

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

KATEDRA EKOLOGIE



Vliv sucha a populační hustoty na křídelní polymorfismus mšic

Effect of drought and population density on wing-polymorphism in aphids

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Vypracoval: Jakub Koubek

Vedoucí práce: doc. RNDr. Pavel Saska, Ph.D.

Konzultant: RNDr. Jiří Skuhrovec, Ph.D.

2021



Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Autor práce: Jakub Koubek
Studijní program: Krajinářství
Obor: Územní technická a správní služba
Vedoucí práce: doc. RNDr. Pavel Saska, Ph.D.
Garantující pracoviště: Katedra ekologie
Jazyk práce: Čeština

Název práce: **Vliv sucha a populační hustoty na křídelní polymorfismus mšic**

Název anglicky: **Effect of drought and population density on wing-polymorphism in aphids**

Cíle práce: Předcházející experimenty naznačují, že populační hustota nemusí být jediným faktorem řídícím křídelní polymorfismus mšic. Cílem práce je zjistit, jaký vliv má režim závlahy v kombinaci s populační hustotou mšic na jejich křídelní polymorfismus. Znalost faktorů aktivující tvorbu křídelního polymorfismu u mšic může pomoci k načasování zásahu proti těmto škůdcům.

Metodika: Experimentu je založen na modelovém systému pšenice setá (*Triticum aestivum*) a mšice kyjatka travní (*Metopolophium dirrhodum*). Rostliny pšenice budou pěstovány v kontrolovaných podmínkách při dvou režimech závlahy – režim sucha (40% nasycení půdy vodou), a optimální vodní režim (70 % nasycení půdy vodou), a 21 °C. Pro oba režimy závlahy bude použita zahradní zemina bohatá na humus. Mšice budou drženy v počtu 10, 50 a 200 na květináč (10 rostlin na květináč, 8 květináčů na variantu, celkem 48 květináčů), pro vytvoření rozdílné populační hustoty na rostlině. Po cca. 8-10 dnech jedinci dospějí a bude zaznamenán počet dospělých křídlatých jedinců. Neokřídlené samice budou přeneseny na nové rostliny a stejným způsobem bude monitorováno dalších 5 generací. Ze zjištěných dat bude stanoven vliv vodního režimu a populační hustoty na křídelní polymorfismus u obilné mšice kyjatky travní.

Doporučený rozsah práce: dle potřeby

Klíčová slova: sucho; obilniny; stres; křídelní polymorfismus; vývoj

Doporučené zdroje informací:

1. Dixon AFG, Glen DM (1971) Morph determination in the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* L. *Annals of Applied Biology*, 68, 11–21.
2. Dixon AFG (1977) Aphid Ecology Life Cycles, Polymorphism, and Population Regulation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8, 329–353.
3. Honek A, Martinkova Z, Saska P, Dixon AFG (2018) Aphids (Homoptera: Aphididae) on Winter Wheat: Predicting Maximum Abundance of *Metopolophium dirrhodum*. *Journal of Economic Entomology*, 111(4), 1751–1759.
4. Huberty AF, Denno RF (2004) Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: a new synthesis. *Ecology*, 85, 1383–1398
5. van Emden HF, Harrington R (2017) *Aphids as Crop Pests*, 2nd edn. CABI, Wallingford, U.K.

Předběžný termín obhajoby: 2020/21 LS - FŽP

Konzultant: RNDr. Jiří Skuhrovec, Ph.D.

Elektronicky schváleno: 25. 1. 2021
prof. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.
Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno: 27. 1. 2021
prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.
Děkan

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracoval samostatně, pod vedením doc. RNDr. Pavla Sasky, Ph.D. a konzultanta RNDr. Jiřího Skuhrovce, Ph.D., a že jsem uvedl všechny literární prameny a publikace, ze kterých jsem čerpal.

V Praze dne 31. 3. 2021

Podpis:

Poděkování

Rád bych poděkoval vedoucímu práce doc. RNDr. Pavlu Saskovi, Ph.D. a konzultantovi RNDr. Jiřímu Skuhrovcovi, Ph.D. za pomoc a vedení během provádění experimentu a za cenné připomínky a odborné rady při zpracování bakalářské práce.

Abstrakt

Mšice jsou významní škůdci rostlin a z hlediska rostlinné výroby je studium mšic zásadní pro ochranu zemědělských plodin.

Dosud neznáme všechny faktory ovlivňující vývojový cyklus a s ním spojený polymorfismus mšic, a proto mohou být další experimenty přínosem pro dlouhodobé prognózy dopadů mšic na produkci v zemědělství.

Práce je založena na modelovém systému pšenice seté (*Triticum aestivum*) a mšice kyjatky travní (*Metopolophium dirrhodum*). Při tomto experimentu byl zkoumán vliv režimu zavlažování a hustoty populace na produkci okřídlených jedinců.

Cílem experimentu bylo určit, které životní podmínky mšice jsou nejvhodnější pro vznik okřídlené formy a které naopak vznik této formy nejvíce potlačují, a tím i snižují riziko napadení hospodářských rostlin.

Bylo prokázáno, že vysoká hustota populace a kvalitní závlhka hostitelských rostlin podporují produkci okřídlených forem mšic.

Klíčová slova:

sucho; obilniny; stres; křídelní polymorfismus; vývoj

Abstract

Aphids are one of the most important pests on crop plants and from the point of view of the economy, the study of aphids is essential for the protection of agricultural crops.

We still do not know all the factors influencing the developmental cycle and the associated aphid polymorphism, and therefore further experiments may be beneficial for long-term prognosis of aphid impacts on agricultural production

This bachelor's thesis is based on experiment that used a model system of wheat (*Triticum aestivum*) and rose-grain aphid (*Metopolophium dirrhodum*). During this experiment, the effect of irrigation quality and population density on the production of winged aphids was examined.

The aim of the experiment was to determine which living conditions of aphids are the most suitable for the formation of the winged form and which, on the contrary, suppress the creation of this form the most, and thus reduce the risk of infestation of crops.

High population density and quality watering of host plants have been shown to support the production of winged forms of aphids.

Keywords:

drought; cereals; stress; winged polymorphism; development

Obsah

1	Úvod.....	3
1.1	Taxonomie.....	4
1.2	Morfologie.....	4
1.3	Vývojový cyklus.....	5
1.3.1	Holocyklické a anholocyklické populace mšic.....	6
1.4	Pohlavní a nepohlavní formy mšic.....	7
1.5	Křídelní polymorfismus.....	8
1.6	Faktory ovlivňující křídelní polymorfismus.....	8
1.6.1	Populační hustota.....	8
1.6.2	Výživa.....	9
1.6.3	Přirození nepřátelé a patogeny.....	10
1.6.4	Teplota.....	10
1.7	Polymorfismus ve zbarvení.....	10
1.8	Vliv závlahy na populaci mšic.....	11
1.9	Migrace.....	12
1.10	Regulace velikosti populace mšic.....	13
2	Cíle.....	14
3	Metodika.....	15
3.1	Pěstování rostlin.....	15
3.2	Chov mšic.....	15
3.2.1	Kyjatka travní (<i>Metopolophium dirhodum</i>).....	15
3.3	Experimentální design.....	16
3.4	Sběr dat.....	17
3.5	Statistické zpracování dat.....	18
4	Výsledky.....	19
4.1	Květináče s výskytem okřídlených jedinců.....	21
4.2	Okřídlení jedinci z celkového počtu mšic.....	25
5	Diskuse.....	30
6	Závěr.....	32
7	Přehled literatury a použitých zdrojů.....	33
8	Přílohy:.....	40

1 Úvod

Mšice jsou velmi rozšířenou a úspěšnou skupinou hmyzu. Na celém světě je popsáno asi 5000 druhů (Remaudiere & Remaudiere 1997). Většina z nich se vyskytuje v mírném podnebném pásmu. Jen malá část mšic má negativní dopad na zemědělství, asi jen 450 druhů se vyskytuje na zemědělských plodinách. Z tohoto počtu jen asi 100 druhů se velmi úspěšně usadilo na zemědělských plodinách a z tohoto důvodu má jejich výzkum i značný ekonomický význam (Pritchard & Vickers 2017).

Jednotlivé druhy mšic se specializují buď na jeden, nebo několik druhů rostlin. Často v rámci svého vývojového cyklu střídají tzv. primárního a sekundárního hostitele (Dixon & kol. 1987). Primárním hostitelem bývají trvalé rostliny, zejména dřeviny, a sekundárním hostitelem jsou často různé byliny (Hardie 2017).

Mšice neškodí pouze ničením hostitelské rostliny při sání rostlinných šťáv, ale velké riziko způsobuje i přenos virů, které rostlinu velmi oslabují, a mají nepříznivý vliv na budoucí úrodu (Blackman & Eastop 2017; Fereres & kol. 2017).

Mezi významné znaky mšic patří jejich rychlý vývoj, partenogeneze, rozmanitost životních cyklů, vysoká plodnost a malá velikost těla (Caillaud & kol. 2002). Tyto vlastnosti umožňují mšicím se velice snadno šířit a výborně se přizpůsobovat různorodým podmínkám prostředí. Křídelní polymorfismus, tedy schopnost vytvářet okřídlené a bezkřídle formy, je jedním z důležitých mechanismů, kterým mšice získávají výhodu pro přežití (Durak 2014). Nejčastěji se křídelní polymorfismus objevuje u samic. U většiny druhů mšic se vyskytují také okřídlení samci (Durak 2014).

Životní podmínky, jako je teplota a přirození nepřátelé, ovlivňují velikost populace a rozvoj jednotlivých forem mšic. Například bezkřídle formy se rozmnožují mnohem rychleji než okřídlené, a to až o 70 % (Hardie 2017). Pozitivní vliv na růst populace mšic má teplé počasí a dostatečné množství srážek. Naopak dlouhé sucha a vysoké teploty mají za následek snížení populace mšic (Rychlý 2016)

1.1 Taxonomie

Taxonomické zařazení:

Říše: živočichové (Animalia)

Kmen: členovci (Arthropoda)

Podkmen: šestinozí (Hexapoda)

Třída: hmyz (Insecta)

Řád: polokřídlí (Hemiptera)

Podřád: mšicosaví (Sternorrhyncha)

Nadčeleď: mšice (Aphidoidea)

Mšice patří do řádu polokřídleho hmyzu (Hemiptera), kde jsou hlavním znakem kusadla přeměněná na bodavě-sací ústní ústrojí (Rychlý & Fryč 2018). Od ostatních druhů z řádu polokřídlejších se mšice mimo jiné odlišují existencí cyklické partenogeneze, kdy se střídá jedna generace, ve které dochází k pohlavnímu rozmnožování, s řadou pouze samičích generací, kde probíhá jen rozmnožování nepohlavní (Blackman & Eastop 2017).

1.2 Morfologie

Mšice dosahují velikosti od 0.2 mm do 8 mm (Rychlý & Fryč 2018). U mšic můžeme pozorovat okřídlené a neokřídlené jedince. Okřídlená (alátní) forma má hlavu a hrud' více sklerotizovanou a často se u ní objevuje výrazná kresba na zadečku. Na hrudi mají tyto jedinci dva páry blanitých křídel. Bezokřídle (apterní) formy jsou málo sklerotizované, ale disponují vysokou reprodukční schopností (Fryč 2020).

Hlavním nástrojem pro získání potravy mšice je její ústní ústrojí, které je tvořeno bodcem – rostrum (Rychlý & Fryč 2018). Pokud ho mšice nepoužívá, je složeno mezi předními nohama. Mšice se živí sáním floemové šťávy z rostlin, kdy tyto šťávy vstupují do trávicího traktu mšic vlastním tlakem z rostliny. Rostlinné šťávy tedy proudí ven samy a mšice se na příjmu potravy podílí pouze pasivně. (Honěk & kol. 2017).

Jedním ze znaků využívaným k determinaci mšic jsou jejich tykadla (Rychlý & Fryč 2018). Mohou mít různý tvar a počet článků, většinou 3 až 6, dále na nich můžeme najít čichové ploténky. Na hlavě jsou dobře vyvinuté složené oči a tři

jednoduchá očka, která se vyskytují většinou jen u okřídlených forem, dále zde může být umístěn další z determinačních znaků, kterým je čelní hrbol (Rychlý & Fryč 2018).

