

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta**

Faktory ovlivňující líhnivost vajíček slunéček

Bakalářská práce

Vladislav Mašín

Školitel: doc. RNDr. Oldřich Nedvěd, CSc.

České Budějovice 2012

Mašín, V., 2012: Faktory ovlivňující líhivost vajíček slunéček. [Factors affecting hatching rate of eggs of ladybirds. Bc. Thesis, in Czech] – 54 p., Faculty of Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace

Hatching rate of eggs of ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) is affected by biotic and abiotic factors. Parental age, multiple matings, presence of male-killing agents, quantity and quality of food are the biotic factors. Temperature and wavelengths of light are the abiotic factors up to now tested. We reviewed these above mentioned factors that authors of diverse studies measured, and in addition, we retrieved data on fecundity and its relation to hatching rate. In 7 cases, hatching rate was significantly positively correlated to fecundity, in another 5 cases, there was no clear relationship. We argue that in unsuitable conditions visualized by low fecundity, female ladybirds lay higher proportion of infertile eggs as so called trophic eggs for feeding the neonate larvae.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích dne 27. 4. 2012

.....
Vladislav Mašín

Především bych rád poděkoval svému školiteli doc. RNDr. Oldřichu Nedvědovi, CSc. za pomoc, rady a ochotu při psaní mé bakalářské práce. Dále pak svým rodičům za psychickou a také finanční podporu v průběhu studia.

Obsah

1. Úvod	1
1.1 Líhnivost	1
1.2 Biotické faktory ovlivňující líhnivost	1
1.2.1 Bakteriální nákaza	1
1.2.2 Stáří rodičů v době páření	1
1.2.3 Opakované páření	2
1.2.4 Kvalita potravy	2
1.2.5 Množství potravy	3
1.3 Abiotické faktory ovlivňující líhnivost	3
1.3.1 Teplota	3
1.3.2 Relativní vlhkost	3
1.3.3 Barva světla	3
1.4 Trofická vajíčka	4
2. Cíle	5
3. Výsledky	6
3.1 Biotické faktory ovlivňující líhnivost	6
3.1.1 Bakteriální nákaza	6
3.1.2 Stáří rodičů v době páření	7
3.1.2.1 Stáří obou rodičů <i>Coccinella septempunctata</i>	7
3.1.2.2 Vliv věku matky	11
3.1.2.2.1 <i>Propylea dissecta</i>	11
3.1.2.2.2 <i>Coelophora saucia</i>	13
3.1.2.3 Vliv věku otce	15
3.1.2.3.1 <i>Propylea dissecta</i>	15
3.1.2.3.2 <i>Coelophora saucia</i>	16
3.1.3 Opakované páření	18
3.1.3.1 <i>Coelophora saucia</i>	18
3.1.3.2 <i>Cheilomenes sexmaculata</i> a <i>Propylea dissecta</i>	21
3.1.3.3 <i>Adalia bipunctata</i>	21
3.1.4 Kvalita potravy	21
3.1.4.1 <i>Coccinella septempunctata</i> v Indii	21
3.1.4.2 Mšice <i>Diaphorina citri</i>	23

3.1.4.3 <i>Anegleis cardoni</i>	24
3.1.4.4 Náhradní potrava	26
3.1.4.4.1 <i>Harmonia axyridis</i>	26
3.1.4.4.2 <i>Propylea japonica</i>	27
3.1.5 Množství potravy	27
3.2 Abiotické faktory ovlivňující líhivost.....	28
3.2.1 Teplota	28
3.2.1.1 <i>Clitostethus arcuatus</i>	28
3.2.1.2 <i>Chilocorus nigrinus</i>	30
3.2.2 Relativní vlhkost	32
3.2.3 Barva světla.....	32
3.3 Trofická vajíčka.....	34
4. Diskuze.....	35
4.1 Biotické faktory ovlivňující líhivost.....	35
4.1.1 Bakteriální nákaza.....	35
4.1.2 Stáří rodičů v době páření	35
4.1.3 Opakované páření	38
4.1.4 Kvalita potravy.....	39
4.1.4.1 Náhradní potrava	40
4.1.5 Množství potravy	41
4.2 Abiotické faktory ovlivňující líhivost.....	41
4.2.1 Barva světla.....	41
4.2.2 Teplota	42
4.3 Trofická vajíčka.....	42
5. Citovaná literatura	44

1. Úvod

1.1 Líhivost

Procento vajíček ve snůšce, která se zcela vyvinou a ze kterých se eventuálně vylíhne larva se nazývá líhivost (hatching rate, egg viability). Tento podíl je často zřetelně nižší než 100%. Hatching rate vlastně odlišuje dvě reprodukční veličiny: plodnost - fecundity, což je celkový počet vajíček samičky; a fertility, jedná se o počet životaschopného potomstva samičky. Některá vajíčka jsou neoplozena kvůli nízkému množství spermatu a jeho kvalitě. U jiných vajíček dojde k oplození, ale nevyvinou se embrya nebo se nevylíhnou larvy (Nedvěd a Honěk, 2012).

