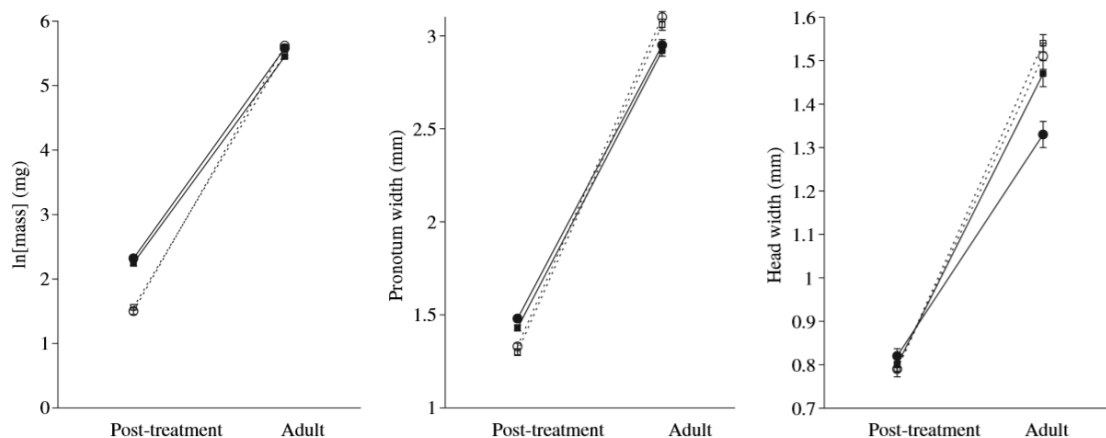
### 1.5.1. Potrava slunéček

Většina druhů našich slunéček se živí podobnou potravou, ale liší se ve vhodnosti určitého druhu potravy kvůli požadavkům na vývoj larev nebo tvorbu vajíček. U slunéček byly rozvinuty různé potravní strategie. Převládá strategie kokcidofágie (požírání červců), dalším druhem je afidofágie (požírání mšic), která zajišťuje rychlejší vývoj. Podčeleď Epilachninae je fytofágní, živí se listy rostlin. Některé druhy jsou částečně fytofágní (zaměřené na pyl), mykofágní (konidie a hyfy porůstající listy rostlin) nebo jinak specializované (Nedvěd, Brouci čeledi slunéčkovití (Coccinellidae) střední Evropy, 2015). Potravinová specializace je založena na nutričních hodnotách, chemických vlastnostech, ale také na vztahu velikosti těla slunéčka a velikosti těla kořisti. Navzdory jejich značné polyfágii, pokud jde o přijaté potraviny, je mnoho specializovaných druhů. Slunéčka se rozdělují na specialisty (možnost se rozvíjet a reprodukovat pouze na úzkém rozmezí potravin, stenofágní) a generalisty (široká škála zdrojů, euryfágní, polyfágní). Specialisté jsou často méně pohybliví, kvůli vyšší toleranci k nižším hustotám mšic, specialisté mají vhodnou velikost těla, aby byli schopni pojmout dospělou kořist, ale zároveň ne tak velkou, aby museli stále lovit. Generalisté

naopak upřednostňují střední velikost těla, která umožňuje širokou škálu rozsahu velikostí mšic (Hodek, van Emden, and Honěk 2012). Tukové zásoby na zimu získávají pomocí ovoce bohatého na cukry (musí být poškozené, nedokáží prokousnout slupku) (Nedvěd, Brouci čeledi slunéčkovití (Coccinellidae) střední Evropy, 2015).

### 1.5.2. Vývoj

Larvy slunéček musí projít čtyřmi larválními instary, mezi kterými svlékají kutikulu. Ve čtvrtém instaru se z larvy stává prepupa, v tomto stadiu se larva pevně přichytí anální papilou k nějakému podkladu a celé tělo znehybní. V nastávajícím stádiu se slunéčko zakuklí. Líhnutí z kukly trvá dospělému slunéčku i několik hodin, po vylíhnutí má slunéčko ještě měkké krovky, které se vybarví a ztvrdnou až během několika následujících hodin (Nedvěd, 2015). Larvy jsou velmi dobře adaptované na nedostatek potravy. Vývoj larvy může být dokončen i za velice nízkých přísunů potravy. Nicméně redukce přijímané potravy v larválním stádiu s sebou přináší zpomalený vývoj a vyšší mortalitu u larev, nižší hmotnost u kukel a dospělců (Hodek, van Emden, and Honěk 2012). Kvůli častému nedostatku potravy (období, než jedinci naleznou kolonii mšic), jsou na její nedostatek velmi dobře adaptovaní i dospělci. Při vystavení organismu nepříznivým podmínkám (omezení stravy), dochází ke zpomalení růstu. Když se slunéčko dostane zpět do příznivých podmínek, dochází ke zrychlenému růstu, který kompenzuje období, kdy organismus trádal. Při této fázi dochází k úplné nebo alespoň částečné kompenzaci snížení finální velikosti těla. Toto období, kdy jsou náklady na růst zvýšeny, má za následek vyšší mortalitu larev, u dospělých jedinců však nebyly vyzorovány žádné následky na plodnost nebo zvýšení mortality (Dmitriew and Rowe 2007).