Na konci zadečku (abdomen) je chvostek (cauda). Dospělá mšice se od larvy odlišuje jeho přítomností. Velikost jednotlivých stádií mšic není směrodatná, protože v závislosti na životních podmínkách mohou být larvy větší než dospělci. Během vývoje larvy je již možné také rozpoznat, zda dospělec bude okřídlený nebo bezkřídlý. Budoucí okřídlení jedinci mají v hrudní části váčkovité výběžky – křídelní pochvy (Honěk & kol. 2017).

Většina druhů mšic má na 5. nebo 6. článku zvláštní trubičkovité orgány zvané sifunkuli, které jsou dobrým určovacím znakem. Sifunkuli se využívají při obraně, jelikož v případě ohrožení vylučují poplašný feromon. Na tělech mnoha druhů mšic se vyskytují voskové žlázy a velké množství chloupků a štětin (Rychlý & Fryč 2018).

1.3 Vývojový cyklus

Vývojový cyklus mšic je poměrně komplikovaný a je rozdělen do několika fází, které jsou charakterizovány jednou nebo více specializovanými formami. Jednotlivé formy mšic mají specifickou funkci, která hraje důležitou roli při dokončení fáze vývojového cyklu (Hardie 2017). V jednotlivých fázích vývojového cyklu se objevují formy, které se specializují na reprodukci, šíření nebo přežití v nepříznivých podmínkách (Hardie 2017).

Mšice, které během životního cyklu střídají hostitelské rostliny, jsou ekonomicky významnější, protože sekundárními hostiteli bývají byliny, zejména zemědělské plodiny (Hardie 2017). Do této skupiny patří i obilní mšice, jako například kyjatka travní, která byla použita při experimentu v této práci. V průběhu životního cyklu mšice střídají nejen hostitele, ale dochází i ke střídání generací rozmnožujících se pohlavně (vyskytují se zde samci i samice) a generací s nepohlavním rozmnožováním, kde jsou pouze partenogenetické samice (Hardie 2017).

Mšice kulturních rostlin mají většinou monocyklický vývojový cyklus, což je vývojový cyklus probíhající zpravidla na jedné rostlině (Rychlý & Fryč 2018). U

některých druhů mšic dochází ke střídání primárního (zimního) a sekundárního (letního) hostitele, tyto druhy mšic se nazývají dicyklické (Rychlý & Fryč 2018).

Výše uvedené životní cykly jsou jednoleté, ovšem u některých druhů mšic se vyskytují i cykly dvouleté. Při dvouletém životním cyklu mšice na hostitelské rostlině vyprodukuje hátku, kde probíhá vývoj mšicích generací. Některé hátky zůstávají uzavřené déle než rok a až poté z ní začnou vylétávat okřídlené formy mšic, které se přesunou k jinému hostiteli (Hardie 2017).

1.3.1 Holocyklické a anholocyklické populace mšic

U holocyklických populací mšic probíhá životní cyklus tak, že mšice na podzim osidlují primární hostitelské rostliny (zimní hostitele) a vzniká zde generace samic i samců a dochází zde k pohlavnímu rozmnožování. Samice mšic zde nakladou mrazuvzdorná a odolná vajíčka. V našem mírném pásmu tato vajíčka přežijí teploty až $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Rychlý & Fryč 2018). Vajíčka nakladená touto generací zde přezimují a na jaře se z nich vylíhnou samobřezí samice. Na primárním hostiteli vyrůstá několik generací, až začnou vznikat okřídlené formy, které přesídlují na sekundární hostitelské rostliny – letní hostitele. Mšice se na sekundárních hostitelích rozmnožují nepohlavně, to znamená, že živorodé samice rodí larvy. Larvy se vyvíjejí v několika stupních (instarech) a postupným svlékáním se z nich vyvine dospělec (Honěk & kol. 2017). Letními hostiteli bývají trávy a poté například obilniny. Na podzim dochází k migraci zpět na zimní hostitele. Poté se cyklus opakuje v dalším roce (Honěk & kol. 2017).

U mšic s anholocyklickým životním cyklem dochází pouze k partenogenetickému rozmnožování. Tento cyklus se objevuje nejčastěji v oblastech s mírným podnebím. V této skupině mšic mohou vznikat speciální formy, které jsou lépe přizpůsobené k přežití zimního období, ale i tak dochází k vysoké úmrtnosti přezimujících samic. Tento životní cyklus mohou také využívat mšice, které žijí v oblasti, kde dochází k úbytku jejich primárního hostitele (Hardie 2017).

Ve skupině mšic s anholocyklickým životním cyklem můžeme nalézt i mšice, které žijí pouze na dřevinách, většinou však nejde o zemědělské škůdce. U takto žijících mšic jsou stejné formy mšic zapojeny do celého životního cyklu a nejsou nutné

specifické formy, které byly charakteristické pro přesídlování mezi letním a zimním hostitelem (Hardie 2017).

1.4 Pohlavní a nepohlavní formy mšic

Již v polovině 19. století bylo prokázáno, že se mšice za vhodných podmínek mohou neomezeně rozmnožovat jen pomocí partenogeneze (Williams & Dixon 2007). Z toho vyplývá, že produkce pohlavních forem je čistě závislá na řadě enviromentálních a genetických faktorů, které jsou podobné jak pro vícehostitelské, tak pro jednohostitelské druhy mšic (Williams & Dixon 2007). Zatím není jasné, proč je k produkci vajíček nutné pohlavní rozmnožování. Energie, která je vynaložena k produkci samčích forem, by mohla být použita k produkci samic kladoucích vajíčka. I když mšice po většinu roku využívají k reprodukci partenogenezi, v určité fázi vývojového cyklu využívají pohlavní rozmnožování. Důvodem je zřejmě zachování genetické rozmanitosti a odolnosti druhu (Dixon 1977).

Pohlavní formy mšic se objevují na podzim. U mšic, které střídají hostitelské rostliny, dochází k produkci jedinců, kteří přelétají na primární hostitele, a zde dochází k produkci jak samců, tak samic. Marcovitch (1924) prokázal, že důležitým faktorem pro vznik pohlavních forem, je délka dne a noci, přičemž mšice reagují zejména na délku dne. Naproti tomu Lees (1963) prokázal, že stimulem pro produkci pohlavních forem je spíše délka noci.

Samozřejmě je nutné brát v úvahu také teplotu prostředí, která je neméně důležitá pro vyvolání produkce pohlavních forem. Chladný podzim, kdy jsou teploty nižší a dny kratší, má vliv na vznik pohlavních forem, a z tohoto důvodu dochází k pohlavnímu rozmnožování mšic dříve v roce, než při vyšších teplotách (Hardie 2017).

Existují ale druhy mšic, které produkují pohlavní formy bez ohledu na délku dne. Dobrým příkladem jsou mšice, které se živí kořeny hostitelské rostliny, jako je například *Pemphigus bursarius* (dutilka topolová), která produkuje pohlavní formy v reakci na pokles teploty, ale bez ohledu na délku dne (Williams & Dixon 2007).

Výzkumy ukazují, že „vnitřní hodiny“ mšic zpomalují produkci pohlavních forem. Mšice vylíhlé na jaře mohou zažít stejně optimální podmínky, za jakých se

jejich předci na podzim rozmnožili, přesto může trvat až tři měsíce, než dojde k produkci pohlavních forem (Williams & Dixon 2007).

1.5 Křídelní polymorfismus

Produkce okřídlených forem je strategií mšic, ke které se uchylují, když zhodnotí, že je čas opustit svého hostitele. Jedná se o významný krok k přežití populace, který usnadňuje únik z chudých či vyčerpaných zdrojů (Williams & Dixon 2007). Reprodukční strategie okřídlených jedinců, kteří střídají hostitele, jsou různé. Mšice, které se přestěhovaly na nového hostitele, a mšice, které produkují jen pohlavní generaci mšic, jsou uzpůsobeny k vysoké reprodukci v dočasně příznivém prostředí. Naproti tomu okřídlené formy, které žijí déle, ale mají nižší reprodukci, jsou lépe uzpůsobené k přežití v nepříznivých podmínkách (Dixon 1977).

Vznik okřídlených jedinců je velmi často spojen s vysokou hustotou populace a kvalitou rostlin (Hardie 2017). Tímto způsobem si mšice zvyšují šanci na přežití přesunem z vyčerpaných zdrojů. V několika studiích (např. Müller & kol. 2001) bylo prokázáno, že ke zvýšení produkce okřídlených forem v přeplněné populaci nedošlo v případě, že byly mšice chovány v obvyklých podmínkách podobných polím. Naopak tomu bylo v laboratorních podmínkách, kde byl velmi vysoký kontakt mezi jednotlivými jedinci mšic, a kdy docházelo k vysoké produkci okřídlených jedinců (Müller & kol. 2001).

1.6 Faktory ovlivňující křídelní polymorfismus

1.6.1 Populační hustota

Na tvorbu okřídlených jedinců má vliv hustota populace. Prvně tento fakt experimentálně demonstroval Wadley (1923). Další experimenty vedené v šedesátých letech minulého století (Johnson 1965; Lees 1967) odhalily, že stimulem pro tvorbu okřídlených jedinců v populaci je fyzický kontakt, který může být buď přímý – mezi jednotlivými jedinci, nebo může být dosaženo stejných výsledků dotykem inertním předmětem. Ne všechny druhy mšic však reagují tímto způsobem, nebo alespoň nemají

stejný stupeň citlivosti na tyto podněty (Hardie 2017). Například experimentální populace mšice broskvoňové (*Myzus persicae*) patří mezi méně společenské druhy mšic. Když byla tato populace podrobena výše zmíněnému experimentu (Müller & kol. (2001), nepřinesla tolik okřídlených mšic jako společenější druhy, mezi které řadíme i obilní mšice. Jako vysvětlení se zde nabízí, že méně společenské druhy reagují na fyzické podněty méně než jejich společenší příbuzní. Jev zvýšené produkce okřídlených forem je více pozorován v laboratorních podmínkách (Williams & Dixon 2007; Hardie 2017).

1.6.2 Výživa

Důležitým faktorem pro produkci okřídlených forem je nutriční kvalita rostliny (Hardie 2017). Při experimentech se pozorují úrovně živin jako je kyselina listová, cukry (Racah & kol. 1973), vitamíny (Mittler & Kleinjan 1970) a aminokyseliny (Mittler & Dadd 1966; Dadd 1968; Mittler & Sutherland 1969; Leckstein & Llewellyn 1973; Harrewijn 1976). Produkci okřídlených forem ovlivňuje také přítomnost antibiotik a chemikálií (Mittler 1971; Harrewijn 1978). Má-li hostitelská rostlina nízkou nutriční kvalitu, dochází zpravidla ke vzniku okřídlených forem připravených hledat si dalšího hostitele. Nutriční kvalita rostliny je pro mšice vysoká na jaře a na podzim, kdy mšice sídlí na primárním hostiteli, a nízká v létě, kdy mšice přebývají na sekundárním hostiteli (Kundu & Dixon 1995). Vliv na růst a reprodukci mšic má i stáří listů jednoletých rostlin, na kterých mšice sídlí (Hardie 2017).

Velká hustota populace a špatná výživa bývá častým faktorem vedoucím ke vzniku okřídlených jedinců. Tento jev byl pozorován u mšice střemchové (*Rhopalosiphum padi*) (Dixon & Glen 1971), která byla chována na listech třešně. Nejvyšší výskyt okřídlených forem mšic byl pozorován, pokud došlo k velkému nárůstu počtu dospělých mšic i jejich larev (Dixon & Glen 1971). Dále bylo pozorováno, že zkracující se délka dne měla vliv na výskyt pohlavní formy mšic, docházelo tedy k produkci pohlavně se rozmnožujících samců a samic (Dixon & Glen 1971).

1.6.3 Přirození nepřátelé a patogeny

Produkce okřídlených forem v reakci na přirozené nepřátele a patogeny je relativně nová oblast výzkumu. Kontrola rozsahu, v jakém mšice produkují okřídlené jedince, by měla pozitivní dopad na strategie biologické kontroly a ovlivnila by celkový dopad mšic jakožto škůdců na plodiny (Hardie 2017). Mšice šíří rostlinné patogeny, zejména viry, a proto by jakýkoli vliv na indukci jednotlivých forem ovlivňoval epidemiologii nemoci (Hardie 2017).

