

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta životního prostředí

Katedra ekologie



Reprodukční chování u slunéček

(Coleoptera: Coccinellidae)

Diplomová práce

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

Konzultant: Ing. Michal Řeřicha

Autor: Bc. Jana Pongrácová

© 2021

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Jana Pongrácová

Environmentální vědy
Aplikovaná ekologie

Název práce

Reprodukční chování u slunéček (Coleoptera: Coccinellidae)

Název anglicky

Mating behaviour in ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae)

Cíle práce

Cílem diplomové práce bude vypracovat literární rešerši na téma reprodukčního chování hmyzu se speciální zaměřením na slunéčka. Specificky budou pojednány fenomény pohlavního výběru, polyandrie a neobvyklých typů chování (jako je nekrofilie). Cílem experimentální části práce bude ověřit vliv druhové identity, počasí a populační hustoty na výskyt páření slunéček. Navazující laboratorní experiment bude mít za úkol detailněji prozkoumat fenomén nekrofilního chování u slunéčka východního (*Harmonia axyridis*).

Metodika

Literární rešerše bude vypracována především na základě vědeckých článků dohledaných v databázi Web of Knowledge. Během terénního experimentu budou sbírána data o páření slunéček sedmitečných (*Coccinella septempunctata*) a slunéček východních (*Harmonia axyridis*) v přirozených podmínkách. Data budou sbírána v průběhu roku v různých biotopech a společně s chováním slunéček bude zaznamenáno i počasí a populační hustota slunéček na daném stanovišti. Během laboratorního experimentu bude zkoumán vliv stavu samice (živá, čerstvě mrtvá a dlouho mrtvá) a stavu samce (panik vs uspokojený milenec) na ochotu samců *Harmonia axyridis* se pářit. V jedné experimentální aréně (Petriho miska) bude umístěn vždy jeden samec a jedna samice. Během 15 minut trvajícího pozorování budou zaznamenány tyto parametry: výskyt páření (ANO/NE), čas od počátku experimentu do začátku páření, délka páření.

Doporučený rozsah práce

cca. 40 stran + přílohy dle potřeby

Klíčová slova

sluněčka, páření, polyandrie, populační hustota, nekrofilie

Doporučené zdroje informací

- Bonduriansky R (2001) The evolution of male mate choice in insects : a synthesis of ideas and evidence. Biol. Rev. 76: 305-339
- Goncalves A, Biro D (2018) Comparative thanatology, an integrative approach: exploring sensory/cognitive aspects of death recognition in vertebrates and invertebrates. Phil. Trans. R. Soc. B 373: 20170263.
- Legrand P et al. (2019) Cuticular hydrocarbon composition does not allow *Harmonia axyridis* males to identify the mating status of sexual partners. Entomol. Generalis 38(3): 211-224.
- Perry JC, Tse CT (2013) Extreme Costs of Mating for Male Two-Spot Ladybird Beetles. PLoS ONE 8(12): e81934.
- Webberley KM et al. (2002) Lack of parasite-mediated sexual selection in a ladybird/sexually transmitted disease system. Anim. Behav. 63: 131–141.
-

Předběžný termín obhajoby

2020/21 LS – FŽP

Vedoucí práce

Ing. Michal Knapp, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Konzultant

Michal Řeřicha

Elektronicky schváleno dne 3. 3. 2021

prof. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 4. 3. 2021

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 06. 03. 2021

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně a citovala jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použila a které jsou uvedeny na konci práce v seznamu literatury.

Jsem si vědoma, že na moji diplomovou práci se plně vztahuje zákon č. 121/2000Sb., 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 diplomové 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 Praze dne

.....

(podpis autora práce)

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala mé široké rodině za modlitby, podporu a všechna povzbuzení, která se mi dostalo. Děkuji svým rodičům za jejich lásku a starost v období celého studia. Děkuji Ing. Michalovi Řeřichovi za jeho podporu při sběru sluníčků, za vysvětlení všech důležitých informací a uvedení do problematiky. Děkuji mému školiteli Ing. Michalovi Knappovi, Ph.D. za jeho velkou ochotu, vstřícnost, za trpělivost při poskytování odborných rad a za nadšení, které mě motivovalo při psaní.

Dále bych chtěla poděkovat našemu Pánu Ježíši Kristu, který mě vždy láskyplně vedl a utěšoval, pomáhal ve chvílích, kdy jsem to potřebovala. Jak je napsáno v 91. žalmu, 1 a 2 verši: Kdo v úkrytu Nejvyššího bydlí, přečká noc ve stínu Všemocného. Říkám o Hospodinu: „Mé útočiště, má pevná tvrz je můj Bůh, v nějž doufám.“

Abstrakt

Rozmnožování hmyzu je komplexní systém zahrnující celou řadu chování, od námluv přes kopulaci až po postkopulační chování. Mezi reprodukčním chováním existuje také mnoho zajímavých fenoménů, mezi něž řadíme například „kopulační zátky“, traumatické oplodnění, či nekrofilii. Sexuální chování hmyzu ovlivňuje celá řada faktorů. V první části mé práce se zaměřuji na měření vlivu druhové identity, počasí a populační hustoty na páření slunéček východních (*Harmonia axyridis*) a slunéček sedmičkových (*Coccinella septempunctata*) v přirozených podmínkách. V navazujícím laboratorním experimentu detailněji zkoumám nekrofilní chování u slunéčka východního (*Harmonia axyridis*), kdy se zaměřuji, na vliv panictví samců, přítomnosti chemických stop živých samic uvnitř Petriho misek a statusu samic (živá, čerstvě mrtvá, dlouho mrtvá) na výskyt páření, jeho rychlost a délku trvání. Terénní pozorování slunéček jsem provedla na celkem 16 lokalitách, přičemž populační hustota dané populace byla měřena jako počet pozorovaných jedinců na lokalitě v časovém úseku 15 minut. Z experimentu vyplynulo, že podíl pářících se jedinců u slunéček ovlivňuje především aktuální populační hustota a identita druhu. Z navazujícího laboratorního experimentu vyplynulo, že kopulace byla pozitivně ovlivněna čerstvostí samice (živá samička, 1 den stará mrtvola, 14 dní stará mrtvola), pravděpodobnost kopulace také ovlivňoval status samce, tedy to, zda se jednalo o panice, či již opakovaně pářícího se samce, přičemž panice měli průkazně vyšší výskyt kopulací než již spáření samci. Vyloučen byl efekt Petriho misky (přítomnost chemických stop živých samic uvnitř Petriho misek). Dá se předpokládat, že samci slunéček nedokáží rozeznat živou samičku od čerstvě mrtvé, ale déle mrtvou samičku již páří výrazně méně. V sexuální komunikaci slunéček zřejmě hrají významnou úlohu těkavé chemické látky, které se uvolňují z těla samičky (feromony), ale i stabilní látky zůstávající na těle samičky i po její smrti, jako jsou kutikulární uhlovodíky.

Klíčová slova: *Harmonia axyridis*, *Coccinella septempunctata*, nekrofilie, páření, polyandrie, populační hustota, slunéčka, teplota

Abstract

Insect reproduction is a complex system involving a variety of behaviors, from partner search to copulation to post-copulatory behavior. There are also many interesting phenomena among reproductive behaviors, including "copulation plugs", traumatic insemination, and necrophilia. The sexual behavior of insects is influenced by a number of factors. In the first part of my thesis, I focused on measuring of the influence of species identity, weather conditions and local population density on the occurrence of mating behavior in *Harmonia axyridis* and *Coccinella septempunctata* ladybirds under natural conditions. In a follow-up laboratory experiment, I examined in more detail the necrophilic behavior of the *Harmonia axyridis*, focusing on the effects of male mating status, the presence of chemical traces of live females inside Petri dishes and female freshness (live, fresh dead or long dead female) on mating behavior. Field observations of ladybirds were performed at 16 sites, and the population density of a given population was measured as the number of observed individuals at the site per 15 minutes. The field experiment showed that the proportion of mating individuals in ladybirds is influenced mainly by the local population density and species identity. A follow-up laboratory experiment showed that the mating probability was positively affected by the freshness of the female (live female, 1-day old corpse, 14-days old corpse) and the status of the male, i.e., whether male was virgin or already repeatedly mated; while virgin males mated at higher rate than previously mated ones. The effect of the Petri dish (presence of chemical traces of live females inside the petri dishes) was not significant. It can be assumed that male ladybirds cannot distinguish a live female from a freshly dead, but a longer dead female were mated significantly less frequently. Volatile chemicals that are released from the female's body (pheromones), as well as stable substances that remain on the female's body even after her death, such as cuticular hydrocarbons, appear to play an important role in the sexual communication of ladybirds.

Keywords: *Harmonia axyridis*, *Coccinella septempunctata*, ladybirds, mating behaviour, necrophilia, polyandry, population density, temperature

Obsah

1. Úvod.....	9
2. Cíle práce	10
3. Literární přehled	11
3.1.1 Reprodukční soustava hmyzu	11
3.1.2 Pohlavní rozmnožování hmyzu	13
3.1.3 Prekopulační chování	13
3.1.4 Kopulace	14
3.1.5 Postkopulační chování	15
3.1.6 Polyandrie	16
3.1.7 Pohlavní výběr u hmyzu	18
3.1.8 Chemická komunikace.....	20
3.1.9 Kutikulární uhlovodíky.....	22
3.2 Rozmnožování slunéčkovitých	23
3.2.1 Základní charakteristika čeledi Coccinellidae	23
3.2.2 Polyandrie u slunéčkovitých	24
3.2.3 Teorie výběru partnerů	25
3.2.4 Sexuálně přenosné choroby	26
3.2.5 Nekrofilie	27
4. Experimentální část	29
4.1 Vliv druhové identity, počasí a populační hustoty na výskyt páření slunéček	29
4.1.1 Charakteristika studovaných druhů.....	29
4.1.2 Metodika - sběr dat	30
4.1.3 Sledované parametry.....	31
4.1.4 Metodika - analýza dat.....	32
4.1.5 Výsledky	32
4.1.6. Diskuse.....	35
4.2 Experiment zaměřený na nekrofilii slunéček v laboratorních podmínkách	37
4.2.1 Metodika – sběr a chov slunéček	37
4.2.2 Metodika – sběr dat	37
4.2.3 Metodika - analýza dat.....	38
4.2.4 Výsledky	39
4.2.5 Diskuze	42
5. Závěr	45
6. Seznam použitých zdrojů	46
7. Přílohy	55

1. Úvod

Rozmnožování hmyzu je velice rozmanité a jeho studium je významné i pro člověka. Hmyz je mimořádně plodný, a zahrnuje druhy, které jsou důležité při hospodaření v zemědělství (např. *Apis mellifera*), nalezneme zde také škůdce (např. *Leptinotarsa decemlineata*) či vektory mnoha lidských chorob (např. *Ixodes ricinus*).

Pro správné pochopení rozmnožování je důležité si uvědomit, že probíhá buď pohlavní (gonochorismus), či nepohlavní cestou (partenogeneticky). Jedním z nejsložitějších rozmnožovacích cyklů podstupují právě mšice, které tyto přístupy kombinují (Wieczorek et al., 2019). Pro úspěšné rozmnožení je důležitý správný výběr partnera, a to je závislé na mnoha faktorech. Hmyz zde dělíme na jedince polygamní (zahrnující páření s více partnery), či monogamní (páření jednoho samce s jednou samicí) (Franco, 2011).

V celém systému rozmnožování existuje také mnoho fenoménů, mezi něž patří traumatické oplodnění (Peinert et al., 2016), „kopulační zátky“ (Dickinson & Rutowski, 1989), či nekrofilie (Wang & Meyer-Rochow, 2021).

2. Cíle práce

Cílem teoretické části diplomové práce je vypracování literární rešerše na téma reprodukčního chování hmyzu se zaměřením na slunéčka a se specifickým zaměřením na fenomény pohlavního výběru, polyandrie a neobvyklých typů chování jako je nekrofilie.

Cílem experimentální části práce je ověření vlivu druhové identity, počasí a populační hustoty na páření slunéček východních a slunéček sedmitečných v přirozených (venkovních) podmínkách. V navazujícím laboratorním experimentu se jedná o detailnější prozkoumání fenoménu nekrofilního chování u slunéčka východního (*Harmonia axyridis*). Cílem experimentu je otestovat předpoklad, že samci budou rychleji a déle kopulovat s živými samicemi než s mrtvými a že nejvíce odmítány budou nejstarší mrtvoly. Dále bude testován vliv panictví samců a přítomnosti stop po aktivitě živých samic uvnitř arén (Petriho misek) na výskyt páření, jeho rychlost a délku trvání.

3. Literární přehled

3.1 Rozmnožování hmyzu

3.1.1 Reprodukční soustava hmyzu

Reprodukční orgány hmyzu jsou velice variabilní, ale i přesto lze popsat jejich základní vlastnosti. Hlavní funkcí samičích pohlavních orgánů je produkce vajíček a jejich ochranných obalů. Vaječníky jsou složeny z většího počtu trubic – ovariol, které vyústíují do společného vejcovodu (Čelechovský, 2008). Mezi další funkce patří uchování spermatu do doby, než dojde k fertilizaci, k tomuto účelu slouží orgán zvaný spermatéka. Spermie jsou uloženy ve spermatéce (často i od různých sameců) po dlouhou dobu-u včel i více než 3 roky (Kodrík, 2004).

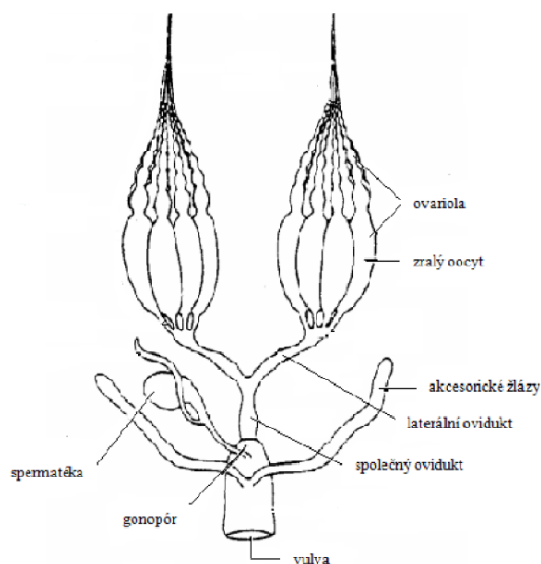
Struktura jednotlivých reprodukčních systémů se však může u různých druhů hmyzu lišit. Za zmínku zde stojí složitá reprodukční soustava mšic, kde se cykly rozmnožování střídají, střídá se zde partenogenetické (nepohlavní) a pohlavní generace, reprezentovaná oviparními samičkami (Wieczorek et al., 2019). Cyklus začíná líhnutím zakladatelek (fundatrix) na zimním hostiteli, kterým je převážně dřevina. Následuje generace bezkřídлых samiček, která se živí na rostlinných pletivech. Když začnou pletiva stárnout, začnou se líhnout okřídlené samičky, které přelétají na sekundární hostitele. Když se sníží teplota vzduchu a zkrátí fotoperioda, začnou se líhnout samečci, kteří opět přelétávají na zimní hostitele, tam probíhá páření se samičkami, které poté nakladou vajíčka k pupenům, nebo do prasklin kůry, kde přezimují. Tak se celý cyklus uzavírá (Rychlý & Fryč, 2018).

Co se týče samotných spermií, jejich délky a tvaru, hmyz vykazuje vysokou mezidruhovou variaci a řadu extrémů. Nejkratší bičíkaté spermie na světě, které byli popsány u zvířat, jsou spermie endoparazitické vosy (*Cotesia congregata*), jejich délka dosahuje pouhých 6,6 μm , tomu je uzpůsobena i extrémně malá spermatéka. Pro srovnání, spermie *Drosophila bifurca* jsou téměř 6000krát delší (Bredlau et al., 2020).

Mezi nejdelší spermie, které byli popsány v živočišné říši jsou spermie již výše zmiňované *Drosophila bifurca* (ovocné mušky), spermie tohoto druhu mušky dosahují délky okolo 6 cm, což je téměř 20ti násobek celé délky mušky. Buňky mají svinutý tvar a jsou předávány samicím ve spletitých cívkách (Méry & Joly, 2002).

Samotný přenos spermií do spermatéky a jejich postupné uvolňování k vajíčkům je zajištěn pohybovou aktivitou spermií, někdy ale dochází k pomáhání kontrakcí reprodukčního traktu. Zralá vajíčka se pohybují skrze ovidukty až do gonopór, kde dojde k fertilizaci vajíček. Akcesorické žlázy (nazývané též cementové) slouží k tvorbě speciálního sekretu, který usnadňuje kopulaci a zároveň slouží jako podklad pro vajíčka. U některých skupin hmyzu se na zadečkových člácích vyvinuly speciální kutikulární výrůstky zvané ovipository (kladélka), které slouží k umístění vajíček (Kodřík, 2004). Kladélko se často může teleskopicky vysouvat a pronikat na místo, které samička uzná za vhodné. Je opatřeno řadou smyslových brv, které informují matku o vhodnosti substrátu pro kladení. U některých blanokřídlých (vosy, včely, mra-
venci) ztratilo kladélko původní význam a přeměnilo se na jedem vybavené žihadlo. Celá samičí reprodukční soustava je zakončena vulvou.