Je známo několik biotických a abiotických faktorů mající vliv na líhivost. Mezi biotické faktory patří bakteriální nákaza, stáří rodičů v době páření, množství a kvalita potravy, opakované páření. Zatímco abiotickými faktory jsou teplota, vlhkost, barva světla.

1.2 Biotické faktory ovlivňující líhivost

1.2.1 Bakteriální nákaza

Endosymbionti, kteří manipulují reprodukcí svých hostitelů, byli zaznamenáni u mnoha skupin bezobratlých. Jedna taková skupina endosymbiontů jsou tzv. „zabijáci samců“. Slunéčka byla popsána jako modelový systém pro studium těchto endosymbiontů zabijáků. Identifikací bakterie můžeme najít důkazy o horizontálním přenosu endosymbiontů mezi hostiteli a můžeme získat informace o evolučním původu „zabijáků samců“ (Majerus, 2010). U velkého počtu bezobratlých se bakteriální nákaza, zabíjející samce, projevuje během embryonálního vývoje. Jedná se o cytoplazmatické bakterie čtyř skupin; *Wolbachia*, *Spiroplasma*, *Rickettsia*, *Flavobacteria*, které se do další generace přenášejí vajíčkem. Líhivost je poté nanejvýš 50% (Nedvěd a Honěk 2012).

1.2.2 Stáří rodičů v době páření

Další faktor mající vliv na líhivost je stáří rodičů. Stárnutí může být definováno demograficky jako zvýšení rizika úmrtnosti s věkem, nebo funkčně; jako pokles výkonnosti (Medawar, 1952, Williams, 1957; Rose, 1991, Partridge a Gems, 2002). Porozumění procesu stárnutí je založeno na vztahu mezi demografickými a funkčními aspekty, které jsou pevně spjaty. Stárnutí zahrnuje pokles několika tělesných funkcí, což vede ke zvýšení rizika úmrtnosti (Williams, 1999). Tento pokles fyziologického výkonu související s věkem

je ovlivňován řadou faktorů; skladba potravy (Piper a Partridge, 2007) a reprodukce (Rose, 1984, Finch, 1990, 1998, Tatar et al, 1993; Partridge et al, 1999; Finch & Ruvkun, 2001, Robine, 2001). Je známo urychlení stárnutí u reprodukčně aktivních živočichů (Arnqvist a Nilsson, 2000; Priest et al, 2002; Mishra a Omkar, 2006). Tento mechanismus je vysvětlován z hlediska reprodukčních nákladů (Partridge, 1986; Omkar a Mishra, 2005) a trade offs (Kokko, 1998, Finch a Ruvkun, 2001, Robine, 2001; Mishra a Omkar, 2006). Priest a kolegové (2002) zaznamenali, že věk matky a v menší míře věk otce v době páření má vliv na dlouhověkost jejich potomků. Účinky stárnutí mohou být zaznamenány změnami v řadě aspektů, jako je plodnost či líhivost, což bylo prokázáno u mnoha druhů hmyzu (Williams, 1957; Hamilton, 1966, Kirkwood, 1977, Partridge & Barton, 1993).

Model „dobrých genů“ tvrdí, že staří samci jsou více preferováni jako partneři (Manning, 1985; Kokko and Lindstrom, 1996). Ovšem další model tvrdí, že naopak mladší samci jsou častěji partnery (Hansen and Price, 1995). Jiný model obhajuje výběr středně starého samce jako partnera (Beck and Powell, 2000). Rozdílnost v závěrech těchto modelů je nejspíše výsledkem jejich protikladných přístupů ve vztahu k fyziologickým změnám souvisejících s věkem samců a existence životní historie trade-offs.