Většina druhů mšic je napadána parazitoidy. Výsledky některých studií ukazují, že parazitizace snižuje produkci okřídlených forem (Johnson 1959; Liu & Hughes 1984; Christiansen-Weniger & Hardie 1998; Hardie & Christiansen-Weniger 2000). Předpokládá se, že hlavní vliv na redukci produkce okřídlených forem má tekutina, kterou parazitoid uvolňuje do hemolymfy mšic během kladení vajíček (Hardie & Christiansen-Weniger 2000; Kati & Hardie 2010).

Naproti tomu u většiny druhů mšic je zvýšená produkce okřídlených forem pozorována při napadení populace mšic dravými brouky (Dixon & Agarwala 1999; Weisser & kol. 1999).

1.6.4 Teplota

Vyšší teploty mají prokazatelně za následek zvýšenou produkci bezkřídlých forem. (Johnson 1966; Lees 1967; Schaefers & Judge 1971; Liu 1994). Nejedná se však o tak významný podnět k produkci atypických forem, jakým je hustota populace anebo kvalita výživy (Müller & kol. 2001).

1.7 Polymorfismus ve zbarvení

Zbarvení mšic je dáno geneticky (Hardie 2017), ale může být ovlivněno i okolním prostředím. Změnu zbarvení má často za následek teplota a roční období (Dixon 1972). U jednoho druhu mšic se mohou objevit různě barevné formy, zejména pohlavní formy jsou často jiné barvy (Hardie 2017).

Například mšice bavlníková (*Aphis gossypii*) je při teplotě 25 °C světle zelená a při poklesu teploty na 12 °C se její barva změní na tmavě zelenou (Dixon 1972).

Také kvalita potravy, fotoperioda a hustota populace má velký vliv na zbarvení mšic (Hardie 2017).

1.8 Vliv závlahy na populaci mšic

Dlouhodobě existuje předpoklad, že populace mšic bude vykazovat vyšší nárůst na rostlinách stresovaných nízkou závlahou v důsledku změn ve fyziologii rostlin (Huberty & Denno 2004). Stres ze sucha v rostlinách je historicky považován za hlavní faktor napadení rostlin škůdci, například mšicemi (White 1969; Mattson & Haack 1987a; Mattson & Haack 1987b).

V roce 1969 byla na základě pozorování suchem stresovaných stromů eukalyptu, které byly napadeny mšicím podobným hmyzem z čeledi merovitých (Psyllidae), formulována hypotéza „Plant stress hypothesis“ (PSH) (White 1969), která předpokládá, že napadení eukalyptu mšicemi souvisí se změnou ve fyziologii rostlin, zejména ve vyšší tvorbě dusíku. Vystavením rostliny suchu je narušen metabolismus bílkovin a syntéza aminokyselin. Aby došlo k vyrovnání nízkého osmotického tlaku v rostlinách, který je způsoben vodním stresem, dochází v rostlinách k produkci a akumulaci osmoprotektantů, které obsahují dusík. Na základě těchto údajů White navrhl, že větší množství dusíku v období sucha má za následek pozitivní vliv na růst a rozmnožování býložravého hmyzu (White 1969; 1974; 1984; 1993).

Od vzniku této studie již proběhlo několik experimentálních studií, které závěry o vlivu vodního stresu zpochybňují. Ovšem nedošlo k plnému vysvětlení rozporu mezi prvotním pozorováním a experimentálními studiemi (Larsson 1989; Mopper & Whitham 1992, Koricheva & kol. 1998). Pozorování většinou dávají za pravdu hypotéze, že dochází k růstu populací mšic na rostlinách, které jsou stresovány vodou, ovšem při experimentech dochází k opačné situaci, kdy populace mšic bývá vodním stresem negativně ovlivněna. Ve většině experimentálních studií byl použit kontinuální vodní stres, ovšem v přirozeném prostředí většinou dochází k přerušovanému vodnímu stresu (Huberty & Denno 2004).

Nové analýzy (Larsson 1989; Mopper & Whitham 1992; Koricheva & kol. 1998) prokázaly, že zejména populace hmyzu, která se živí rostlinnými šťávami, je negativně ovlivněna nepřetržitým vodním stresem na hostitelských rostlinách. S největší pravděpodobností bude základním problémem tlak rostlinného turgoru (vnitřní tlak pletiv a tkání) a obsah vody. V období sucha sice došlo ke zvýšení dusíku v rostlinných šťávách (floemu), které má pozitivní vliv na mšice, ale pokud je turgorový tlak příliš nízký, mšice mají problém s přijímáním rostlinných šťáv (Huberty & Denno 2004).

Nejlepší podmínky pro rozvoj populace mšic byly pozorovány na rostlinách, které byly vystaveny přerušovanému vodnímu stresu (Huberty & Denno 2004). V této době v rostlině docházelo ke zlepšení buněčného turgoru a přitom byl zachován i vyšší obsah dusíku. Tento experiment označil jako důležitý faktor působící na velikost a prosperitu populace mšic dostatečně vysoký turgorový tlak, který je zásadní pro příjem rozpustného dusíku z rostlinných šťáv mšicemi (Huberty & Denno 2004).

1.9 Migrace

Při popisu migrace obilných mšic rozeznáváme dva typy jedinců. Migrante alata, kteří zajišťují pohyb mezi primárním a sekundárním hostitelem a alate exiles, kteří se pohybují mezi jednotlivými sekundárními hostiteli (Honěk & kol. 2019). Alatní jedinci začínají létat poté, co se svléknou a dočasně získají větší mobilitu – tato jejich fáze je známá jako „teneral period“ (Moericke 1955). Intenzita světla, okolní teplota a rychlost větru jsou všechno faktory ovlivňující letovou aktivitu mšic (Johnson 1969).

Alatní jedinci používají pasivnější formu migrace, kdy se nechají unášet větrem a stávají se tak součástí takzvaného „vzdušného planktonu“. Tento způsob migrace je pro mšice velice výhodný, neboť jim umožňuje přenos na velké vzdálenosti za minimálního využití energie. Pochopíme-li pohyb mšic ve vzdušném planktonu, budeme schopni předpovídat vývoj četnosti mšic (Honěk & kol. 2019).

K přeletům okřídlených samic dochází během roku ve dvou hlavních vlnách, a to na jaře a na podzim (Rychlý 2016). Na jaře dochází zejména k migraci mezi letními hostiteli. Na podzim dochází k přeletu na zimní (primární hostitele). U okřídlených

samců dochází k migraci většinou jen na podzim, kdy migrují na zimní hostitele za účelem oplodnění samic (Rychlý 2016).

1.10 Regulace velikosti populace mšic

Mezi hlavní způsoby redukce populací mšic na hospodářských plodinách stále patří používání insekticidů (Morales & kol. 2020). Dělíme je dle jejich účinku na rostliny na kontaktní a systémové (Honěk & kol. 2017). Kontaktní insekticidy působí pouze na povrchu rostlin, které byly ošetřeny postřikem. Bohužel jejich účinek závisí na okolních podmínkách a nemá vliv na nové rostliny. U systémových insekticidů je účinek založen na průniku chemických látek do celé rostliny, a ty jsou pak pro mšice jedovaté (Honěk & kol. 2017).

Užívání insekticidů však zvyšuje ekologickou stopu a zároveň tento způsob redukce populací mšic po čase přestane být efektivní, jelikož si mšice postupně vytvoří na insekticidy rezistenci, a tu pak v genech přenesou na další generace. Porozumění populační genetiky proto hraje v zemědělské entomologii velkou roli a mělo by pomoci vyvinout účinnější strategii kontroly škůdců, než je používání insekticidů (Morales & kol. 2020).

2 Cíle

Cílem této práce je pomocí experimentu založeném na různém režimu závlahy a hustotě populace mšic stanovit faktory, které ovlivňují křídelní polymorfismus mšic. Z prací zabývajících se problematikou křídelního polymorfismu mšic je možné vyvodit, že populační hustota není jediným faktorem ovlivňujícím vznik okřídlených jedinců.

Tento laboratorní experiment nám má zodpovědět otázku, zda a do jaké míry nízká závlaha hostitelské rostliny v kombinaci s hustotou populace ovlivní produkci okřídlených jedinců v jednotlivých generacích. Předpoklad je, že v populaci mšic na hostitelských rostlinách stresovaných nízkou zálivkou bude vyšší produkce okřídlených jedinců s pokračujícími generacemi, zejména v závislosti na populační hustotě.

3 Metodika

Experiment je založen na modelovém systému pšenice seté (*Triticum aestivum*) a mšice kyjatky travní (*Metopolophium dirhodum*).

3.1 Pěstování rostlin

Rostliny pšenice seté byly pěstovány v kontrolovaných podmínkách při dvou režimech závlahy. Prvním režimem byl režim sucha, při kterém byla půda nasycena ze 40 % vodou. Druhým režimem byl optimální vodní režim, kde půda obsahovala 70 % nasycení vodou. Pro oba režimy závlahy byla použita zahradní zemina bohatá na humus.

Teplota v klimatizovaných boxech byla v průběhu experimentu nastavena na 21 °C. Klimatizované boxy byly vybaveny LED osvětlením naprogramovaným na simulování dne a noci. Fotoperioda byla nastavena na délku dne 16 hodin a noci 8 hodin.

3.2 Chov mšic

Chov mšic, které byly použity při experimentu, pochází z hromadného chovu v laboratorních podmínkách, který probíhá ve skleníku. V plastových miskách je vyseto velké množství rostlin pšenice seté, které jsou osídleny početnou populací mšic. Plastové misky jsou uzavřeny v izolátoru, aby nedocházelo k úniku mšic. Mšice jsou chovány při teplotě 21 °C a fotoperioda je nastavena na délku dne 16 hodin a noci 8 hodin.

3.2.1 Kyjatka travní (*Metopolophium dirhodum*)

Kyjatka travní je mšice vřetenovitého tvaru a obvykle má zelené až nažloutlé zbarvení. Sifunkuli jsou stejně zbarvené jako tělo. U většiny jedinců se objevuje světle

zelená podélná čára na hřbetě, kromě okřídlených samic, u kterých tento znak chybí (Honěk & kol. 2017).

Kolonie mšic jsou na rostlinách dobře patrné a většinou je i na první pohled zřetelně vidět poškození částí rostlin. Napadené rostliny mají zežloutlé listy (Blackman & Eastop 2017). Četnost výskytu kyjatky travní je silně ovlivněna kvalitou hostitelské rostliny a hustotou porostu. Napadením těmito mšicemi jsou více ohroženy řídké porosty dobře vyvinutých rostlin pšenice (Honěk & kol. 2018). Tento druh mšice má západopaleartické rozšíření. Je znám jako významný škůdce obilovin a přenašeč viru, který způsobuje žlutou zakrslost ječmene (Blackman & Eastop 2017). Primárním hostitelem kyjatky travní jsou většinou růže, sekundárním hostitelem bývají různé druhy trav, obilniny a kukuřice (Honěk & kol. 2017).

3.3 Experimentální design

Při experimentu bylo použito celkem 48 květináčů. V každém květináči bylo 10 rostlin pšenice seté (*Triticum aestivum*) a v každém režimu závlahy byly použity tři rozdílné velikosti populační hustoty. Počáteční populační hustota byla stanovena na 10, 50 a 200 jedinců mšic v květináči. Jednotlivé varianty populační hustoty byly použity v 8 květináčích. V každé závlahové skupině bylo použito 8 květináčů bez mšic jako kontrola závlahy.

Po pečlivé přípravě životního prostředí ve formě květináčů s pšenicí setou následovalo osídlení mšicemi. V každém režimu závlahy byly vytvořeny tři skupiny po osmi květináčích, do kterých byly vloženy mšice. V první skupině byly květináče osídleny 10 dospělci mšic na květináč, druhá skupina byla osídlena 50 dospělci a poslední skupina obsahovala dospělců 200. V této části experimentu nastal první problém, kdy pěstební box s nultou generací obsahoval velmi malé množství dospělých jedinců. Z tohoto důvodu nultá generace začínala s nižším počtem jedinců, než bylo původně plánováno. V nulté generaci při nasazení mšic do květináčů s populací o 10 jedincích byl počet mšic dodržen. V květináčích, které by měly mít populaci o 50 jedincích, bylo v rámci nulté generace nasazeno pouze okolo 30 mšic a u květináčů s populací s nejvyšší hustotou bylo nasazeno pouze 100 jedinců. Vše bylo podrobně zaznamenáno.