Hlavní funkcí samčích pohlavních orgánů je produkovat a uchovávat spermie. Mezi hlavní části samčí pohlavní soustavy patří varlata, chámovod a akcesorické žlázy. Funkcí těchto žláz je produkce speciálního sekretu – spermatoforu, který slouží k ochraně a výživě shluků spermií. Sekret akcesorických žláz také usnadňuje páření a může ovlivňovat i samičí chování (Kodřík, 2004).



Obrázek 1: Zjednodušené schéma samičí reprodukční soustavy. Převzato a upraveno od Kodřík (2004).

3.1.2 Pohlavní rozmnožování hmyzu

Hlavním cílem pohlavního rozmnožování je úspěšné páření a zplození další generace, a to je závislé na mnoha faktorech. Jednou z důležitých aktivit předcházející páření je výběr partnera (pohlavní výběr). Tento pohlavní výběr spolu v kombinaci s výběrem přírodním zajišťuje, že jedinci nejlépe přizpůsobeni místním podmínkám se množí a předávají své geny následující generaci. Přírodním výběrem je pak myšlen proces posunu fenotypových znaků, směrem ke zvýšené adaptaci jedince a jeho potomků (Hadač & Hadačová, 1953). Pohlavní rozmnožování zajišťuje vysokou genetickou variabilitu jedinců. Nevýhodou pohlavního rozmnožování je potřeba najít vhodného partnera, který by vyhovoval svým fitness a byl by nejlepší volbou pro budoucí generace. (Green-way et al., 2015; Drapeau & Wereen, 1999).

Výběr ideálního partnera může být obtížný a mnozí partneři jsou navíc vybíraví. Partneři musí být v dobré kondici a zároveň být dostatečně atraktivní natolik, aby přilákaly jedince opačného pohlaví. Pokud jsou příhodné podmínky prostředí (vhodné klima, teplota, povětrnostní podmínky, dostatek potravy atd.), výběr partnera není až tak zásadní volbou. Vyšší nároky na výběr partnera by se měly vyskytovat ve stresujícím (suboptimálním) prostředí. Ovšem pokud jsou partneři příliš vybíraví, nemusí ke konečné reprodukci vůbec dojít a tím může dojít až k ohrožení existence dané populace (Steiger & Stokl, 2014).

Hmyz můžeme rozdělit do dvou základních skupin na hmyz polygamní a monogamní. Monogamní chování je párování jednoho samce s jednou samicí, zatímco polygamie zahrnuje páření s více partnery (Franco, 2011).

3.1.3 Prekopulační chování

Hmyz používá mnoho způsobů, jak přivábit partnera, aby vyvolal jeho zájem a tím zajistil zabezpečení páření. Mezi zajímavé způsoby lákání partnera patří stridulace, která se vyskytuje u zástupců rovnokřídlého hmyzu (Orthoptera) (Kočárek, 2013). Například, cvrček polní (*Gryllus campestris*) si hloubí podzemní nory, ve kterých přečkává zimu. Na jaře potom samičky nory opouštějí a pohybují se volně v prostoru. Samečci poté lákají samičky do nory pomocí charakteristického zvuku – stridulace.

Jejich křídlo je vybaveno ozubenou lištou, kterou třou o žilku druhého křídla. K zesílení zvuku používají rezonanční políčko – tzv. harfu (pružnou blanku napnutou mezi žilkami), která potom vydává velmi čistý tón a funguje jako rezonátor. Samičky mají na holeni umístěny tympanální orgány, pomocí kterých poté zachycují zvuk (Drbohlavová, 2013).

U některých druhů hmyzu se vyvinuly nápadné znaky, které slouží k přilákání partnera. Často se jedná o znaky vizuální (větší objem těla, nápadné zbarvení), některé druhy používají k sexuální komunikaci světélkování. Bezkrídle samičky světlušek se snaží například přilákat partnery tím, že ohýbají zadeček nad hrud' a vábí pomocí bioluminiscenčních orgánů rozzářenými zadečky létající samečky (Baudry et al., 2020)

Samečci také často samičkám přináší „svatební dary“, ty mohou být různého druhu a původu, od ulovené kořisti po látky vyloučené samečkem během kopulace. Gwynne (2008) je charakterizoval do 3 základních skupin. Jedná se o dary svatební (nuptial gifts), dary orální (oral gifts) a dary klíčové (seminal gifts). Mezi dary svatební řadí ty látky, které mají blahodárný vliv na samičku a jsou požívány samičkou během páření. Dary orální jsou dary, které byli shromážděny za účelem kopulace a jedná se o látky ze slinných nebo reprodukčních žláz. Dary klíčové jsou pak dary, které mohou zahrnovat živiny, nebo speciální obranné chemikálie (například proti predaci).

3.1.4 Kopulace

Kopulaci nazýváme akt splynutí dvou a více pohlavních buněk. Je důležité si uvědomit, že ne každý sexuální kontakt vede nutně k inseminaci. Samice mnoha druhů (např. octomilky rodu *Drosophila*) před vlastní kopulací provádějí tzv. pseudokopulaci, při níž nikdy k inseminaci nedojde (Štys, 1996). Oplození pak může probíhat tak, že spermie jsou vypuštěny do genitálního ústrojí samice, takovému oplození říkáme oplození vnitřní. Vnější oplození lze pozorovat u rybenek, či chvostoskoků. K oplození dochází přenosem spermatoforu, který je volně uložen na povrchu půdy, či vody a samice je sbírá svým genitálem. (Chahartaghi et al., 2006).

Páření je u hmyzu velmi variabilní a existuje také mnoho extrémů. Jedním z nich může být i tzv. traumatické oplození. Tento druh oplození můžeme pozorovat například u řásnokřídlych (Strepsitera) (Peinert et al., 2016). Většinu svého života

stráví jako endoparazit v tělech jiných druhů hmyzu (vosy, včely atd). Volně žijí pouze samečci a první larvální stádia. Samečci žijí velmi krátce (v řádu hodin), nemají vyvinuté ústní orgány a jejich jediným úkolem je reprodukce. Neoplozené samičky vypouštějí feromony, které samečci dokáží zachytit i během letu. Poté dochází k samotné kopulaci, která může probíhat i na letící vose. Samičky mají vystrčenou zadní část těla ven z hostitele, samec během kopulace prorazí kůži samičího pohlaví penisem a samotné spermie vstříkují přímo do těla samičky (Peinert et al., 2016).

Někdy se také může stát, že hmyz nesprávně identifikuje ostatní partnery, což může být způsobeno omezenými smysly. Byla například pozorována kopulace u brouků z řádu krascovití (*Julidimorpha bakewelli*), kteří mají ve zvyku se shromažďovat na pivních lahvích a kopulovat s nimi. Samci jsou zřejmě přitahováni lomem světla vytvářenými hnědými skleněnými hrboly lahví, které připomínají obří samičky s velmi podobnou barvou i povrchem. V důsledku tohoto chování může dojít až k ohrožení druhu (Gwynne & Arentz, 1983).

Dalším fenoménem jsou „kopulační zátky“ (mating plug), ty jsou pozorovány u mnoha druhů zvířat, jedná se o jakýsi umělý uzávěr, který je vytvořen samcem po páření a vložen do samičí dělohy. Předpokládá se, že tato zátky mají sloužit jako snaha zabránit samici oplození s jiným samcem (Dickinson & Rutowski, 1989).

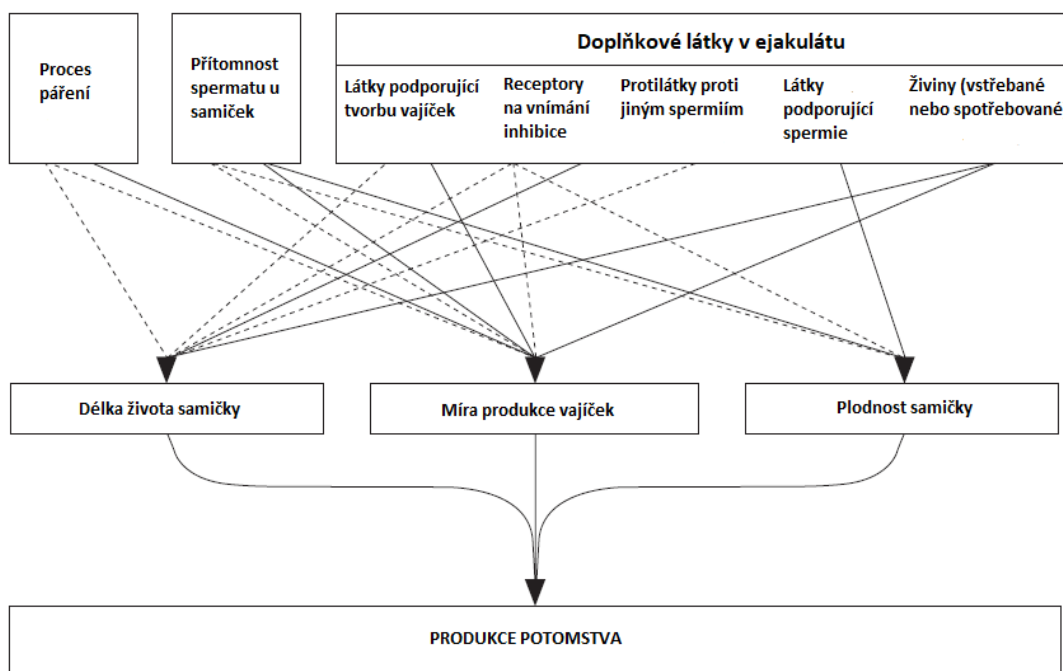
3.1.5 Postkopulační chování

U některých skupin hmyzu se můžeme setkat i s postkopulačním chováním, které slouží k zajištění paternity (otcovství). Toto chování můžeme pozorovat u vážek (Odonata). Postkopulační chování u vážek lze rozdělit na chování strážné (bezdotykové), kdy se sameček vznáší, nebo sedí u samice v průběhu kladení vajíček a ochraňuje samičku od jiných samců (Waarge, 1984) a chování kontaktní (Battin, 1993), kdy sameček a samička celou dobu létají ve spojení známé jako tandemová vazba.

U některých druhů dokonce sestupuje samička spolu se samcem pod vodu. Samice některých druhů vážek kladoucí vajíčka pod vodu, umí pod vodou dýchat. Jejich tělo se potáhne vzduchovým filtrem zvaným plastron, bublina vzduchu mezi jemnými chloupky je v kontaktu s průduchy, a tak dokáží dýchat otevřeným tracheálním systémem (Dolný, 2016).

3.1.6 Polyandrie

Polyandrie, neboli páření samice s více samci se často vyskytuje u sociálního hmyzu a poskytuje celou řadu výhod i nevýhod. Nejedná se zde přitom jen o přenos spermií, ale i o doplňkové látky, které se spolu s ejakulátem přenáší do samičky (viz obrázek 2). Například, života-schopné spermie v samičce dokáží stimulovat produkci vajíček (Gromko et al., 1984), nicméně nadbytek spermií dokáže produkci vajíček ovlivnit negativně (Eberhard, 1996). Narážíme zde na jev, kterému říkáme polyspermie, kdy je vajíčko oplodněno více než jednou spermií. V ejakulátu se také vyskytují látky, které podporují tvorbu vajíček, tyto látky mohou zvýšit fitness samičky, ale vzhledem k potřebné energii na vynaložení kladení mohou také zkracovat délku života (Partridge & Farquhar 1981). Přímé účinky polyandrie na samičí fitness jsou tedy těžce předvídatelné, nicméně Arnqvist & Nilsson (2000) se ve své práci pokusily o shrnutí pozitivních a negativních účinků podstatných faktorů, které mohou ovlivňovat produkci potomstva.



Obrázek 2: Souhrn známých účinků páření na fitness samiček hmyzu. Přerušované čáry představují negativní účinky na jednotlivé komponenty samičího fitness, plné čáry představují pozitivní účinky. Převzato a upraveno od Arnqvist & Nilsson (2000).

Typickým příkladem polyandrie je chování včely medonosné (*Apis mellifera*). Včelí matka je největším jedincem ve včelstvu. Na rozdíl od dělnic má plně vyvinuté pohlavní orgány, chybí jí však voskotvorné a hltanové žlázy. Říjnost matky začíná již pátý den po vylíhnutí, u trubců je to den desátý. V říjnu začínávají nalétávat trubci a říjné matky na tzv. shromaždiště. Jedná se o místo, kde dochází k následnému páření. Na shromaždišti bývá i několik tisíc trubců, bez ohledu na přítomnost matek. Není zcela jasné, podle čeho trubci a matky shromaždiště najdou, ale je známo, že svoji úlohu v navigaci hraje tvar horizontu a rozdělení světla (Čermák, 2008).

Vlastní páření probíhá za letu ve výšce 10-20 metrů nad zemí. Během jednoho snubního letu se matka dokáže spářit v průměru s 8–12 trubci, přičemž páření probíhá několik minut. Snubních letů může matka absolvovat několik. Tým včelařských odborníků z Německa (Schlüns et al., 2005) zjistil, že se matka rozhoduje pro vícečetné snubní lety jen tehdy, pokud nemá ve spermatece dostatek spermií. Z prvních vylíhnutých dělnic bylo dokonce možno stanovit až 18 různých otců. Matka tedy během celého života oplodňuje vajíčka spermiemi všech trubců, se kterými se spářila. Toto chování zajišťuje vysokou genetickou diverzitu, která včelstvu poskytuje odolnost a schopnost přežití i v nehostinných podmínkách. Pokud například dojde ve včelstvu k vypuknutí nemoci, genetická variabilita zajišťuje vyšší schopnost přežít a odchovat další generace potomstva (Přidal, 2009).

Podobné chování můžeme pozorovat i u mravenců. Mraveniště je osídleno královnou, dělnicemi a samci. Královna se dožívá až 20 let a její hlavní úlohou je kladení vajíček. Mravenci jsou typičtí svou haplodiploidíí. Z oplozených vajíček se líhnou dělnice, které jsou diploidní a z neoplozených vajíček se potom rodí haploidní samci. Budoucí královny a samci se rodí obvykle jednou do roka a na rozdíl od dělnic jsou opatřeni křídly pro následné rojení.

Signálem pro rojení bývají nejrůznější atmosférické podmínky, jedná se zde především o teplotu, tlak a vlhkost vzduchu (Amcha, 2015). Kopulace probíhá za letu, kdy se samička spáří vždy s několika samci a jejich pohlavní buňky si uloží v těle. Po spáření královnám odpadnou křídla a začnou si hledat hnízdo pro založení nové kolonie. Samečci krátce po spáření umírají.

U některých druhů mravenců funguje jev zvaný kooperace. Královny si spoluzakládají hnízda a část svého života prožijí společně. Spoluzakládání kolonií poskytuje řadu výhod. Při počátečním zakládáním hnízda se touto spoluprací zvyšuje šance přežití královen, podporuje se rychlejší vývoj plodů a zvyšuje se velikost počátečních pracovních sil, kooperace také poskytuje větší ochranu před abiotickými vlivy a predací. Ve většině případů je však spolupráce pouze přechodným jevem, poté, co se vylíhnou první dělníci, nastává mezi královnami boj a v hnízdě obvykle zůstává pouze jedna, nejschopnější královna, která pokračuje v kladení vajíček (Aron et al., 2020).

Polyandrie je také důležitá pro zabezpečení populace a poskytuje i genetické výhody. Například, bylo zjištěno, že pravděpodobnost zaniknutí u potemníků hnědých (*Tribolium castaneum*) byla nižší u populací, které zakládaly samičky, které měly příležitost polyandrie (pravděpodobnost zaniknutí 9 %), než u populací, kde samičky tuto možnost neměly a pářily se pouze s jedním partnerem (míra zaniknutí 34 %) (Lewis et al., 2020). Také se dá se předpokládat, že promiskuitní samičky jsou plodnější a mají lepší životaschopnost vajíček (Bayoumy & Michaud, 2014).

Polyandrie se však nevyskytuje jen u eusociálního blanokřídlého hmyzu, ale je známá i v dalších taxonech. Například druh brouka z čeledi mandelinkovitých *Chrysomelid cobaltinus* je známý pro svou extrémní polyandrii (Schwartz & Peterson, 2006), dospělí jedinci tráví většinu svého života na hostitelských rostlinách, které slouží jako zdroj potravy, místo páření i místo na umístování vajíček. Období, ve kterém jsou schopni se pářit trvá 6-8 týdnů a během této doby se dokáží spářit v průměru 27krát, přičemž každá samička se v průměru spáří s 12-13 různými samci.