Obrázek 3: Na grafech je zaznamenán vliv pohlaví a dostupnosti potravy během larválního stádia na velikost těla dospělců. Samice (kruhy), samci (čtverce), plné symboly (dostatek potravy), prázdné symboly (nedostatek potravy).

Zdroj: (Dmitriew and Rowe 2007)

### 1.5.3. Kanibalismus

Kanibalismus se objevuje jak v laboratorním, tak i v přirozeném prostředí jako adaptace na nevyhovující podmínky. Může s sebou přinášet řadu nevýhod jako přenos nemocí z infikovaných (slabších) obětí, zranění při útoku na kořist, skrze cytoplazmu vajíček se přenáší také bakterie, které zabíjejí samčí embrya. Bakterie se rozmnožuje pouze skrze cytoplazmu vajíček, proto jsou samci pro bakterie nepotřební. Kvůli bakterii dochází k nepoměru počtu mezi pohlavími (Nedvěd, Brouci čeledi slunéčkovití (Coccinellidae) střední Evropy, 2015). Mohou ale přinášet i značné výhody. U Coccinellidae se objevují dva druhy kanibalismu, a to kanibalismus sourozenecký a nesourozenecký. Ke kanibalismu jsou náchylné především druhy živící se mšicemi.

Při sourozeneckém kanibalismu první vylíhlý jedinec začne požírat ještě nevylíhlé sourozenecké vajíčko, které mu může poskytnout rozhodující energii a živiny, díky kterým dokáže urychlit svůj vývoj a zvyšuje svoje šance na přežití. Tento druh kanibalismu je méně častý a není podmíněn vnějšími vlivy – dostupností potravy.

V druhém případě dospělci nebo larvy konzumují – kanibalizují vejce, larvy, kukly i nově vzniklé dospělé. Kanibalismus může být adaptivní 1.) při nedostatku potravy – kritická potřebná energie 2.) kompetice – odstranění konkurence. Vejce mohou být pro spoustu druhů výživnější než standardní potrava, larvy už tolik ne (Hodek, van Emden, and Honěk 2012). Některá vejce se však nevylíhnou vůbec, jsou buď neoplozená, nebo mohou obsahovat bakterie, které ničí samčí embrya. Tato vajíčka poslouží jako potrava. Aby nedošlo k predaci vajíček, kladou samice vajíčka na místa, kde nejsou přítomny larvy. Slunéčka stopu larvy dokáží vycítit pomocí stopovacích feromonů. (Nedvěd, Brouci čeledi slunéčkovití (Coccinellidae) střední Evropy, 2015) Podle výzkumu bylo zjištěno, že dospělci *Harmonia axyridis* byli úspěšnější (měli vyšší hmotnost) po tom, co se zapojili do sourozeneckého kanibalismu, než když jim byla podávána vejce motýla *Ephestia kuehniella*. Nejvíce však profitovaly samice při přítomnosti bakterie zabíjející samčí embrya (Osawa and Ohashi 2008).

#### 1.5.4. Trofická vajíčka

Dalším zdrojem potravy ve formě vajec mohou být trofická vajíčka. Tato vejce samice kladou v případě nedostatku potravy, jako rychlý zdroj energie. V experimentu v laboratorních podmínkách bylo pozorováno chování čtyř hladovějících druhů samic slunéček, a to *Harmonia axyridis*, *Adalia bipunctata*, *Propylea quatuordecimpunctata* a *Hippodamia variegata*. U dvou z nich *H. axyridis* a *A. bipunctata* bylo vyzorováno kladení trofických vajíček. Samice se po naklazení vždy pouze jednoho vajíčka ihned pustila do jeho konzumace. Tato vajíčka jsou určena pouze ke konzumaci, nemohou se z nich vyvinout životaschopní jedinci. Ve chvíli, kdy bylo samicí vajíčko z misky odebráno, bylo zjevné, jak vejce hledá. Některé samice dokázaly v tomto případě naklást vajíčko další. Ve chvíli, kdy byla samicím do misek přidána kořist, začaly opět klást vajíčka, která se líhla s pravděpodobností 60–70 %. Předpokládá se, že kladení trofických vajec bylo vyvinuto jako obranný mechanismus na limitující podmínky (Santi and Maini 2007). Při dalších pokusech bylo vyzorováno, že samice při nízkém příjmu produkovaly o 56 % více neplodných vajíček. Tedy že trofická vejce

jsou kladena nejen v kritických podmínkách pro matku, ale hlavně jako potrava pro potomky (Perry and Roitberg 2005).

## 2. Metodika

Cílem experimentální části práce je porovnat odolnost vůči hladovění našich původních druhů slunéček s odolností invazivního druhu *Harmonia axyridis*.

