Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta Životního prostředí

Katedra aplikované ekologie

Vliv věku matky na demografické parametry mšic

Bakalářská práce

Autor: Josefína Zimová

Školitel: doc. RNDr. Pavel Saska, Ph.D.

Konzultant: RNDr. Jiří Skuhrovec, Ph.D.

Praha

2023

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Josefína Zimová

Aplikovaná ekologie

Název práce

Vliv věku matky na demografické parametry mšic

Název anglicky

The effect of mother's age on aphid parameters of population growth

---

Cíle práce

Cílem této práce je zjistit, jak věk matky mšice kyjatky travní ovlivňuje demografické parametry dceřiné populace. Tyto informace jsou důležité pro zpřesnění odhadů vývoje populací mšic v porostech obilnin. Očekáváme, že potomstvo starších matek bude vykazovat horší populační parametry než potomstvo mladších matek.

Metodika

Budou studovány populační parametry dceřiné populace různě starých matek obilné mšice kyjatky travní (Metopolophium dirrhodum) na mladé pšenici seté (Triticum aestivum). Rostliny pšenice budou pěstovány v kontrolovaných podmínkách, tzn. optimální vodní režim (ca 70 % nasycení půdy vodou) a 21 °C. Dceřiné populace budou založeny různě starými matkami: (a) 1-5 dní; (b) 10-15 dní a (c) 25-30 dní. Očekáváme, že populační parametry budou negativně ovlivněny stářím matky. Mšice budou drženy v nízké populační hustotě. Mšice budou denně kontrolovány od narození až do smrti. Při kontrole bude zaznamenán instar a po dosažení dospělosti pak počet nově nakladených mšic. Ze zjištěných dat pak budou pomocí životních tabulek vypočítány demografické parametry, jejichž porovnáním pak bude možné vyhodnotit rozdíly ve vývoji dceřiných populací.

Doporučený rozsah práce

dle potřeby

Klíčová slova

Aphididae; životní tabulky; Lansingův efekt; plodnost; růst populace

---

Doporučené zdroje informací

Dixon AFG (1977) Aphid Ecology Life Cycles, Polymorphism, and Population Regulation. Annual Review of Ecology and Systematics, 8, 329–353.

Chi H., You M.S., Atlihan R., Smith C.L., Kavousi A., Özgökçe M.S., Güncan A., Tuan S.J., Fu J.W., Xu Y.Y., Zheng F.Q., Ye B.H., Chu D., Yu Y., Gharekhani G., Saska P., Gotoh T., Schneider M.I., Bussaman P., Gokçe A., Liu T.X., 2020. Age-Stage, Two-Sex Life Table: An Introduction to Theory, Data Analysis, and Application. Entomologia Generalis 40: 103-124.

Saska P., Skuhrovec J., Lukáš J., Chi H., Tuan S.-J., Honěk A., 2016: Treatment by glyphosate-based herbicide alters life history parameters of the rose-grain aphid Metopolophium dirhodum. Scientific Reports 6: 27801

van Emden HF, Harrington R (2017) Aphids as Crop Pests, 2nd edn. CABI, Wallingford, U.K.

Zehnder C. B., Parris M. A. Hunter M. D. (2007) Effects of Maternal Age and Environment on Offspring Vital Rates in the Oleander Aphid (Hemiptera: Aphididae) Environ. Entomol. 36(4): 910-917

Předběžný termín obhajoby

2022/23 LS – FŽP

Vedoucí práce

doc. RNDr. Pavel Saska, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Konzultant

RNDr. Jiří Skuhrovec, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 25. 1. 2021

prof. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 27. 1. 2021

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 04. 03. 2023

Poděkování

Tímto bych chtěla poděkovat svému vedoucímu bakalářské práce doc. RNDr. Pavlovi Saskovi, Ph.D. za jeho cenné rady a trpělivost, kterou mi během zpracování práce věnoval. Děkuji také RNDr. Jiřímu Skuhrovcovi, Ph.D. za odborné vedení a dohled při mé práci.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma Vliv věku matky na demografické parametry mšic vypracovala samostatně a citovala jsem všechny informační zdroje, které jsem použila a které jsem rovněž uvedla na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů. Jsem si vědoma, že na moji bakalářskou práci se plně vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů, ve znění pozdějších předpisů, především ustanovení § 35 odst. 3 tohoto zákona, tj. o užití tohoto díla. Jsem si vědoma, že odevzdáním bakalářské práce souhlasím s jejím zveřejněním podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách a o změně a doplnění dalších zákonů, ve znění pozdějších předpisů, a to i bez ohledu na výsledek její obhajoby. Svým podpisem rovněž prohlašuji, že elektronická verze práce je totožná s verzí tištěnou a že s údaji uvedenými v práci bylo nakládáno v souvislosti s GDPR.

V Jílovém u Prahy dne…….. Podpis autora…….

Abstrakt

Tato bakalářská práce byla věnovaná vlivu stáří matek *Metopolophium dirhodum* (Walker, 1849) na demografické parametry jejich dceřiných generací. Předchozí výzkumy porovnávají výsledky od mladých a starých samic, tyto výsledky je však třeba zpřesnit alespoň ještě o jednu skupinu, a to samice středního stáří. Bude tak možno přesněji stanovit vývoj populace mšic na obilninách a účinněji stanovit zásahy proti těmto škůdcům. Jedince kyjatky travní jsme pozorovali ve Výzkumném ústavu rostlinné výroby na Ruzyni v Praze. Celý výzkum začal v roce 2021 a trval několik měsíců. Různě staré matky mšic byly rozděleny na tři varianty. Mšice ve variantě jedna byly staré 1-3 dny, druhou variantu tvořily mšice středního věku 10 dní a ve variantě tři se nacházely mšice staré 20 dní. Každá z nich byla započata s počtem 80 matek u kterých poté probíhala denní kontrola, odebírání svleček a následný odběr nymf. Získaná data jsme analyzovali pomocí počítačových programů TWOSEX-MSChart a TIMING-MSChart. Stáří matek mělo prokazatelný vliv na množství jejich potomků, kdy potomci od středně starých matek vykazovali nejvyšší počty. Dále stáří matek průkazně ovlivnilo u dalších populací plodnost a čistou rychlost reprodukce, kde na tom opět byli nejlépe potomci středně starých matek. Významně byla také ovlivněna délka vývoje. Práce dokazuje, že dědičnost po matce může být klíčovým faktorem ovlivňujícím demografické parametry dalších generací. Výsledky především zdůrazňují vyšší úspěšnost u potomstva středně starých matek. Je třeba prohlubovat znalosti spojené s tímto tématem a provádět další výzkumy.

Klíčová slova: Aphididae, životní tabulky, Lansingův efekt, plodnost, růst populace

Abstract

This bachelor thesis was focused on the influence of maternal age on demographic parameters of the rose-grain aphid, *Metopolophium dirhodum* (Walker, 1849). Previous research compared results from young and old females, but these results need to be refined by at least one more group, namely middle-aged females. This approach will allow to more accurately determine the development of the aphid population on cereals and to more effectively determine new pest control management. Individuals of rose grain aphid were observed at the Crop research institute in Prague-Ruzyně. The research started in 2021 and took several months. Three age classes of the mothers were used: 1-3 days old, 10 days old and 20 days old. Each variant started with 80 mothers, the offspring of which was checked daily until death. Obtained data were analyzed using TWOSEX-MSChart and TIMING-MSChart programs. The age of mothers had significant effect on the number of offspring in the grand-daughter population, with the one from the middle-aged mothers showing the highest numbers. Furthermore, the age of mothers influenced fertility and net reproduction rate of daughter populations, where the results were the highest again for the offspring from middle-aged mothers. The length of development was also significantly affected. This thesis proves, that maternal inheritance can be a key factor influencing the demographic parameters of daughter generations. The results mainly emphasize the higher success rate of the middle-aged mothers' offspring. There is a high need of deepening the knowledge associated with this topic and continue further research.

Key words: Aphididae, life tables, Lansing effect, fecundity, population growth

Obsah

1 Úvod 9

2 Cíle práce 11

3 Literární přehled 12

3.1 Charakteristika 12

3.2 Vývojové cykly 13

3.3 Přirození nepřátelé 14

3.4 Symbióza mšic s jinými druhy 15

3.5 Maternální efekty 16

3.6 O teoriích životních tabulek 18

4 Metodika 19

4.1 Popis prostředí a stručný úvod do metody pokusu 19

4.2 Metoda pokusu 19

4.3 Statistická analýza dat 22

5 Výsledky 23

6 Diskuse 31

7 Závěr 34

8 Použitá literatura 35

1 Úvod

Kyjatka travní – *Metopolophium dirhodum* (Walker, 1849) patří do třídy hmyzu Insecta, řádu polokřídlých Hemiptera a do čeledi mšicovitých Aphididae (Hullé et al., 2020). Můžeme se setkat i se synonymním pojmenováním *Acyrthosiphum dirhodum* (Walker, 1849) či *Macrosiphum dirhodum* (Walker, 1849) (ÚKZÚZ ©2022).

V dnešní době jsou mšice považovány za jedny z nejvýznamnějších a nejrozšířenějších škůdců obilnin na celém světě (Honěk et al., 2021). *Metopolophium dirhodum* je dokonce uváděno, jako nejhojnější mšice na malozrnných obilninách ve střední Evropě (Honěk et al., 2018). Většina druhů napadajících obilniny se vyskytuje na pšenici rodu *Triticum*. Avšak objevit se mohou i na jiných druzích obilnin (Honěk et al., 2021), kde se živí floémem (Haifeng et al., 2021). Mšice má savé ústní ústrojí s velmi dobře vyvinutým sosákem, kterým proniká do rostlin a odebírá floém. Následkem toho dochází u rostlin k přímým škodám, které vznikají sáním a tím pádem ubíráním živin rostlině. Za vážnější problém se však považují nepřímé škody (Honěk et al., 2021), mezi které patří zejména podpora růstu houbových patogenů v podobě plísní na povrchu listů při odebírání rostlinných šťáv, a tím zamezení přístupu světla k listům a snížení schopnosti fotosyntézy (Haifeng et al., 2021). Další nepřímou škodou je možný přenos virů z rostliny na rostlinu při migraci hmyzu. Mezi další významné škůdce obilnin z čeledi mšicovitých je vhodné jmenovat například kyjatku osenní (*Sitobion avenae* (Fabricius, 1775)), mšici střemchovou (*Rhopalosiphum padi* (Linnaeus, 1758)), mšici zhoubnou (*Diuraphis noxia* (Kurdjumov, 1913)) či mšici obilnou (*Sitobion fragariae* (Walker, 1848)) (Honěk et al., 2021).