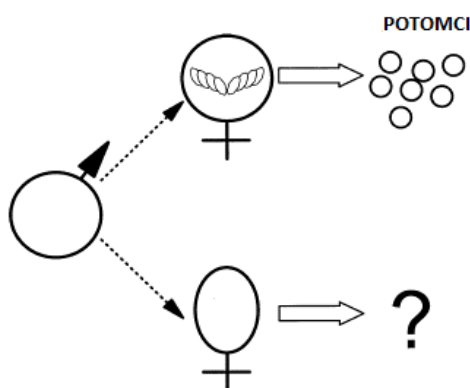
3.1.7 Pohlavní výběr u hmyzu

Pro plné pochopení pohlavního chování a selektivního výběru partnerů je důležité si uvědomit, že samičky a samci mezi sebou vedou neustálý konkurenční boj. Konkurence mezi samci zjevně existuje u mnoha druhů a byla základem Darwinovy definice sexuálního výběru, zatímco konkurence mezi samičkami není příliš rozšířená, i když se vyskytuje například u několika druhů sociálního hmyzu (Clutton – Brock, 2009).

Samci a samičky investují do rozmnožování rozdílné množství energie. Vajíček obvykle bývá pouze omezené množství, kdežto spermií je mnohem více. Narozdíl

od samců, samičky mezi sebou často soutěží o zdroje nezbytné pro úspěšnou reprodukci, kdežto samci soutěží spíše o přístup k samičce. Základním předpokladem samičí volby je jistý stupeň promiskuity samičky. Má-li si totiž vybírat samce dle kvality, je nutné, aby „vyzkoušela“ alespoň několik samců (Štys, 1996). Samci také často nabízejí samičkám nutriční svatební dar v podobě „spermatického balíčku“, který často obsahuje proteiny jako dar pro samičku (Lewis et al., 2011). Čím vyšší je energetická hodnota takového balíčku, tím větší je šance samce, že jeho spermatofor nebude odmítnut. Samci také často o samičku mohou zápasit s jinými samci téhož druhu. Pro příklad, u nosorožků samci zápasí tak, že používají k zápasům své rohy (Puker et al., 2011). Avšak ne vždy je samičí volba zásadní. Například u druhů, kde probíhá vysoká konkurence samců a samci se téměř násilně páří se samičkami, nemusí samičí volba hrát významnou roli (Rubenstein, 2012).

Clutton-Brock (2009) byl ve své práci jeden z prvních, kdo požadoval výslovné předefinování teorie sexuálního výběru tak, aby zahrnovala i konkurenci mezi samičkami, tedy situaci, kdy si partnera vybírá sameček. Tato volba byla zaznamenána u 57 druhů hmyzu patřící do 11 řádů a 37 čeledí (Bonduriansky, 2011). Mužskou volbu partnerky (male choice) můžeme zaznamenat například u brouků, kde páření probíhá v agregacích (*Brentus anchorago*, *Tetraopes tetraophthalmus*, *Lytta magister*). Existují i rozmanité systémy v řádu dvoukřídlých (*Diptera*), kdy bylo u několika druhů (*Empis borealis*, *Ramphomyia*) zaznamenáno úplné převrácení sexuálních rolí, protože svatební dary, které byly samičkám přinášeny snižovaly jejich plodnost (Bonduriansky, 2011).



Obrázek 3: Preference páření u samců a kvalita samice. Upraveno a převzato od Bonduriansky (2011).

Pokud je kopulace pro samce nákladná a je omezen počet partnerů, předpokládá se, že samci maximalizují svůj reprodukční úspěch tím, že budou selektivně vybírat samice, které jim přijdou sexuálně kvalitnější (Barbosa, 2011). Podobně jako u situace, kdy si samička vybírá samečka, sameček si vybírá samičku pravděpodobně na základě fenotypových ukazatelů plodnosti. Může se jednat například o to, že sameček si vybírá samičku na základě produktivity a vyzrálosti vajíček. Bonduriansky (2011) ve své práci zmiňuje teorii, která tvrdí, že čím větší má samička rozměr těla (čím je širší), tím více dokáže vyprodukovat potomků a je pro samce atraktivnější (viz obrázek 3).

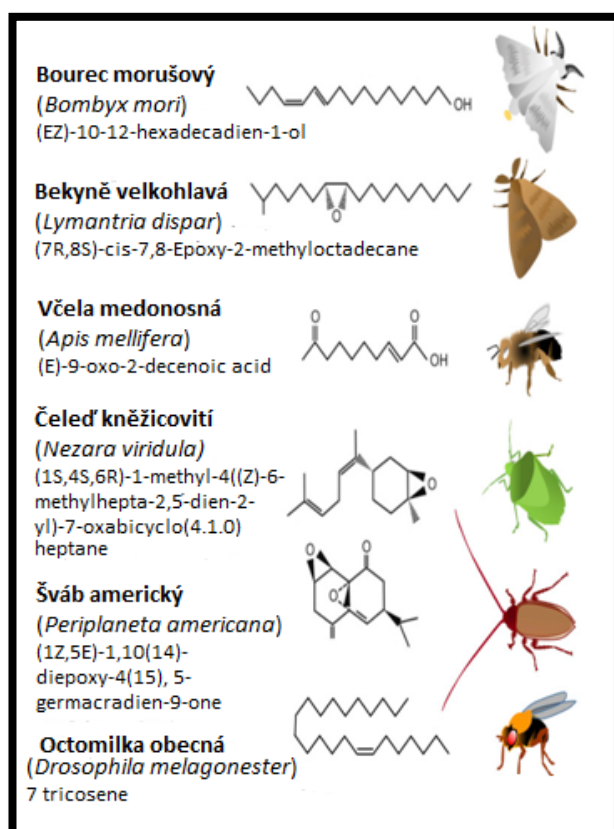
3.1.8 Chemická komunikace

Chemická komunikace hraje v životě hmyzu důležitou roli a probíhá na základě přijímání a vysílání specifických signálů. Hmyz je proto vybaven receptory, které tyto signály dokáží transformovat a vysílat pomocí různých fyzikálních vlastností. Tohoto využívají i rostliny, které pomocí inhibičních chemikálií zrazují své hostitele, využívají k tomu aromatické sloučeniny, které korelují s určitými látkami využívanými pro vnitrodruhovou komunikaci hmyzu (Schiest, 2010).

Law & Regnier (1971) navrhli označení semichemikálie pro všechny látky, které přenáší informace mezi organismy, přičemž užití slova semichemikálie pochází z řeckého *semeion*, což znamená signál. Semichemikálie můžeme dále rozdělit do dvou kategorií na allelochemikálie – látky přenášející informace mezi organismy různých druhů a feromony (látky ovlivňující chování jedinců stejného druhu; Whittaker & Feeny, 1971).

Feromony jsou komunikační látky ovlivňující chování většiny živočichů (Luxová & Valterová, 2006). Fadl Ali & Morgan (1990) ve své práci feromony rozdělili do 9 kategorií. Jedná se o feromony sexuální, feromony sloužící k pozvání (př. u parazitů na hostitele), agregační feromony, feromony určeny pro zvětšení disperzity (snížení vnitrodruhové konkurence), poplašné feromony, feromony pro značení tras, feromony pro značení teritoria, feromony vyskytující se na povrchu těla hmyzu a feromony indukující smrt. Tyto feromony jsou používány mezi mravenci, pokud je tímto feromonem pomazán živý mravenec, nebo jakýkoli jiný objekt, je s ním zacházeno jako s mrtvým mravencem (Fadl Ali & Morgan, 1990).

Sexuální feromony dokáží přilákat partnera na velké vzdálenosti. Byla například zaznamenána pozorování u samic bource morušového (*Bombyx mori*), které byli schopné přilákat samce až na vzdálenost 11 km (Regnier & Law, 1968). V roce polovině 20. století provedli Adolph Butenandt et al. (1959) jako jedni z prvních izolaci a identifikaci látky sexuálního atraktantu, která přitahuje právě bource morušové. Krátce po vyoření z kukly dospělá samice můry uvolňuje sexuální feromon do ovzduší a samci jsou poté okamžitě přitahováni k samici, která zvyšuje jejich vzrušení a vede je k charakteristickému mávání křídel. Po 20 letech intenzivní práce bylo z půl milionu samic extrahováno 12 mg derivátu sloučeniny a v roce 1959 byla objevena látka bombykol, která je hlavní součástí tohoto atraktantu, tedy sexuálního feromonu bource morušového (Butenandt et al., 1959). Sexuální feromony se uvolňují pouze v určitém období života hmyzu a jsou uvolňovány v mnoha formách. V řádech Coleoptera, Hymenoptera, Orthoptera, Diptera a Homoptera vysílají feromonové signály převážně samičky (Cardé & Baker, 1984).



Obrázek 4: Molekuly feromonů hmyzu ilustrující rozmanitost chemických struktur. Upraveno a převzato od: Jacquin-Joly & Groot (2018)

3.1.9 Kutikulární uhlovodíky

Kutikula chrání hmyz před různými podmínkami (např. patogeny), ale jedním z nejdůležitějších rysů je ochrana před ztrátou vody. U většiny hmyzu jsou hlavními sloučeninami ve voskové (lipidové) vrstvě uhlovodíky. Uhlovodík je organická molekula skládající se pouze z uhlíku a vodíku. Uhlovodíky vylučované řadou žláz na pokožce hmyzu jsou označovány jako kutikulární uhlovodíky a jsou biologicky velmi stabilní (Driffhout, 2009). Například bylo zjištěno, že kutikulární uhlovodíky sršňů zůstaly nezměněny i po 20 letech skladování při stabilních teplotách (Martin et al., 2009). Kutikulární uhlovodíky (CHC) tvoří na epikutikule hmyzu tenkou voskovou vrstvu, chránící organismus, která je složena z volných lipidů a ze směsi nenasycených a nasyčených uhlovodíků s lineárními i rozvětvenými řetězci (Legrand et al., 2019). Ačkoli kutikulární uhlovodíky slouží primárně jako ochrana před vysycháním, mají důležitou funkci i v komunikaci hmyzu (Driffhout, 2009).

V mnoha skupinách eusociálního hmyzu se setkáváme s tím, že v koloniích má výsadní postavení alfa samice, která produkuje vajíčka. Bylo například popsáno, že u mravců druhu *Dinoponera quadriceps* měla samice produkující vajíčka na sobě mnohem více kutikulárních uhlovodíků 9-hentriacontenu, než ostatní sterilní mravenci, což jednoznačně identifikovalo její status v rámci kolonie (Moonin et al., 1998). Zbývajících 80 uhlovodíků měli všichni mravenci z kolonie v podobném množství. Pokud byla alfa-samice odstraněna z kolonie, pak jedna z dělnic navýšila svůj počet uhlovodíků 9-hentriacontenu a získala tím postavení alfa samice (Howard & Blobgust, 2005).

Jako další příklad lze uvést studii, kde bylo zjištěno, že kutikulární uhlovodíky, které obsahují směs (2) -9-trikosenu a rozvětvené alkany s 28 až 30 uhlíky způsobují, že samečci mouchy domácí (*Musca domestica*) nalétají a přistávají na modelech podobných mouchám, na které byli tyto uhlovodíky nanášeny (Uebel et al., 1975).

3.2 Rozmnožování slunéčkovitých

3.2.1 Základní charakteristika čeledi Coccinellidae

Čeď slunéčkovitých (Coccinellidae) zahrnuje přibližně 6000 druhů, které jsou popsány v 360 rodech a 42 kmenech (Nedvěd & Kovář, 2012).

U druhů v tribu Coccinellini jsou vajíčka kladena většinou ve snůškách po 20-80, u menších druhů v menších skupinách, nebo jednotlivě. Část vajíček zůstává neoplozená a slouží jako výživa pro nově vylíhlé larvy z téže snůšky. Průměrná plodnost za celý život samičky u velkých plodných druhů činí asi 1000 vajíček, u malých a vzácných druhů asi 200 (Nedvěd, 2020). Larvy a dospělá slunéčka se často živí podobnou potravou, ale vhodnost potravy pro u se může lišit v závislosti na druhu. Obecně platí, že hlavní a evolučně původní potravní strategií v rámci čeledi Coccinellidae je kokcidofágie – požívání červců, nezávisle na ní se vyvinula afidofágie – požívání mšic, ta je hlavní potravní strategií v tribu Coccinellini (Esclona et al., 2017). Specialisty lze však najít i uvnitř jednotlivých tribů. Například v afidofágním tribu Coccinellini existují také druhy, které se dravě neživí, jako je fytofágní *Bulaea lichatschovii* (Hodek & Evans, 2012). Někteří Coccinellini se také živí hyfami hub a konidii, které rostou na listech rostlin (padlím), jsou tedy označovány jako mykofágní (Nedvěd, 2020).

Všechny druhy slunéček žijící v ČR prochází během larválního vývoje čtyřmi larvální instary, které jsou od sebe odděleny svlékáním kutikuly. Na konci čtvrtého instaru se larva pevně přilepí anální papilou k podkladu a znehybní se, tuto fázi nazýváme prepupa. Ta se poté svlékne a vzniká kukla, ze které se po 5-12 dnech (v závislosti na druhu slunéčka a teplotě prostředí) líhne dospělé slunéčko, které se líhne z kukly až několik hodin (Nedvěd, 2020). Koncem léta a na podzim migrují slunéčka na zimoviště. Pro čeď Coccinellidae je charakteristické přezimování jedinců až v dospělosti (Holecová et al., 2018). Dospělí jedinci vstupují do období klidu a vybírají si vhodná stanoviště k přezimování ve skalních štěrbinách, v hromadách kamenů, v listí, šiškách, trsech trav apod. Stanoviště k přezimování bývají různá dle jednotlivých druhů slunéček (Holecová et al., 2018). Některé druhy slunéček přezimují v tzv. přezimovacích shlucích (agregacích), které také mohou sloužit i jako místo k brzkému jarnímu páření (Susset et al., 2018).

3.2.2 Polyandrie u slunéčkovitých

Samice slunéčkovitých jsou vysoce polyandrické a stejně jako několik dalších druhů hmyzu hromadí spermie ve spermatéce. Páření slunéčkovitých probíhá relativně dlouho a často s různými partnery. Sameček používá své nohy, aby se udržel na krovkách samičky, ta se postupně natřásá, tento pohyb pomáhá při samotné kopulaci. Ačkoli je dobře známo, že jediná kopulace stačí k tomu, aby byla oplodněna všechna vajíčka v spermatéce (Hodek, 2012), přesto polyandrie poskytuje slunéčkovitým reprodukční výhody. Páření probíhá dlouho, obvykle se jedná o 2-5 hodin, ale například u východoasijských slunéček *Aiolocaria hexaspilota* akt probíhá i několik dní. (Nedvěd, 2016). Taková dlouhá doba páření i vysoká frekvence páření může mít několik důvodů. U několika druhů bylo prokázáno, že samička klade více vajíček po několikanásobném páření, než jen po jediném (Bayoumy & Michaud, 2014). Není přitom zcela jasné, zda toto chování nezpůsobuje i výživová hodnota spermatoforu. Samec vpravuje do samičky spermie ve spermatoforu, který vedle spermií obsahuje i bílkoviny a další výživné látky. Tyto bílkoviny ovlivňují celkovou chuť samičky k dalšímu páření (Perry & Rowe, 2008).

Spermatofor pak samička může po kopulaci z pohlavního otvoru vyloučit a pozřít, čímž získá tolik potřebnou energii (Nedvěd, 2016). Perry & Rowe (2008) udělali pokus, kde použili jedince slunéčka dvoutečného (*Adalia bipunctata*), tento druh po kopulaci samičky požívá spermatofor. Dá se předpokládat, že pokud má spermatofor hlavně výživovou funkci, největší odezvu na páření budou vykazovat právě ty samičky, kterým výživná potrava chybí. Proto vystavily část slunéček stravě chudé na živiny a část slunéček měla nutričně hodnotnou potravu. Ve svém pokusu zjistili, že potrava na ovipozici a páření neměla vliv, což naznačuje, že spermatofory fungují spíše jako nástroje samečků k snížení celkového počtu páření, než přímo jako nutričně významná položka. Látky obsažené ve spermatoforu totiž nemusí mít jen výživovou hodnotu, ale mohou mít za cíl i manipulaci chování samičky například skrze ovlivnění jejích hormonů. Často se totiž můžeme u slunéček setkat i s tím, že samičky vyjádří při páření odpor a odmítnou partnera (Perry et al., 2009). Toto chování se snaží vysvětlit i několik alternativních teorií. Dá se předpokládat, že samička se chce vyhnout páření, které by pro ni bylo v určitém okamžiku nebezpečné. Páření totiž stojí samičku mnoho sil, a ne vždy je schopna páření energeticky snést a uhyne.

Další hypotézou může být to, že si samička vybírá samce podle určitých fenotypových znaků (Perry et al., 2009).