### 2.1. Problematika a charakteristika druhů

Slunéčko východní (*Harmonia axyridis*) měří mezi 5 a 8 mm, má oválný tvar a různé barevné formy. Nejběžnější v Evropě a námi zkoumanou formou je *succinea* (žlutooranžové až červené krovky s 0-19 černými skvrnami), druhou zkoumanou formou je *spectabilis* (černé krovky se dvěma okrouhlými červenými skvrnami) (Nedvěd 2014). *Harmonia axyridis* je dravý brouk živící se převážně mšicemi, merami, červci a dodatečně sladkými ovocnými plody a pylem. Původním areálem rozšíření je východní Asie, avšak pro své schopnosti, požírat kolonie mšic, začalo být zemědělsky využíváno (Nedvěd, 2014). Uměle bylo vysazena v Severní Americe a Evropě odkud se začalo invazivně šířit. Nyní se nachází na všech světadílech kromě Austrálie. V Evropě jde o masově vyskytující se druh (kromě nejteplejších středomořských a chladných severských oblastí) (Nedvěd, 2015). Invaze byla zřejmě spuštěna na východě USA po dovozu a zkřížením dvou geograficky odlišných populací (západní a východní forma). První „divoká populace“ se objevila po vypuštění slunéček v Louisianě roku 1988. Nevýhodou se ukázal být fakt, že kvůli své žravosti slunéčko začalo vyžírat i jiné neškodné druhy hmyzu a konkurovat ostatním druhům slunéček. Často způsobuje škody vinařům na vinné révě. Dospělci mimo jiné zimují ve štěrbinách budov, proto se jeho populační exploze stala velmi nepříjemnou i pro obyvatele, slunéčko vypouští zápachovou a barvící tekutinu. Genetické mutace z *Harmonia axyridis* udělaly nejsilněji invazivní slunéčko na světě. Evropské invazivní populace jsou oproti původním mnohem odolnější, ale zároveň mají nižší plodnost (Nedvěd, 2014).

Slunéčko sedmítečné (*Coccinella septempunctata*) je naším nejrozšířenějším druhem, a zároveň druhem postihovaným kompeticí

s invazivní *Har. axyridis*. Velikost těla se pohybuje také mezi 5-8 mm, je oválné. Krovky jsou oranžovočervené až červené se sedmi černými okrouhlými skvrnami. Má jednu nebo dvě generace za rok a zimuje po skupinkách v opadance, suché trávě a občas ve štěrbinách budov. Vyskytuje se téměř všude, na stromech, loukách i antropogenních stanovištích (Nedvěd, 2015). Má obecný habitat, ale je specializované na kořist (24 esenciálních kořistí). Živí se mšicemi, drobnějším hmyzem a občas pylem. (Hodek, van Emden, and Honěk 2012)

*Propylea quatuordecimpunctata* má oválné tělo velikosti 3,5-5 mm. Krovky jsou žluté, na každé krovce je sedm černých hraných skvrn a mají černý šev. Druh je široce rozšířen u nás i střední Evropě. Žije na loukách, polích i v lesích. Živí se mšicemi, má několik generací za rok a dospělci přezimují v opadance a suché trávě.

*Tytthapsis sedecimpunctata* má široce oválné tělo o velikosti 2,5-3,3 mm. Barva krovek je žlutá až béžová s deseti až osmnácti skvrnami. Žije na loukách, kvetoucích bylinách a živí se pylem a konidii hub. Přezimuje hromadně v několikatisícových skupinách nebo jednotlivě na trsech trávy.

*Cynegetis impunctata* má klenuté tělo veliké asi 3-4,5 mm. Krovky jsou hnědé, u evropských druhů bez černých skvrn. Žije na trávách s širokými listy, je fytofág. A zimu i léto trávní schovaný v zemi.

*Adalia decempunctata* má oválné tělo o velikosti 3,5-5 mm. Krovky jsou různobarevné od červené přes okrovou až žlutou barvu, s různým počtem teček. Žije na listnatých stromech. Živí se mšicemi a zimuje v opadance.

*Adalia bipunctata* měří 3,5-5,5 mm. Typická forma má červené krovky a na každé je černá kruhová skvrna. Žije na různorodých stanovištích stejně jako *Coccinella septempunctata*. Živí se mšicemi, přezimuje pod kůrou stromů a v budovách.

*Coccinella quinquepunctata* měří 3,5-5 mm. Krovky jsou oranžové až karmínové s žádnou až devíti tečkami. Vyskytuje se na nejrozličnějších stanovištích, živí se mšicemi a larvami mandelínek. Zimuje v opadance.

*Calvia quattodecimguttata* měří 4-6 mm. Krovky jsou zrzavé až hnědé a na každé z nich sedm bělavých skvrn. Žije na listnatých stromech a živí se mšicemi a merami. Zimuje v opadance (Nedvěd 2015).

## 2.2. Popis experimentu

### 2.2.1. Sběr jedinců

Bylo nasbíráno devět v České republice běžně se vyskytujících druhů, u *H. axyridis* navíc dvě barevné formy. Dospělí jedinci byli nasbíráni v různých oblastech České republiky, nejčastěji v Praze. Ke sběru nebyla potřeba žádná zvláštní povolení. Většina zkoumaných druhů je afidofágní, jeden druh fytofágní a jeden živící se houbami a pylem. Velikosti těla se pohybují od 3 mm do 8 mm. Jejich preferovaný habitat je rozdělen na suchý a vlhký.

Na sběr byly použity běžné entomologické metody jako smýkání ve vysoké trávě, sklepávání z listnatých stromů. Hojně byl využíván i individuální sběr pomocí exhaustoru. Ten byl využit hlavně na rostlinách, na kterých se vyskytují kolonie mšic (bez, kopřivy). Sběr probíhal v Praze (N 50°3.61', E 14°22.83'), Týnci nad Sázavou (N 49°49.70', E 14°35.56'), Břízsku (N 49°54.28', E 13°31.11') a Mikulášovicích (N 50°58.09', E 14°21.68') během začátku června 2016.