Kyjatka travní je původním druhem z holarktické oblasti. Časem se rozšířila do Jižní Ameriky, Austrálie, Jižní Afriky a také na Nový Zéland. V dnešní době tento druh mšice můžeme nalézt téměř na všech kontinentech (Honěk et al., 2018). Jejím hlavním hostitelem, na kterém přezimují nakladená vajíčka, jsou druhy *Rosaceae* (Haifeng et al., 2021), výjimečně také jahodník (*Fragaria*) nebo řepík (*Agrimonia*). Sekundárními hostiteli se poté stávají již zmíněné obilniny včetně kukuřice a velké množství druhů trav (Honěk et al., 2021).

V České republice lze vývojový cyklus kyjatky travní pozorovat podle jejího uspořádaného cyklu střídání hostitelských rostlin. Na jaře až do května se jedinci nacházejí na primárních hostitelích, od května dále je pak můžeme najít na obilninách

a jiných sekundárních hostitelích (Honěk et al., 2021). Odtud se přemísťují nazpátek na sekundární hostitele v průběhu října až listopadu. Druh *Metopolophium dirhodum* je znám pro častý výskyt okřídlených jedinců. Tito jedinci vybavení létacím ústrojím mohou mít velký vliv na rozšiřovaní virů mezi jednotlivými plodinami, a dokonce i celými oblastmi (Jarošová et al., 2018)

Pozorováním a výzkumem těchto ekonomicky významných škůdců je možné získávat nové poznatky důležité zejména pro budoucí zemědělství (Honěk et al., 2021). Dalším důvodem, proč jsou mšice skvělým objektem pozorování, je jejich reprodukční polyfenismus, který je pro tento druh hmyzu typický (Yan et al., 2020). Jedná se o schopnost jedince produkovat jak sexuální, tak asexuální morfy. Jaký typ morfy vznikne, určují zejména podmínky okolního prostředí, hlavně teplota, fotoperioda, ale také populační hustota, kvalita hostitelské rostliny a další (Liu et al., 2020; Yan et al., 2020; González-Teuber et al., 2008).

2 Cíle práce

Cílem této bakalářské práce byl výzkum vlivu věku matek kyjatky travní na demografické parametry dceřiných generací. Od práce se očekává potvrzení vlivu věku matek na její další generace. Dalším cílem práce je zjištění, zda mladší matky budou mít na své potomky pozitivní efekt a populační parametry budou u těchto potomků dosahovat nejlepších výsledků. Tento pokus probíhal v podobě denní kontroly *Metopolophium dirhodum* v laboratorních podmínkách a zápisu našich postupů po celé trvání života jedné generace mšic. Poté byly výsledky analyzovány pomocí programů TWOSEX-MSChart a TIMING-MSCharts (Chi et al., 2020). Tyto programy jsou koncipovány tak, aby pomohly popsat strukturu hmyzích populací a předpovídat jejich růst, konkrétně v našem případě nám pomohou určit, jaký má vliv stáří matky u *Metopolophium dirhodum* na demografické parametry její dceřiné populace. Tato práce by měla přispět k poznání faktorů ovlivňujících životní cyklus kyjatky travní, včetně přesnějšího odhadu vývoje populací mšic v porostech obilnin.

3 Literární přehled

3.1 Charakteristika

Mšice (Aphididae), patřící do řádu polokřídlého hmyzu (Hemiptera), jsou velmi rozmanitou skupinou s více než 5000 pojmenovanými druhy, z toho je přibližně 900 druhů zaznamenáno v Evropě (Hullé et al., 2020). Patří do významné skupiny škůdců rostlin na celém světě. V Evropě jsou často spojovány s hospodářskými plodinami, například jako škůdci ječmene, pšenice, ovsa a kukuřice. Jejich přítomnost je pro tyto hospodářské rostliny často nepříznivá pro odebírání živin a přenášení chorob, což může mít za následek uhynutí celé rostliny (Tomanović et al., 2022). Mšice jsou velmi známé pro své přizpůsobení okolí, jejich diverzifikovaná bodavě sací ústrojí jim poskytují možnost živit se na různých hostitelích (Kanturski et al., 2023). Poměrně rychle se rozmnožují a rozšiřují tak své kolonie. K tomu jim dopomáhá schopnost partenogeneze (Hullé et al., 2020).

Kyjatka travní je holocyklickým druhem mšic. U tohoto druhu jsou tedy zcela vyvinuty cykly střídání pohlavní a nepohlavní generace (Honěk et al., 2021). Její pohlavní generace se nachází na primárním hostiteli, kterým je čeleď *Rosaceae*. Na jaře se vylíhnou noví okřídlení nepohlavní jedinci a přemístí se na sekundárního hostitele. Tím je většinou čeleď *Poaceae* (Haifeng et al., 2021). Jedince letní generace můžeme najít na většině částí rostlin, nejčastěji se však nachází na spodní straně listů (Honěk et al., 2021), odkud pomocí průniku styletů do rostlinného floemu čerpají potřebné dusíkaté sloučeniny, cukry a jiné živiny (Dinant et al., 2010). Doprovodným znakem jejich pobytu na rostlině se v některých případech může stát přítomnost houbových patogenů, nebo také žlutá zakrslost ječmene, která se projevuje deformací listů postižených trav (Haifeng et al., 2021).

Živorodé samičky bez křídel měří 1,6 – 2,9 mm, okřídlené o něco málo více a to asi 3,3 mm (Obr. 1). Tělo se do zadní části mírně rozšiřuje (Honěk et al., 2021). Zbarvené jsou do světle zelena (Jarošová et al., 2018) s tenkým zřetelným proužkem podél těla na hřbetní straně.

Obrázek 1: Pokusná rostlina s matkami a nymfami kyjatky travní (Autor fotografie: Josefína Zimová)

Bezkřídlým jedincům tento proužek zcela chybí. Mají 3 páry nohou, tykadla jsou téměř stejně dlouhá jako tělo a mají stejnou barvu. Sifunkuli jsou světlé a mají kónický tvar, jsou 2x delší, než je velikost chvostku (Honěk et al., 2021). Chvostek je ocáskovitým útvarem na konci těla a mají ho pouze dospělí jedinci (Jarošová et al., 2018). Sosák, díky kterému přijímají potravu, je umístěn stočeně v přední části těla, a to konkrétně v hrudi (Honěk et al., 2021). Kyjatky se pohybují dvojím způsobem. Při přemísťování mezi jednotlivými hostiteli nejčastěji lezou (Honěk et al., 2017). K přechodu z primárního hostitele na sekundárního používají let (Honěk et al., 2021). Díky jejich malé velikosti je let silně ovlivňován okolními povětrnostními podmínkami. Tento pohyb je tedy částečně pasivní, a ne zcela ovlivnitelný. Díky malé energetické zásobě trvá tento způsob pohybu pouze krátkou dobu a je zvládnutelný pouze za určitých podmínek (Honěk et al., 2017)

3.2 Vývojové cykly

Kyjatka travní je stejně jako ostatní mšice polymorfní. Můžeme u ní najít v průběhu střídání generací sexuální a asexuální formy jedinců (Dixon, 1977). Na primárním hostiteli najdeme mšice rozmnožující se pohlavně a na sekundárních hostitelích nepohlavně se rozmnožující samice (Honěk et al., 2017). Tento jev není nijak náhodný. Celý průběh tohoto cyklu závisí hlavně na okolní teplotě a délce dne. Vliv může mít i nabídka potravy, množství jedinců v populaci a také přítomnost jejich predátorů. Předpokládá se, že největší vliv na změnu v jejich reprodukčních cyklech má však délka dne a noci (Yan et al., 2020).

Polymorfismus můžeme mezi jedinci hledat i v jednotlivých generacích, a to konkrétně v přítomnosti a nepřítomnosti křídel (Honěk et al., 2017). Okřídlené mšice se rodí po celý rok. Křídla slouží hlavně k přemisťování z hostitele na hostitele. K častějšímu výskytu okřídlených jedinců dochází při přemnožení mšic na daném úseku a s tím spojeným zhoršením kvality hostitele a nutnosti hledání nového (Honěk et al., 2021). Vlastnost okřídlení je u jednotlivých mšic dána již v embryonálním stavu před vykladením matkou (Honěk et al., 2021). Po vykladení pak musí mšice projít čtyřmi stupni vývoje, zvanými instary. Tyto jednotlivé instary jsou od sebe oddělené svlékáním kutikuly (Honěk et al., 2017). Ve 4. instaru můžeme odlišit, zda bude jedinec bezkřídlý, nebo okřídlený. Ve 4. instaru jsou totiž už plně viditelné a vyvinuté křídelní pochvy na hrudní části těla. Po tomto svlečení se z jedince stává imago neboli dospělec (Honěk et al., 2021).

Typický životní cyklus mšic v přírodě vypadá následovně. Na jaře se z diapauzujícího vajíčka vylíhne bezkřídlá partenogenetická samička nazývaná fundatrix. Tato samička začne produkovat okřídlené nebo neokřídlené virginopary, jedná se také o partenogenetické samičky. Na konci léta při změně fotoperiodicity a teploty mšice začínají vytvářet bezkřídlé sexupary, tyto samičky produkují sexuální morfy. Okřídlení, či neokřídlení samci se na podzim rozmnožují se samicemi zvanými ovipary a ty následně kladou vajíčka, která přezimují do jara. Takto zběžně vypadá životní cyklus mšic, které nestřídají hostitele. Životní cyklus kyjatky travní je o něco složitější. Na jaře se vylíhne neokřídlená fundatrix. Ta klade neokřídlené i okřídlené virginopary, které migrují na sekundárního hostitele. V létě se na hostiteli tvoří okřídlené i neokřídlené virginopary, které s koncem léta produkují neokřídlené sexupary. Dále se na podzim vylíhnou okřídlení samci a okřídlené samičky zvané gynopary. Tyto gynopary poté nakladou neokřídlené ovipary. Po spáření s okřídlenými samci kladou ovipary vajíčka, která přezimují na sekundárním hostiteli po celou zimu (Yan et al., 2020).