Mezi fenotypové znaky můžeme řadit zbarvení, velikost apod. Ve své práci Creed (1975) uskutečnil pokus mezi genetickými variacemi uvnitř jednoho druhu (*Adalia bipunctata*), kde zaznamenal, že větší sexuální aktivita byla mezi černými samci než červenými. Ve své práci navrhuje hypotézu, že černí jedinci mají rychlejší metabolismus, protože absorbují více slunečního světla, a proto jsou sexuálně aktivnější. Zajímavé je, že sterilita vajíček není způsobena nedostatkem spermií ve spermatéce. Bylo prokázáno, že sameček při kopulaci vyčerpá svou zásobu spermií již za hodinu a samička je tak zásobena spermiemi. V uměle vytvořeném prostředí se zkoumala doba kopulace s procentuálním oplodněním vajíček. Bylo prokázáno, že pokud spojení samičky a samečka bylo menší nebo rovno deseti sekundám, spermatéka se nestihla naplnit spermiemi a nedošlo k oplození vajíček, ta pak zůstala sterilní. Pokud spojení trvalo přibližně minutu, oplozeno bylo kolem 35 % vajíček ve snůšce. Po zhruba hodině se výsledek výrazně lišil a oplozeno bylo 80-90 % vajíček (Omkar et al., 2006).

3.2.3 Teorie výběru partnerů

Pro plné pochopení reprodukčních vlastností slunéček je důležité si uvědomit, že ne všechny spermie, které má samička ve spermatéce se nakonec dostanou k vajíčkům. Teorie výběru partnerů se z velké části zabývá výběrem partnerů před kopulací, samci používají různé prekopulační taktiky, mezi něž patří i námluvy (Omkar & Perverz, 2005; Omkar & Srivastava, 2002). U slunéčka *Propylea dissecta* samci provádějí námluvy v šesti krocích. Nejprve se snaží přiblížit k samičce, poté ji zdálky pozorují, snaží se ji prozkoumat (zhodnotit), poté se přiblíží a samičku „obejmou“, nasednou na krovky a zahájí kopulaci (Omkar & Perverz, 2005). Výběr partnerů probíhá i na základě chemických signálů, ke své komunikaci používají kutikulární uhlovodíky a feromony (Omkar & Srivastava, 2002; Slogget et al., 2011). Saxena et al. (2018) ve své práci zjistili, že samičky druhu *Cheilomenes sexmaculata* používají chemické podněty k rozpoznání partnerů a že upřednostňují samce, kteří disponují pro ně neznámými chemickými podněty. Toto může souviset s kutikulárními uhlovodíky, které fungují

jako jedinečný podpis každého jedince. Do Petriho misek byli umístěni samci a samičky, kteří spolu strávili až 10 dnů. Samice pak dostali na výběr ze známých, či neznámých partnerů. Preference neznámých, či nových partnerů se nejspíše vyvinula v důsledku polyandrie pro zajištění genetické variability potomků (Saxena et al., 2018).

Nicméně nejedná se zde jen o selekci partnerů na základě určitých fenotypových znaků, či chemických signálů před samotným spářením, ale velkou úlohu zde hraje také post-kopulační volba samice a kompetiční vlastnosti spermií (Dubey et al., 2018). Výsledná post-kopulační volba samičky není dosud plně objasněna (Dubey et al., 2018), ale předpokládá se, že zde svou úlohu hraje i kompetice spermií, která je u hmyzu, včetně slunéček, zřejmě široce rozšířená (Ueno, 1994; De Jong et al., 1993). Dospělí samci využívají různé taktiky použití spermií, aby si zvýšily své šance na otcovství. Jedná se například o dobu kopulace, vypouštění semenných tekutin, které ovlivňují chování samičky (Dubey et al., 2018) či „vyplavení“ spermií předešlého samečka ve spermatéce (Ueno, 1994). Vliv na konečnou volbu oplodnění může mít i pořadí, ve kterém se samci páří. De Jong et al. (1993) ve svém experimentu poukázali na to, že většina vajíček byla oplodněna spermiemi posledního samce, se kterým se samička pářila.

3.2.4 Sexuálně přenosné choroby

Promiskuitní chování může být spojeno s rizikem přenosu pohlavních chorob. Také u slunéček najdeme řadu parazitů a mikroorganismů, kteří se přenášejí při pohlavním styku. Předávají si je ale spíše kontaktem povrchu těla, než pohlavními orgány (Nedvěd, 2016). *Coccipolipus hippodamiae* je pohlavně přenosný ektoparazitický roztoč rozšířený například u slunéčka dvojtečného (*Adalia bipunctata*). Larvy se přenášejí během kopulace ze samce na samičku a opačně, je tedy škodlivý pro obě pohlaví. Jakmile jsou larvy přeneseny, zakousnou se do spodní části krovek hostitele a tam se vyvíjí v dospělé jedince. Živí se hemolymfou a během několika týdnů je celá spodní strana krovek pokryta koloniemi roztočů. Infekce snižuje přežití během přezimování u samců a snižuje plodnost u samiček (Webberley et al., 2002). Parazit se rychle šíří během jarní a letní sezóny, byl také zkoumán přenos parazita během zimní sezóny v návazn

osti na agregace, ten však byl vyloučen (Webberley & Hurst., 2002). Dalším příkladem je usmrcování mužských embryí nitrobuněčnými mateřsky zděděnými mikroorganismy, mezi něž patří i bakterie *Spiroplasma*, která během embryogeneze zabíjí selektivně samčí buňky. Zabití samců je mechanismus, kterým bakterie zvyšují pravděpodobnost šíření v hostitelské populaci. Jako hostitel této bakterie slouží i slunéčko východní (*Harmonia axyridis*) (Tsushima, 2015).

Dalším příkladem může být i ektoparazitická houba *Hesperomyces virescens*, jejímž hostitelem je invazivní slunéčko východní (*Harmonia axyridis*) (Fiedler & Nedvěd, 2019). Jedná se o obligátní parazitické houby členovců, které narozdíl od většiny parazitických hub netvoří mycelium a produkují plodnice pouze na vnější straně chitínové vrstvy hostitele (Haelewaters & Kesel, 2017). Hlavní způsob přenosu je přímý kontakt dospělců během období páření (Fiedler & Nedvěd, 2019). Vzhledem k tomu, že nemohou přežít na mrtvém hostiteli, své hostitele nezabíjí (Haelewaters & Kesel, 2017), ačkoli způsobují zvýšenou úmrtnost v laboratorních podmínkách (Fiedler & Nedvěd, 2019). Infekční choroby mají typicky negativní vliv na plodnost samic a životaschopnost vajíček, nebyl však prokázán žádný významný vliv na atraktivitu jedinců při páření (Webberley et al., 2002). Infekční choroby mají extrémně škodlivý vliv na plodnost samic a životaschopnost vajíček (Hurst et al., 1995), například pro *Coccipolipus hippodamiae* parazitujícím na druhu *Adalia bipunctata* však nebyl prokázán žádný významný vliv na úspěšnost při páření (Webberley et al., 2002).

3.2.5 Nekrofilie

U mnoha obratlovců bylo pozorováno páření se s mrtvými jedinci samčího, či samičího pohlaví (Dale, 2001; Swift & Marzluff, 2018; Santos et al., 2015). Toto chování nazýváme nekrofilní. U některých druhů může být nekrofilní chování tak silné, že svým chováním snižují pravděpodobnost svého přežití. Bylo popsáno například pozorování břehulí říčních (*Riparia riparia*), které se pářily na silnici s mrtvými jedinci. Následně byl proveden pokus, kdy byla mrtvola umístěna na silnici, v reakci na to se poblíž slétla hejna o velikosti 50-500 jedinců ve vzdálenosti méně než 0,5 metrů od mrtvol a část z nich zahájila kopulaci (Dale, 2001). Jsou také zaznamenány případy vran, které se shlukují u mrtvých těl ptáků a hlasitě krákají, někteří jedinci s mrtvými uskutečňují pohlavní styk (Swift & Marzluff, 2018). I u hadů bylo popsáno páření se s uhynulými samicemi (Santos et al., 2015).

U hmyzu byla pozorována řada chování, která se týká uhynulých jedinců, nejen kopulace s mrtvolami. U sociálního hmyzu existují jedinci, kteří se věnují velmi specializovaným úkolům, jako je likvidace mrtvol nebo smrtelně nemocných v důsledku snadno rozptýlených infekcí, toto chování je označeno jako chování nekroforézní (López-Riquelme & Fanjul-Moles, 2013). Wang & Meyer-Rochow (2021) pozorovali nekrofilní chování u samce cikády *Cryptotympana atrata* z Číny, který se pokoušel o kopulaci s mrtvým samcem stejného druhu. Důvody nekrofilního chování nejsou zcela objasněny, i když některé z teorií předpokládají, že uhynulí jedinci stále vylučují chemické látky, díky nimž živí jedinci nedokáží rozeznat mrtvého jedince od živého (Santos et al., 2015). Hmyz produkuje feromony a má na svém povrchu množství kutikulárních uhlovodíků, které jim umožňují komunikaci a vzájemnou interakci, kterou používají i při páření (Cardé & Baker, 1984). U slunéček jsou samci nejprve přitahováni na dálku samičím pohlavním feromonem (Fassotte et al., 2014) a až poté dojde k blízkému kontaktu a samotnému páření, přičemž se předpokládá, že určitou roli ve výběru partnerů hrají i kutikulární uhlovodíky (Legrand et al., 2019). Na základě kutikulárních uhlovodíků a feromonů probíhá řada interakcí, které zahrnuje i rozpoznávání partnera, které však nebývá vždy dokonalé. Jsou tak pozorovány kopulace hmyzu nejen s mrtvými jedinci, ale také s neživými objekty (Cardé & Baker, 1984; Gwynne & Rentz, 1983).

Hmyz tedy občas nedokáže rozeznat čerstvou mrtvolu od živého partnera, čehož se využívá ve výzkumu feromonů a kutikulárních uhlovodíků. Geiselhardt et al. (2009) udělali pokus, kde pozorovali páření mandelínek řeřišnicových (*Phaedon cochleariae*) s mrtvými jedinci. Aby si ověřili interakci mezi kutikulárními uhlovodíky (CHC) a kopulací, nanесли část CHC z dospělých jedinců na skleněné kuličky. Následovala kopulace mandelínek se skleněnými kuličkami. Jiné studie využívají interakci mezi živými a mrtvými jedinci usmrcenými mrazem. Keppner et al. (2016) pozorovali páření hrobaříků malých (*Nicrophorus vespilloides*), kde část samic usmrtili zmrazením a část samic ponechali naživu, přičemž jim pomocí anestetik zabránili v pohybu. Poté je spárovali s živými samci. Kopulaci zaznamenali jak u mrtvých, tak živých samic. Avšak u usmrcených samiček byla zaznamenána menší pravděpodobnost páření než u živých, toto chování však pravděpodobně nesouvisí s chováním samic (vzhledem k celkovému znehybnění), i zde se předpokládá role kutikulárních uhlovodíků.

4. Experimentální část

V mé diplomové práci pracuji s dvěma typy dat. Jedná se o pozorování rozmnožování slunéček přímo v terénu (zkoumání vlivu druhové identity, počasí a populační hustoty na výskyt páření slunéček) a pozorování nekrofilního chování v laboratorních podmínkách.

4.1 Vliv druhové identity, počasí a populační hustoty na výskyt páření slunéček

4.1.1. Charakteristika studovaných druhů

Slunéčko sedmitečné (*Coccinella septempunctata*)

Velikost se pohybuje od 5 do 8 mm, tělo je široce oválné, krovky jsou oranžově červené společně se sedmi okrouhlými černými tečkami (Nedvěd, 2020). Tento druh je široce rozšířen v palearktické a orientální oblasti, na severu po tundru, na jihu po tropickou Indii a ve střední Evropě. Žije na nejrozličnějších stanovištích, od nížin až po hor. Živí se mšicemi, občas jiným drobným hmyzem i pylem, má jednu až dvě generace za rok. Zimuje v opadance, suché trávě, na krajích lesů a na kopcích. Larva je až 13 mm dlouhá, protáhlá s hrudními sklerity a hrbolky. (Nedvěd, 2020). Samička slunéčka sedmitečného naklade za den až 70 vajíček. S počtem páření se také zvyšuje podíl oplozených vajíček ve snůšce. Larvy jsou kanibalisty, larvy se po vylíhnutí vrhnou na neoplozená vajíčka, tímto způsobem larvy zesílí a získávají nutriční hodnotu. Proto nebývají všechna vajíčka oplozená, ale asi 20 % vajíček zůstává sterilních (Nedvěd, 2016).

Slunéčko východní (*Harmonia axyridis*)

Slunéčko východní je invazivní, dravý brouk původně pocházející z východní Asie, který byl opakovaně od roku 1916 uměle vysazován v Severní Americe, aby sloužil jako prostředek biologické kontroly proti zemědělským škůdcům (Fiedler & Nedvěd, 2019). Odtud se rozšířil i do dalších částí světa a nyní se vyskytuje na všech obydlitelných světadílech kromě Austrálie (Nedvěd, 2020). V České republice byl zaznamenán první nálezy slunéčka východního v roce 2007, od tohoto roku se slunéčko plošně rozšířilo od severozápadu po celé České republice (Nedvěd, 2014). Žije hlavně na listnatých stromech, či keřích, méně často se pak vyskytuje i na bylinách a jehličnanech. Má dvě až tři generace za rok, živí se mšicemi, červci a dalším drobným hmyzem, včetně

vajíček a larev jiných druhů slunéček. Alternativně se v její potravě může vyskytnout pyl, či sladké plody (Nedvěd, 2020). V říjnu nastává hromadná migrace z vegetace na zimoviště, poté zimují ve skalách, v budovách, či pod kůrou stromů. Zimují výhradně dospělci (Nedvěd, 2020)

4.1.2 Metodika - sběr dat

Rozmnožování slunéček bylo pozorováno na 16 lokalitách, jednalo se o lokality vyskytující se v několika oblastech ČR (viz Tabulka 1). Pozorování bylo zaměřeno na dva druhy, slunéčko východní (*Harmonia axyridis*) a slunéčko sedmitečné (*Coccinella septempunctata*). V protokolu (Obrázek 5) byly zaznamenány zkratky jmen těchto druhů: Haxy = *Harmonia axyridis* a C7 = *Coccinella septempunctata*. Název lokality vystihoval nejen místo určení (město, či obec, ve kterém se lokalita nachází), ale i biotop, ve kterém bylo pozorování provedeno (např. Úboč – rákosina). Dále byl zaznamenán čas, datum pozorování a klimatické podmínky. Jednalo se především o zjištění přesné teploty pomocí terénního teploměru a vizuálního zhodnocení aktuálního stavu počasí (jasno, zataženo, déšť), případně klimatických jevů (mlha, rosa, silný vítr). Na každé lokalitě bylo stráveno minimálně 15 min dle stavu populace. V průběhu tohoto časového úseku probíhalo pozorování a zaznamenávání jedinců do protokolu. Po uplynutí 15 min byla zjištěna (spočítána) populační hustota. Populační hustotou jsme nazývali počet pozorovaných jedinců na lokalitě v časovém úseku 15 minut. Poté se pokračovalo v pozorování a byl zaznamenán celkový počet všech pářících se i nepářících se jedinců, přičemž pozorování obsahující méně než 20 jedinců byla z datasetu vyřazena.

V průběhu pozorování bylo zaznamenáno i vývojové stádium populace, které se do protokolu uvádělo jako přítomnost, či nepřítomnost, vajíček, larev, kukel či čerstvě vylíhnutých jedinců. Celkem bylo zaznamenáno 31 pozorování, v jarním a letním aspektu, která splňovala podmínku minimálně 20 pozorovaných jedinců. Data pro pozorování byla sbírána od začátku dubna (22.4.2020) do začátku září (1.9.2020) v různých částech dne, přičemž první pozorování byla zaznamenána v brzkých ranních hodinách 6:35 a poslední pozorování končila v 20:23.

4.1.3 Sledované parametry

Sledovali jsme především tyto parametry: druh (Haxy/C7), název lokality, datum, čas, klimatické podmínky (teplota, počasí), počet pářících se jedinců, celkový počet jedinců na lokalitě a populační hustota druhu. Veškerá data byla poté převedena z terénních protokolů do finální tabulky (Tabulka 1).