### 2.2.2. Chov

Chov slunéček i následný experiment byl proveden v laboratořích ČZU za odborného dohledu Ing. Michala Knappa Ph.D. Před začátkem experimentu byla slunéčka po skupinách umístěna do Petriho misek za přísunu dostatku potravy, vody a papírových proužků složených do harmoniky, do kterých se slunéčka mohou schovat. Většina druhů byla krmena vajíčky *Ephestia kuehniella*. Vajíčka *Ephestia* byla získána od Andermatt Biocontrol AG, ze Švýcarska. Dalším druhům byla podávána tráva a pyl nebo rzi a další houby nasbírané v okolí laboratoře (Praha-Suchdol). Aby všechna slunéčka začínala experiment za sjednoceného stavu, byla v těchto podmínkách, v laboratoři s přirozenou fotoperiodou a konstantní teplotou 23 °C chována 7-20 dní (podle toho, kdy byla sebrána).



### 2.2.3. Vystavení stresu

Experiment byl zahájen 24. června 2016. Jedinci byli zváženi pomocí vah Satorius s přesností  $5^{-10}$  g a individuálně umístěni do čistých umělohmotných Petriho misek. Většina jedinců v druhu byla vystavena stresovým podmínkám, byla umístěna do prázdných Petriho misek (maximálně 50 jedinců - *H. axyridis*). Kromě těchto stresovaných jedinců, byli odebráni zvláště kontrolní jedinci (maximálně 20 jedinců - *H. axyridis*), kterým byla pravidelně dodávána voda a potrava (podle preferencí daného druhu), abychom mohli vyloučit možnost vedlejšího vlivu laboratorních podmínek a různého stáří na zkrácení života jedinců podrobených experimentu. Počet jedinců využívaných pro každý druh je znázorněn v Grafu 1. Petriho misky byly umístěny do klimaboxů s teplotou nastavenou na konstantních 20°C, dlouhodobí fotoperiodou 16:8 (světlo:tma). Vlhkost během experimentu mírně kolísala, ale pohybovala se kolem 60 % RH. Všichni jedinci byli kontrolováni jednou za dva dny během prvního měsíce, během dalšího období dvakrát za týden. Během kontrol byla stresovaným jedincům vyčištěna Petriho miska a odebrána nakladená vajíčka nebo larvy. U kontrolních jedinců byla vyčištěna miska a doplněna voda a potrava. Smrt každého slunéčka byla ručně zaznamenávána do papírových formulářů a mrtvá těla zamražena.

### 2.3. Analýza dat

Data byla analyzována ve statistickém programu R verze 3.0.3. (R Core Team 2014).

Stresovaná vs. kontrolní slunéčka: Ke zjištění, jestli byla slunéčka podrobená experimentu skutečně stresována, jestli jejich délka života (Longevity) byla podstatně nižší ve srovnání se slunéčky stejného druhu, kterým byla dodávána potrava i voda, byl aplikován zobecněný lineární smíšený model (GLMM) s quasisipoissonovým rozdělením chyb. Jako závislá proměnná byla použita Longevity (délka života, počet dní). Jako nezávislá proměnná byl použit Treatment (stresování vs. kontrolní jedinci). Jako náhodný efekt byl použit druh (Species) aby byla zohledněna míra variability mezi 6 druhy. K testování průkaznosti nezávislých proměnných byl použit F-

test. Analýza byla založena na datech o 318 broucích z 6 druhů. Nulová hypotéza: Mezi stresovanými a kontrolními jedinci není rozdíl v délce života.