3.3 Přirození nepřátelé

Mezi přirozenými nepřáteli mšic jsou uváděny všechny organismy, které nějakým způsobem negativně ovlivňují jejich vitalitu. Tedy ovlivňují jejich úmrtnost a také mohou ovlivňovat jejich porodnost. Přirozené nepřátele můžeme dělit do dvou podskupin. První podskupinou jsou organismy, které mají podobnou velikost, jako mšice. Patří mezi ně paraziti, parazitoidi a predátoři. Mezi parazitoidy řadíme hlavně

lumčíkovité (Braconidae) a mšicomarovité (Aphididae). Mezi predátory můžeme řadit brouky z čeledí drabčíkovití (Staphylinidae), páteříčkovití (Cantharidae), slunéčkovití (Coccinellidae), střevlíkovití (Carabidae), nebo pavouky (Araneae) a další skupiny členovců (Honěk et al., 2021). V dřívějších pracích bylo zkoumáno, zda by bylo možné využít v boji proti mšicím jejich parazity. Bylo ovšem velmi obtížné vypozorovat, zda predátoři opravdu regulovali počty mšic (Dixon, 1977). Avšak v novějších výzkumech byl prokázán například vliv parazitizmu na letové chování jedinců. Okřídlené mšice, nesoucí vývojová stadia parazitoida, byly ovlivněny jak v produkci okřídlených jedinců, tak ve výkonnosti jejich letu. Záleželo ovšem také na parametru toho, kdy u nich byl parazit nasazen. U jedinců v pokročilé dospělosti se výkonnost nelišila. Jedinci ve čtvrtém instaru, u kterých byl parazit nasazen 72 – 96 hodin před testováním, byli v letu méně výkonní. Použití parazitoidů by tedy mohlo mít velký vliv na přirozenou biologickou kontrolu mšic (Zhang et al., 2009). Do druhé podskupiny přirozených nepřátel řadíme původce chorob. Jsou to různé mikroorganismy, v první řadě houby, bakterie, viry a také prvoci (Honěk et al., 2021).

3.4 Symbióza mšic s jinými druhy

Mšice jsou velmi známé pro svoji schopnost mutualismu s mravenci (Depa, 2011). Mutualismus je vztah dvou organismů, ve kterém si obě strany určitým způsobem mohou vypomáhat a být si prospěšní. Obě strany totiž něco poskytují a něco za oplátku dostávají (Bronstein, 2001). Víme, že mšice mohou být velmi citlivé na své okolí a jeho změnu. Do této změny mohou patřit i jejich vztahy s okolními živočichy. Jde tedy hlavně o vztah predátor a kořist a také právě mutualistický vztah. Nemůžeme však tvrdit, že do tohoto vztahu vstupují všechny druhy mšic a toto platí i o mravencích (Depa, 2011). Důležitým faktorem k vytvoření onoho vztahu je druhová skladba prostředí, ve kterém se tyto druhy nacházejí. Záleží také na druzích hostitelů mšic a jejich kvalitě, na okolním klima a také na množství okolních predátorů pro obě skupiny (Kök et al., 2022). V základu se tedy mšice usadí na hostitelské rostlině a vznikne kolonie. Ta přejde do vztahu s mravenci. Mravenci získávají od mšic jejich medovici, která jim slouží jako potrava. Mšice jsou na oplátku částečně chráněny před některými predátory, pozitivem pro ně může být i odběr medovice mravenci (Fischer et al., 2015). Jsou zaznamenány i případy, kdy však měli mravenci na mšice stejně špatný vliv, jako predátoři (Billick et al., 2007). Mšice mohou být mutualistickým vztahem ovlivněny také na vývoji embryí, produkci potomstva, na růstu mšic a velikosti jejich populace

(Kök et al., 2022). Pokud bychom se zaměřili na určité případy, které se vyskytují v přírodě, mohli bychom zmínit například nosálku dubovou (*Stomaphis quercus* (Linnaeus, 1758)), která si hostitele vybírá tak, aby byli nejdále 17 metrů od mravenišť mravence černolesklého (*Lasius fuliginosus (*Latreille, 1798)), nebo *Aphis serpylli* (Koch, 1854), která si hostitele najde v blízkosti husté trávy, kde se vyskytuje mravenec obecný (*Lasius niger* (Linné, 1758)) (Hopkins & Thacker, 1999).

3.5 Maternální efekty

V přírodě se s dědičností po matce setkáváme takřka všude. Můžeme ji pozorovat například u ptáků, ryb, bezobratlých, savců, a dokonce i u rostlin (Roach & Wulff, 1987; Coakley et al., 2018). Například u savců často produkují větší matky více mléka, a to ovlivňuje velikost potomků (Falconer & Mackay, 1989). Některé želvy přímo ovlivňují pohlaví svých potomků při kladení vajec za určité teploty (Bull et al., 1982). Tato dědičnost je jedním z klíčových faktorů, které umožňují přežití a napomáhají lepší adaptaci jedinců na okolí (Coakley et al., 2018). Mnoho studií ukazuje, že dědičnost po matce může ovlivnit chování a celkové přežití v příštích generacích (Leather, 1989). Maternální efekt u bezobratlých může být sledován napříč celým životním cyklem potomků, jde například o vliv na diapauzu potomků (Voinovich et al., 2015). Dalším důležitým aspektem určujícím dědičnost z matky na dceru je prostředí, ve kterém se matky vyskytují, jejich dieta a celkový stres (Gould, 1988). Víme, že pokud žijí dceřiné generace v prostředí, ve kterém žily matky, bývají větší a také zdatnější. Na to má vliv samozřejmě více faktorů: dostupnost zdrojů, obrana hostitele, měnící se abiotické podmínky, množství predátorů a parazitů, se kterými se rodiče potkají. Tyto faktory mají vliv na zdatnost jejich potomků a také jejich fenotyp. V různých publikacích můžeme najít velmi odlišné výsledky. Výzkum na *Daphnia magna* (Straus, 1820) ukázal, že potomci mladších matek, které neměly kvalitní stravu byli velcí, ale potomci špatně živených starších matek byli velcí, a k tomu se rozmnožovali při nižším věku, než potomci mladých matek (Coakley et al., 2018). Naopak u mšic druhu *Rhopalosiphum padi* (Linnaeus, 1758) (mšice střemchová) byla zjištěna spojitost mezi kvalitou hostitele a genetickou výbavou matky, která měla vliv na její potomstvo. Okřídlené mšice na kvalitním hostiteli produkovaly bezkřídlé jedince, kteří byli větší, plodili více jedinců, a i jejich růst byl rychlejší, na rozdíl od bezkřídlých jedinců neokřídlených matek. Naopak na chudém hostiteli prokazatelnou výhodu vykazovali potomci bezkřídlých matek. Největší velikost však měli jedinci

chovaní na hostiteli s výbornou kvalitou, v tomto případě pak nezáleželo na tom, zda se jejich matka v minulosti vyskytovala na kvalitnějším či méně kvalitním hostiteli. Jejich přežití již nebylo podmíněno jejich velikostí, ale záviselo na kvalitě hostitele, na kterém se sami vyskytovali a dále na morfologickém vzhledu jejich matek (Leather, 1989). Teplota prostředí je dalším důležitým faktorem, který má vliv na vývoj matek a později tím mohou být ovlivněny i další generace. Konkrétně je uváděna možnost změny plodnosti u dceřiných generací. Ta je ovlivňována pozitivně, pokud mateřská mšice zažívá vyšší teploty. Ovlivněna může být i délka jejího vývoje, a to hlavně délka trvání vývoje v 1. a 2. instaru nymf, a dále i věk při rozmnožování. Mateřskou teplotní zkušeností není ovlivňována dlouhověkost jejich potomků (Peng et al., 2020).

Důležitým aspektem je potom stáří matky. To může ovlivnit velké množství parametrů určujících kvalitu potomků (Mousseau & Dingle, 1991a). O vlivu věku rodičů na jejich potomky pojednává Lansingův efekt, který předpokládá, že potomci starších rodičů mají sníženou dlouhověkost (Priest et al., 2002). Některé novější publikace s tímto efektem ovšem nesouhlasí a tvrdí, že je možné, aby starší matky měly životaschopnější potomky, než matky mladé (Anderson et al., 2022). Je otázkou, zda nejsou tyto kvality u potomků starších matek vykoupeny kratší životností a nižším úspěchem při reprodukci (Coakley et al., 2018). U většiny druhů hmyzu jsou považovány starší matky za horší genetický materiál než matky mladší. Starší matky velmi často kladou menší vejce a se zpožděním. Jejich vejce se pomaleji vyvíjejí a líhnou se z nich později noví jedinci. Tito potomci jsou také považováni za jedince s menší možností přežití a nižší vitalitou. Nové generace od mladších matek na tom jsou dle zdrojů právě opačně. Mladší matky kladou větší vejce. Jejich potomci jsou bráni za velmi životaschopné jedince s větší hustotou populace, a také mají rychlejší vývoj do dospělé fáze (McIntyre & Gooding, 2000). Jelikož víme, že u mšic je nymfa klonem své matky mohla by mít na dědičnosti podíl i pramateřská zkušenost (Slater et al., 2019). U většiny druhů hmyzu bude mít však větší vliv na potomstvo 1. generace matek, nežli 2. generace matek (Prizak et al., 2014). Znaky dědičnosti ve většině případů slábnou se zvyšujícím se věkem jednotlivých potomků.

3.6 O teoriích životních tabulek

Životní tabulky jsou souborem dat, které v sobě nesou shrnutí přežití a reprodukčního potenciálu populací hmyzu za různých podmínek a na různých hostitelích (Ning et al., 2017). Tradiční metoda životních tabulek, založená na sledování plodnosti samic, byla dlouhodobě používanou metodou při výzkumu demografie živočichů. Mohla být velmi užitečná pro prognózu ohnisek škůdců a jejich následného hubení. Bohužel se tato metoda zdála býti v některých případech krajně nedostačující a přinášela by tak zkreslené výsledky pro nedostatečnou práci s daty (Yang et al., 2021). S příchodem teorie two-sex life table, se ale tyto nedokonalosti vyhladily, a nyní je práce s nimi o dost přesnější. Tyto nové životní tabulky pracují s více faktory a poskytují tedy přesnější výsledky demografie populací. Na rozdíl od tradičních životních tabulek tyto pracují nejen s přínosem samic, ale i samců do genetické informace jednotlivých populací. Metoda pracuje i s možností úmrtí jedinců před završením dospělosti, přesněji využívá a rozlišuje jednotlivé vývojové cykly, přizpůsobuje se rozdílům ve vývoji a úmrtnosti jednotlivců ale i přežití mezi jednotlivci (Chi et al., 2020). Hlavní výhodou tedy zůstává, že tato metoda funguje s celou populací a pracuje se všemi vývojovými cykly, s čímž předešlé životní tabulky nepracovaly (Tuan et al., 2016).

4 Metodika

4.1 Popis prostředí a stručný úvod do metody pokusu

Výzkum byl uskutečněn ve Výzkumném ústavu rostlinné výroby v Praze – Ruzyni.