ID	Species	Site name	Date	Time	Temperature	Sky	Individuals	Mating individuals	Pop_density	Reproduction
S025	Haxy	Zeleneč, břízy	22.04.2020	11:20	14	jasno	30	2	26	YES
S022	C7	Zeleneč, javorová alej	23.04.2020	17:45	21	jasno	70	4	60	NO
S026	Haxy	Zeleneč, břízy	26.04.2020	10:46	14	polojasno	35	8	25	YES
S023	C7	Zeleneč, kopřivy	03.05.2020	17:24	14	polojasno	31	0	10	NO
S024	C7	Zeleneč, javorová alej	03.05.2020	17:53	14	polojasno	21	2	20	YES
S021	Haxy	Zeleneč, javorová alej	08.05.2020	15:20	23	polojasno	31	10	31	YES
S027	Haxy	Kukuřičné pole, Mořina	17.07.2020	15:30	20	zataženo	49	6	9	YES
S033	C7	Bodláky u kukuřice, Zeleneč	17.07.2020	17:55	22	zataženo	40	0	26	YES
S034	Haxy	Kukuřičné pole, Zeleneč	17.07.2020	17:50	22	zataženo	25	2	12	NO
S028	Haxy	Kukuřičné pole, Dobříč-břízsko	18.07.2020	10:00	25	zataženo	41	0	15	NO
S020	Haxy	Kukuřičné pole, Zeleneč	19.07.2020	20:11	24	polojasno	26	4	10	NO
S032	C7	Louka, Pec pod Sněžkou	23.07.2020	17:15	17	zataženo	31	0	10	NO
S019	C7	Bodláky u kukuřice, Zeleneč	09.08.2020	20:45	26	polojasno	29	0	18	YES
S018	C7	Ruderál u kukuřičného pole, Zeleneč	12.08.2020	20:26	27	jasno	25	0	15	YES
S005	C7	Polní cesta, Zeleneč	13.08.2020	16:40	33	jasno	37	0	25	NO
S004	Haxy	Úboč - rákosina	14.08.2020	18:00	25	jasno	95	12	40	YES
S006	Haxy	Úboč - rákosina	14.08.2020	8:00	15	polojasno	100	18	40	YES
S001	Haxy	Úboč - rákosina	16.08.2020	16:00	30	jasno	80	20	40	YES
S003	C7	Bodláky u kukuřice, Zeleneč	16.08.2020	12:36	30	jasno	38	0	30	NO
S008	C7	Ruderál u kukuřičného pole, Zeleneč	18.08.2020	20:15	20	zataženo	30	0	30	YES
S010	C7	Bodláky u kukuřice, Zeleneč	19.08.2020	20:23	21	polojasno	27	0	27	NO
S009	C7	Bodláky u kukuřice, Zeleneč	20.08.2020	15:25	28	jasno	51	0	42	YES
S003	C7	Vegetace u silnice, Zeleneč	20.08.2020	15:38	28	jasno	20	2	12	NO
S030	Haxy	Úboč - rákosina	21.08.2020	9:30	34	jasno	100	16	50	YES
S029	Haxy	Úboč - rákosina	22.08.2020	8:30	24	zataženo	104	26	50	YES
S011	C7	Bodláky u cyklóstezky, Zeleneč	28.08.2020	10:22	24	polojasno	21	0	18	NO
S012	C7	Bodláky u kukuřice, Zeleneč	28.08.2020	6:35	12	jasno	59	2	32	NO
S014	C7	Bodláky u kukuřice, Zeleneč	28.08.2020	18:55	27	zataženo	70	2	57	YES
S002	C7	Bodláky u kukuřice, Zeleneč	29.08.2020	18:32	21,5	zataženo	46	0	33	NO
S015	C7	Bodláky u cyklóstezky, Zeleneč	29.08.2020	11:20	22	zataženo	26	0	26	NO
S016	C7	Bodláky u cyklóstezky, Zeleneč	29.08.2020	12:26	22	zataženo	21	0	21	NO
S017	C7	Bodláky, Stará Brázdím	29.08.2020	12:15	22	zataženo	21	0	21	NO
S007	C7	Ruderální pás vegetace, Zeleneč	01.09.2020	17:55	18	zataženo	22	0	20	NO
S031	C7	Bodláky u kukuřice, Zeleneč	01.09.2020	18:15	18	zataženo	47	0	47	NO

Tabulka 1: Sledované parametry a data získaná během terénního pozorování.

Species: <u>Haxy</u> / C7	Site name: <u>Kukuřičné pole, Zeleneč</u>	Date: <u>17.7.2020</u>	Time: <u>17:50</u>	Weather: <u>zataženo, 22°C</u>
Individuals: <u>25</u>	Mating individuals: <u>1 = 2</u>	Pop. density Haxy: <u>12</u>	Pop. density C7: <u>✓</u>	
Eggs Y / (N)	Larvae Y / (N)	Pupae Y / (N)	Fresh adults Y / (N)	
Dcoc:				
Deaths (unknown):				

Obrázek 5: Záznam z terénního měření.

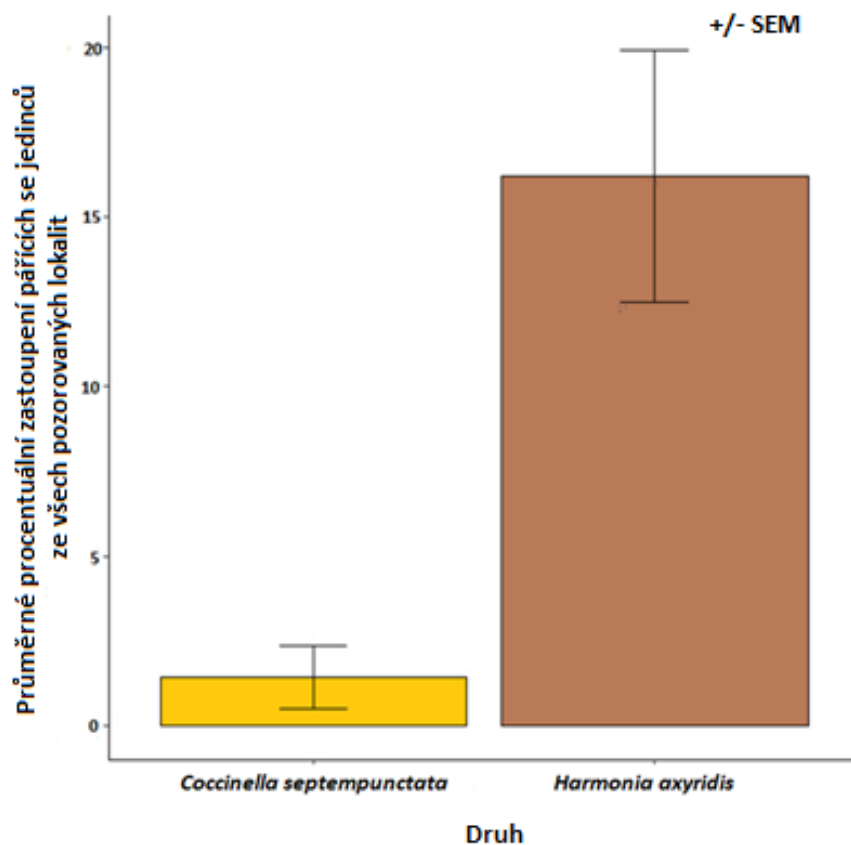
4.1.4 Metodika - analýza dat

Omezené množství dat dovolilo statisticky otestovat jen vybrané parametry (druh sluněčka, aktuální teplota a populační hustota). Pomocí zobecněného lineárního modelu (GLM) s binomickým rozdělením byl testován vliv druhové identity sluněčka, aktuální teploty, populační hustoty a jejich vzájemných interakcí na podíl pářících se sluněček (pářící se ku celkovému počtu) v dané populaci a za daných podmínek. Signifikance jednotlivých proměnných byla otestována pomocí χ^2 testů a plný model byl postupně zjednodušen tak, aby obsahoval jen signifikantní ($P < 0,05$) proměnné. Analýza dat byla provedena v programu R verze 4. 0. 3. (R Core Team 2021). Do finálního modelu nakonec vstupovaly signifikantní proměnné „species“ a „pop_density“.

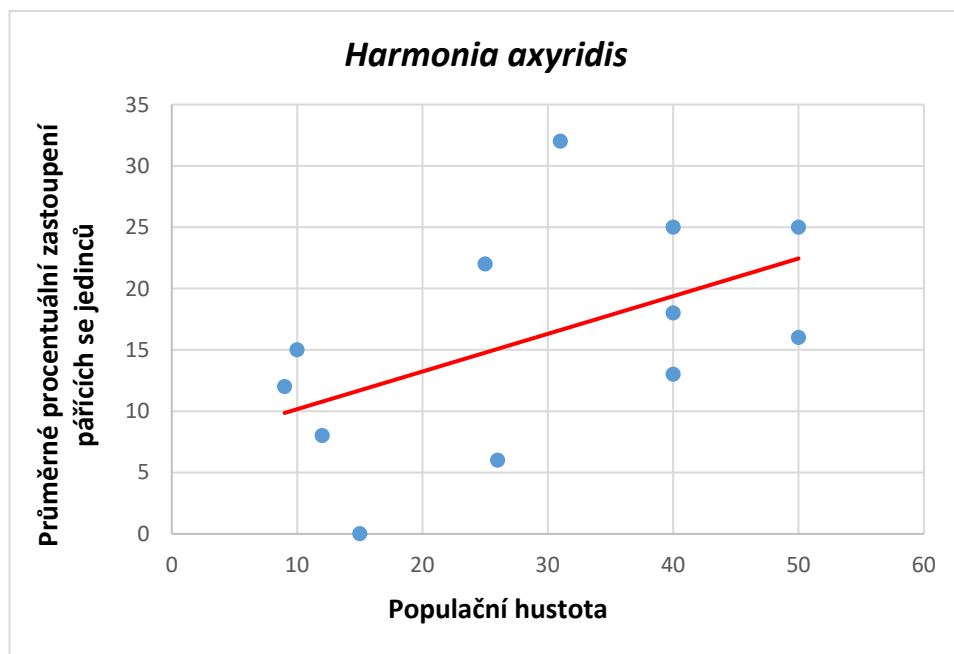
4.1.5 Výsledky

Výsledkem terénního experimentu je zjištění, že podíl pářících se jedinců se průkazně liší mezi dvěma porovnávanými druhy sluněček ($P < 0,001$), přičemž podíl aktuálně pářících se jedinců byl výrazně vyšší u sluněčka východního (*Harmonia axyridis*) (než u sluněčka sedmitečného (*Coccinella septempunctata*) (Obrázek 6). Podíl pářících se jedinců sluněčka východního i sluněčka sedmitečného byl relativně variabilní mezi jednotlivými lokalitami (Obrázek 8,9), a proto lze předpokládat, že pářící aktivitu ovlivňují i další faktory než pouze druhová identita.

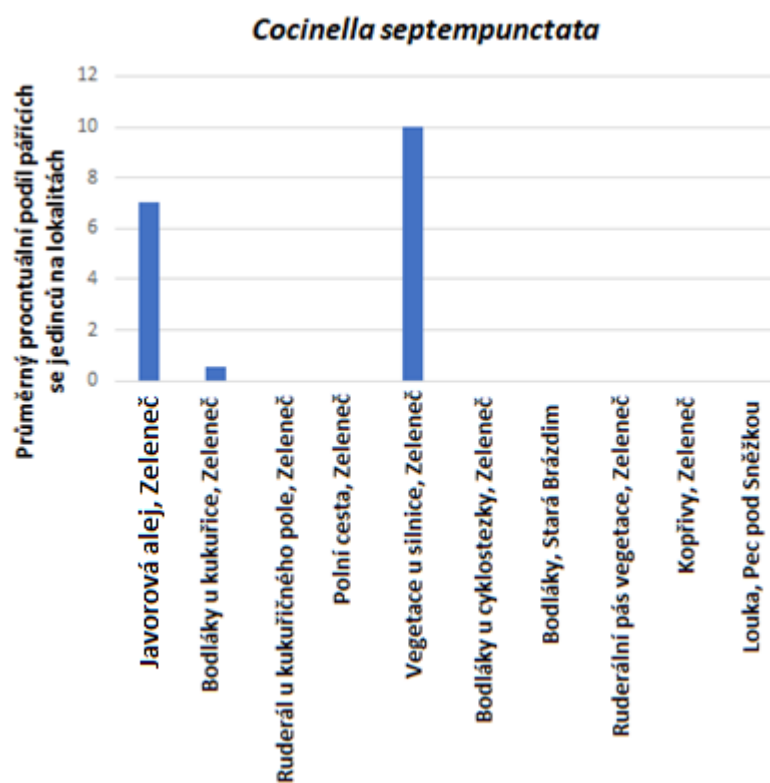
Zajímavé je, že vliv aktuální teploty nebyl statisticky významný ($P = 0,71$). Oproti tomu vliv populační hustoty na podíl pářících se jedinců průkazný byl ($P < 0,001$). Zejména u sluněčka východního (*Harmonia axyridis*) lze vidět stoupající podíl pářících se sluněček se stoupající populační hustotou (Obrázek 7).



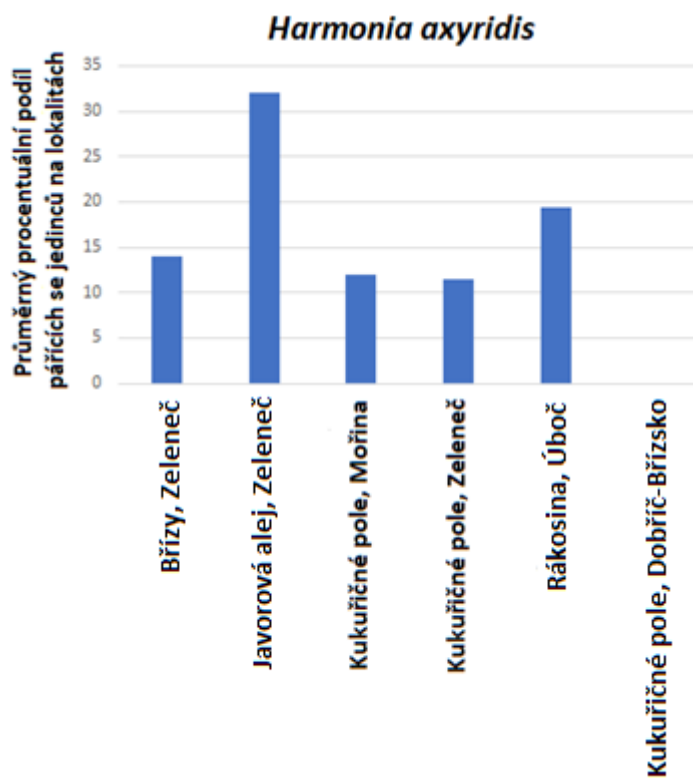
Obrázek 6: Rozdíl v podílu pářících se jedinců mezi zkoumanými druhy sluněček. Zobrazeny jsou průměrné hodnoty a střední chyba průměru.



Obrázek 7: Závislost průměrného procentuálního podílu pářících se jedinců na populační hustotě pro sluněčko východní (*Harmonia axyridis*). Populační hustota je zde uvedena jako počet jedinců zaznamenaných na dané lokalitě v časovém úseku 15 minut.



Obrázek 8: Závislost průměrného procentuálního podílu pářících se jedinců na lokalitách u druhu *Coccinella septempunctata*.



Obrázek 9: Závislost průměrného procentuálního podílu pářících se jedinců na lokalitách u druhu *Harmonia axyridis*.

4.1.6. Diskuse

Systém páření hmyzu je velmi komplexní a zahrnuje mnoho proměnných. V rámci mého experimentu bylo zjištěno, že slunéčka východní (*Harmonia axyridis*) prokazují vyšší podíl aktuálně pářících se jedinců než slunéčka sedmitečná (*Coccinella septempunctata*) (Obrázek 6). Z mých výsledků vyplývá, že podíl pářících se jedinců je u slunéček ovlivněn i aktuální populační hustotou. Alleho efekt popisuje vztah mezi hustotou populace a jejím růstem. Při větší populační hustotě se snižují náklady na vyhledávání partnera a tím se zvyšuje reprodukční potenciál. Naopak, při příliš vysoké populační hustotě může docházet k větší vnitrodruhové konkurenci a to může celkovou reprodukční úspěšnost jedince snížit (nedostatek zdrojů), jedinec musí investici do reprodukce omezit a tento jev nakonec může ohrozit i dlouhodobé přežívání dané populace (Berec et al., 2018). Byla provedena studie (Reznik et al., 2017) na jedincích *Harmonia axyridis*, kde bylo prokázáno, že větší populační hustota larev vedla k významnému snížení jejich rychlosti vývoje za předpokladu zmenšení příjmu jejich potravy následkem většího počtu jedinců. V našich měřeních tento Alleho efekt však nebyl pozorován, následkem mohou být nedostatečně vysoké populační hustoty.

Se stoupající populační hustotou byl prokázán i stoupající podíl pářících se slunéček, a to zejména u slunéčka východního (*Harmonia axyridis*; Obrázek 7). Slunéčko východní je invazní druh, u kterého se vyvinul velmi vysoký reprodukční potenciál. Samičky z invazních populací jsou schopné vyprodukovat za život i více než 5000 vajíček (Tayeh et al., 2015). To může být jeden z důvodů, proč i v mém experimentu je vyšší podíl pářících se jedinců právě tohoto druhu. Bylo zjištěno (Tayeh et al., 2015), že invazivní populace se množí dříve, než populace z původního areálu rozšíření, či populace, které se používaly pro biologickou kontrolu. Jedním z možných vysvětlení je zvýšená genetická variabilita, která zapříčiňuje snížení riziko škodlivých mutací. Předpokládá se, že toto zaručuje invazivním jedincům vyšší reprodukční potenciál. Laugier et al. (2013) porovnávali původní populace *Harmonia axyridis* z Číny a Japonska s invazivními jedinci z Kanady, Maďarska a Jižní Afriky. Vzorky zahrnovaly vždy alespoň 50 jedinců z každé lokality a ti byli chováni při konstantní teplotě 23° C. Bylo prokázáno, že samci z invazivních populací měli vyšší šanci na kopulaci jak s původními (nativními) tak invazivními populacemi samic. To

může být způsobeno lepší (vyšší) pohybovou aktivitou či efektivnější schopností detekce samic, než u samců z původního areálu rozšíření, kteří zůstávají více v klidu. Na začátku invaze je nízká populační hustota, což snižuje pravděpodobnost nalezení vhodné samice k páření a nutí samce k lepšímu výkonu a větší sexuální aktivitě.