1.2.3 Opakované páření

Vícenásobné množení s více než jedním samcem v rámci jednoho pářícího období je zaznamenáno u několika druhů hmyzu (Olsson et al., 1994; Eberhard, 1996; Zeh, 1997). To může sloužit k pojištění proti samčí neplodnosti (Sheldon, 1994), k snížení rizika nedostatku spermatu (Bourne, 1993), eliminovat problém nekompatibilních spermií (Zeh, 1997), dovolit samicím vybrat sperma nevyšší kvality (Olsson et al., 1996) nebo zvýšit genetické rozdíly mezi potomky (Majerus 1994; Ward & Landolt 1995; Yasui, 1998). Několikanásobné páření také pomáhá samicím získat přímé materiální výhody jako dostatečné množství spermatu (Drnevich et al., 2001), obranných chemikálií (González et al., 1999), živin a/nebo stimulantů kladení (Wagner et al., 2001).

1.2.4 Kvalita potravy

Kvalita potravy může ovlivňovat mnoho aspektů vývoje, přežívání a reprodukce predátorů. Slunéčka mají široké spektrum druhů kořisti, včetně malého fytofágního hmyzu a roztočů, jsou proto považována za účinné predátory (Hagen, 1987) a tedy přirozené nepřátele hmyzu používané v biologickém boji. Některá slunéčka loví mšice, některá červce a je i malé

procento druhů, lovicí obě skupiny (Agarwala and Ghosh, 1988). Všechny druhy mšic nejsou stejně vhodné a slunéčka vykazují výběr některých mšic (Omkar et al., 1997).

1.2.5 Množství potravy

Dostupnost kořisti se pro dravý hmyz může výrazně lišit v prostoru a čase, tito predátoři se často potýkají s nedostatkem potravy (O'Neil a Wiedenmann 1987, Bilde a Toft 1998, Beckman a Hurd 2003). To může významně ovlivnit míru produkce vajíček, protože tato míra obecně roste s dostupností kořisti (Dixon 1959, Ives 1981, Mills 1981, Wiedenmann a O'Neil 1990, Coll a Ridgeway 1995). U dravých slunéček je dobře zdokumentováno, že dostupnost potravy ovlivňuje míru produkce vajíček, je nakladeno málo vajíček, když je dostupnost potravy nízká (Dixon 2000).

1.3 Abiotické faktory ovlivňující líhnivost

1.3.1 Teplota

Teplota prostředí je jedním z nejdůležitějších faktorů ovlivňující fyziologické procesy poikilotermních druhů (Honěk a Kocourek 1990; Chapman 1998). Teplota určuje biologické vlastnosti hmyzu jako je doba vývoje, reprodukční parametry dospělců (líhnivost, plodnost, fertilita) (Perdikis a Lykouressis 2002; Kontodimas a Stathas 2005; Cabral et al. 2006).

1.3.2 Relativní vlhkost

Relativní vlhkost vzduchu je často opomíjeným faktorem, který může ovlivnit přežívání různých vývojových stádií. Nedvěd a Kaluškov (2012) zjistili vysoký podíl samců v potomstvu slunéčka *Harmonia axyridis* vychovaném při 30% vlhkosti a nadbytek samic při 90% vlhkosti. Ponsonby (1998) zkoumal vliv relativní vlhkosti (33%, 62%, 75%) na líhnivost u slunéčka *Chilocorus nigritus*. Nejistil významné rozdíly.

1.3.3 Barva světla

Fotoperioda, vlnová délka a intenzita světla a také vlastnosti povrchů, které ovlivňují odrazivost světla, ovlivňují ekologii a fyziologii organismů (Prayitno et al., 1997; Aarseth a Schram, 1999; Phillips a Lomas, 2001; Miklosi et al., 2002). Slunéčka jsou (obvykle) denní, ale mnoho jich lze ulovit světelnými pastmi (Honěk, 1977; Honěk a Kocourek, 1986), které ukazují jejich citlivost na světlo. Schopnost slunéček rozpoznat barvy je prokázáno (Ipertí a Prudent, 1986; Harmon et al., 1998; Mondor & Warren, 2000; Omkar & Mishra, 2003). Doba, intenzita a vlnová délka světla jsou známy jako ovlivňující faktory predace slunéček (Mack a Smilowitz, 1978; Miura a Nishimura, 1980; Zotov, 1983; Nakamuta)