Druhý den byly všechny rostliny zality dle harmonogramu a poté byli z rostlin odebráni dospělci a bylo ponecháno pouze požadované množství larev (10, 50 a 200). Po dobu 10 dnů probíhalo každodenní vážení a zalévání dle stanovené metodiky. Zalévání probíhalo i o víkendech, vždy ve stejný čas, aby nedocházelo k výkyvům v měření zapříčiněného odpařováním vody z půdy a následným váhovým odchylkám. Poté proběhla kontrola počtu dospělců v jednotlivých květináčích a vše bylo řádně zaznamenáno včetně počtu okřídlených jedinců.

V tomto okamžiku byly nachystány nové květináče s rostlinami, které byly rozděleny do skupin dle závlahy a hustoty populace jako v předešlém případě a do těchto květináčů byly přeneseny neokřídlené samice a tímto způsobem bylo monitorováno dalších 5 generací mšic.

Pokud při experimentu vznikla okřídlená forma mšice, byl počet těchto jedinců zaznamenán. Tyto mšice byly poté odebrány z rostliny i s potencionálními potomky, aby nedošlo k ovlivnění experimentu. Potomci okřídlených forem po několika generacích vytvoří okřídlené formy.

3.4 Sběr dat

Experiment byl zahájen 20.7.2020, kdy bylo do laboratoře dodáno 48 květináčů s předpěstovanou pšenicí setou (*Triticum aestivum*) k pokusu a 16 kontrolních květináčů. Květináče byly rozděleny do dvou skupin a každá skupina byla zalita tak, aby bylo dosaženo stanoveného nasycení půdy vodou, tedy 40 % a 70 %. Před a po zalévání květináčů byl každý květináč vážen a hodnoty byly zaznamenány do samostatného archu. Vážení probíhalo na laboratorní váze a zalévání se uskutečňovalo pomocí injekční stříkačky, aby bylo dosaženo co nejpřesnějšího výsledku.

Po deseti dnech od ponechání příslušného počtu larev mšic na rostlinách bylo provedeno sčítání vyvinutých okřídlených a neokřídlených dospělců, jejichž počty byly zaznamenány. V záznamních arších bylo vždy uvedeno datum nasazení mšic a poté datum vyhodnocení. Záznamních archů bylo celkem šest. Byly rozděleny dle hustoty populace a míry závlahy. Tento postup se opakoval vždy po deseti dnech a takto byly zaznamenány údaje o pěti generacích mšic. Experiment byl ukončen dne 22.9.2020 zaznamenáním údajů z páté generace.

3.5 Statistické zpracování dat

Data zaznamenaná při sběru dat byla zpracována pomocí lineárních modelů (GLM) s binomickým rozložením a logitovou linkovací funkcí (Pekár & Brabec 2009). Analýza byla provedena v programu R.

Získaná data byla analyzována ve dvou rovinách, a to podle počtu květináčů, ve kterých se objevily okřídlené mšice, a podle počtu okřídlených mšic. Pro obě tyto varianty byl vytvořen model, kde jako závislá proměnná je stanoven podíl květináčů s okřídlenými mšicemi anebo podíl okřídlených mšic. Model byl jinak pro obě varianty stejný a byly zde použity proměnné jako intenzita závlivky (70 % a 40 % nasycení půdy vodou), počáteční hustota populace mšic (L – 10 jedinců, M – 50 jedinců, H – 200 jedinců) a číslo generace. V analýze byly sledovány i vzájemné vazby mezi jednotlivými proměnnými. Do zpracování dat nebyla zařazena nultá generace, protože vznik okřídlených jedinců v této generaci mohl být ovlivněn podmínkami, ve kterých se mšice nacházely před začátkem pokusu. Během zpracování byly modely zjednodušovány a v konečné fázi obsahovaly pouze statisticky průkazné členy.

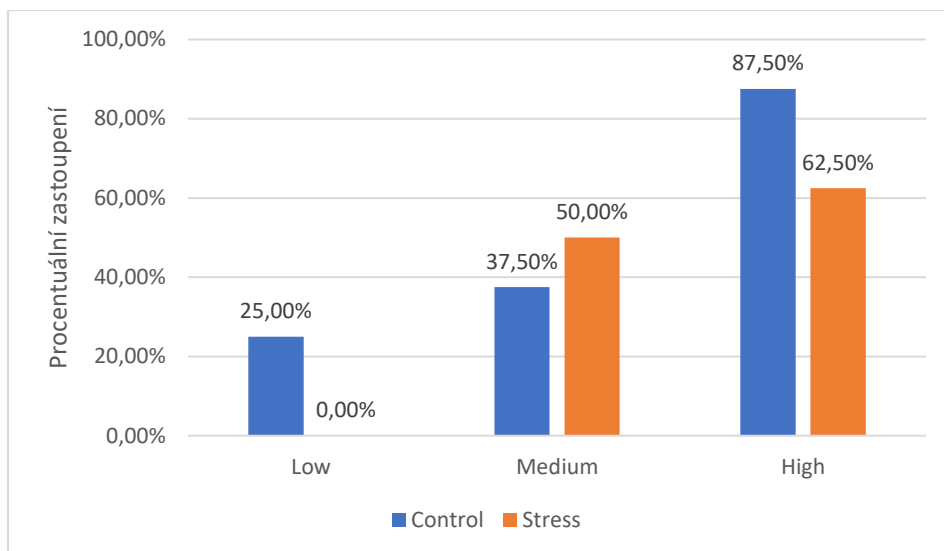
4 Výsledky

Okřídlení jedinci se objevili téměř ve všech analyzovaných variantách a z toho je možné usuzovat, že se tak stalo v závislosti na podmínkách, které byly při pokusu vytvořeny.

V následujících grafech je použita tato legenda:

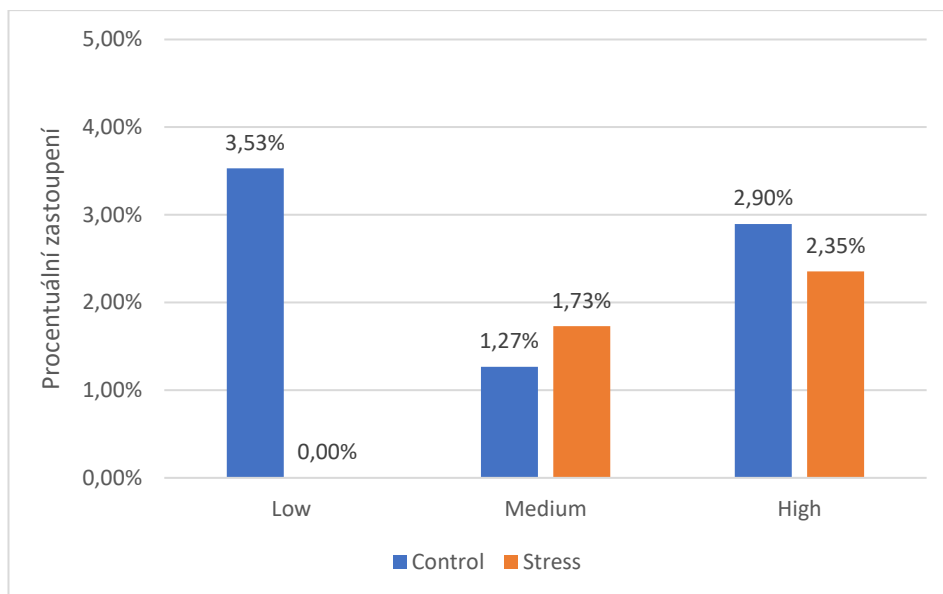
- Control – intenzita závlivky – nasycení půdy vodou 70 %
- Stress – intenzita závlivky – nasycení půdy vodou 40 %
- Low – hustota populace – 10 jedinců
- Medium – hustota populace – 50 jedinců
- High – hustota populace – 200 jedinců

Do první části analýzy dat z experimentu byla zařazena i data z nulté generace a proběhlo srovnání výskytu květináčů s okřídlenými jedinci v populacích s různou hustotou a s rozdělením dle intenzity závlivky (Obrázek 1). V populaci s největší hustotou mšic (200 jedinců) se objevil největší počet květináčů s okřídlenými jedinci, a to jak u závlivky 70 % nasycení půdy vodou, tak i u nízké závlivky. V populaci mšic o střední hustotě (50 jedinců) se při závlivce 70 % nasycení půdy vodou vyskytlo méně květináčů s okřídlenými jedinci než v květináčích stresovaných nízkou závlivkou. V populaci mšic s nízkou hustotou (10 jedinců) se vyskytlo 25 % květináčů s okřídlenými jedinci, a to pouze při závlivce se 70 % nasycení půdy vodou. V populaci, kde byla závlivka 40 % nasycení půdy vodou, nebyly žádné květináče, kde by se vyskytovali okřídlení jedinci.



Obrázek 1: Procentuální zastoupení květináčů s okřídlenými jedinci v jednotlivých kohortách rozdělených dle záливky a hustoty jedinců.

Pokud se na stejnou problematiku podíváme z pohledu podílu okřídlených jedinců na celkovém počtu jedinců (Obrázek 2), zjistíme, že v populaci s nízkou hustotou a při záливce 70 % nasycení půdy vodou bylo vyprodukováno nejvíce okřídlených jedinců, a to 3,53 %. Naproti tomu se v této skupině se stejnou hustotou, ale při záливce 40 % nasycení půdy vodou, nevyskytli žádní okřídlení jedinci. V populaci s vysokou hustotou (200 jedinců) a záливkou 70 % nasycení půdy vodou se vyskytlo 2,90 % okřídlených jedinců, což jsou podobné výsledky, kterých dosáhla populace mšic s nízkou hustotou a při stejné záливce (70 %). Ovšem v této velmi husté populaci se i při nízké záливce vyskytli okřídlení jedinci, a to dokonce 2,35 %. Populace se střední hustotou vyprodukovaly nejnižší počty okřídlených jedinců.



Obrázek 2: Procentuální zastoupení okřídlených jedinců v jednotlivých kohortách rozdělených dle zálivky a hustoty jedinců.

Po zpracování výše uvedených dat, kde do hodnocení byla zařazena nultá generace, bylo rozhodnuto, že nultá generace bude z analýzy vyřazena, aby nedocházelo k ovlivnění výsledků podmínkami, ve kterých se mšice nacházely před začátkem pokusu.

4.1 Květináče s výskytem okřídlených jedinců

Dle analýzy dat v programu R se průkazně lišil podíl květináčů s výskytem okřídlených jedinců pouze mezi variantami s různou počáteční hustotou populace a mezi různou intenzitou zálivky.

Níže uvádím výstup z programu, kde jsou uvedeny všechny varianty. Průkazné jsou pouze ty, kde je člen – hodnota P – menší než 0,05 (5 % pravděpodobnost).

Response: cbind(CUPS.ALATAE, CUPS.ALL - CUPS.ALATAE)

	LR Chisq	Df	Pr(>Chisq)	
DENSITY	18,3596	2	0,0001031	***
WATER	10,7682	1	0,0010326	**
GEN	7,9936	4	0,0918131	.
DENSITY:WATER	3,9804	2	0,1366667	
DENSITY:GEN	5,5557	8	0,6968603	

WATER:GEN	9,2872	4	0,054309
DENSITY:WATER:GEN	0,0000	8	1

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

Tabulka 1: Výstup z programu R s uvedením všech variant.