4.1.6.1 Vliv abiotických a biotických faktorů na páření

Faktory prostředí hrají klíčovou roli při ovlivňování sexuálního výběru u hmyzu a vývoje jejich systémů páření. Sexuální selekce u hmyzu se může měnit v závislosti na různá prostředí, ať už se jedná o teplotu, či klimatické podmínky dané oblasti. Intenzita páření byla v mém experimentu mezi lokalitami velmi různorodá (Obrázek 8,9), proto se dá předpokládat, že pářící aktivitu ovlivňují i jiné faktory, než jen druhová identita a populační hustota.

Předpokládali jsme, že zásadní vliv na podíl pářících se jedinců může mít teplota či aktuální stav počasí. Teplota obecně má zásadní vliv na jakékoli chování hmyzu, protože se jedná o ektotermní organismy. Pro příklad, byla dokonce provedena studie reprodukčního chování slunéčka východního (*Harmonia axyridis*), kdy se měřil začátek páření po vykuklení při různých teplotách. Dospělí jedinci byli chováni v Petriho miskách. První páření u jedinců, kteří byli vystaveni teplotám 30°C, proběhlo již 2. den, páry, které byly vystaveni teplotám 25°C se začali pářit 3 den a při 15°C páření začalo až pátý den (Stathas et al., 2001). Tento experiment však zkoumal především tzv. vývojovou plasticitu než reakci slunéček na aktuální teplotu prostředí. Předpokladem mého experimentu bylo, že čím bude teplota vyšší, tím budou jedinci aktivnější a četnost páření bude vyšší. V experimentu se toto průkazně neprojevovalo, ačkoli efekt teploty mohl být částečně zamaskován nedostatkem posbíraných dat. Pro relevantní výsledky a další publikace by bylo zapotřebí data rozšířit o další pozorování, ideálně v období několika let.

Měření v mém experimentu probíhala v různých denních hodinách a časových úsecích (od jara na podzim), za předpokladu, že podstatný vliv na páření může mít i fotoperioda. Nedostatek dat však nedovolil tyto proměnné statisticky analyzovat. Pro příklad, nejvyšší frekvence kopulace v *T. notata* byla pozorována od 10:00 h do 16:00 h a vyskytuje se pouze během fotofáze, což se shoduje i s popisem sexuální aktivity pro mnoho dalších druhů slunéček (Santos et al., 2017). Byla provedena i další studie na druhu *Harmonia axyridis*, kdy se fotoperioda (přítomnost denního světla) ukázala

jako významný faktor pro páření (Berkvens et al., 2008). Slunéčkovití jsou denní organismy, předpokládá se proto, že za delších světelných podmínek (světlo trávající okolo 16 hodin) mohou zkonsumovat více kořisti a jsou sexuálně aktivnější. U populací, kdy byla fotoperioda zkrácena, se také zkrátila doba ovipozice. Předpokládá se, že zkrácení fotoperiody, spolu se snížením teploty a nedostatkem kořisti evokuje u slunéček přípravu na podzimní diapauzu. Proto by bylo velmi zajímavé ve sběru terénních dat o pářící aktivitě slunéček sedmitečných a východních pokračovat i v dalších letech, aby se podařilo nahromadit dostatek dat, který by umožnil detailnější analýzy vývoje podílu pářících se jedinců v průběhu dne.

4.2 Experiment zaměřený na nekrofilii slunéček v laboratorních podmínkách

4.2.1 Metodika – sběr a chov slunéček

Pro pozorování nekrofilního chování byli vybráni předem vybraní jedinci *Harmonia axyridis*. Tito jedinci byli shromážděni na podzim roku 2018 ze tří přezimujících agregací z Ohař, Nučic a Hvozdna. Dospělí jedinci poté přezimovali v Petriho miskách v klimatické komoře, kde se teplota nastavila na mírnou zimní teplotu 6 ° C. V únoru roku 2019 poté byla slunéčka připuštěna k páření a bylo založeno 12 rodičovských párů. Každý pár byl poté umístěn do Petriho misky o průměru 9 cm s proužkem filtračního papíru, který slouží jako vhodný materiál pro kladení vajec. Slunéčka byla vystavěna vyšší teplotě (23 ° C) a delší fotoperiodě. Nakonec začalo 10 z 12 rodičovských párů klást vejce. Vytvořené potomky poté byli drženi ve stejných laboratorních podmínkách jako rodičovské páry. Aby se minimalizoval kanibalismus mezi sourozenci, mladé larvy 3. instaru byly poté rozděleny do skupin po pěti jedincích na jednu Petriho misku. Všechny Petriho misky byly zkontrolovány každý druhý den a podle potřeby byly vyčištěny, pravidelně se také do Petriho misek dodávala voda a potrava. Nově vylíhnutí jedinci byli následně odděleni dle pohlaví, aby se zabránilo nekontrolovanému páření.

4.2.2 Metodika – sběr dat

Dospělí jedinci byli ve věku cca tři týdnů rozděleni na kategorie „pářících se jedinců“ a na ty, kteří jsou ve stavu „panictví“ (ti, kteří nebudou připuštěni k samičce až do počátku experimentu). Jedinci, kteří mají prodělat páření byli poté odděleni do Petriho misek, kde ke třem samcům byly přidány čtyři samičky, a to po dobu 4 týdnů. Samci,

kteří měli být ve stavu „panictví“ byli samostatně izolováni, to samé bylo provedeno se samičkami, a to také na dobu 4 týdnů. Když sluněčka dosáhla věku cca 7 týdnů, byl zahájen pářící pokus. Část samic byla zabita zmražením při teplotě -22°C po dobu 6 hodin, poté byla umístěna při pokojové teplotě v otevřených zkumavkách Eppendorf (1,5 ml) buď 14 dní nebo 1 den před pářícím pokusem.

V experimentu byli spárování jedinci, se stejným stavem páření, tj. spáření samci se spářenými samičkami a panenští samci s panenskými samičkami.

Experimenty byly prováděny na různých stavech samiček, jednalo se o:

- 1) živou samici
- 2) tělo čerstvě usmrcené samice (1 den stará mrtvola)
- 3) tělo v začínajícím rozkladu (14 dní po zabití)

Zde je třeba zmínit, že 14denní mrtvé samice již vykazovaly známky počátečního rozkladu. Barva krovek se změnila na více nahnědlou a části těla bylo snadné oddělit od zbytku. Pro páření byla použita plastová Petriho miska o průměru 9 cm, přičemž se používaly Petriho misky, které byly buď nově vybalené (čerstvě vyjmuté z obalu) nebo již „použité“ s chemickými látkami od jiných sluněček (Petriho misky, kde byly skupiny spářených jedinců, kteří zde byli umístěni alespoň na dobu 5 dnů). Předpokládá se, že chemické látky vylučované živými sluněčky mohou ovlivňovat páření a kladení vajíček. Živé samičky byly umístěny pouze do nových Petriho misek, jakožto živé vyplňují prostor svými přirozenými chemickými látkami. Páření bylo pozorováno po dobu 15 minut a zaznamenáváno každou minutu.

4.2.3 Metodika - analýza dat

Pro identifikaci nekrofilie při páření sluněček v laboratorních podmínkách byly použity zobecněné lineární modely se smíšenými efekty (GLMMs). Ve všech modelech byla identita rodičovského páru použita jako náhodný efekt.

První model vysvětluje pravděpodobnost kopulace samce s nabídnutou samicí. Do modelů vstupovaly jako nezávislé proměnné stáří mrtvol, panictví, Petriho miska a párové interakce mezi hlavními proměnnými. Vysvětlující proměnná „stáří mrtvol“ nabývala tří kategorií: čerstvá mrtvola (24 hodin stará), čtrnáctidenní mrtvola a živá

samice. Vysvětlující proměnná „panictví“ informuje, zda byl samec před použitím do experimentu kopulačně aktivní nebo nikoliv (kategorie ano/ne). Poslední vysvětlující proměnná zkoumala rozdíl mezi novými Petriho miskami a použitými miskami (s předchozí 24 hodinovou expozicí samice *H. axyridis* uvnitř misky). Pro první model bylo použito binomické rozdělení chyb.

Druhý model analyzuje čas první kopulace (v minutách) s modelovou samicí (14 denní mrtvola, 1 denní mrtvola a živá samice). Do modelů vstupovaly totožné nezávislé proměnné „stáří mrtvoly“, „panictví“ a „chemické stopy uvnitř Petriho misek“ jako v případě testování proporcí kopulace. Pro tento model bylo použito normální rozdělení chyb.

Poslední model popisuje průměrnou délku kopulace s modelovou samicí. Do modelu vstupovaly jako nezávislé proměnné „stáří mrtvoly“, „panictví“, „chemické stopy uvnitř Petriho misek“ a párové interakce mezi hlavními proměnnými. Ve finálním modelu bylo použito normální rozdělení chyb.

Analýzy byly zpracovány ve statistickém programu R verze 4. 0. 3. (R Core Team 2021) s pomocí Mgr. Filipa Harabiše a konzultanta Ing. Michala Řeřichy.

4.2.4 Výsledky

Pravděpodobnost kopulace:

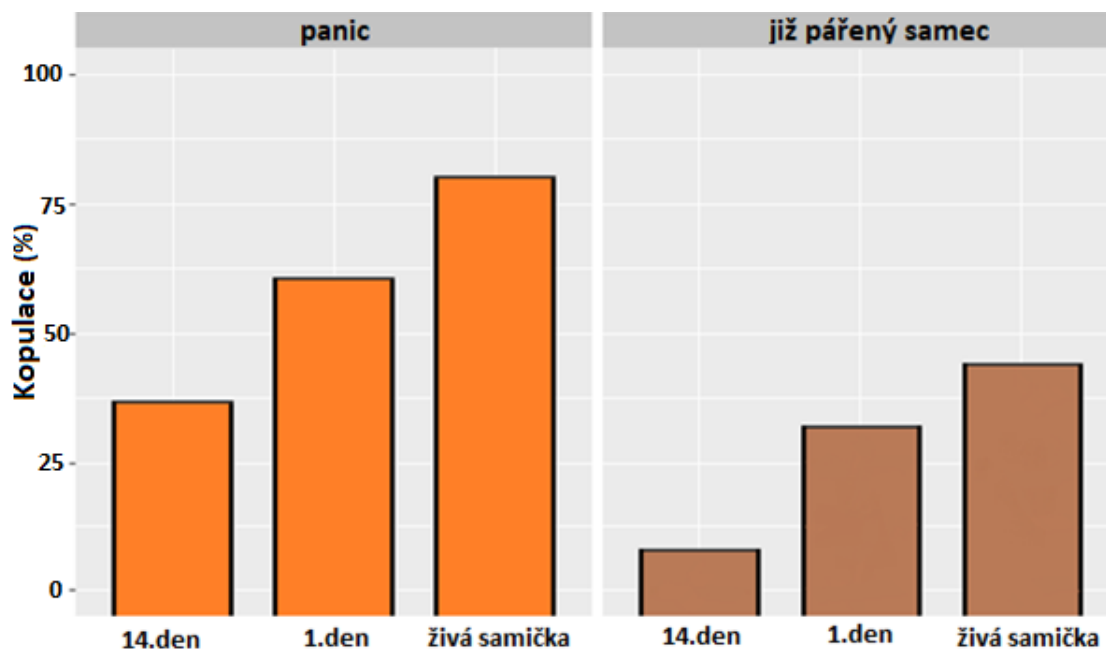
Pravděpodobnost kopulace byla statisticky průkazně ovlivněna stavem samice (stav znamená 14 dní staré mrtvoly, 1 denní mrtvoly a živé samice; $P < 0,001$; Obrázek 10). Kopulační proporce ovlivňoval také status samce ($P < 0,001$), tedy to, zda se jednalo o panice či opakovaně se pářícího jedince (byla prokázána ochota či touha samců se pářit). Panicové měli průkazně vyšší výskyt kopulací v této laboratorní části než již spáření samci. Pravděpodobnost kopulace nebyla ovlivněna efektem Petriho misky, tedy výskytem či absencí pachových stop po živých samicích uvnitř experimentální arény ($P = 0,641$).

Čas první kopulace:

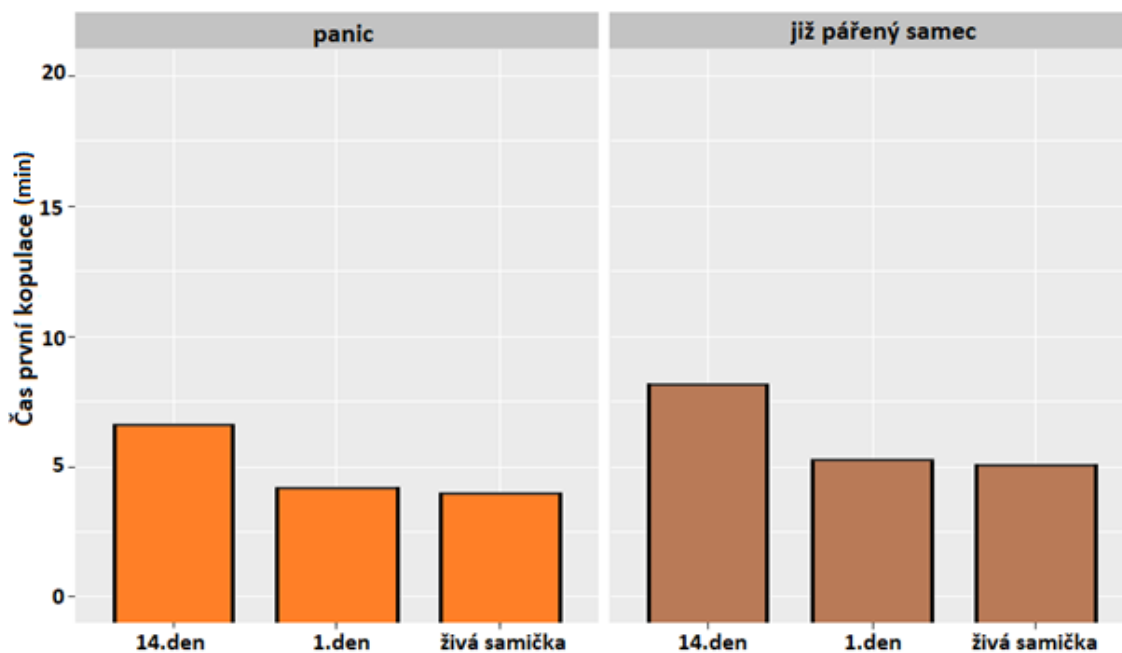
Čas první kopulace byl průkazně ovlivněn statusem samice (14 dní stará mrtvola, 1 denní mrtvola a živá samice; $P = 0,031$; Obrázek 11). Čtrnácti denní mrtvolky měly výrazně vyšší čas zahájení první kopulace než jednodenní mrtvolky a živé samice. Mezi živými samicemi a jednodenními mrtvolami nebyl pozorován výrazný rozdíl v čase první kopulace. Status samce (panic a předem pářící se samec) neměl vliv na čas první kopulace ($P = 0,182$). Ani v tomto případě nebyl prokázán efekt „Petriho misky“ ($P = 0,130$).