Kyjatka travní (*Metopolophium dirrhodum*) byla chována a pozorována na mladých jedincích pšenice seté (*Triticum aestivum* (Linnaeus, 1753)). Mladé rostliny byly po nasazení *Metopolophium dirrhodum* neustále v kontrolovaných podmínkách s vodním režimem pohybujícím se kolem 70 % nasycení půdy vodou a zároveň uchovávány v prostředí s teplotou okolního vzduchu okolo 21 °C. Aby byly zaručeny stejné podmínky v klimaboxech pro všechny nádobky s *Triticum aestivum*, denně docházelo, v přibližně stejnou hodinu, k posunu nádržek o jedno místo ve směru hodinových ručiček.

Mšice byly rozděleny do třech variant podle věku matky. V první variantě jsme sledovali potomky od matek ve věku 1-3 dny, ve druhé variantě matky stáří 10 dní a ve třetí variantě matky ve věku 20 dní. Každá varianta obsahovala 8 kelímků s pšenicí, která byla každý týden vyměněna za novou, méně vzrostlou, která umožňuje s jedinci lépe pracovat.

Jedinci *Metopolophium dirrhodum* byly udržováni v nízké populační hustotě 10 jedinců na jeden kelímek. Probíhala u nich denní kontrola ve stejnou denní dobu.

4.2 Metoda pokusu

Experiment započal 12. července 2021 odebráním mšic ze skleníků vedených Výzkumným ústavem rostlinné výroby (Obr. 2). Tyto mšice byly chovány v laboratorních podmínkách při řízené teplotě (20 +/- 1 °C) a normální fotoperiodě. Na mladé rostliny pšenice seté byly nasazeny bezkřídlé samice mšic, poté byly květináče ponechány v klimatických komorách přes noc (Obr. 3). Další den došlo k odebrání dospělých matek a odebrání většiny potomků. Na každém květináči bylo ponecháno 10 (+/- 3) nymf, které byly následně v květináčích již zanechány do dospělosti, pouze byly přemísťovány na mladší pšenici po cca 10 dnech. Proces byl takto několikrát zopakován. Díky tomu jsme získali mšice, které neměly tendence k tvorbě křídel. Jedinci byli po celou dobu v klimaboxech, kde se udržovaly stálé podmínky. Úniku bylo zabraňováno pomocí průhledných polyethylenových trubek okolo rostlin v květináči, na kterých bylo položeno zasíťované víčko. Nakonec došlo k odebrání námi využitých matek.

Od 18. srpna 2021 byla prováděna denní kontrola a zápis počtů mšic do připravených archů u variant 1-2. U varianty 3 probíhala kontrola od 19. srpna 2021. Nejprve docházelo k pozorování instarů mšic, díky odebírání a počítání svleček, které byly nalezeny v každém kelímku.

Po dosažení dospělosti byly od našich matek denně odebírány nově nakladené mšice, počítány a taktéž zapisovány do archů. Odběr byl prováděn v praxi vyzkoušenou metodou, která se ukázala jako nejefektivnější a pro mšice nejšetrnější. Na úzký štěteček, jehož špička se navlhčí ve vodě, je šetrně přichycena mšice a co nejjemněji přenesena na novou rostlinu, tak aby se zamezilo jejímu spadnutí ze štětce. Tento proces se provádí na tmavém podkladu, díky kterému jsou mšice lépe pozorovatelné na rostlinách i při případném odpadnutí od štětce (Obr. 4). Pozorování probíhalo do 5. října, kdy došlo k úmrtí posledních matek ve variantách 2 a 3.

Obrázek 2: Rostliny s mšicemi ve sklenících Výzkumného ústavu (Autor fotografie: Josefína Zimová)

Obrázek 3: Klimabox, udržující varianty ve stálých laboratorních podmínkách (Autor fotografie: Josefína Zimová)

Obrázek 4: Pokusné rostliny s matkami a nymfami kyjatky travní při jejich odběru pomocí štětce a vody na tmavém podkladu (Autor fotografie: Josefína Zimová)

4.3 Statistická analýza dat

Ke statistické analýze byla použita data získaná z celého pokusu. Z těchto dat byly vytvořeny nejprve tabulky pro jednotlivé věkové varianty v programu Excel a poté se zapsaly do textových souborů potřebných k práci s programem TWOSEX-MSChart (Chi et al., 2020). Ve výzkumu chyběli samci, v textovém souboru tedy docházelo k zápisu množství jedinců za jednotlivé instary a množství jedinců, kteří se dožili dospělosti pouze u samic. Následně jsme tyto soubory nahráli do programu. Analýzou jsme získali hodnoty pro plodnost, délku života dospělce, délku vývoje, konečnou rychlost růstu populace, délku reprodukčního období, přežívání během nymfálního období, vnitřní rychlost růstu populace, čistou rychlost reprodukce a průměrnou generační dobu. Poté byla použita metoda bootstrapu se 100 000 replikacemi (Chi et al., 2020). Tato metoda funguje na principu vytvoření náhodného datasetu z pozorovaných jedinců a následného vytvoření mnoha simulací oněch dat, aby došlo k jejich zprůměrování (Johnson, 2001). Díky bootstrapu mohl být zjištěn odhad rozptylů a standartních chyb parametrů. K predikci růstu populací u jednotlivých variant jsme použili program TIMING-MSChart (Chi et al., 2020).

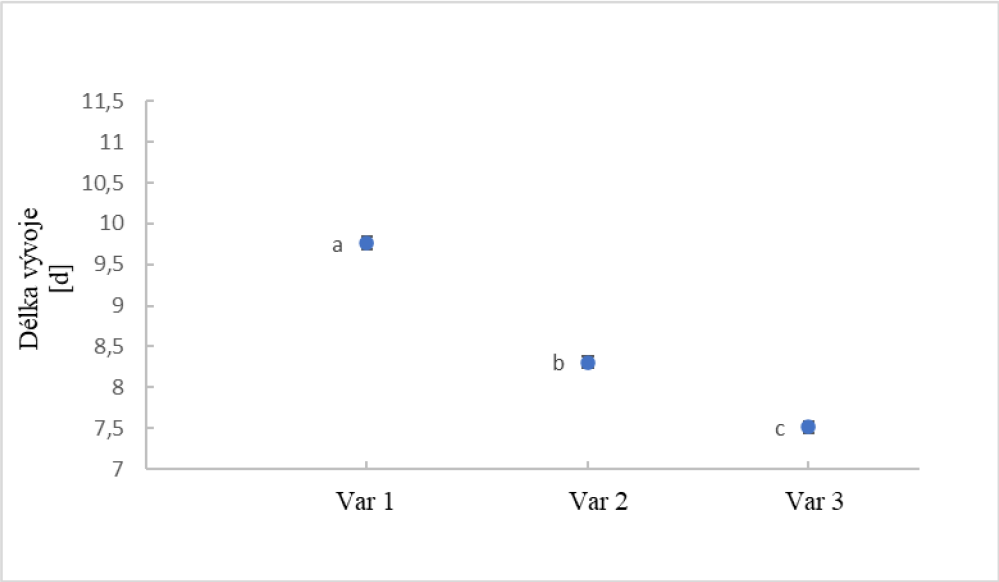
5 Výsledky

Rozdíly mezi parametry všech variant byly testovány pomocí párového bootstrap testu. Všechny hodnoty F vyšly vysoce průkazně, což naznačuje, že se alespoň jedna dvojice z pozorovaných variant pro každý parametr vždy liší. U všech testovaných parametrů vyšla p-hodnota <<0.0001 (Tabulka 1).

Parametr	Stupně volnosti	Hodnota F	P-value
Plodnost [potomstvo samice^{-1}]	2, 172	2389,44	<<0,0001
Délka života dospělce [d]	2, 172	156,06	<<0,0001
Délka vývoje [d]	2, 172	13116,20	<<0,0001
Konečná rychlost růstu populace [d^{-1}]	2, 211	3554,41	<<0,0001
Délka reprodukčního období [d]	2, 172	188,66	<<0,0001
Přežívání během nymfálního vývoje [d]	2, 211	115,48	<<0,0001
Vnitřní rychlost růstu populace [d^{-1}]	2, 211	3577,11	<<0,0001
Čistá rychlost reprodukce [potomstvo jedinec^{-1}]	2, 211	1440,16	<<0,0001
Průměrná generační doba [d]	2, 211	2742,20	<<0,0001

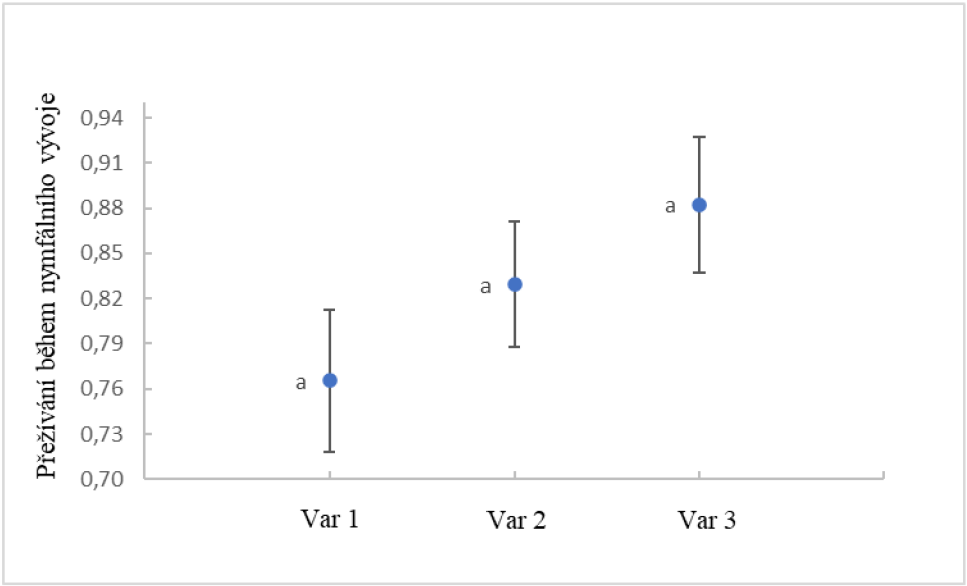
Tabulka 1: Analýza pomocí bootstrap testu pro parametry životních tabulek.

U pozorovaných jedinců mšic druhu *Metopolophium dirrhodum* bylo stářím matky prokazatelně ovlivněno hned několik životních parametrů u dceřiných generací. Touto proměnnou byla v první řadě ovlivněna jejich délka vývoje, u které se od sebe všechny varianty odlišovaly. Nejdelší dobu vývoje měli prokazatelně potomci nejmladších matek, které byly ve věku 1-3 dní, jedná se o nymfy ve variantě 1. Naopak nejrychlejší vývoj byl pozorován u 3. varianty. Populace od nejstarších matek se tak vyvíjely nejvyšším tempem. Mezi první variantou a ostatními dvěma byl zaznamenán největší rozdíl. Jedinci od středně starých matek se rychlostí vývoje spíše blížili k rychlosti vývoje potomků nejstarších matek (Graf 1).