Při použití modelu, který obsahuje pouze průkazné členy, jsou výstupní data následující:

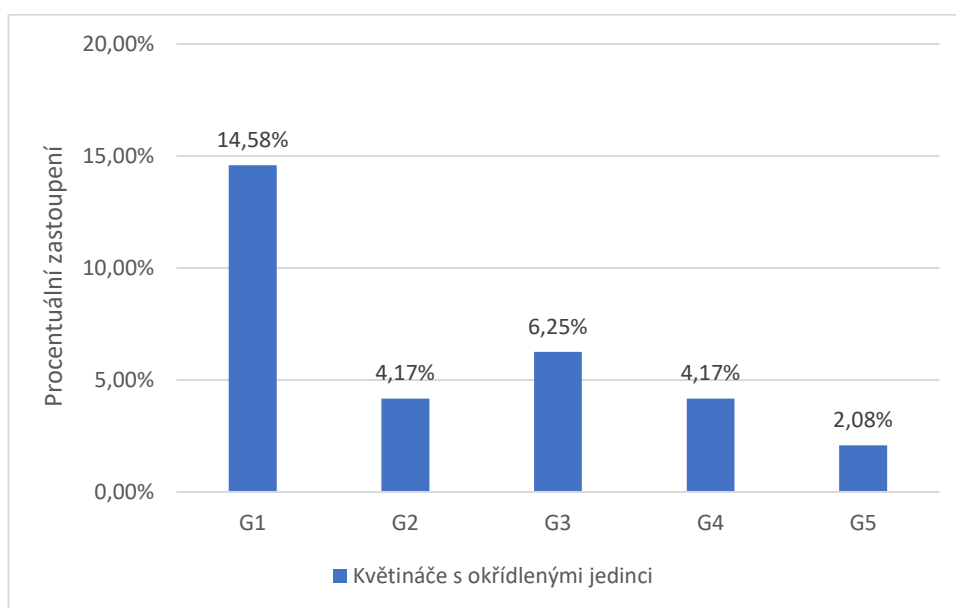
Response: cbind(CUPS.ALATAE, CUPS.ALL - CUPS.ALATAE)

	LR Chisq	Df	Pr(>Chisq)
DENSITY	16,906	2	0,0002132
WATER	10,065	1	0,0015114

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

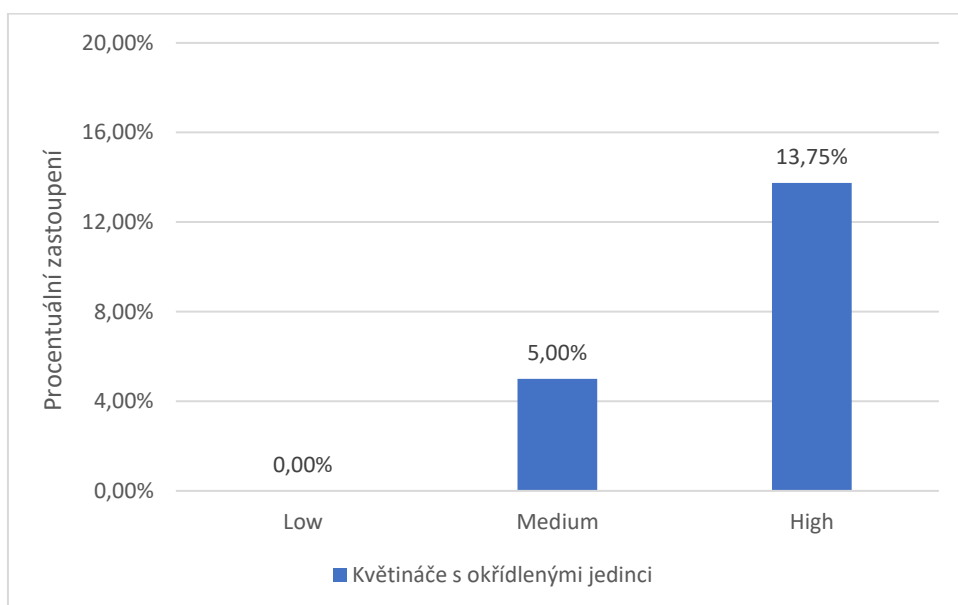
Tabulka 2: Výstup z programu R s uvedením pouze variant, které obsahovaly průkazné členy.

Při analýze dat procentuálního zastoupení okřídlených jedinců v květináčích dle jednotlivých generací (Obrázek 3) můžeme sledovat nejvyšší počet květináčů s okřídlenými mšicemi pouze v první generaci, a to 14,58 %, poté dochází k razantnímu snížení, kde od druhé do třetí generace dochází ke stagnaci počtů okřídlených mšic. Poslední, pátá generace obsahovala pouze 2,08 % květináčů s okřídlenými jedinci.



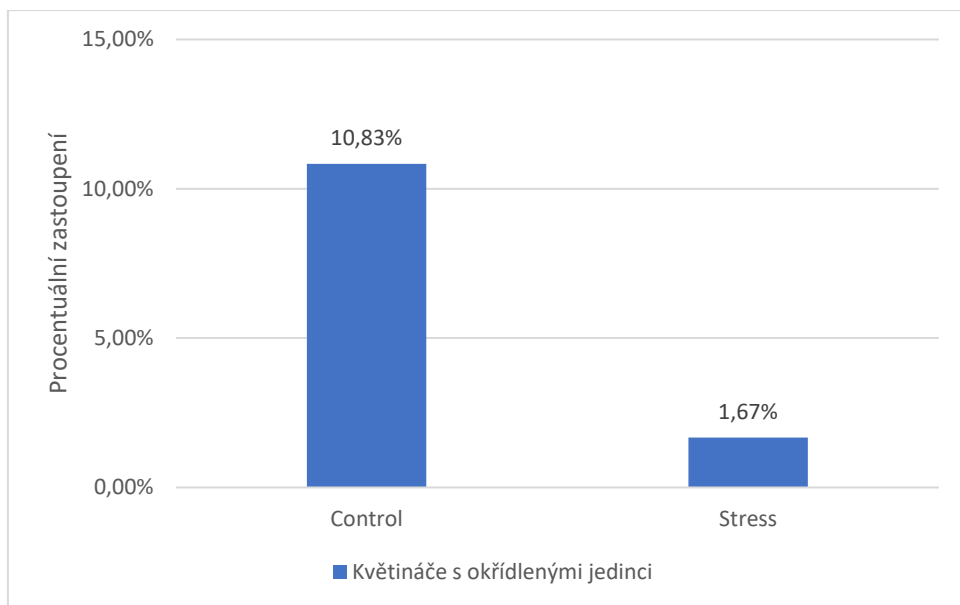
Obrázek 3: Procentuální zastoupení květináčů s okřídlenými jedinci ve sledovaných generacích.

Okřídlení jedinci v jednotlivých květináčích v závislosti na hustotě populace se vyskytli pouze v modelu s vysokou a střední hustotou populace, tedy v populaci o 50 a 200 jedincích (Obrázek 4). Nejvyšší procentuální zastoupení květináčů s výskytem okřídlených jedinců jsme mohli pozorovat v květináčích s nejvyšší hustotou mšic. Zde se vyskytlo 13,75 % květináčů s okřídlenými jedinci.



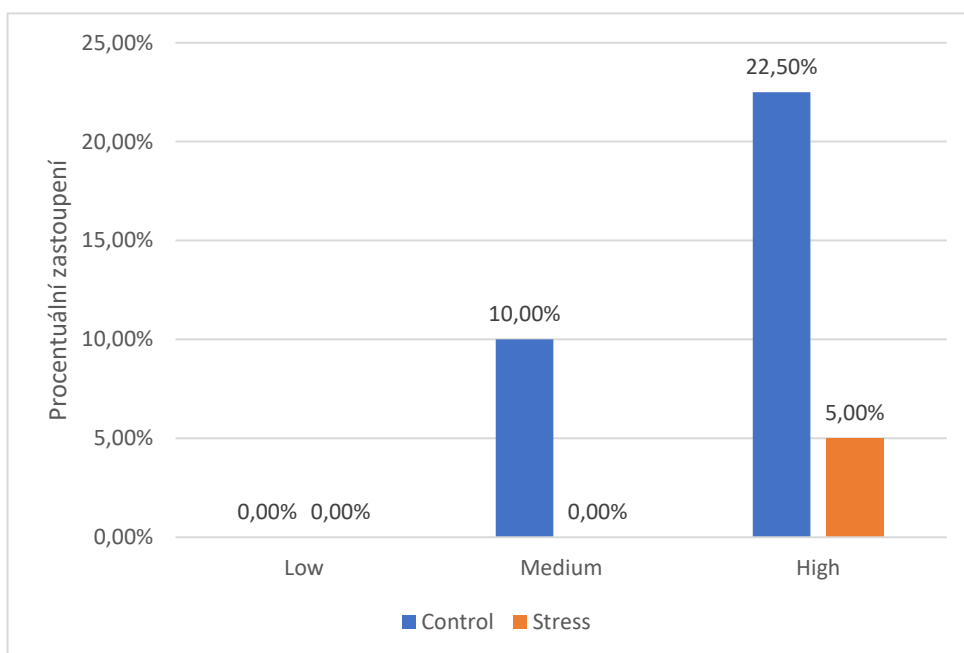
Obrázek 4: Procentuální zastoupení květináčů s okřídlenými jedinci v jednotlivých kohortách rozdělených dle hustoty jedinců.

Při posuzování vlivu intenzity závlivky na četnost výskytu květináčů s okřídlenými jedinci (Obrázek 5) bylo jednoznačně prokázáno, že kvalitní závlivka má značný vliv na produkci okřídlených jedinců. Při závlivce 70 % nasycení půdy vodou se vyskytlo 10,83 % květináčů s okřídlenými jedinci a naproti tomu při závlivce 40 % nasycení půdy vodou se vyskytlo pouze 1,67 % květináčů s okřídlenými jedinci.



Obrázek 5: Procentuální zastoupení květináčů s okřídlenými jedinci v jednotlivých kohortách rozdělených dle intenzity závlivy 70 % a 40 % nasycení půdy vodou.

Při sledování vlivu hustoty populace a intenzity závlivy na vznik okřídlených forem je také možné pozorovat příznivý dopad větší intenzity závlivy (Obrázek 6).



Obrázek 6: Procentuální zastoupení květináčů s okřídlenými jedinci v jednotlivých kohortách rozdělených dle závlivy a hustoty jedinců.

Výše uvedený graf znázorňuje vliv intenzity závlivy na počet květináčů s okřídlenými jedinci v populacích s různou hustotou. Při závlivce 70 % nasycení půdy

vodou se vyskytl nejvyšší počet květináčů s okřídlenými jedinci v populaci s nejvyšší hustotou, a to 22,50 %. Při zálivce 40 % nasycení půdy vodou jsme mohli pozorovat květináče s okřídlenými jedinci pouze v populaci s nejvyšší hustotou jedinců (Obrázek 6).

4.2 Okřídlení jedinci z celkového počtu mšic

Na rozdíl od předchozí varianty, tedy od podílu květináčů s výskytem okřídlených jedinců, byl podíl okřídlených jedinců na celkovém množství mšic průkazně ovlivněn nejen režimem závlahy a hustotou populace, ale také generací a vztahem mezi intenzitou zálivky a generací mšic.

Analýza v programu R poskytla tyto údaje:

Response: cbind(IND.ALATAE, IND.ALL - IND.ALATAE)

	LR Chisq	Df	Pr(>Chisq)	
DENSITY	7,5281	2	0,0231897	*
WATER	13,1583	1	0,0002862	***
GEN	18,6671	4	0,0009136	***
DENSITY:WATER	3,1441	2	0,207617	
DENSITY:GEN	1,6349	8	0,9902342	
WATER:GEN	19,8952	4	0,0005238	***
DENSITY:WATER:GEN	0	8	1	

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

Tabulka 3: Výstup z programu R s uvedením všech variant

Po vyřazení neprůkazných členů máme k dispozici následující údaje:

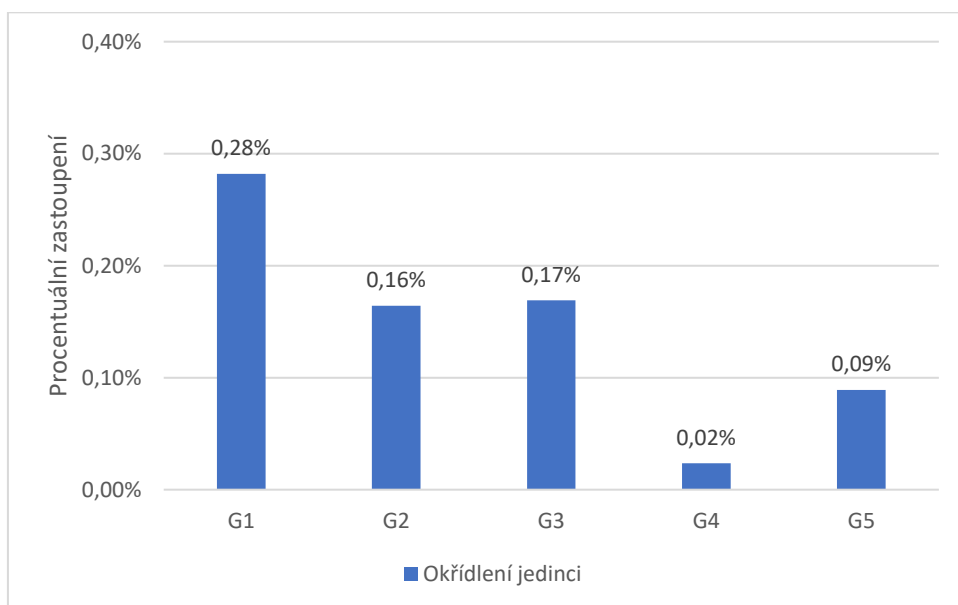
Response: cbind(IND.ALATAE, IND.ALL - IND.ALATAE)