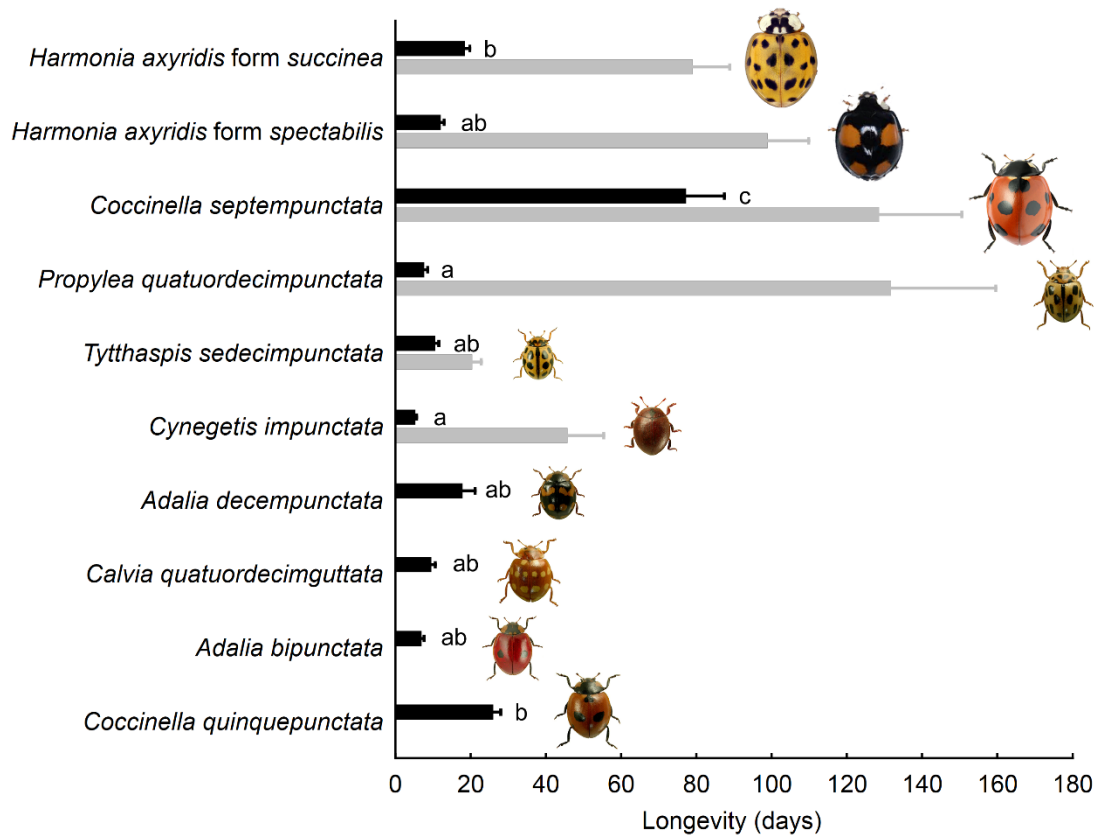
Mezidruhové rozdíly: Ke zjištění, jak se od sebe druhy navzájem liší, byl použit zobecněný lineární model (GLM) s quaesipoissonovým rozdělením chyb. Model byl analogem analýzy variance (ANOVA), ale neměl normální rozdělení chyb. Jako závislá proměnná byla použita délka života (Longevity) a jako nezávislá faktoriální proměnná byl použit druh (species – 10 druhů). K testování průkaznosti nezávislých proměnných byl použit Chi<sup>2</sup>-test. Analýza byla založena na datech pro všechny stresované brouky, tj. 295 brouků z 10 druhů. Nulová hypotéza: Mezi délkou života porovnávaných druhů není rozdíl. K identifikaci významných rozdílů mezi jednotlivými dvojicemi druhů byly použity Tukeyovy HSD testy s použitím funkce "glht" (implementována v balíčku "multcomp" (Hothorn, Bretz, and Westfall 2008)).

Vliv velikosti těla: Ke zjištění, zda velikost těla ovlivňuje odolnost slunéček mezi druhy, byl použit zobecněný lineární model (GLM) s quaesipoissonovým rozdělením chyb. Jako závislá proměnná byla použita data středních hodnot Longevity u každého druhu. A jako nezávislá proměnná byla použita střední hmotnost každého druhu. K testování průkaznosti nezávislých proměnných byl použit Chi<sup>2</sup>-test. Nulová hypotéza: Velikost těla nemá vliv na odolnost vůči hladovění.

K porovnání efektu biotopových preferencí (suchý a vlhký) na odolnosti mezi druhy byla použita analýza variance (ANOVA). Rezidua z výše uvedeného modelu (Longevity~body mass) byla použita jako závislá proměnná. Jako nezávislá proměnná byl použit preferovaný biotop (sucho, vlhko) kategoriální. K testování průkaznosti nezávislých proměnných byl použit F-test. Nulová hypotéza: Odolnost druhů se mezi suchými a vlhkými biotopy neliší.

### 3. Výsledky

Stresovaná vs. kontrolní sluněčka: Byl prokázán rozdíl mezi kontrolními a stresovanými sluněčkami (GLMM - quasisipoisson: p-value <0,001).  $H_0$  byla zamítnuta na hladině významnosti  $\alpha$  (0,001). Na grafu 1 je u šesti zkoumaných druhů zobrazen rozdíl mezi kontrolní a stresovanou skupinou. Největší rozdíl byl vyzorován u druhu *Propylea quatuordecimpunctata*.