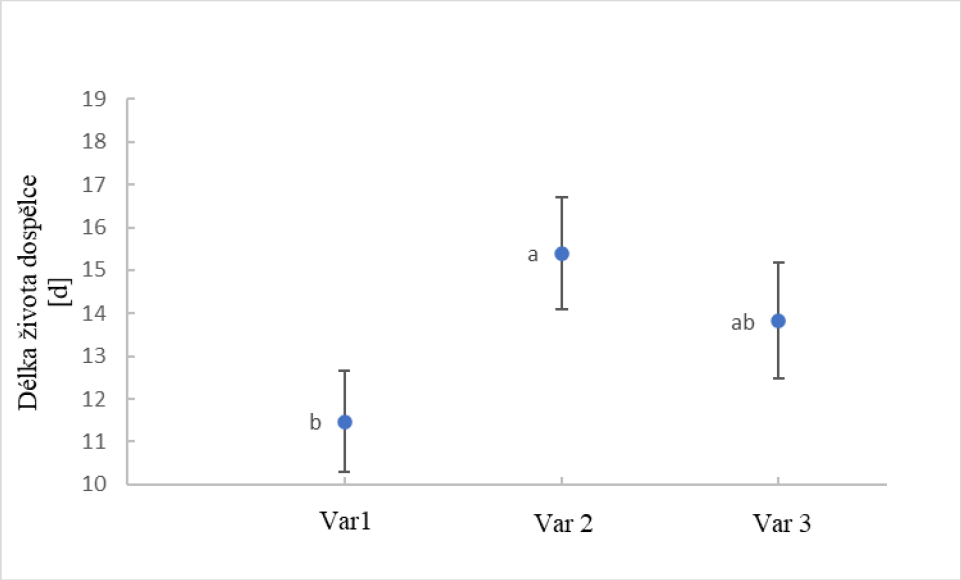
Graf 1: Délka vývoje měřená ve dnech. Přičemž var 1 označuje potomstvo nejmladších matek, var 2 středně starých matek a var 3 potomstvo nejstarších matek. Bod označuje průměrnou hodnotu, chybová úsečka potom ± střední chybu průměru odhadnutou pomocí 100000 bootstrapů.

Zkoumána byla i možnost, zda stáří matky může mít vliv na míru přežívání dceřiných generací během jejich nymfálního vývoje. Prokázalo se, že pro tento parametr nezáleží na stáří matky, protože mezi jednotlivými skupinami potomstev nejsou prokazatelné rozdíly. Tyto varianty mezi sebou vykazují nepatrné rozdíly, s tím, že nejvyšší hodnoty jsou uváděny pro potomstva nejstarších matek a nejnižších výsledků bylo dosaženo naopak u potomstev nejmladších matek, avšak rozdíly mezi nimi nebyly statisticky signifikantní (Graf 2).



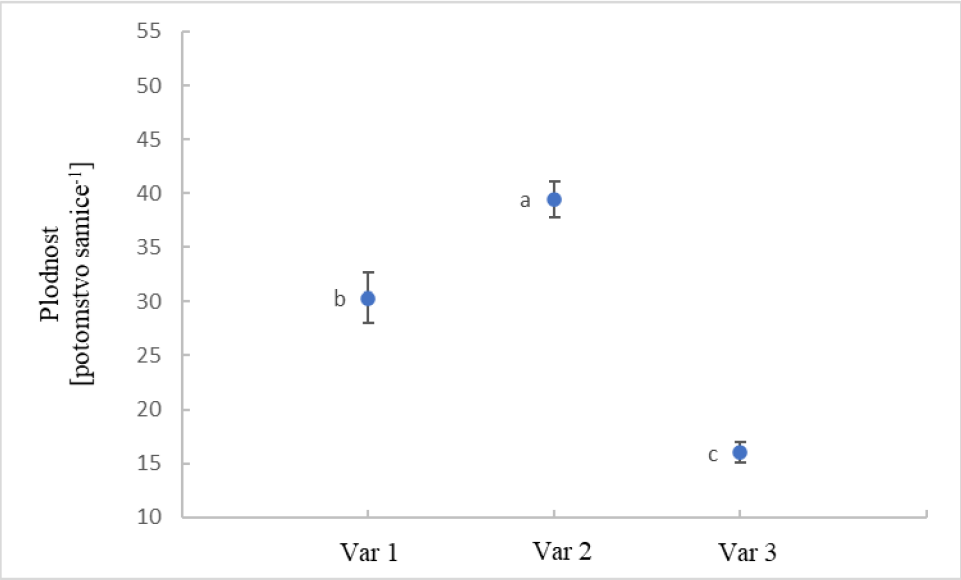
Graf 2: Přežívání během nymfálního vývoje. Je poměrem mezi jedinci, kteří přežili do dospělosti a původním počtem jedinců. Var 1 označuje potomstvo nejmladších matek, var 2 středně starých matek a var 3 potomstvo nejstarších matek. Bod označuje průměrnou hodnotu, chybová úsečka potom ± střední chybu průměru odhadnutou pomocí 100000 bootstrapů.

Pokud bychom se zaměřili na výsledné hodnoty toho, zda mělo stáří matky vliv na délku života dospělce, výsledky nevyjdou jednoznačně odlišné pro všechny tři varianty. Nejdéle přežívaly mšice od středně starých matek. Naopak nejnižší délku života v dospělosti měly mšice ve variantě 1, tedy od mladých matek. Tyto 2 varianty se od sebe prokazatelně lišily. Mezi délkou přežití potomstva v dospělosti od nejstarších matek a ostatními dvěma pozorovanými variantami nebyl prokázán signifikantní rozdíl v hodnotách (Graf 3).



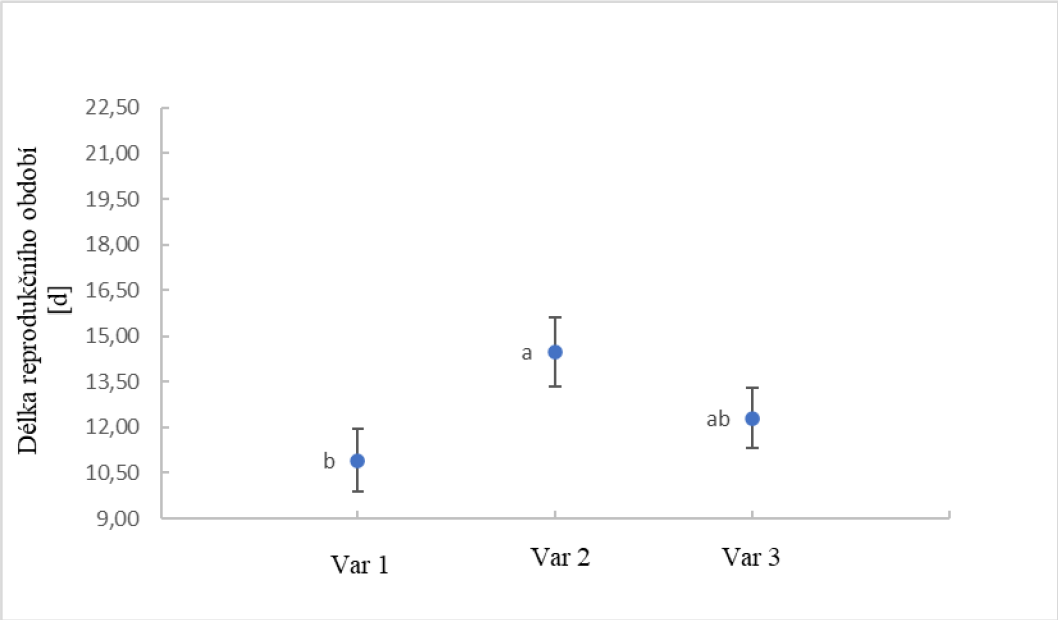
Graf 3: Délka života dospělce měřená ve dnech. Var 1 označuje potomstvo nejmladších matek, var 2 středně starých matek a var 3 potomstvo nejstarších matek. Bod označuje průměrnou hodnotu, chybová úsečka potom ± střední chybu průměru odhadnutou pomocí 100000 bootstrapů.

Stářím matek byla ovlivněna také plodnost, uváděná jako počet potomků na samici. Rozdílné výsledky u parametru plodnosti bylo možné pozorovat u všech třech našich variant. Dceřiná populace středně starých matek se ukázala jako nejplodnější varianta. Naopak nejmenší množství potomků vyprodukovala varianta 3, tedy populace od nejstarších matek (Graf 4).



Graf 4: Plodnost jednotlivých variant. Graf sděluje průměrný počet potomstva na samici. Var 1 označuje potomstvo nejmladších matek, var 2 středně starých matek a var 3 potomstvo nejstarších matek. Bod označuje průměrnou hodnotu, chybová úsečka potom ± střední chybu průměru odhadnutou pomocí 100000 bootstrapů.

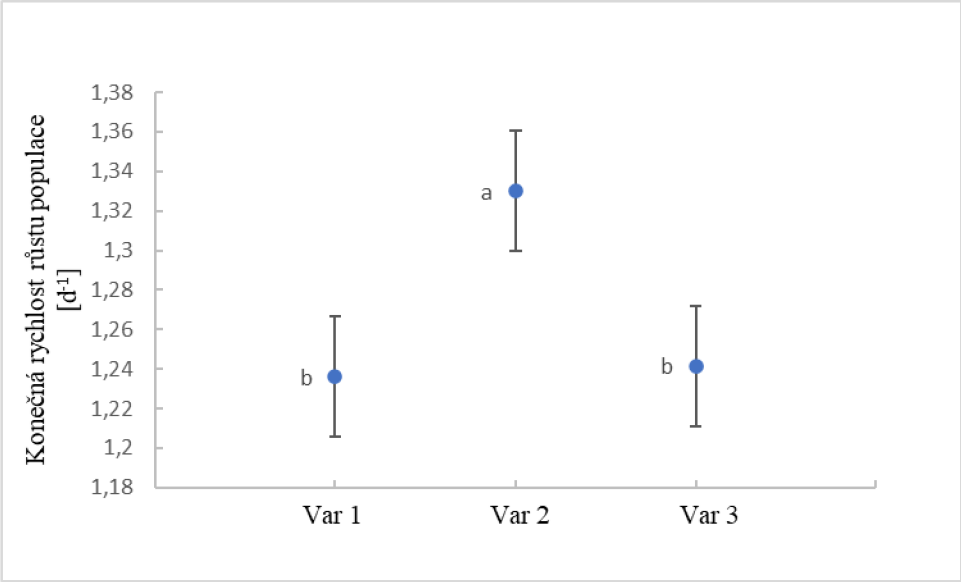
Jako další byl pozorován vliv stáří matek na délku reprodukčního období. Nejdéle byly schopné produkce nových jedinců středně staré matky, naopak nejméně dnů produkovaly nové jedince nejmladší matky. Tyto dvě varianty se od sebe odlišovaly. Rozdíl v délce reprodukčního období u nejstarších samic nebyl statisticky významný v porovnání se zbylými dvěma variantami pokusných mšic (Graf 5).