	LR Chisq	Df	Pr(>Chisq)	
DENSITY	7,5281	2	0,0231897	*
WATER	13,2202	1	0,0002770	***
GEN	18,5592	4	0,0009592	***
WATER:GEN	19,0849	4	0,0007563	***

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

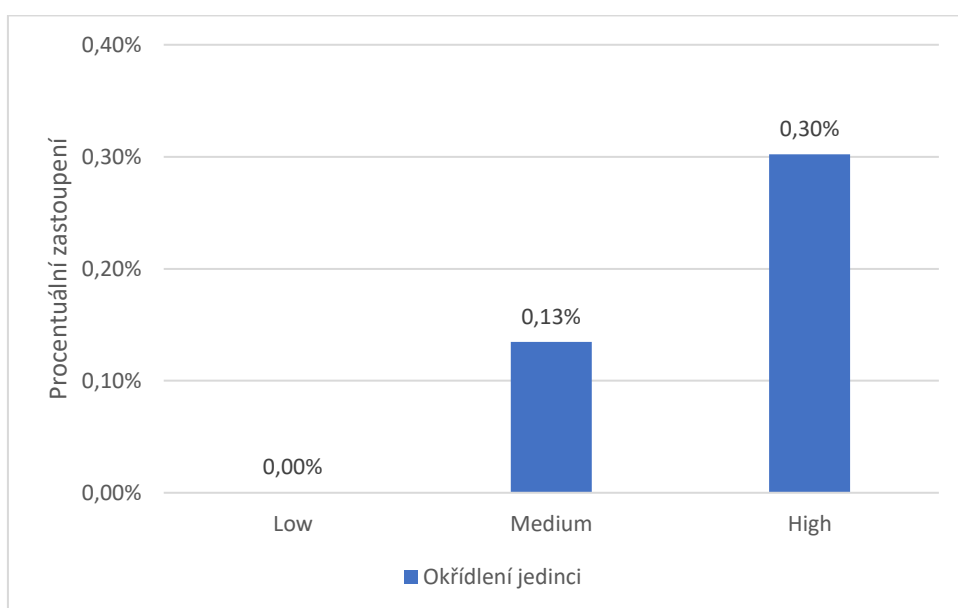
Tabulka 4: Výstup z programu R s uvedením pouze variant, které obsahovaly průkazné členy.

Při sledování procentuálního zastoupení okřídlených jedinců z celkového počtu mšic v jednotlivých generacích (Obrázek 7) bylo nejvyšší zastoupení okřídlených jedinců opět v první generaci, a to 0,28 %, poté došlo ke snížení se stagnací u druhé a třetí generace a k výraznému poklesu u čtvrté generace.



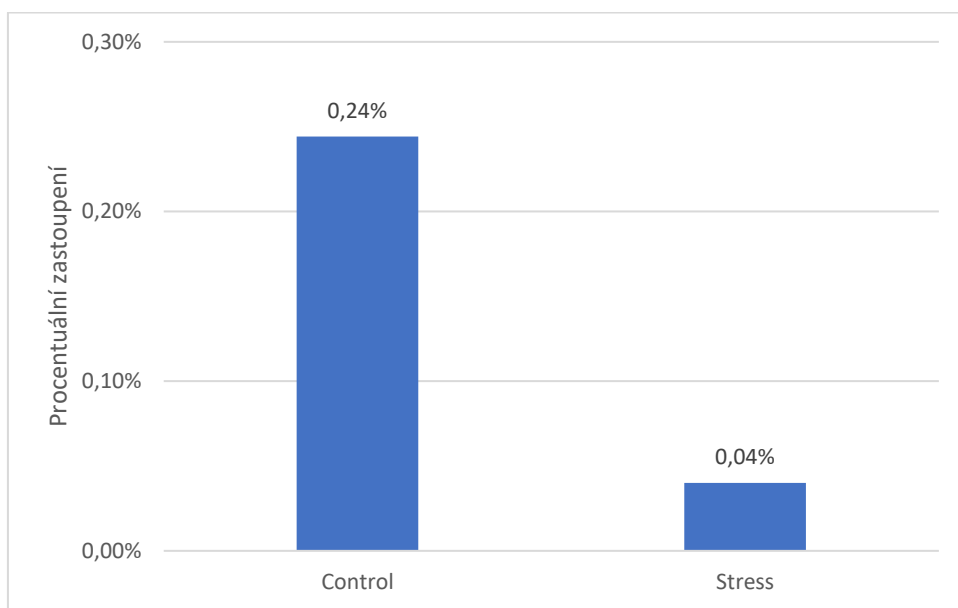
Obrázek 7: Procentuální zastoupení okřídlených jedinců ve sledovaných generacích.

Hustota populace měla také velký vliv na počet okřídlených jedinců. Nejlepší podmínky pro jejich vznik byly v populaci s nejvyšší hustotou, kde jsme mohli sledovat nejvyšší procentuální zastoupení okřídlených jedinců. (Obrázek 8).



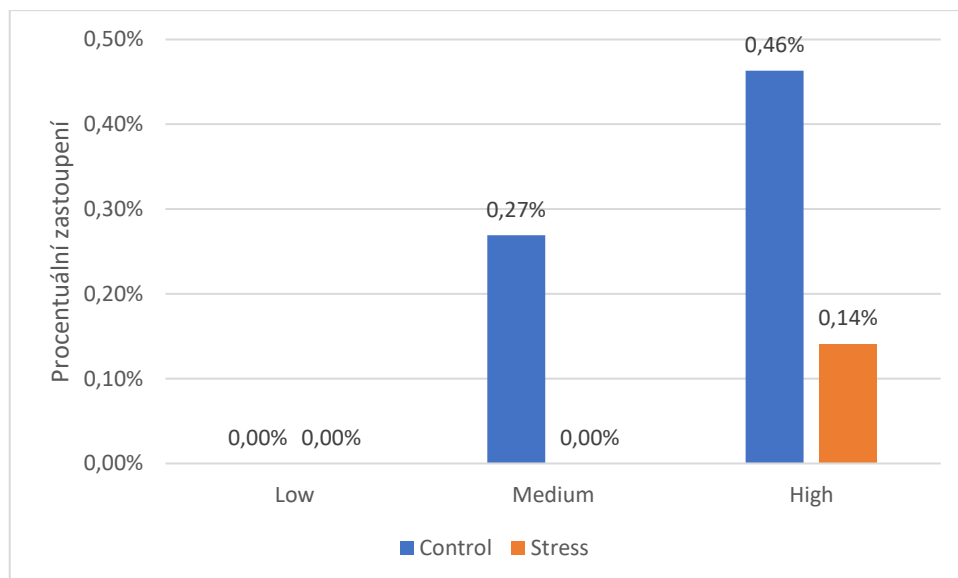
Obrázek 8: Procentuální zastoupení okřídlených mšic v jednotlivých kohortách rozdělených dle hustoty jedinců.

Nepříznivý vliv nízké záливky bylo možné pozorovat na velmi malém počtu okřídlených jedinců v této kategorii. Naproti tomu nejvyšší počet okřídlených jedinců byl při záливce 70 % nasycení půdy vodou, a to 0,24 % (Obrázek 9).



Obrázek 9: Procentuální zastoupení okřídlených jedinců v jednotlivých kohortách rozdělených dle intenzity záливky 70 % a 40 % nasycení půdy vodou.

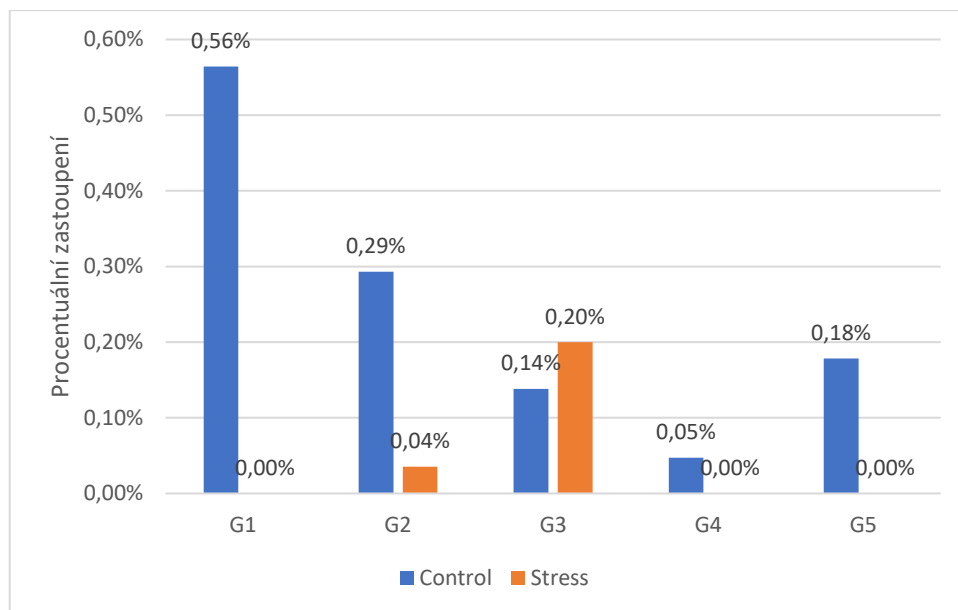
Výskyt okřídlených jedinců dle hustoty populace mšic a zároveň při intenzitě záливky 70 % nebo 40 % nasycení půdy vodou je uvedeno v následujícím grafu (Obrázek 10).



Obrázek 10: Procentuální zastoupení okřídlených mšic v jednotlivých kohortách rozdělených dle závlivky a hustoty jedinců.

Ve variantě sledující podíl počtu okřídlených jedinců na celkovém počtu mšic také měla závlivka 70% nasycení půdy vodou a vysoká hustota populace největší vliv na vznik okřídlených forem mšic. Dále bylo možné pozorovat, že nízká závlivka (jen 40 % nasycení půdy vodou) měla negativní vliv na tvorbu okřídlených jedinců. Okřídlené jedince najdeme pouze v populaci s nejvyšší hustotou, a to 0,14 % (Obrázek 10).

Další analýza proběhla při obou režimech závlahy a byl sledován vliv na výskyt okřídlených jedinců v jednotlivých generacích. Zjištěná data jsou zobrazena v následujícím grafu (Obrázek 11).



Obrázek 11: Procentuální zastoupení okřídlených jedinců ve sledovaných generacích při záливce 70 % a 40 % nasycení půdy vodou.

Pokud se zaměříme na jednotlivé generace a budeme sledovat vliv záливky na vývoj okřídlených jedinců, pak výskyt okřídlených jedinců v jednotlivých generacích při záливce 70 % nasycení půdy vodou byl nejvyšší v první generaci a poté se postupně snižoval. Při záливce 40 % nasycení půdy vodou se okřídlení jedinci objevili pouze v druhé a třetí generaci, a to v počtu 0,04 % a 0,20 % (Obrázek 11).

5 Diskuse

Křídelní polymorfismus mšic je ovlivňován mnoha faktory a je známo, že mezi významné faktory patří populační hustota a vodní stres hostitelských rostlin.

Wadley (1923) v experimentu potvrdil, a poté bylo v dalších pokusech (Johnson 1965; Lees 1967; Auclair & Aroga 1984) potvrzeno, že hustota populace má na křídelní polymorfismus významný vliv. Vzájemná interakce mezi jedinci vede ke vzniku okřídlených forem (Williams & Dixon 2007).

Dalším z významných faktorů ovlivňujících populaci mšic je vodní stres hostitelských rostlin. Původní studie (White 1969), které byly převážně neexperimentální povahy, podporovaly teorii, že suchem stresované rostliny jsou více napadány mšicemi. Ty na nich z důvodu změn ve fyziologii rostlin prosperují. Hlavním přínosem této prosperity je vyšší obsahu dusíku v rostlinných šťávách. Studie z posledních let ovšem tyto závěry plně nepotvrdily. Při laboratorních experimentech došlo k výrazné redukci populace mšic žijících na rostlinách stresovaných nepřetržitým suchem. Vliv na tuto situaci měl zejména nízký turgorový tlak a s tím spojený špatný příjem rostlinných šťáv mšicemi. Tento rozpor byl vysvětlen zejména zjištěním, že mšice pozitivně reagují na občasný vodní stres, který se objevuje zejména v přirozených podmínkách, zatímco u laboratorních experimentů byl vodní stres kontinuální (Huberty & Denno 2004).