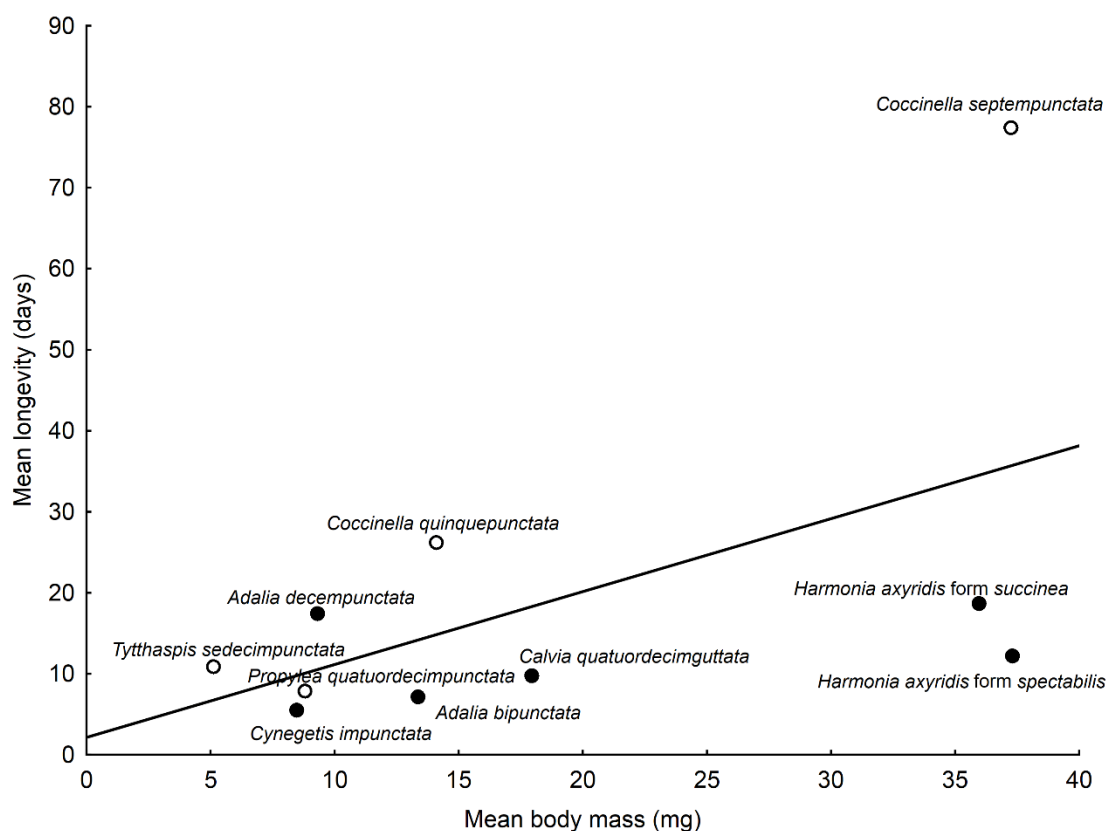


Graf 1.: Graf zobrazující délku přežití jednotlivých druhů sluněček, černě je zobrazena střední hodnota délky přežití u stresovaných jedinců, šedivě u kontrolních jedinců. Písmeny a,b,c jsou druhy označeny k porovnání rozdílů.

Mezidruhové rozdíly: Mezi délkami života porovnávaných druhů byly prokázány statisticky významné rozdíly. (GLM – quasipoisson: p-value <0,001).  $H_0$  byla zamítnuta na hladině významnosti  $\alpha$  (0,001). Na grafu 1 jsou písmeny (a,b,c) vyznačené rozdíly mezi druhy. Nejméně odolné jsou druhy označené písmenem (a), delší dobu přežily druhy označené (b). U druhů označených (ab) nebyl statisticky prokázán rozdíl od druhů (a) a (b). Druh

*Coccinella septempunctata*, který přežil nesrovnatelně delší dobu je označen písmenem (c). Nejkratší dobu tedy žily druhy: *Propylea quatuordecimpunctata*, *Cynegetis impunctata* a druhy označené (ab). *Coccinella septempunctata* je ve srovnání s invazivní *Hamonia axyridis* prokazatelně odolnější.

Vliv na velikost těla: Velikost těla pozitivně ovlivňuje délku přežití sluněček (Graf 2). (GLM – quesipoisson: p-value = 0,024).  $H_0$  se zamítá na hladině významnosti  $\alpha$  (0,05).



Graf 2.: Na grafu je zobrazena lineární regrese, závislost střední délky života všech druhů na střední hmotnosti těla. Černým kolečkem jsou označené druhy s vlhkým habitatem a prázdným kolečkem druhy se suchým habitatem.

Odolnost se mezi druhy přirozeně žijícími ve vlhkém a suchém prostředí liší. (LM: p-value = 0,038).  $H_0$  se zamítá na hladině významnosti  $\alpha$  (0,05). Mezi habitaty je statisticky významný rozdíl. Druhy žijící ve vlhkém prostředí jsou vůči hladovění méně odolné (Graf 2), velkou roli

pravděpodobně hraje nedostatek vody, na který jsou druhy žijící v suchém prostředí lépe adaptovány.

## 4. Diskuze

Většina druhů se ve svém životě neustále setkává s nedostatkem potravy, který může být zapříčiněn jak biotickými, tak abiotickými faktory. Úspěšnost druhu proto závisí na tom, jak se dokáží na hladovění adaptovat.

V mém experimentu jsem posuzovala odolnosti druhů s různými životními strategiemi na adaptaci vůči hladovění. Porovnávala jsem skupiny žijící ve vlhkých biotopech vůči skupinám žijícím v suchých biotopech. Dále jakou roli hraje velikost těla a s tím spojené množství zásobních látek.

Podle (Harshman, Hoffmann, and Clark 1999) jsou druhy žijící ve vlhkých biotopech mnohem méně odolné oproti druhům ze suchých biotopů. To se potvrdilo i v mém experimentu, preferované biotopy v odolnosti hrají velkou roli. Jelikož při experimentu nebyl zvláště oddělen vliv vysychání a hladovění, je pravděpodobné, že tyto druhy žijící v suchých podmínkách benefitovaly ze své odolnosti vůči vysychání, protože je jejich tělo adaptováno k zadržování vody. Zatímco druhy s vlhkým habitatem na tyto podmínky bez přísunu vody nejsou připraveny, protože nejsou zvyklé na její nedostatek. Z výsledků je patrný i rozdíl mezi dravými a býložravými druhy, i když toto nebylo přímo předmětem zkoumání. (Tanaka and Itô 1982) prokázali tento rozdíl na dvou zvolených druzích *Coccinella septempunctata* (dravý druh) versus *Henosepilachna vigintioctopunctata* (býložravý druh). Z experimentů vychází, že dravé druhy se dokáží s nedostatkem potravy vypořádat lépe. Rozdíl vychází pravděpodobně z dostupnosti potravy a distribuce v čase. Býložravým druhům se v přírodě zřídka kdy stane, že by jim potrava došla, a proto nemají potřebu se na tyto podmínky adaptovat. Dravé druhy jsou závislé na koliích mšic či červců a může trvat i několik dní, než naleznou novou kolonii. Toto bylo dokázáno i na experimentu porovnání jarních versus letních druhů včel (Schenk, Krauss, and Holzschuh 2018). Včely objevující se na jaře ještě nemají tolik zdrojů, kde získávat potravu, a proto musí být na její hledání adaptovány. Zatímco včely vyskytující se až koncem jara už přicházejí do podmínek, kde je potravy dostatek a když se setkají s nedostatkem, nedokáží se na tyto nové podmínky adaptovat a vymírají.