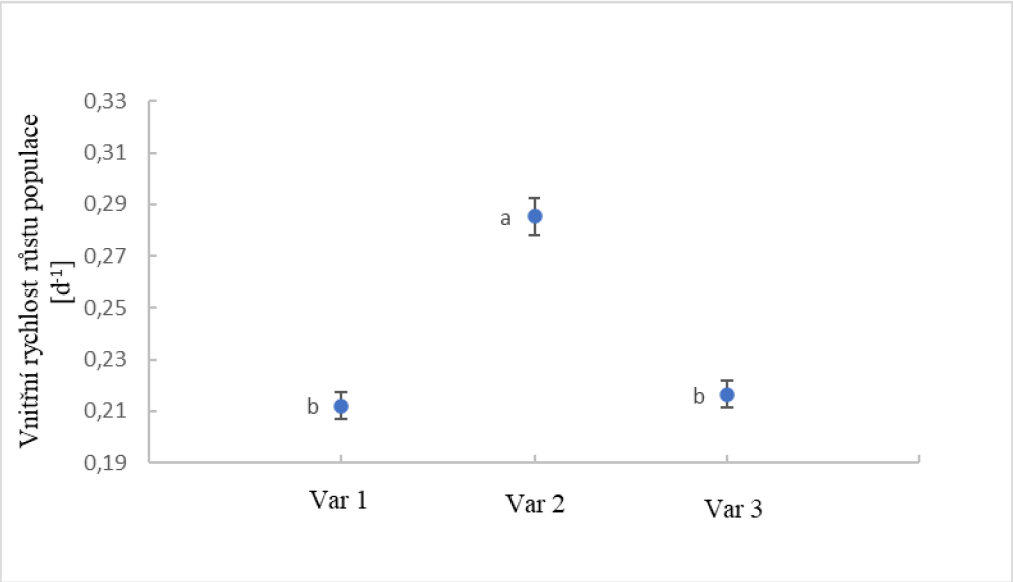
Graf 5: Délka reprodukčního období. Přičemž var 1 označuje potomstvo nejmladších matek, var 2 středně starých matek a var 3 potomstvo nejstarších matek. Bod označuje průměrnou

hodnotu, chybová úsečka potom ± střední chybu průměru odhadnutou pomocí 100000 bootstrapů.

Stáří matek zjevně může ovlivňovat i míru zvětšování populací. Největší dopad během našeho výzkumu byl prokázán u varianty potomstva od středně starých matek, která se významně lišila od ostatních dvou variant. Potomstva od nejmladších a nejstarších matek mezi sebou neprojevily statisticky významné rozdíly v konečné rychlosti růstu svých populací (Graf 6). Stejné schéma modelu se prokázalo u výsledků parametru teoretické vnitřní rychlosti nárůstu populace. Tedy opět nejvyšších hodnot bylo dosáhnuto pro populace od středně starých matek, které se prokazatelně lišily od ostatních dvou variant, avšak tyto dvě zbylé varianty nedosáhly významných rozdílů mezi sebou (Graf 7).

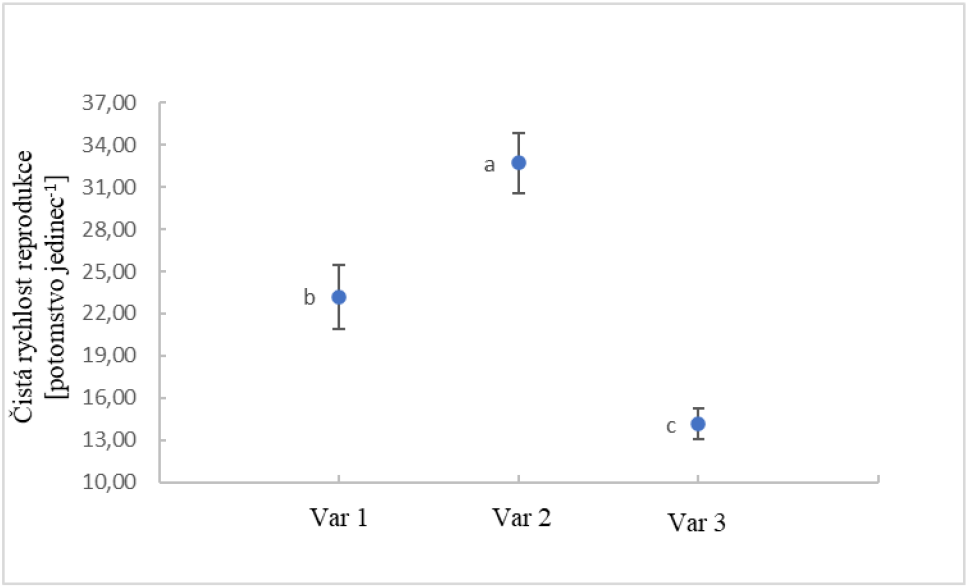


Graf 6: Konečná rychlost růstu populace(lambda). Graf sděluje, kolikrát se populace zvětší za danou jednotku času, tedy den. Var 1 označuje potomstvo nejmladších matek, var 2 středně starých matek a var 3 potomstvo nejstarších matek. Bod označuje průměrnou hodnotu, chybová úsečka potom ± střední chybu průměru odhadnutou pomocí 100000 bootstrapů.



Graf 7: Vnitřní rychlost růstu populace (r). Tento parametr vyjadřuje změnu velikosti populace za danou jednotku času. Lambda se rovná exp (r). Var 1 označuje potomstvo nejmladších matek, var 2 středně starých matek a var 3 potomstvo nejstarších matek. Bod označuje průměrnou hodnotu, chybová úsečka potom ± střední chybu průměru odhadnutou pomocí 100000 bootstrapů.

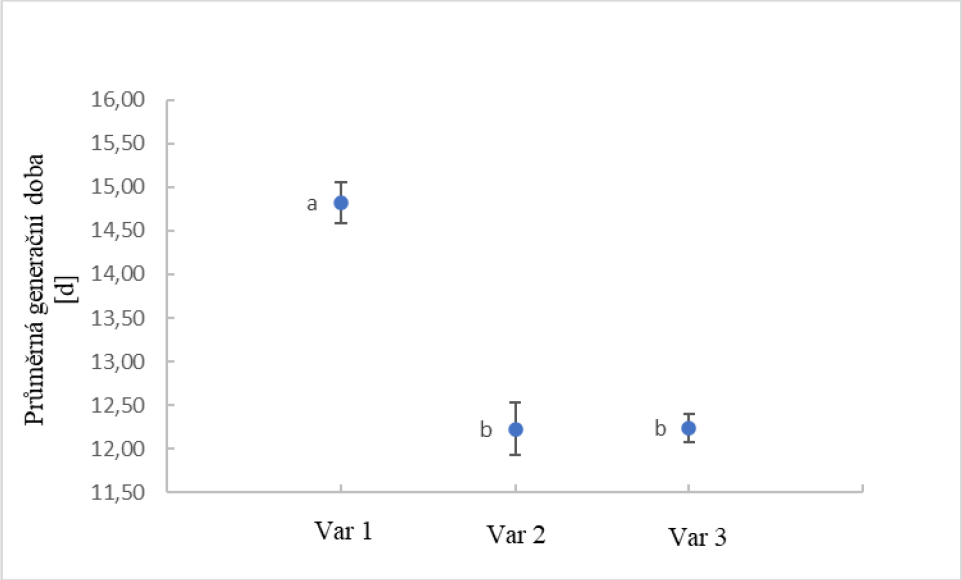
Dále měl věk matek kyjatky travní průkazně vliv na čistou rychlost reprodukce. Opět se u tohoto parametru všechny varianty zcela odlišovaly. Prokazatelně nejrychleji populace narůstala u varianty středně starých matek. Nejpomalejší nárůst populace pak vykazovala varianta 3, tedy potomci nejstarších matek (Graf 8).



Graf 8: Čistá rychlost reprodukce (R0) vyjadřující průměrný počet potomstva na jedince. Vyjádřena jako počet jedinců potomstva vztažený na původní počet jedinců. Var 1 označuje potomstvo nejmladších matek, var 2 středně starých matek a var 3 potomstvo nejstarších

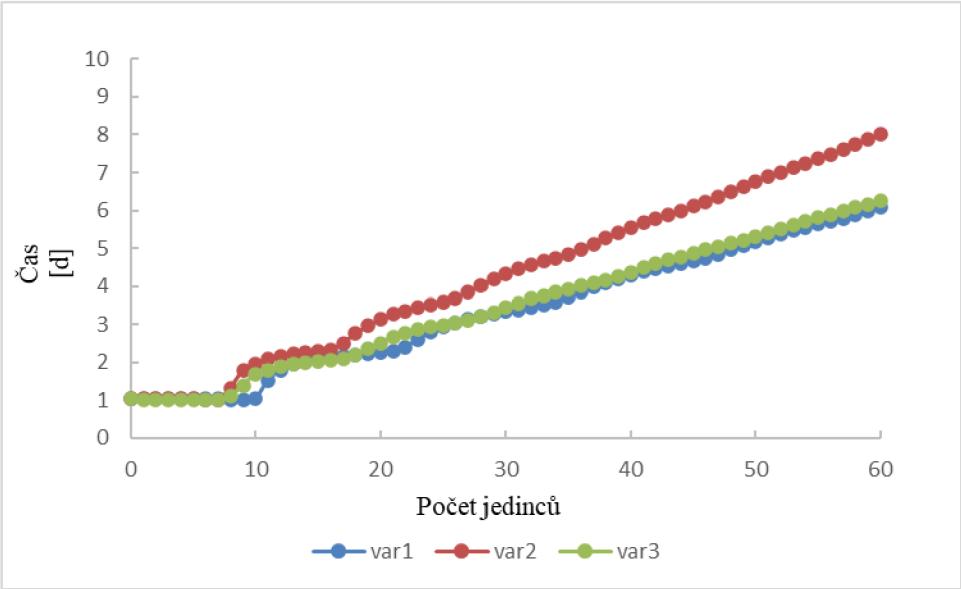
matek. Bod označuje průměrnou hodnotu, chybová úsečka potom ± střední chybu průměru odhadnutou pomocí 100000 bootstrapů.