Výsledky v této práci popisovaného experimentu z větší části potvrdily údaje z již proběhlých pozorování (Larsson 1989; Mopper & Whitham 1992, Koricheva & kol. 1998). Při analýze údajů z hlediska počtu květináčů, ve kterých se objevili okřídlení jedinci, je možné sledovat nejvyšší zastoupení květináčů s okřídlenými jedinci mezi květináči osídlenými populací mšic s nejvyšší hustotou. Pokud se podíváme na výsledky analýzy z pohledu počtu okřídlených jedinců, tak se také v rámci vysoké hustoty populace vyskytovalo velké množství okřídlených jedinců. Tyto výsledky potvrzují silný vliv vysoké hustoty populace mšic na produkci okřídlených jedinců. Zajímavý je relativně vysoký počet okřídlených jedinců v populaci s nízkou hustotou, který nejsem schopen z dostupných údajů vysvětlit. Je možné, že byl výsledek ovlivněn výběrem jedinců, kterými byly osídleny jednotlivé květináče.

Při sledování vývoje počtů okřídlených jedinců v jednotlivých generacích v závislosti na zálivce můžeme pozorovat nejvyšší počty okřídlených mšic v první generaci. V dalších generacích dochází k razantnímu poklesu. Výsledky této části experimentu jsou tedy zcela opačné, než bylo předpokládáno. Z uvedených výsledků můžeme usuzovat, že buď první generace čerpala ještě z podmínek před pokusem, anebo následující generace neměly takové podmínky, aby začaly produkovat okřídlené jedince. Je také možné, že na další generace měl vliv výběr jedinců v průběhu pokusu a manipulace s nimi. Nelze vyloučit ani chybu lidského faktoru.

Analýza dat výskytu okřídlených jedinců v návaznosti na hustotě populace potvrdila, že nejvyšší procentuální zastoupení okřídlených mšic bylo v rámci populací s vysokou hustotou. Tyto výsledky korespondují s výsledky studií prováděných v minulosti, kdy bylo prokázáno, že hustota populace má značný vliv na vznik okřídlených jedinců a že tento fakt se ještě výrazněji projevuje při laboratorních experimentech (Williams & Dixon 2007).

Při posuzování vlivu zálivky na četnost výskytu okřídlených mšic bylo jednoznačně prokázáno, že kvalitní zálivka (v našem experimentu 70 % nasycení půdy vodou) má pozitivní vliv na produkci okřídlených jedinců. Při experimentu jsme mohli názorně vidět, že mšice na rostlinách stresovaných nízkou zálivkou produkují malý počet okřídlených jedinců. Výsledky nekorrespondují s našim předpokladem, že v podmínkách s nízkou závlahou bude docházet k větší produkci okřídlených jedinců, aby mohlo dojít k přesunu na hostitele lepší kvality. Výsledky ovšem odpovídají již proběhlým experimentům v laboratorních podmínkách, kde byl prokázán negativní vliv nízkého turgorového tlaku na příjem potravy mšicemi (Huberty & Denno 2004). Toto bylo jasně vidět i na jedincích, kteří žili na rostlinách stresovaných nízkou zálivkou. Byli podstatně menší než mšice z kvalitně zalévaných květináčů.

Poslední část analýzy dat se orientovala na sledování vlivu intenzity zálivky a hustoty populace na vznik okřídlených jedinců. Údaje zjištěné při experimentu potvrzují, že dostatečná závlaha hostitelských rostlin a vysoká hustota populace mšic mají pozitivní vliv na vznik křídelního polymorfismu u mšic.

6 Závěr

Dostatečná zálivka a s tím související dobrý stav hostitelské rostliny je důležitý pro rozvoj, prosperitu a šíření kolonie mšic. Také vysoká hustota populace mšic je nezanedbatelným faktorem, který ovlivňuje reprodukční schopnosti mšic. Moje práce byla orientována na zjištění faktorů, které mají největší vliv na vznik křídelného polymorfismu u mšic. Zaměřena byla zejména na posouzení vlivu vodního stresu a hustoty populace na produkci okřídlených jedinců v kolonii mšic a sledovány byly i další generace vzniklé při experimentu a jejich prosperita.

Cílem práce bylo ověřit hypotézu, že nepříznivé životní podmínky a vysoká hustota populace mšic, budou pozitivně ovlivňovat produkci okřídlených jedinců. Předpoklad, že při nízké zálivce dojde k zvýšené produkci okřídlených forem, aby mohlo dojít k přemístění mšic k lepšímu zdroji potravy, nebyl tímto experimentem potvrzen. Experiment ovšem prokázal, že naopak kvalitní zálivka přispívá k produkci okřídlených jedinců. Tento fakt koresponduje s nedávnými studiemi, které se přiklánějí k názoru, že kontinuální vodní stres hostitelské rostliny má na populaci mšic negativní vliv. Toto je s největší pravděpodobností způsobeno tím, že laboratorní podmínky jsou odlišné od podmínek přirozených. V přirozených podmínkách dochází k přerušování vodního stresu rostlin dešťovými srážkami, které umožní populaci mšic se vyrovnat s nepříznivým prostředím a z tohoto důvodu se zde neprojevuje tak silně negativní vliv, jako u laboratorních experimentů s kontinuální nedostatečnou zálivkou.

Bude potřeba ještě mnoho experimentů a studií, abychom mohli životnímu cyklu mšic dokonale porozumět a byli schopni předvídat všechny faktory, ovlivňující nálety mšic na hospodářské plodiny. Domnívám se, že by bylo vhodné provádět i experimenty v podmínkách, které více korespondují s přirozeným prostředím, aby bylo možné odhalit další vlivy, které působí na rozvoj populace mšic v přírodě, ale v laboratorních podmínkách se neprojeví anebo naopak vzniknou jiné interakce, které ovlivní výstupy experimentu.

7 Přehled literatury a použitých zdrojů

- AUCLAIR, J. L. a R. AROGA. Influence de l'effet de groupe et de la qualité de la plante-hôte sur le cycle évolutif de quatre biotypes du puceron du pois, *Acyrtosiphon pisum*. *Canadian Journal of Zoology*. 1984, **62**(4), 608-612. DOI:10.1139/z84-089
- BLACKMAN, R. L. a V. F. EASTOP. Taxonomic Issues. EMDEN, H. F. van a R. HARRINGTON. *Aphids as crop pests*. 2nd. Wallingford: CAB International, 2017, s. 1-27. ISBN 978 1 78064 709 8. Dostupné z: <https://www-cabi-org.infozdroje.czu.cz/cabebooks/FullTextPDF/2017/20173260828.pdf>
- CAILLAUD, M. C., M. BOUTIN, C. BRAENDLE a J-C. SIMON. A sex-linked locus controls wing polymorphism in males of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Harris). *Heredity*. 2002, **89**(5), 346-352. DOI:10.1038/sj.hdy.6800146
- DIXON, A. F. G. a B. K. AGARWALA. Ladybird-induced life-history changes in aphids. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 1999, **266**(1428), 1549-1553. DOI:10.1098/rspb.1999.0814
- DIXON, A. F. G. a D. M. GLEN. Morph determination in the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* L. *Annals of Applied Biology*. 1971, **68**(1), 11-21. DOI:10.1111/j.1744-7348.1971.tb04633.x
- DIXON, A. F. G., P. KINDLMANN, J. LEPS a J. HOLMAN. Why There are So Few Species of Aphids, Especially in the Tropics. *The American Naturalist*. 1987, **129**(4), 580-592. DOI:10.1086/284659
- DIXON, A.F.G. Crowding and nutrition in the induction of macropterous alatae in *Drepanosiphum dixonii*. *Journal of Insect Physiology*. 1972, **18**(3), 459-464. DOI:10.1016/0022-1910(72)90076-5
- DIXON, A. F. G. APHID ECOLOGY: Life Cycles, Polymorphism, and Population Regulation. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1977, **8**(1),24. DOI: 10.1146/annurev.es.08.110177.001553
- DURAK, R. Life cycle, seasonal and interannual polymorphism in a monoecious aphid *Cinara mordvilkoii* (Hemiptera: Aphidoidea). *European Journal of Entomology*. 2014, **111**(3), 357-362. DOI:10.14411/eje.2014.051
- FERERES, A., M. E. IRWIN a G. E. KAMPMEIER. Aphid Movement: Process and Consequences. EMDEN, H. F. van a R. HARRINGTON. *Aphids as crop pests*.

- 2nd. Wallingford: CAB International, 2017, s. 196-216. ISBN 978 1 78064 709 8. Dostupné z: <https://www-cabi-org.infozdroje.czu.cz/cabebooks/FullTextPDF/2017/20173260828.pdf>
- FRYČ, D. *HÁLKY A PSEUDOHÁLKY: MŠIC, MŠIČEK A KOROVNIC*. Opava: Ústřední kontrolní a zkušební ústav zemědělský, 2020. ISBN 978-80-7401-188-7. Dostupné z: http://www.akcr.cz/data_ak/20/v/Halky_a_pseudohalky_msic_msicek_a_korovnic.pdf
- HARDIE, J. a P. CHRISTIANSEN-WENIGER. The influence of parasitoids on wing formation in aphids, possible interactions with the endocrine system. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*. 2000, **126**. DOI:10.1016/S0305-0491(00)80092-9
- HARDIE, J. Life Cycles and Polyphenism. EMDEN, H. F. van a R. HARRINGTON. *Aphids as crop pests*. 2nd. Wallingford: CAB International, 2017, s. 81-93. ISBN 978 1 78064 709 8. Dostupné z: <https://www-cabi-org.infozdroje.czu.cz/cabebooks/FullTextPDF/2017/20173260828.pdf>
- HARREWIJN, P. Host-Plant Factors Regulating Wing Production in Myzus Persicae. JERMY, T., ed. *The Host-Plant in Relation to Insect Behaviour and Reproduction*. Boston, MA: Springer US, 1976, s. 79-83. ISBN 978-1-4613-4276-2. DOI:10.1007/978-1-4613-4274-8_11
- HARREWIJN, P. The role of plant substances in polymorphism of the aphid Myzus Persicae. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 1978, **24**(3), 398-414. DOI:10.1111/j.1570-7458.1978.tb02800.x
- HONEK A., Z. MARTINKOVA, P. SASKA a A. F. G. DIXON. Aphids (Homoptera: Aphididae) on Winter Wheat. *Journal of Economic Entomology*. 2018, **111**(4), 1751-1759. DOI:10.1093/jee/toy157
- HONĚK, A., Z. MARTINKOVÁ, J. LUKÁŠ, M. ŘEZÁČ, P. SASKA a J. SKUHROVEC. *Mšice na obilninách: biologie, prognóza a regulace*. Praha-Ruzyně: Výzkumný ústav rostlinné výroby, 2017. ISBN 978-80-7427-258-5. Dostupné z: https://www.cazv.cz/wp-content/uploads/2019/05/05_MSICE_NA_OBILNINACH.pdf
- HONĚK, A., Z. MARTINKOVÁ, M. BRABEC a P. SASKA. Predicting aphid abundance on winter wheat using suction trap catches. *Plant Protection Science*. 2019, **56**(1), 35-45. DOI:10.17221/53/2019-PPS