Průměrná délka kopulace:

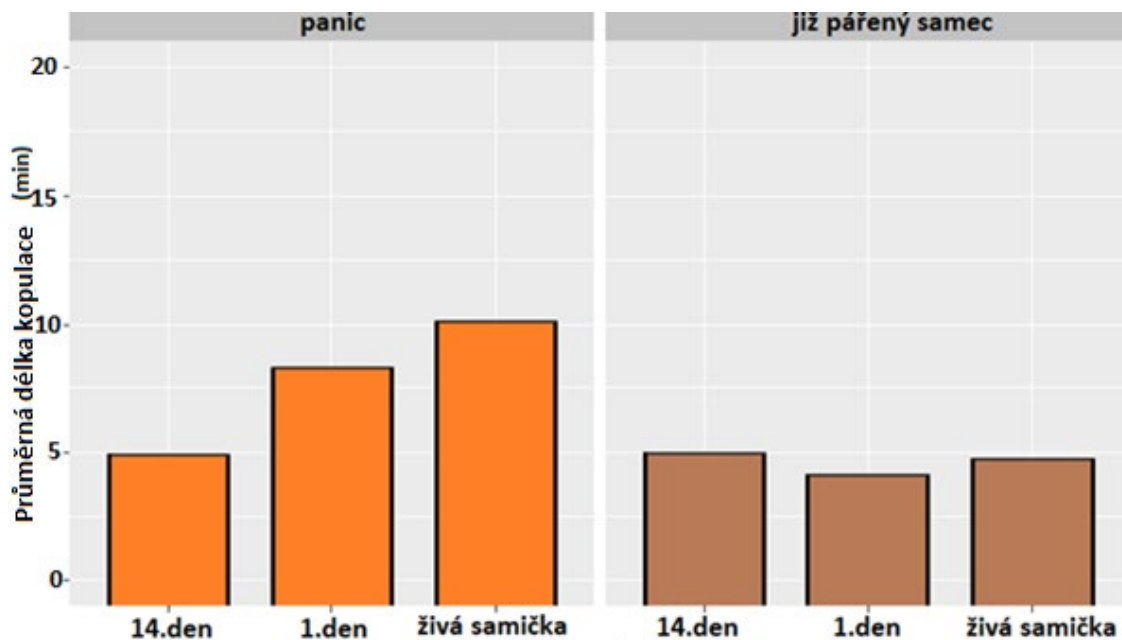
Průměrná délka kopulace byla marginálně ovlivněna statusem samice ($P = 0,054$; Obrázek 10). Status samce měl signifikantní vliv na průměrnou délku kopulace ($P < 0,001$). Z grafu vyplývá, že samci, kteří ještě nebyli kopulačně aktivní, se páří s živými samicemi a jednodenními mrtvolami v průměru delší čas. Opět nebyl prokázán efekt „Petriho misky“ ($P = 0,547$). Ačkoliv graf naznačuje jistou interakci mezi proměnnými status samice a status samce, v testovaném modelu nebyl vliv této interakce průkazný ($P=0,103$; Obrázek 12).



Obrázek 10: Podíl kopulujících samců (panicové = levý panel; již spáření jedinci = pravý panel) při nabídnutí samic v různém stavu: 1) 14 dní stará mrtvola, 2) 1 den stará mrtvola nebo 3) živá samička.



Obrázek 11: Závislost času první kopulace (panicové = levý panel; již spáření jedinci = pravý panel) při nabídnutí samic v různém stavu: 1) 14 dní stará mrtvola, 2) 1 den stará mrtvola nebo 3) živá samička.



Obrázek 12: Závislost průměrné délky kopulace (panicové = levý panel; již spáření jedinci = pravý panel) při nabídnutí samic v různém stavu: 1) 14 dní stará mrtvola, 2) 1 den stará mrtvola nebo 3) živá samička.

4.2.5 Diskuse

Nekrofilní chování je fenoménem, který byl popsán napříč mnoha skupinami živočichů (Dale, 2001; Swift & Marzluff, 2018; Santos et al., 2015). Pro náš experiment byli použiti jedinci *Harmonia axyridis*, kteří jsou známí svou vysokou plodností a vysokým reprodukčním potenciálem (Tayeh et al., 2015).

Dle našich výsledků byla kopulace uskutečněna ve všech třech stavech samice (14 dní stará mrtvola, 1 den stará mrtvola, živá samička), dá se tedy předpokládat, že samci slunéček nedokáží zcela rozpoznat živou samičku od mrtvé, v jejich komunikaci pravděpodobně hrají významnou úlohu chemické látky, které se uvolňují z těla samičky (feromony) či jsou na jejich povrchu (CHC). K podobným závěrům došli ve své studii i Omkar & Srivastava (2002). V jejich studii byli použiti jedinci *Coccinella septempunctata*, a pro pozorování kopulace byly vybrány samice v různém stavu, jednalo se o čerstvě usmrcenou samičku, 1denní mrtvou samici a 7denní mrtvou samici. Celé námluvy samců byli shrnuty do pěti kroků: otočení k mrtvému/živému tělu samičky, zastavení ve vzdálenosti 0,5 cm bez jakéhokoli kontaktu s tělem, dotyk předních končetin partnera, připevnění se na krovky a pokus o kopulaci (ohnutí špičky břišní části tak, aby došlo k zapadnutí genitálií). V této studii byli použiti ještě nepáření samci (v našem případě ti, co zaujímají status panicové). Autoři došli k závěrům, že ještě mrtvé tělo samičky obsahuje určité chemikálie, které se však nepatrně liší od živé samičky. V prvním a druhém případě (čerstvě mrtvá samice a 1denní mrtvá samice) samci zahájili kopulaci, v jejich námluvním chování však chyběla první část, tj. zastavení se ve vzdálenosti 0,5 cm bez jakéhokoli kontaktu s tělem, naopak, nástup ke kopulaci byl v obou případech velmi rychlý (Omkar & Srivastava, 2002). Předpokládá se, že mrtvé samice vykazují absenci určitých chemických látek právě proto, že námluvní chování je v těchto případech neúplné. Zajímavé je, že 7denní mrtvou samici samci zcela ignorovali a ke kopulaci zde nedošlo. V našem případě ke kopulaci došlo i u 14denních mrtvých samic, i když v mnohem menší intenzitě (Obrázek 8). Lze tedy předpokládat, že mrtvola již neuvolňuje těkavé feromony, ale je to pravděpodobně přítomnost stabilních přitažlivých chemických látek na těle samičky (CHC), která vede k páření i s relativně starými, a částečně již rozkládajícími se, samicemi slunéčka východního.

Hypotézu o existenci chemických látek na tělech jedinců, které ovlivňují chování ostatních jedinců i po jejich smrti potvrzují i mnohé další studie (Choe et al., 2009; Wilson et al., 1958). Bylo například zjištěno (Würf et al., 2020), že u druhu ovocné mušky z čeledi vrtulovití (*Urophora rufipes*) samci reagují na samice, které byli předtím zabity mrazem i po jejich smrti, pokud jsou ně naneseny určité kutikulární uhlovodíky. V experimentu byli použité zabité samice, u niž se CHC extrahovaly rozpouštědlem, na ty samci nijak nereagovali. Naopak, pokud byly na již mrtvou samici znovu naneseny CHC, samci vykazovaly známky pářícího chování. Kutikulární uhlovodíky mohou procházet i určitými změnami, po smrti jedince. Například u mravenců se předpokládá existence chemických látek, které indukují smrt (nekromony) a zároveň určitá absence chemických látek, které indukují život. Bylo zjištěno, že u argentinských mravenců *Linepithema humile* prochází chemické látky na kutikule rychlými změnami. Když jsou mravenci naživu, nebo čerstvě zabiti, je na kutikule mravenců přítomno relativně velké množství dolichodialu ($C_{10}H_{14}O$) a iridomyrmecinu ($C_{10}H_{16}O_2$), které zmizí z kutikuly přibližně za hodinu od jejich smrti. (Choe et al., 2009).

Naším předpokladem bylo, že na páření mohou mít vliv i některé chemické látky, které samice vylučuje do okolí – tzv. stopovací feromony. Toto se ovšem nepotvrdilo, jelikož efekt Petriho misky (tedy výskyt či absence pachových stop po živých samicích) byl ve všech případech vyloučen.

Kopulaci a její průměrnou délku ovlivňoval také status samce, tedy to, zda se jednalo o panice či opakovaně se pářícího jedince. Panicové měli průkazně vyšší pravděpodobnost kopulace než již spáření samci (Obrázek 10). Jejich průměrná délka kopulace byla také vyšší (Obrázek 12). Touha po páření je pravděpodobně u ještě nepářených samců vyšší, než u samců již v minulosti opakovaně pářených. Zde by se dalo poukázat na to, zda i tento efekt neovlivňují chemické látky, vylučované samicemi. Co se týče panictví, ve svém experimentu se Akinyemi & Kirk (2019) snažili dokázat, zda samci mohou detekovat již pářené, či nepářené samičky, jaký vliv to má na již pářené, či nepářené samce a jak tento efekt ovlivňuje jejich chování při kopulaci. Pro svůj experiment použily třásněnky (*Thripidae*). Bylo zjištěno, že již páření samci se ve větší míře spojili se samičkami, které ještě předtím spářeny nebyly, ale vyhýbali se páření s již pářenými samičkami. Naopak, ještě nepáření samci (panicové) vykazovali mnohem menší diskriminaci mezi samičkami a již pářené samičky jim nevadily. Již jednou páření samci se také pářili s již mrtvými samičkami, které předtím pářeny

nebyly, ale vyhýbali se mrtvým samičkám, které předtím již pářeny byly. Dá se tedy předpokládat, že samci mohou detekovat již pářené, či ještě nepářené samičky vlivem feromonů a chemických látek, které se uvolňují při kopulaci. Kutikulární složení uhlovodíků u *Harmonia axyridis* však neumožňuje samcům, aby identifikovaly sexuální stav samičky (Legrand et al., 2018), lze tedy předpokládat, že složení kutikulárních uhlovodíků má významný vliv na rozmnožování hmyzu a na jejich námluvní chování, budoucí výzkum těchto látek by mohl přinést zajímavé výsledky.



Obrázek 13: Pářící se sluněčka východní (*Harmonia axyridis*). Převzato od: https://arthropodafotos.de/dbsp.php?lang=eng&sc=1&ta=t_35_coleo_pol_coc&sci=Harmonia&scisp=axyridis

5. Závěr

Cílem první části mé práce bylo vypracování literární rešerše se zaměřením na slunéčka, fenomény pohlavního výběru, polyandrie a neobvyklých typů chování jako je nekrofilie. Tyto aspekty jsou obsaženy v první části literární rešerše.

Cílem experimentální části bylo ověření vlivu druhové identity, počasí a populační hustoty na páření slunéček východních a slunéček sedmitečných. Z našich sledování vyplývá, že u slunéčka východního (*Harmonia axyridis*) je výrazně vyšší podíl pářících se jedinců, než u slunéčka sedmitečného (*Coccinella septempunctata*). Zejména u slunéčka východního (*Harmonia axyridis*) byl prokázán nárůst podílu pářících se slunéček spolu se stoupající populační hustotou. Vzhledem k datům lze předpokládat, že pářící se aktivitu ovlivňují i další faktory, než jen druhová identita, a proto by bylo vhodné pro relevantní výsledky pokračovat ve výzkumu a pozorování i v průběhu dalších let.

V navazujícím laboratorním experimentu bylo prokázáno, že samci slunéček zahájily kopulaci s mrtvými i živými samičkami. S živými samičkami pak kopulují prokazatelně častěji a déle. Bylo také prozkoumáno, že nejvíce odmítány byli nejstarší mrtvoly, dá se předpokládat, že v komunikaci slunéček hrají pravděpodobně určitou úlohu vylučované chemické látky, které by bylo zajímavé do budoucna prozkoumat. Dále byl testován vliv panictví samců a přítomnost stop po aktivitě živých samic uvnitř Petriho misek na kopulaci, vliv přítomnosti chemických stop uvnitř Petriho misek nebyl prokázán, avšak bylo prokázáno, že panictví má na kopulaci a délku první kopulace významný vliv, kdy se jednalo o to, že panicevé měli vyšší výskyt kopulací než již spáření samci.

Pro budoucí práci navrhuji intenzivně pracovat v obou částech pozorování a rozšířit je o nové poznatky a data.

6. Seznam použitých zdrojů

AMCHA, Pavel, 2015. Loupeživé výpravy a rozmnožování u otrokářských mravenců a další případy sociálního parazitismu / Raiding Forays and Reproduction among Slave-making Ants and Other Cases of Social Parasitism. *Živa. Academia* (2), 82-84.

ARNQVIST, Göran a Tina NILSSON, 2000. The evolution of polyandry: Multiple mating and female fitness in insects. *Animal Behaviour* 60(2), 145-164.

ARON, Serge a Jean-Louis DENEUBOURG, 2020. Colony co-founding in ants is an active process by queens. *Scientific reports* 10(1), 1-7.

BARBOSA, Flavia, 2011. Copulation duration in the soldier fly: the roles of cryptic male choice and sperm competition risk. *Behavioral Ecology* 22(6), 1332-1336.

BATTIN, Tom J., 1993. The odonate mating system, communication, and sexual selection: A review. *Boll. Zoology* 60(4), 353-360.

BAUDRY, Gautier, Juhani HOPKINS, Phillips WATTS a Arja KAITALA, 2020. Female Sexual Signaling in a Capital Breeder, the European Glow-Worm *Lampyris noctiluca*. *Springer Nature* 34(1), 16-25.

BAYOUMY, MohaMed H. a J.P. MICHAUD, 2014. Female fertility in *Hippodamia convergens* (Coleoptera: Coccinellidae) is maximized by polyandry, but reduced by continued male presence. *Eur. J. Entomol.* 111(4), 513-520.

BEREC, Luděk, Andrew M KRAMER, Veronika BERNHAUEROVÁ a John M DRAKE, 2018. Density-dependent selection on mate search and evolution of Allee effects. *J. Animal Ecology*. 87(1), 24-35.

BERKVEN, Nick, Jochem BONTE, D. BERKVEN, Patrick DE CLERCQ, Koen DEFORCE a Luc TIRRY, 2008. Pollen as an alternative food for *Harmonia axyridis*. *BioControl* 53(1), 201-210.

BONDURIANSKY, Russell, 2011. The evolution of male mate choice in insects : a synthesis of ideas and evidence. *Biological Reviews* 76(3), 305-339.

BREDLAU, Justin, Ahmed EL-SABROUT a Christophe BRESSAC, 2020. Reproductive context of extremely short sperm in the parasitic wasp *Cotesia congregata* (Hymenoptera: Braconidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 131(2), 384-395.

BUTENANDT, Adolph, R. BECKMANN, D. STAMM a E. HECKER, 1959. Über den Sexuallockstoff des Seidenspinners *Bombyx mori*. Reindarstellung und Konstitutionsermittlung. *Z. Naturforsch* 14b, 283-884.

CARDÉ, Ring T. a Thomas C. BAKER, 1984. Sexual Communication with Pheromones. *Chemical ecology of insects*, 355-383.

CLUTTON-BROCK T. H., 2009. Sexual selection in females. *Animal Behaviour* 77(1), 3-11.

CREED, E.R., 1975. Melanism in the Two Spot Ladybird: The Nature and Intensity of Selection. *Proceedings of the Royal Society of London* 1098(190), 135-148.

ČELECHOVSKÝ, Alois. Srovnávací morfologie a anatomie bezobratlých. Univerzita Palackého, fakulta přírodovědecká, 2008, 139-140.

ČERMÁK, Květoslav, 2008. Kdo a proč se tam shromažďuje. *Moderní včelař* (2), 25.

DALE, S. 2001 Necrophilic behaviour, corpses as nuclei of resting flock formation and road kills of sand martins *Riparia*. *Ardea* 89(3), 545-547.

DE JONG, P. W., M. D. VERHOOG and P. M. BRAKEFI, 1993. Sperm competition and melanic polymorphism in the 2 - spot ladybird, *Adalia bipunctata* (Coleoptera, Coccinellidae). *Heredity* 70, 172-178.

DOLNÝ, Aleš, Filip HARABIŠ a Dan BÁRTA, 2016. *Vážky České Republiky*. 1. Praha, Academia.

DRAPEAU, M.D. & WERREN, J.H., 1999. Differences in mating behaviour and sex ratio between three sibling species of *Nasonia*. *Evolutionary Ecology Research* 1(2), 223-234.

DRIFJHOUT, Falko P., Ricarda KATHER a Stephen J. MARTIN, 2009. The role of cuticular hydrocarbons in insects. *Nova Science Publishers* 3, 1-24.

DUBEY, Ankita, Shashwat SINGH, OMKAR a Geetanjali MISHRA, 2018. Paternity success in ladybirds: function of mating interval and order. *Journal of Ethology* 36, 151-159.

EBERHARD, W. G., 1996. *Female Control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice* *Harmonia axyridis*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. *J Ethol.* 12, 169-174.

ESCALONA, Hermes E., Anderas ZWICK, Hao-sen LI, Wioletta TOMASZEWSKA, Wang XINGMIN, Hong PANG, Diana HARTLEY a Lars S JERMIIN, NEDVĚD Oldřich, BERNHARD Misof, NIEHUIS Oliver, SLIPINSKI Adam, TOMASZEWKA Wioletta, 2017. Molecular phylogeny reveals food plasticity in the evolution of true ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae: Coccinellini). BMC Evolutionary Biology 17(1), 151.

FADL ALI Mahmoud a E. David MORGAN, 1990. Chemical communication in insect communities: A guide to insect pheromones with special emphasis on social insects. Biological reviews 165, 227-247.

FIEDLER, Lukáš a Oldřich NEDVĚD, 2019. Fifty Shades of the Harlequin Ladybird and a Sexually Transmitted Fungus. Journal of Insect Science 19(6), 1-7.

FRANCO, K., A. JAUSET a C CASTAÑÉ, 2011. Monogamy and polygamy in two species of mirid bugs: A functional-based approach. Journal of Insect Physiology. Elsevier 57(2), 307-315.