Poslední zkoumaný parametr v podobě generační doby nabyl obzvláště vysokých hodnot u varianty jedna, tvořené potomstvy nejmladších matek. Tito potomci se svojí průměrnou výslednou hodnotou silně převyšují nad ostatní dvě varianty. Narozdíl od nich potomstva středně starých a nejstarších matek prokazují velmi krátkou generační dobu, a navíc mezi nimi nejsou významné rozdíly (Graf 9).



Graf 9: Průměrná generační doba. Parametr sděluje dobu mezi dvěma generacemi. Var 1 označuje potomstvo nejmladších matek, var 2 středně starých matek a var 3 potomstvo nejstarších matek. Bod označuje průměrnou hodnotu, chybová úsečka potom ± střední chybu průměru odhadnutou pomocí 100000 bootstrapů.

Výsledky vygenerované programem TIMING (Chiet al., 2020) ukázaly, že stáří matek má průkazný vliv na růst populace. Nejvíce se populace za období 60 dnů zvětšila u varianty 2, tj. v případě potomstva středně starých matek. Počet jedinců byl 86krát vyšší než u první varianty a 55krát vyšší než u třetí varianty. Další nejpočetnější populaci tvořili potomci ve variantě 3 od nejstarších matek, kteří stále 1,5krát svým počtem převyšovali počet potomků ve variantě 1. Nejmenší počet byl zaznamenán právě u této varianty, a to od nejmladších matek. Z grafu 10 je jasně viditelné, že se populace ve variantě 2, od středně starých matek, očividně lišila od ostatních dvou variant (Graf 10).



Graf 10: Počet jedinců v jednotlivých variantách.

6 Diskuse

Výzkum vlivu stáří matky *Metopolophium dirhodum* na její dceřiné generace se uskutečnil v roce 2021 v laboratorních podmínkách ve Výzkumném ústavu rostlinné výroby Praha-Ruzyně. Projekt probíhal na základě denní kontroly a záznamu nových jedinců a jejich vývoje od 3 různých věkově odlišných variant matek. Výsledky byly zaznamenány a dále analyzovány pomocí tzv. „age-stage, two-sex" životních tabulek (Chi et al., 2020). Po analýze dat bylo v této práci zjištěno, že stáří matky může mít opravdu velký vliv na další generace potomstva. Toto tvrzení bylo prokázáno v mnoha parametrech, jako například vlivu na počet jedinců v dalších generacích, délku reprodukčního vývoje u potomků, vnitřní rychlosti růstu populace, její reprodukční rychlost a mnohé další vlastnosti populací mšic. Díky vybraným postupům a analýze dat v této práci je možné zpochybnit domněnku (Wolf & Wade, 2009), která popisuje složitost určování mateřského efektu na další generace. Ve svých tvrzeních uvádí, že ve skutečnosti nelze určit, zda jde o genomový imprinting, nebo vliv prostředí, či o vzájemné ovlivňování mezi potomky. V tomto výzkumu byl brán velký zřetel na celou předpřípravu genetického materiálu a následnou péči o něj. Jednotlivé varianty byly umístěné v samostatných klimaboxech, aby nemohli být jedinci ovlivněni okolím. Docházelo k denním cyklickým přesunům u všech variant. Tím byla zajištěna i stejná kvalita prostředí pro všechny varianty. Na základě výsledků výzkumu lze považovat za zřejmé, že právě aspekt, jako je dědičnost po matce, je velmi důležitým hlediskem pro počátek, další vývoj, a hlavně pro přežití a celkovou vitalitu další generace. Ke stejnému závěru důležitosti genetické informace po matce ve shodě s tímto výzkumem došel ve své práci i Leather (1989). Ve většině ze zde pozorovaných parametrů se významně nepotvrdilo zjištění McIntyra a Goodinga (2000), nebo práce Anderson et al. (2022), kteří ve svém výzkumu došli k názoru, že v určitém prostředí mohou starší matky klást potomky, kteří se vyskytují ve větším počtu a mají lepší životaschopnost než potomci matek mladých. Stejně tak nemůžeme zcela potvrdit tvrzení Beckermana et al. (2006), kteří ve své publikaci uvádí, že potomci starších matek mají průkazně nižší životaschopnost než potomci mladých matek. V rámci zde uvedeného výzkumu se naopak ukazuje, že v průběhu času není tak velký rozdíl mezi počty potomků od nejstarších a nejmladších matek. Obě dvě tyto varianty ve většině zkoumaných parametrů značně převyšují středně staré matky s nejlepšími výsledky (Graf 10). K tvrzení McIntyra a Goodinga (2000) se tato práce nejvíce přiblížila výsledky přežívání potomků během nymfálního vývoje, kde se od sebe výsledky všech variant

potomků významně nelišily, avšak vizuálně můžeme pozorovat vyšší výsledek přežívání právě u potomstva nejstarších matek (Graf 2). Analýza také prokázala pozitivní vliv stáří matek na rychlost vývoje. V další své práci uvádí McIntyre a Gooding (1998) v tomto ohledu stejný výsledek jako tato bakalářská práce, tedy že potomci od nejstarších matek se vyvíjeli rychleji než ostatní. Tento pozitivní vliv lze pozorovat i v počtech jedinců u jednotlivých variant, kde nejstarší matky měly 1,5x více potomků než matky nejmladší. Výsledky bakalářské práce tak ukázaly, že nejvíce potomků mají matky ve středním věku a dále potom právě ty nejstarší. Tyto výsledky nesouhlasí s domněnkou, že nejstarší matky mají nejméně potomků s nejmenší životaschopností (Mousseau & Dingle, 1991b, 1991a). S ohledem na životaschopnost potomků byla v rámci jejich pokusu domněnka potvrzena, avšak výsledky této práce ukázaly naopak nejnižší životaschopnost u potomků nejmladších matek (Mousseau & Dingle, 1991a).

Náš výzkum byl přínosný zejména svým novým přístupem, kdy jsme na rozdíl od jiných zdrojů hodnotili, stejně tak jako Ivimey-Cook a Moorad (2018), více variant stáří matek, přičemž většina výzkumů hodnotí pouze rozdíly mezi variantami potomstva od mladých a starých samic (McIntyre & Gooding, 2000). Výsledky Cooka a Moorada však vyšly jako neprůkazné. Ve své práci prokázali nedostatečný účinek věku matek na jejich potomky a došli k závěru, že se nemusí u dalších generací vždy mateřský efekt projevit (Ivimey-Cook & Moorad, 2018). Naše výsledky tak přinášejí nový pohled na problematiku a zároveň poukazují na důležitost hodnocení potomstva od středně starých matek. Plodnost byla jedním ze zkoumaných parametrů, které byly prokazatelně ovlivněny. Výsledky všech třech variant se prokazatelně lišily. Nejvíce potomků v průměru vyprodukovaly samice od středně starých matek, poté samice nejmladších matek a jako poslední s nejmenším průměrným počtem vyprodukovaných potomků samice od nejstarších matek. S tímto výsledkem se neshoduje analýza Zehndera et al., kde ovlivnění plodnosti věkem matky nebylo potvrzeno (Zehnder et al., 2007). Většina výzkumů demografických parametrů potomstva od různě starých matek byla zpracovávána ne tak přesnými životními tabulkami a někdy se i jejich metody pro statistické hodnocení projevily jako ne zcela vhodné, příkladem je test ANOVA, který projevil nepřesnosti vzhledem k chybějícím hodnotám (McIntyre & Gooding, 2000). Zpracování a analýza dat pro náš výzkum byly provedeny za pomoci životních tabulek a programu TWO-SEX (Chi et al., 2020), který je schopen pracovat

s genetickou informací nejen od samic, ale také samců, a pro své výpočty využívá například i úmrtnost před dovršením dospělosti a další faktory zpřesňující výsledky. Navíc nám poskytnul při analýze velké množství životních parametrů, se kterými jsme mohli dále pracovat. Pro naši práci se tak projevil jako naprosto vyhovující. Výsledky z této práce jsou ovšem pouze příkladem toho, jaký vliv by mohlo mít stáří matek na další generace v uzavřeném a harmonickém prostředí, jelikož jsou to výsledky zpracované v ideálních podmínkách na jedincích bez výskytu nemocí, predátorů či parazitů a samozřejmě i bez nežádoucích vnějších přírodních vlivů. Zůstává tedy otázkou, jak by výsledky ovlivnil případný výskyt jmenovaných nežádoucích vlivů.

7 Závěr

Tato práce se zabývala studiem vlivu stáří matek kyjatky travní na její dceřiné generace. Matky byly rozděleny do třech variant, a to podle jejich věku. Nejstarší matky byly ve věku 20 dní, prostředním bylo okolo 10 dní a nejmladší matky byly 1-3 dny staré. Každá varianta zahrnovala na začátku 8 kelímků pšenice s počtem 10 matek na kelímek. Stáří matek jednoznačně ovlivnilo hned několik životních parametrů dceřiných generací. Začneme-li na začátku životního cyklu, zjistíme, že byla ovlivněna již délka vývoje nymf, kde se nečekaně nejdéle vyvíjeli potomci nejmladších matek. Dále byla ovlivněna délka života dospělce. Nejdéle přežívali potomci středně starých matek a potomci nejmladších matek naopak nejkratší dobu. Byla ovlivněna i plodnost a délka reprodukčního období. Nejvíce potomků vyprodukovaly středně staré matky, které produkovaly nové jedince i nejdelší dobu. Stejně tak byla ovlivněna i vnitřní rychlost růstu populace a počet jedinců jednotlivých variant, kde na tom opět byli nejlépe jedinci od středně starých matek. Naše práce je příspěvkem do oblasti výzkumu maternálních efektů u bezobratlých.

8 Použitá literatura

Anderson, C., Homa, C., Closs, R., Peshkin, L., Kirschner, M., & Yampolsky, L. (2022). Inverse lansing effect: maternal age and provisioning affecting daughters' longevity and male offspring production. The American Naturalist, 200, 1–34.

Beckerman, A., Benton, T., Lapsley, C., & Koesters, N. (2006). How effective are maternal effects at having effects? Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 273, 485–493. https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3315

Billick, I., Hammer, S., Reithel, J. S., & Abbot, P. (2007). Ant-Aphid Interactions: Are Ants Friends, Enemies, or Both? Ecology and Population Biology, 100, 887–892. https://academic.oup.com/aesa/article/100/6/887/8396

Bronstein, J. L. (2001). The exploitation of mutualisms. Ecology Letters, 4, 277–287. https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00218.x

Bull, J. J., Vogt, R. C., & Bulmer, M. G. (1982). Heritability of sex ratio in turtles with enviromental sex determination. Evolution, 36, 333–341.