- HUBERTY, A. F. a R. F. DENNO. Plant water stress and its consequences for herbivorous insects: A new synthesis. *Ecology*. 2004, **85**(5), 1383-1398. Dostupné z: <https://doi-org.infozdroje.czu.cz/10.1890/03-0352>
- CHRISTIANSEN-WENIGER, P., G. POWELL a J. HARDIE. Plant virus and parasitoid interactions in a shared insect vector/host. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 1998, **86**(2), 205-213. DOI:10.1046/j.1570-7458.1998.00282.x
- JOHNSON, B. Effect of parasitization by *Aphidius Platensis* Brethes on the developmental physiology of its host, *Aphis Craccivora* Koch. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 1959, **2**(2), 82-99. DOI:10.1111/j.1570-7458.1959.tb02100.x
- JOHNSON, B. Wing polymorphism in aphids II. Interaction between. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 1965, **8**(1), 49-64. DOI:10.1111/j.1570-7458.1965.tb02342.x
- JOHNSON, B. Wing polymorphism in aphids III. The influence of the host plant. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 1966, **9**(2), 213-222. DOI:10.1111/j.1570-7458.1966.tb02352.x
- JOHNSON, C. G. Migration and Dispersal of Insects by Flight. *Science*. London, Methuen. 1969, **166**(3905), 592-592. DOI:10.1126/science.166.3905.592
- KATI, A. a J. HARDIE. Regulation of wing formation and adult development in an aphid host, *Aphis fabae*, by the parasitoid *Aphidius colemani*. *Journal of Insect Physiology*. 2010, **56**(1), 14-20. DOI:10.1016/j.jinsphys.2009.08.010
- KINDLMANN, P., Z. ŠTÍPKOVÁ a A. F. G. DIXON. Generation time ratio, rather than voracity, determines population dynamics of insect – natural enemy systems, contrary to classical Lotka-Volterra models. *EUROPEAN JOURNAL OF ENVIRONMENTAL SCIENCES*. 2020, **10**(2), 133-140. DOI:10.14712/23361964.2020.15
- KORICHEVA, J., S. LARSSON a E. HAUKIOJA. Insect Performance on Experimentally Stressed Woody Plants: A Meta-Analysis. *Annual Review of Entomology*. 1998, **43**(1), 195-216. DOI:10.1146/annurev.ento.43.1.195
- KUNDU, R. a A.F.G. DIXON. Evolution of Complex Life Cycles in Aphids. *The Journal of Animal Ecology*. 1995, **64**(2). DOI:10.2307/5759
- LARSSON, S. Stressful Times for the Plant Stress: Insect Performance Hypothesis. *Oikos*. 1989, **56**(2). DOI:10.2307/3565348

- LEATHER, S. R., C. S. AWMACK a M. P.D. GARRATT. Growth and Development. EMDEN, H. F. van a R. HARRINGTON. *Aphids as crop pests*. 2nd. Wallingford: CAB International, 2017, s. 98-107. ISBN 978 1 78064 709 8. Dostupné z: <https://www-cabi-org.infozdroje.czu.cz/cabebooks/FullTextPDF/2017/20173260828.pdf>
- LECKSTEIN, P.M. a M. LLEWELLYN. Effect of dietary amino acids on the size and alary polymorphism of *Aphis fabae*. *Journal of Insect Physiology*. 1973, **19**(5), 973-980. DOI:10.1016/0022-1910(73)90023-1
- LEES, A.D. The production of the apterous and alate forms in the aphid *Megoura viciae* Buckton, with special reference to the rôle of crowding. *Journal of Insect Physiology*. 1967, **13**(2), 289-318. DOI:10.1016/0022-1910(67)90155-2
- LEES, A.D. The role of photoperiod and temperature in the determination of parthenogenetic and sexual forms in the aphid *Megoura viciae* Buckton—III. Further properties of the maternal switching mechanism in apterous aphids. *Journal of Insect Physiology*. 1963, **9**(2), 153-164. DOI:10.1016/0022-1910(63)90067-2
- LIU, S. Production of alatae in response to low temperature in aphids: A trait of seasonal adaptation. DANKS, H. V., ed. *Insect life-cycle polymorphism*. Dordrecht: Springer Netherlands, 1994, s. 245-261. ISBN 978-90-481-4401-3. DOI:10.1007/978-94-017-1888-2_12
- MARCOVITCH, S. The migration of the aphididae and the appearance of the sexual forms as affected by the relative length of daily light. 1924. Washington, D. C.: *Journal of Agricultural Research*, 1924. Dostupné z: <https://naldc.nal.usda.gov/download/IND43966770/PDF>
- MATTSON, W. J. a R. A. HAACK. The Role of Drought in Outbreaks of Plant-Eating Insects. *BioScience*. 1987a, **37**(2), 110-118. DOI:10.2307/1310365
- MATTSON, W. J. a R. A. HAACK. The Role of Drought Stress in Provoking Outbreaks of Phytophagous Insects. *Insect Outbreaks*. Elsevier, 1987b, s. 365-407. ISBN 9780120781485. DOI:10.1016/B978-0-12-078148-5.50019-1
- MITTLER, T. E. a O. R. W. SUTHERLAND. Dietary influences on aphid polymorphism. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 1969, **12**(5), 703-713. DOI:10.1111/j.1570-7458.1969.tb02563.x

- MITTLER, T. E. a R. H. DADD. Food and Wing Determination in *Myzus persicae* (Homoptera: Aphidae)1. *Annals of the Entomological Society of America*. 1966, **59**(6), 1162-1166. DOI:10.1093/aesa/59.6.1162
- MITTLER, T.E. a J.E. KLEINJAN. Effect of artificial diet composition on wing-production by the aphid *Myzus persicae*. *Journal of Insect Physiology*. 1970, **16**(5), 833-850. DOI:10.1016/0022-1910(70)90217-9
- MOERICKE, V. Über die Lebensgewohnheiten der geflügelten Blattläuse (Aphidina) unter besonderer Berücksichtigung des Verhaltens beim Landen1. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*. 1955, **37**(1), 29-91. DOI:10.1111/j.1439-0418.1955.tb00775.x
- MOPPER, S. a T. G. WHITHAM. The Plant Stress Paradox: Effects on Pinyon Sawfly Sex Ratios and Fecundity. *Ecology*. 1992, **73**(2), 515-525. DOI:10.2307/1940757
- MORALES-HOJAS, R., J. SUN, F. ALVIRA IRAIZOZ, X. TAN aj. CHEN. Contrasting population structure and demographic history of cereal aphids in different environmental and agricultural landscapes. *Ecology and Evolution*. 2020, **10**(18), 9647-9662. DOI:10.1002/ece3.6565
- MÜLLER, C. B., I. S. WILLIAMS a J. HARDIE. The role of nutrition, crowding and interspecific interactions in the development of winged aphids. *Ecological Entomology*. 2001, **26**(3), 330-340. DOI:10.1046/j.1365-2311.2001.00321.x
- PEKÁR, S. a M. BRABEC. Moderní analýza biologických dat. Praha: Scientia, 2009. *Biologie dnes*. ISBN 978-80-86960-44-9.
- PRITCHARD, J. a L. H. VICKERS. Aphids and Stress. EMDEN, H. F. van a R. HARRINGTON. *Aphids as crop pests*. 2nd. Wallingford: CAB International, 2017, s. 132-142. ISBN 978 1 78064 709 8. Dostupné z: <https://www-cabi-org.infozdroje.czu.cz/cabebooks/FullTextPDF/2017/20173260828.pdf>
- RACCAH, B., S.W. APPLEBAUM a A.S. TAHORI. The rôle of folic acid in the appearance of alate forms in *Myzus persicae*. *Journal of Insect Physiology*. 1973, **19**(9), 1849-1855. DOI:10.1016/0022-1910(73)90053-X
- REMAUDIÈRE, G. a REMAUDIÈRE M. *Catalogue of the world's Aphididae: Homoptera Aphidoidea*. Paris: Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), 1997, s. 473-473. ISBN 2738007147
- RYCHLÝ, S. a D. FRYČ. Hospodářsky významné mšice. UKZUZ. Opava: ÚSTŘEDNÍ KONTROLNÍ A ZKUŠEBNÍ ÚSTAV ZEMĚDĚLSKÝ, 2018.

Dostupné

z:

http://eagri.cz/public/web/file/577984/Hospodarsky_vyznamne_msice_20..pdf

RYCHLÝ, S. *Mšice: malý atlas do ruky*. Brno: Ústřední kontrolní a zkušební ústav zemědělský, 2016. ISBN 978-80-7401-127-6. Dostupné z: http://eagri.cz/public/web/file/474205/Atlas_Msice_3_upravena.pdf

SHU-SHENG, L. a R. D. HUGHES. Effect of host age at parasitization by *Aphidius sonchi* on the development, survival, and reproduction of the sowthistle aphid, *Hyperomyzus lactucae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 1984, **36**(3), 239-246. DOI:10.1111/j.1570-7458.1984.tb03434.x

SCHAEFERS, G.A. a F.D. JUDGE. Effects of temperature, photoperiod, and host plant on alary polymorphism in the aphid, *Chaetosiphon fragaefolii*. *Journal of Insect Physiology*. 1971, **17**(2), 365-379. DOI:10.1016/0022-1910(71)90220-4

WADLEY, F. M. Factors Affecting the Proportion of Alate and Apterous Forms of Aphids. *Annals of the Entomological Society of America*. 1923, **16**(4), 279-303. DOI:10.1093/aesa/16.4.279

WEISSER, W. W., C. BRAENDLE a N. MINORETTI. Predator-induced morphological shift in the pea aphid. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. 1999, **266**(1424), 1175-1181. DOI:10.1098/rspb.1999.0760

WHITE, T. C. R. A hypothesis to explain outbreaks of looper caterpillars, with special reference to populations of *Selidosema suavis* in a plantation of *Pinus radiata* in New Zealand. *Oecologia*. 1974, **16**(4), 279-301. DOI:10.1007/BF00344738

WHITE, T. C. R. An Index to Measure Weather-Induced Stress of Trees Associated With Outbreaks of Psyllids in Australia. *Ecology*. 1969, **50**(5), 905-909. DOI:10.2307/1933707

WHITE, T. C. R. The abundance of invertebrate herbivores in relation to the availability of nitrogen in stressed food plants. *Oecologia*. 1984, **63**(1), 90-105. DOI:10.1007/BF00379790

WHITE, T. C. R. *The Inadequate Environment*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1993. ISBN 978-3-642-78301-2. DOI:10.1007/978-3-642-78299-2

2

WILLIAMS, I. S. a A. F. G. DIXON. Life Cycles and Polymorphism. EMDEN, H. F. van a R. HARRINGTON. *Aphids as crop pests*. Wallingford: CAB International, 2007, s. 69-81. ISBN 9781845932022. Dostupné z: <https://ebookcentral-proquest-com.infozdroje.czu.cz/lib/czup/detail.action?docID=312873&query=Aphid+a+s+crop+pests>

8 Přílohy:

Seznam příloh:

Příloha 1: Mšice kyjatka travní

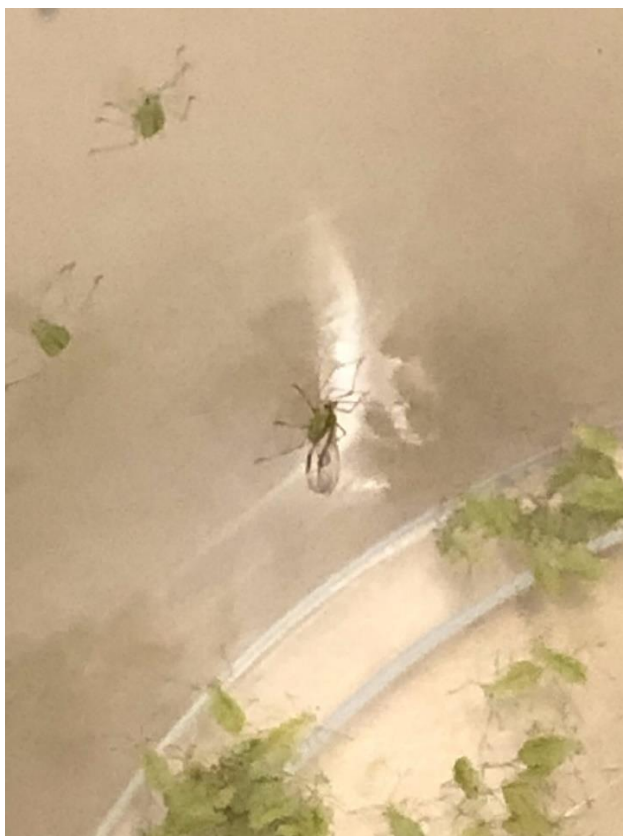
Příloha 2: Okřídlená forma mšice kyjatky travní

Příloha 3: Květináč použitý při experimentu s pšenicí setou a nasazenými mšicemi

Příloha 4: Laboratorní váha používaná při vážení květináčů



Příloha 1: Mšice kyjatka travní



Příloha 2: Okřídlená forma mšice kyjatky travní



Příloha 3: Květináč použitý při experimentu s pšenicí setou a nasazenými mšicemi



Příloha 4: Laboratorní váha používaná při vážení květináčů