Dalším zajímavým faktorem je velikost těla druhů. Z mého experimentu vychází, že druhy s větší hmotností těla přežívají stres déle. To, že větší organismy přežívají déle je spojeno s vyššími energetickými zásobami v těle a s efektivitou metabolismu, která se zvyšuje s rostoucí hmotností. S rostoucím objemem těla se sice zvětšuje i jeho povrch, ale poměr objem:povrch se zmenšuje. Proto u větších jedinců nedochází k procentuálně vyšším tepelným ztrátám a ztrátám vody. A metabolismus organismu pracuje efektivněji (Schowalter 2011).

Z výsledků vyplývá, že organismy, které při svém životě běžně více strádají (dravé druhy, jarní druhy), jsou na nedostatek potravy lépe adaptovány a v kritických podmínkách dokáží přežít déle.

## 5. Závěr

Cílem práce bylo porovnat u nás žijící druhy slunéček a jejich délku přežívání bez potravy v porovnání s invazivním druhem *Harmonia axyridis*. Z výsledků vylívá, že naším nejodolnějším druhem proti hladovění je *Coccinella septempunctata*, toto zjištění je zajímavé především v porovnání s invazivním, velmi úspěšným druhem *Harmonia axyridis*, která skončila na druhém místě společně s *Coccinella quinquepunctata*. Ostatní druhy dopadly hůře. V tomto faktoru je tedy naše slunéčko odolnější a faktor odolnosti vůči hladovění tedy není klíčový při invazi *Harmonia axyridis*.

Oba druhy *Coccinella septempunctata* i *Harmonia axyridis* jsou si oproti ostatním druhům velmi podobné větší velikostí těla, díky čemuž, jak bylo prokázáno v experimentu zobrazujícím závislost délky přežití na objemu těla, přežívaly nejdéle. *Coccinella septempunctata* je však úspěšnější pravděpodobně díky jejímu suchému habitatu. Celkově vydržely druhy upřednostňující suché biotopy bez potravy delší dobu. Lze říci, že všechny stanovené cíle tohoto experimentu byly splněny.

Díky naší práci jsme srovnali odolnost vůči hladovění našich devíti běžně se vyskytujících slunéček. Z tohoto poměrně komplexního srovnání se dají vyvodit další poznatky. Zjištění práce vyvolává další řadu otázek, a to do jaké míry byla úmrtnost ovlivněna vysycháním a do jaké míry hladověním. Z výsledků je patrný rozdíl mezi suchými a vlhkými habitaty, což naznačuje velký zatím nevysvětlený vliv vysychání. Do budoucna bych se chtěla zabývat a pokusit se vysvětlit poměr jejich vlivu. Další otázkou je, zda délku života při hladovění může ovlivňovat druh potravy (dravé, fytofágní nebo druhy živící se houbami).



## 6. Citovaná literatura

- Bista, M., and Omkar. 2014. "Consumption, Developmental and Reproductive Attributes of Two Con-Generic Ladybird Predators under Variable Prey Supply." *Biological Control* 74: 36–44. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocontrol.2014.04.001>.
- Boggs, C., and K. Niitepõld. 2016. "Effects of Larval Dietary Restriction on Adult Morphology, with Implications for Flight and Life History." *Entomologia Experimentalis et Applicata* 159(2): 189–96.
- Borash, D., and G. Ho. 2001. "Patterns of Selection: Stress Resistance and Energy Storage in Density-Dependent Populations of *Drosophila Melanogaster*." *Journal of Insect Physiology* 47(12): 1349–56.
- Denlinger, D., and D. Hahn. 2011. "Energetics of Insect Diapause." *Annual Review of Entomology* 56: 103–21.
- Dmitriew, C., and L. Rowe. 2007. "Effects of Early Resource Limitation and Compensatory Growth on Lifetime Fitness in the Ladybird Beetle (*Harmonia Axyridis*)." *Journal of Evolutionary Biology* 20(4): 1298–1310.
- Harshman, L., A. Hoffmann, and A. Clark. 1999. "Selection for Starvation Resistance in *Drosophila Melanogaster*: Physiological Correlates, Enzyme Activities and Multiple Stress Responses." *Journal of Evolutionary Biology* 12(2): 370–79.
- Van Herrewege, J., and J. David. 2016. "Starvation and Desiccation Tolerances in *Drosophila*: Comparison of Species from Different Climatic Origins." *Écoscience* 4(7): 151–57.
- Hodek, I., H. van Emden, and A. Honěk. 2012. *ECOLOGY AND BEHAVIOUR OF THE LADYBIRD BEETLES (COCCINELLIDAE)*. Blackwell Publishing Ltd.
- Hoffmann, A., and L. Harshman. 1999. "Desiccation and Starvation Resistance in *Drosophila*: Patterns of Variation at the Species, Population and Intrapopulation Levels." *Heredity* 83(6): 637–43.