FROMHAGE, Lutz, Mark ELGAR a Jutta SCHNEIDER, 2005. Faithful without care: the evolution of monogyny. Evolution 59(7), 1400-1405.

GEISELHARDT, Sven, Tobias OTTE a Monika HILKER, 2009. The Role of Cuticular Hydrocarbons in Male Mating Behavior of the Mustard Leaf Beetle, *Phaedon cochleariae* (F.). Journal of Chemical Ecology 35, 1162-1171.

GREENWAY, E.V. & Shuker, D.M., 2015. The repeatability of mating failure in a polyandrous insect. Journal of Evolutionary Biology 28(8), 1578-1582.

GROMKO, M. H., NEWPORT, M. E. A. a KORTIER, M. G., 1984. Sperm dependence of female receptivity to remating in *Drosophila melanogaster*. Evolution, (38), 1273-1282.

GWYNNE, Darryl, 2008. Sexual Conflict over Nuptial Gifts in Insects. Annu. Rev. Entomology 53(1), 83-101.

HADAČ, Emil a Alena HADAČOVÁ, 1953. Charles Darwin - O vzniku druhů, neboli uchováním prospěšných plemen v boji plemen v boji o život. 1953. Praha: Československá akademie věd.

HAELEWATERS, Danny a André De KESEL, 2017. De schimmel *Hesperomyces virescens*, een natuurlijke vijand van lieveheersbeestjes. Entomologische Berichten 77(3), 106-117.

HODEK Ivan a EVANS Edward W., 2012. Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae). Blackwell Publishing Ltd. 1-599.

HODEK, Ivo a Helmut Fritz VAN EMDEN a. HONĚK, 2012. Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae). Hoboken, NJ Wiley-Blackwell, 82-86.

HOLECOVÁ, Milada, ZACH Petr, HOLLÁ Katarína, ŠEBESTOVÁ Milada, KLESNIÁKOVÁ Mária, ŠESTÁKOVÁ Anna, HONĚK Alois, NEDVĚD Oldřich, PÁRÁK Michal, MARTINKOVÁ Zdenka, HOLEC Juraj, VIGLÁŠOVÁ Sandra, BROWN Peter M.J., ROY Helen E. a KULFAN Ján, 2018. Overwintering of ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) on Scots pine in Central Europe. Eur. J. Entomology 115, 658-667.

HOWARD, Ralph.W a Gary J. BLOMQUIST, 2005. Ecological, Behavioral, and biochemical aspect of insect hydrocarbons. Annu. Rev. Entomology 50(93), 371-393.

HURST, G.D.D., SHARPE, R.G., BROOMFIELD, A.H., WALKER, L.E., MAJERUS, T.M.O., ZAKHAROV, I.A. & MAJERUS, M.E.N. (1995) Sexually transmitted disease in a promiscuous insect, *Adalia bipunctata*. Ecological Entomology 20, 230–236.

CHAHARTAGHI, Masoumeh, Stefan SCHEU a Liliane RUESS, 2006. Sex ratio and mode of reproduction in Collembola of an oak-beech forest. Pedobiologia 50(4), 331-340.

CHOE, Dong-Hwan, Jocelyn G. MILLAR a Michael K. RUST, 2009. Chemical signals associated with life inhibit necrophoresis in Argentine ants. Proc Natl Acad Sci USA 106(20), 8251-8255.

JACQUIN-JOLY, Emmanuelle a Astrid T. GROOT, 2018. Pheromones Insects. Encyclopedia of Reproduction 6(2), 465-471.

KEPPNER, Eva M., Madlen PRANG, Katharina C. ENGEL, Manfred AYASSE, Johannes STÖKL a Sandra STEIGER, 2017. Beyond Cuticular Hydrocarbons: Chemically Mediated Mate Recognition in the Subsocial Burying Beetle *Nicrophorus vespilloides*. Journal of Chemical Ecology 43, 84-93.

KOČÁREK, Petr, 2013. Rovnokřídlí (Insecta: Orthoptera) České republiky. 1. Praha, Academia, 1-288.

KODRÍK, Dalibor, 2004. Fyziologie hmyzu-učební texty. České Budějovice: Entomologický ústav Akademie věd České republiky a Biologická fakulta, Jihočeská Univerzita v Českých Budějovicích, 204-207.

LAUGIER, Guillaume J. M., Gilles Le MOGUE´DEC, Ashraf TAYEH, Anne LOISEAU, Naoya OSAWA, Arnaud ESTOUP a Benoit FACON, 2013. Increase in Male Reproductive Success and Female Reproductive Investment in Invasive Populations of the Harlequin Ladybird *Harmonia axyridis*. PloS ONE 8(10), 1-10.

LEGRAND, Pauline, Maryse VANDERPLANCK, Stéphanie LORGE, Philippe MAESEN, Georges LOGNAY, Andreas VILCINSKAS, Heiko VOGEL, Arnaud ESTOUP, Julien FOUCAUD, Frédéric FRANCIS, Benoit FACON, Francois J. VERHEGGEN, 2019. Cuticular hydrocarbon composition does not allow *Harmonia axyridis* males to identify the mating status of sexual partners. Entomologie generalis 38(3), 211-224.

LEWIS, Rebecca C., Michael D. POINTER, Lucy A. FRIEND, Ramakrishnan VASUDEVA, James BEMROSE, Andreas SUTTER, Matthew J. G. GAGE a Lewis G. SPURGIN, 2020. Polyandry provides reproductive and genetic benefits in colonising populations. Ecology and Evolution 10(19), 10851-10857.

LEWIS, Sara, South ADAM, Robert BURNS a Nooria AL-WATHIQU, 2011. Nuptial gifts. Current Biology 21(17), 21-22.

LUXOVÁ, Anna a Irena VALTÉROVÁ, 2006. Biosyntéza hmyzích feromonů. Chemické listy 100, 243-255.

LÓPEZ-RIQUELME, Germán Octavio a Maria Luisa FANJUL-MOLES, 2013. The funeral ways of social insects. Social strategies for corpse disposal. Trends in Entomology 9, 71-129.

MARTIN, S.J., WEIHAO, Z. & DRIFHOUT F. P., 2009. Long-term stability of cuticular hydrocarbons facilitates chemotaxonomy using museum specimens. Biological Journal of the Linnean Society 96, 732-737.

MÉRY, F. a D. JOLY, 2002. Multiple mating, sperm transfer and oviposition pattern in the giant sperm species, *Drosophila bifurca*. Journal of Evolutionary Biology 15, 49-56.

MONNIN, Thibaut, Christian MALOSSE a Christian PEETERS, 1998. Solid-phase microextraction and cuticular hydrocarbon differences related to reproductive activity in queenless ant *Dinoponera quadriceps*. Journal of Chemical Ecology 24, 473-490

NEDVĚD Oldřich, 2016. Rozmnožování promiskuitních sluněček. Živa 2016 (1), 36-37.

NEDVĚD, Oldřich a KOVÁŘ Ivo, Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae). Blackwell Publishing Ltd. 1-599.

NEDVĚD, Oldřich., 2020: Brouci čeledi sluněčkovití (Coccinellidae) střední Evropy. Academia, Praha 1, 304.

NEDVĚD, Oldřich, 2014. Sluněčko východní (*Harmonia axyridis*) - pomocník v biologickém boji nebo ohrožení biodiverzity? Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, České Budějovice, 1-65.

OMKAR, K. SINGH a A.PERVEZ, 2006. Influence of mating duration on fecundity and fertility in two aphidophagous ladybirds . J. Appl. Entomology 130, 103-107.

OMKAR, SRIVASTAVA S., 2002. Reproductive behaviour of an aphidophagous ladybeetle, *Coccinella septempunctata* Linnaeus. Eur J Entomol 99, 465-470.

OMKAR, PERVERZ A., 2005. Mating behavior of an aphidophagous ladybird beetle, *Propylea dissecta* (Mulsant). Insect Science 12, 37-44.

PARTRIDGE, L., FARQUHAR, M., 1981. Sexual activity reduces lifespan of male fruitflies. Nature 294, 580-582.

PEINERT, Miriam, Benjamin WIPFLER, Gottfried JETSCHKE, Thomas KLEINTEICH, Stanislav GORB, Rolf BEUTEL a Hans POHL, 2016. Traumatic insemination and female counter-adaptation in Strepsiptera (Insecta). Scientific reports 6, 1-8.

PERRY, J. C. a L. ROWE, 2008. Ingested spermatophores accelerate reproduction and increase mating resistance but are not a source of sexual conflict. Animal behaviour 76(3), 993-1000.

PERRY, J.C, D.M.T SHARPE a L. ROWE, 2009. Condition-dependent female remating resistance generates sexual selection on male size in a ladybird beetle. Anim Behaviour 77(3), 743-748.

PŘIDAL, Antonín, 2009. Kolik snubních letů matka podnikne? Jeden? Moderní včelař 2009(3), 94-95.

PUKER, Anderson, Sérgio R. RODRIGUES, Elison F. TIAGO, Sergio IDE a Juares FUHRMANN, 2011. Notes on Biology and Behavior of Rhinoceros Beetle *Enema pan* (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae). Entomological Society of America 104(5), 919-927.

REIGNER, Fred R. a John H. LAW, 1996. Insect pheromones. Journal of lipid research 9, 514-551.

RUBENSTEIN, Dustin R., 2012. Sexual and social competition: broadening perspectives by defining female roles. The Royal Society 367(1600), 2248-2252.

- RYCHLÝ, Svatopluk a Fryč DAVID, 2018. Hospodářsky významné mšice. 1. Diagnostická laboratoř Opava, Ústřední kontrola a zkušební ústav zemědělský, 1-8.
- REZNIK, S.Ya, Natalia BELAYKOVA, Andrey Nikitich OVCHINNIKOV a OVCHINNIKOVA, 2017. The influence of density-dependent factors on larval development in native and invasive populations of *Harmonia axyridis* (Pall.) (Coleoptera, Coccinellidae). *Entomological Review* 97(7), 847-852.
- SANTOS, S.M.A.; SIQUIERA, R.; COETI, R.Z.; CAVALHGERI, D.; TREVINE, V., 2015. The sexual attractiveness of the corpse bride: Unusual mating behaviour of *Helicops carinicaudus* (Serpentes, Dipsadidae). *Herpetol. Notes* 8, 643-647.
- SANTOS, Elisabete A Dos, Christian S A SILVA-TORRES, Paulo R BARBOSA, Jorge B TORRES a Maria C BLASSIOLI-MORAES, 2017. Sexual behavior in ladybird beetles: Sex with lights on and a twist for *Tenuisvalvae notata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Behavioral Processes* 144, 93-99.
- SAXENA, S., G. MISHA a OMKAR, 2018. Familiarity dominates relatedness in mate selection in ladybirds. *Journal of Zoology* 304, 55-64.
- SLOGGETT, J.J., MAGRO, A., VERHEGGEN, F.J., HEMPTINNE, J.L., HUTCHINSON, W.D. a RIDDICK, E.W. (2011). The chemical ecology of *Harmonia axyridis*. *Biocontrol* 56, 643-661.
- SCHIESTL, Florian P., 2010. The evolution of floral scent and insect chemical-communication. *Ecology Letters* 13(5), 643-656.
- SCHLÜNS H., Moritz R.F.A., Neumann P., Kryger P., Koeniger G., 2005. Multiple nuptial flights, sperm transfer and the evolution of extreme polyandry in honey-bee queens. *Animal Behaviour* 70, 125-131.
- SCHWARTZ, Steven K. a Merrill A. PETERSON, 2006. Strong material benefits and no longevity costs of multiple mating in an extremely polyandrous leaf beetle, *Chrysochus cobaltinus* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Behavioral Ecology* 17(6), 1004-1010.
- STATHAS, George J, Panagiotis A. ELIOPOULOS, Dimitrios C. KONTODIMAS a John GIANNOPAPAS, 2001. Parameters of reproductive activity in females of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology*. 98(4), 547-549.
- STEIGER, Sandra a Johannes STÖKL, 2014. The Role of Sexual Selection in the Evolution of Chemical Signals in Insects. *Insects* 5, 424-433.

SUSSET, Eline Catherine, Jean-Louis HEMPTINNE, Etienne DANCHIN a Alexandra MAGRO, 2018. Overwintering aggregations are part of *Hippodamia undecimnotata's* (Coleoptera: Coccinellidae) mating system. PLOS ONE 13(6), 1-15.

TAYEH, Ashraf, Ruth HUFBAUER, Arnaud ESTOUP, Virginie RAVIGNNÉ, Léa FRACHON a Benoit FACON, 2015. Biological invasion and biological control select for different life histories. Nature Communications 6(1), 7267.

TSUSHIMA Yusuke, Kayo NAKAMURA, Yohsuke TAGAMI a Kazuki MIURA, 2015. Mating rates and the prevalence of male-killing *Spiroplasma* in *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). Entomological Science 18(2), 217-220.

UEBEL, E. C., SONNET, P. E. and MILLER, R. W., 1975. Sex pheromone of the face fly *Musca autumnalis* De Geer (Diptera: Muscidae). J.Chemical Ecology 1, 195-202.
UENO H., 1994. Intraspecific variation of P2 value in a coccinellid beetle,. Journal of Ethology 12, 169-174.

WAAGE J. K., 1984. Sperm competition and the evolution of odonate mating systems. Academic Press 1, 251-290.

WANG, Ji-Shen a Victor Benno MEYER-ROCHOW, 2021. First Report of Necrophilia in the Form of Necrocoitus among Insects, Involving Two Male *Cryptotympana atrata* (Fabricius, 1775) Cicadas. Insect. 12(1), 1-5.

WEBBERLEY, K. Mary, Gregory D. D. HURST, Jaroslav BUSZKO a Michaele E. N. MAJERUS, 2002. Lack of parasite-mediated sexual selection in a ladybird/sexually transmitted disease system. Animal Behaviour 63(1), 131-141.

WEBBERLEY, K. Mary a Gregory D. D. HURST, 2002. The effect of aggregative overwintering on an insect sexually transmitted parasite system. J. Parasitol. 88(4), 707-712.

WILSON, E. O., N.I DURLACH a L.M ROTH, 1958. Chemical Releaser of Necrophoric Behavior in Ants. Psyche A Journal of Entomology. 65(4), 108-114.

WÜRF, Josef, Tamara POKORNY, Johannes WITTBRODT, Jocelyn G. MILLAR a Joachim RUTHER, 2020. Cuticular Hydrocarbons as Contact Sex Pheromone in the Parasitoid Wasp *Urolepis rufipes*. Frontiers in Ecology and Evolution 12, 1-12.

Seznam internetových zdrojů

AKINYEMI, Adeyemi O a William D. J KIRK. Experienced males recognise and avoid mating with non-virgin females in the western flower thrips. PloS ONE [online]. [cit. 2021-02-29]. Dostupné z: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0224115>

DRBOHLAVOVÁ, Lenka, 2013, Cvrček polní – *Gryllus campestris* [online], 2013. [cit. 2021-02-01]. Dostupné z: <https://www.priroda.cz/clanky.php?detail=2449>

FASSOTE, Berénice, Christophe Y. FISCHER, Delphine DURIEUX, Georges LOGNAY, Eric HAUBRUGE, Frédéric FRANCIS a Francois VERHEGGEN, 2014. First Evidence of a Volatile Sex Pheromone in Lady Beetles. PloS ONE [online]. [cit. 2021-03-01]. Dostupné z: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0115011>

SWIFT, Kaeli a John M. MARZLUFF, 2018. Occurrence and variability of tactile interactions between wild American crows and dead conspecifics. The Royal Society [online]. [cit. 2021-03-12]. Dostupné z: <https://royalsocietypublishing.org/doi/full/10.1098/rstb.2017.0259>

ŠTYS, Pavel, 1996. Samičí volba, samčí strategie a libido obou pohlaví. Vesmír [online]. [cit. 2021-02-29]. Dostupné z: <https://vesmir.cz/cz/casopis/archiv-casopisu/1996/cislo-7/morfologie-milovani.html>

7. Přílohy

Seznam příloh:

- Příloha 1:** Odebrané vzorky slunéček z lokalit
- Příloha 2:** Odebrané vzorky slunéček z lokalit 2
- Příloha 3:** Dávání potravy a zkoumání reprodukčního chování
- Příloha 4:** Vzorky slunéček východních v Petriho miskách
- Příloha 5:** Slunéčko východní (*Harmonia axyridis*) - světlá forma *succinea*
- Příloha 6:** Slunéčko východní (*Harmonia axyridis*) - tmavá (melanická) forma *conspicua*.



Příloha 1: Odebrané vzorky sluněček z lokalit



Příloha 2: Odebrané vzorky sluněček z lokalit 2



Příloha 3: Dávání potravy a zkoumání reprodukčního chování



Příloha 4: Vzorky sluníček východních v Petriho miskách



Příloha 5: Slunéčko východní (*Harmonia axyridis*) - světlá forma *succinea*



Příloha 6: Slunéčko východní (*Harmonia axyridis*) - tmavá (melanická) forma *conspicua*.