Chi, H., You, M., Atlıhan, R., Smith, C. L., Kavousi, A., Özgökçe, M. S., Güncan, A., Tuan, S.-J., Fu, J.-W., Xu, Y.-Y., Zheng, F.-Q., Ye, B.-H., Chu, D., Yu, Y., Gharekhani, G., Saska, P., Gotoh, T., Schneider, M. I., Bussaman, P., … Liu, T.-X. (2020). Age-Stage, two-sex life table: an introduction to theory, data analysis, and application. Entomologia Generalis, 40, 103–124. https://doi.org/10.1127/entomologia/2020/0936

Coakley, C., Nestoros, E., & Little, T. (2018). Testing hypotheses for maternal effects in Daphnia magna. Journal of Evolutionary Biology, 31, 211–216. https://doi.org/10.1111/jeb.13206

Depa, L. (2011). Coexisting aphid and ant communities: interdependence in various habitats. Polish Journal of Ecology, 59(4), 835–840. https://www.researchgate.net/publication/262412847

Dinant, S., Bonnemain, J. L., Girousse, C., & Kehr, J. (2010). Phloem sap intricacy and interplay with aphid feeding. Plant Biology and Pathology, 333(6–7), 504–515. https://doi.org/10.1016/j.crvi.2010.03.008

Dixon, A. F. G. (1977). Aphid Ecology: Life Cycles, Polymorphism, and Population Regulation. Annual Review of Ecology and Systematics, 8, 329–353.

Falconer, D. S., & Mackay, T. F. C. (1989). Introduction to Quantitative Genetic-DS Falconer: Vol. 3rd ed.

Fischer, C. Y., Vanderplanck, M., Lognay, G. C., Detrain, C., & Verheggen, F. J. (2015). Do aphids actively search for ant partners? Insect Science, 22, 283–288. https://doi.org/10.1111/1744-7917.12125

González-Teuber, M., Segovia, R., & Gianoli, E. (2008). Effects of maternal diet and host quality on oviposition patterns and offspring performance in a seed beetle (Coleoptera: Bruchidae). Naturwissenschaften, 95, 609–615. https://doi.org/10.1007/s00114-008-0361-4

Gould, F. (1988). Stress specificity of maternal effects in heliothis virescens (boddie) (lepidoptera:noctuidae) larvae. The Memoirs of the Entomological Society of Canada, 120, 191–197. https://doi.org/DOI: 10.4039/entm120146191-1

Haifeng, G., Xun, Z., Guangkuo, L., Enliang, L., Yuyang, S., Sifeng, Z., & Feng, G. (2021). RNA Sequencing Analysis of Metopolophium dirhodum (Walker) (Hemiptera: Aphididae) Reveals the Mechanism Underlying Insecticide Resistance. Frontiers in Sustainable Food Systems, 5. https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.639841

Honěk, A., Martinková, Z., Lukáš, J., Řezáč, M., Saska, P., & Skuhrovec, J. (2017). Mšice na obilninách: biologie, prognóza a regulace. Certifikovaná metodika (pp. 1–54). Výzkumný ústav rostlinné výroby v.v.i.

Honěk, A., Martinková, Z., Platková, H., Saska, P., & Skuhrovec, J. (2021). Škůdci na obilninách a jejich přirození nepřátelé. Metodika (pp. 1–42). Výzkumný ústav rostlinné výroby, v.v.i.

Honěk, A., Martinkova, Z., Saska, P., & Dixon, A. F. G. (2018). Aphids (Homoptera: Aphididae) on winter wheat: Predicting maximum abundance of Metopolophium dirhodum. Journal of Economic Entomology, 111(4), 1751–1759. https://doi.org/10.1093/jee/toy157

Hopkins, W., & Thacker, I. (1999). Ants and habitat specificity in aphids. Journal of Insect Conservation, 3, 25–31.

Hullé, M., Chaubet, B., Turpeau, E., & Simon, J. (2020). Encyclop'aphid: A website on aphids and their natural enemies. Entomologia Generalis, 40, 97–101. https://doi.org/10.1127/entomologia/2019/0867

Ivimey-Cook, E., & Moorad, J. (2018). Disentangling Pre-and Postnatal Maternal Age Effects on Offspring Performance in an Insect with Elaborate Maternal Care. The American Naturalist , 192, 564–576. https://doi.org/10.5061/dryad.941d66f

Jarošová, Jana., Bartáková, Pavla., Broženská, MIchaela., & Kumar, Jiban. (2018). Metodika stanovení rizika zvýšeného výskytu BYDV v ozimých obilninách. Výzkumný ústav rostlinné výroby, v.v.i. (pp. 1–36).

Johnson, R. W. (2001). An Introduction to the Bootstrap. Teaching Statistics, 23, 49–54. https://doi.org/10.1111/1467-9639.00050

Kanturski, M., Yeh, H., & Lee, Y. (2023). Morphology, taxonomy, and systematic position of the enigmatic aphid genus Sinolachnus (Hemiptera: Aphididae, Lachninae). The European Zoological Journal, 90, 10–59. https://doi.org/10.1080/24750263.2022.2157897

Kök, Ş., Aktaç, N., & Kasap, I. (2022). Ant (Hymenoptera: Formicidae) - aphid (Hemiptera: Aphididae) interactions in different habitats from Turkey with new mutualistic associations. Agricultural and Forest Entomology, 24, 124–136. https://doi.org/10.1111/afe.12477

Leather, S. R. (1989). Do Alate Aphids Produce Fitter Offspring? The Influence of Maternal Rearing History and Morph on Life-History Parameters of Rhopalosiphum padi (L.). Functional Ecology, 3(2), 237–244. https://doi.org/10.2307/2389306

Liu, G., Cain, K., & Schwanz, L. (2020). Maternal Temperature, Corticosterone, and Body Condition as Mediators of Maternal Effects in Jacky Dragons (Amphibolurus muricatus). Physiological and Biochemical Zoology, 93(6), 434–449. https://doi.org/10.1086/711955

McIntyre, G., & Gooding, R. (2000). Effects of maternal age on larval competitiveness in house flies. The Genetical Society of Great Britain, 85, 480–489.

Mcintyre, G. S., & Gooding, R. H. (1998). Effect of Maternal Age on Offspring Quality in Tsetse (Diptera: Glossinidae). Journal of Medical Entomology, 35, 210–215. https://academic.oup.com/jme/article/35/3/210/894935

Mousseau, T., & Dingle, H. (1991a). Maternal Effects in Insect Life Histories. Annual Review of Entomology, 36, 511–534.

Mousseau, T., & Dingle, H. (1991b). Maternal Effects in Insects: Examples, Constraints, and Geographic Variation. In The Unity of Evolutionary Biology (Vol. 2, pp. 754–761).

Ning, S., Zhang, W., Sun, Y., & Feng, J. (2017). Development of insect life tables: Comparison of two demographic methods of Delia antiqua (Diptera: Anthomyiidae) on different hosts. Scientific Reports, 7, 1–10. https://doi.org/10.1038/s41598-017-05041-5

Peng, X., Zhao, Q., Guo, X., Su, S., Liu, L., Li, Y., Song, C., & Chen, M. (2020). Effects of variable maternal temperature on offspring development and reproduction of Rhopalosiphum padi, a serious global pest of wheat. Ecological Entomology, 45(2), 269–277. https://doi.org/https://doi.org/10.1111/een.12796

Priest, N., Mackowiak, B., & Promislow, D. (2002). The role of parental age effects on the evolution of aging. Evolution, 56, 927–935. https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01405.x

Prizak, R., Ezard, T., & Hoyle, R. (2014). Fitness consequences of maternal and grandmaternal effects. Ecology and Evolution, 4, 3139–3145. https://doi.org/10.1002/ece3.1150

Roach, D. A., & Wulff, R. D. (1987). Maternal effects in plants. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, 18, 209–235.

Slater, J. M., Gilbert, L., Johnson, D., & Karley, A. J. (2019). Limited effects of the maternal rearing environment on the behaviour and fitness of an insect herbivore and its natural enemy. Plos One, 14(1), 1–19. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209965

Tomanović, Ž., Kavallieratos, N., Ye, Z., Nika, E., Petrović, A., Vollhardt, I., & Vorburger, C. (2022). Cereal Aphid Parasitoids in Europe (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae): Taxonomy, Biodiversity, and Ecology. In Insects (Vol. 13, pp. 1–25). MDPI. https://doi.org/10.3390/insects13121142

Tuan, S., Yang, C., Chung, Y., Lai, W., Ding, H., Saska, P., & Peng, S. (2016). Comparison of Demographic Parameters and Predation Rates of Orius strigicollis (Hemiptera: Anthocoridae) Fed on Eggs of Tetranychus urticae (Acari: Tetranychidae) and Cadra cautella (Lepidoptera: Pyralidae). Journal of Economic Entomology, 109, 1529–1538. https://doi.org/10.1093/jee/tow099

ÚKZÚZ © 2014-2023: Rostlinolékařský portál-kyjatka travní (online). [cit. 2022. 11. 3], dostupné z <https://eagri.cz/public/app/srs_pub/fytoportal/public/?key=%221d717fd390a3896993e5fa66fb542977%22#rlp|so|skudci|detail:1d717fd390a3896993e5fa66fb54288d|popis>

Voinovich, N. D., Reznik, S. Y., & Vaghina, N. P. (2015). Maternal thermal effect on diapause in Trichogramma species (Hymenoptera: Trichogrammatidae). Journal of Applied Entomology, 139, 783–790. https://doi.org/10.1111/jen.12214

Wolf, J., & Wade, M. (2009). What are maternal effects (and what are they not)? Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 364, 1107–1115. https://doi.org/10.1098/rstb.2008.0238

Yan, S., Wang, W. xing, & Shen, J. (2020). Reproductive polyphenism and its advantages in aphids: Switching between sexual and asexual reproduction. Journal of Integrative Agriculture (Vol. 19, Issue 6, pp. 1447–1457). Editorial Department of Scientia Agricultura Sinica. https://doi.org/10.1016/S2095-3119(19)62767-X

Yang, W., Chu, X., Li, J., & Wang, N. (2021). Two-sex life table of Nasonia vitripennis (Hymenoptera: Pteromalidae) and the effects of Wolbachia on its reproduction and parasitism of Musca domestica (Diptera: Muscidae). Journal of Asia-Pacific Entomology, 24, 436–442. https://doi.org/10.1016/j.aspen.2020.12.010

Zehnder, C. B., Parris, M. A., & Hunter, M. D. (2007). Effects of Maternal Age and Environment on Offspring Vital Rates in the Oleander Aphid (Hemiptera: Aphididae). Environ. Entomol, 36, 910–917. https://academic.oup.com/ee/article/36/4/910/471056

Zhang, Y., Wu, K., Wyckhuys, K., & Heimpel, G. (2009). Effect of parasitism on flight behavior of the soybean aphid, Aphis glycines. Biological Control, 51, 475–479. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2009.08.008