- Hothorn, T., F. Bretz, and P. Westfall. 2008. "Simultaneous Inference in General Parametric Models." *Biometrical Journal* 50: 346–63.
- Chapman, R. 1998. *The Insects: Structure and Function*. eds. Stephen J. Simpson and Angela E. Douglas. New York: Cambridge University Press. <http://books.google.de/books?id=jHUCdbgW4MAC>.
- Laparie, M., V. Larvor, Y. Frenot, and D. Renault. 2012. "Starvation Resistance and Effects of Diet on Energy Reserves in a Predatory Ground Beetle (*Merizodus Soledadinus*; Carabidae) Invading the Kerguelen Islands." *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology* 161(2): 122–29. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cbpa.2011.09.011>.
- Miller, J., and P. Hanson. 1989. "Laboratory Feeding Tests on the Development of Gypsy Moth Larvae with Reference to Plant Taxa and Allelochemicals." *Bulletin of the Agricultural Experimental Station of Oregon State University* 674(March): 1–63.
- Nedvěd, O. 2014. *Slunéčko Východní (Harmonia Axyridis) –pomocník Vbiologické Ochrany Nebo Ohrožení Biodiverzity?* České Budějovice: Jihočeská univerzita vČeských Budějovicích.
- Nedvěd, O. 2015. *Brouci Čeledi Slunéčkovití (Coccinellidae) Střední Evropy*. Praha: Academia.
- Ohmart, P., L. Stewart, and J. Thomas. 1985. "Effects of Nitrogen Concentrations of Eucalyptus Blakelyi Foliage on the Fecundity of Paropsis Atomaria (Coleoptera: Chrysomelidae)." *Oecologia* 68(1): 41.
- Osawa, N., and K. Ohashi. 2008. "Sympatric Coexistence of Sibling Species *Harmonia Yedoensis* and *H. Axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) and the Roles of Maternal Investment through Egg and Sibling Cannibalism." *European Journal of Entomology* 105(3): 445–54.
- Perry, J., and B. Roitberg. 2005. "Ladybird Mothers Mitigate Offspring Starvation Risk by Laying Trophic Eggs." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58(6): 578–86.
- Reichle, D. 1967. "RELATION OF BODY SIZE TO FOOD INTAKE, OXYGEN

CONSUMPTION, AND TRACE ELEMENT METABOLISM IN FOREST FLOOR ARTHROPODS.” *Ecology*: 538–42.

Rion, S., and T. Kawecki. 2007. “Evolutionary Biology of Starvation Resistance: What We Have Learned from *Drosophila*.” *Journal of Evolutionary Biology* 20(5): 1655–64.

Sainmont, J., K. Andersen, Ø. Varpe, and A. Visser. 2014. “Capital versus Income Breeding in a Seasonal Environment.” *The American Naturalist* 184(4): 466–76.

Sakurai, H., T. Hirano, and S. Takeda. 1986. “Physiological Distinction between Aestivation and Hibernation in the Lady Beetle, *Coccinella Septempunctata Bruckii* (Coleoptera: Coccinellidae).” *Applied Entomology and Zoology* 21(3): 424–29.

Santi, F., and S. Maini. 2007. “Ladybirds Mothers Eating Their Eggs: Is It Cannibalism?” *Bulletin of Insectology* 60(1): 89–91.

Santos-Cividanes, T., A. Anjos, F. Cividanes, and P. Dias. 2011. “Effects of Food Deprivation on the Development of *Coleomegilla Maculata* (De Geer) (Coleoptera: Coccinellidae).” *Neotropical Entomology* 40(1): 112–16. [http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1519-566X2011000100017&lng=en&nrm=iso&tlng=en](http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1519-566X2011000100017&lng=en&nrm=iso&tlng=en).

Schenk, M., J. Krauss, and A. Holzschuh. 2018. “Desynchronizations in Bee–plant Interactions Cause Severe Fitness Losses in Solitary Bees.” *Journal of Animal Ecology* 87(1): 139–49.

Schowalter, T. 2011. *Insect Ecology: An Evolutionary Approach* *Insect Ecology*. Academic Press.

Sloggett, J. 2008. “Weighty Matters: Body Size, Diet and Specialization in Aphidophagous Ladybird Beetles (Coleoptera: Coccinellidae).” *European Journal of Entomology* 105(3): 381–89.

Tammaru, T., and E. Haukioja. 2018. “Nordic Society Oikos Capital Breeders and Income Breeders among Lepidoptera: Consequences to Population Dynamics.” *Wiley on behalf of Nordic Society Oikos Stable* 77(3): 561–64.

<http://www.jstor.org/stable/3545946>.

Tanaka, K., and Y. Itô. 1982. "Different Response in Respiration between Predaceous and Phytophagous Lady Beetles (Coleoptera: Coccinellidae) to Starvation." *Researches on Population Ecology* 24(1): 132–41.

Van den Werf, B., and G. Ernsting. 1988. "Hunger, Partial Consumption of Prey and Prey Size Preference in a Carabid Beetle." *Ecological Entomology* 13(2): 155–64.