1.4 Trofická vajíčka

Rodiče u mnoha druhů čelí riziku hladovění potomstva. Jedno řešení pro matky k zajištění toho, že potomstvo brzo po vylíhnutí bude mít potravu, je produkovat „trofické“ potomstvo, které poslouží jako potrava (Alexander 1974). Alternativní hypotéza je, že některá infertilní vajíčka jsou nevyhnutelně produkována kvůli nějakému omezení, např. limitací množstvím spermatu, a tak jsou potomci adaptováni ke konzumaci takových vajíček. Další řešení matek je obětovat některé potomky kvůli ostatním = manipulace se synchronizací líhnutí (O'Connor 1978; Forbes et al. 2002). V prostředí s nízkým množstvím potravy matky sníží synchronizaci líhnutí a tím dovolí brzy vylíhnutému potomstvu pojídat sourozence. Velká část vajíček sluníček je infertilní, embryo se v nich nevyvíjí a jsou konzumována larvami. Předpokládané výhody při konzumaci vajíček larvami jsou potvrzeny experimentálně. Důležitou otázkou zůstává, zda jsou tato vajíčka strategií samice k nakrmení potomstva, tzv. trofická vajíčka, anebo se pojídání vajíček jen vyvinulo k využití nevyvíjejících se vajíček (Perry a Roitberg 2005).

2. Cíle

1. Na základě publikovaných dat najít biotické a abiotické faktory, které ovlivňují procentuální podíl nakladených vajíček, ze kterých se vylíhne larva
2. Rozhodnout zda slunéčka používají trofická vajíčka pro výživu larev

3. Výsledky

V této části jsou reprodukovány výsledky publikovaných studií na slunéčkách (Coleoptera: Coccinellidae) zahrnujících měření líhnivosti vajíček, ať to byla veličina, kvůli které autoři danou studii provedli, anebo to byla veličina jen tak mimochodem naměřená při zjišťování jiných parametrů vývoje a rozmnožování. V obou případech jsme si grafy uvedené níže sestavili sami, aby byly jednotné, i když autoři příslušný graf ve své práci uváděli.

Sami jsme počítali parametry závislosti mezi plodností (což byl důležitý reprodukční parametr téměř univerzálně měřený ve většině studií) a líhnivostí. Počítali jsme prostou lineární regresi, kdy kritériem významné závislosti byla pravděpodobnost p menší než 0.05. Parametry lineární závislosti intercept a sklon přímky lze snadno intuitivně i statisticky porovnávat. V grafech jsme jako spojnicí trendu použili logaritmickou závislost, protože tvar skutečné závislosti se jí nejčastěji nejvíce blížil; parametry logaritmické rovnice však je těžké intuitivně pochopit. V několika případech jsme sestrojili graf závislosti líhnivosti i na jiné měřené veličině. Parametry regresní přímky a korelačního koeficienty jsme počítali v programu Statistica 11 (StatSoft 2012).

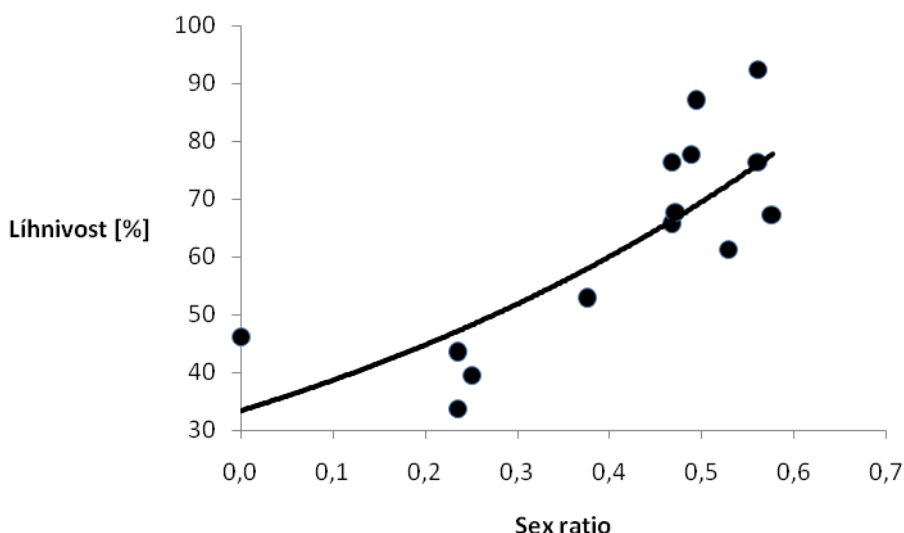
3.1 Biotické faktory ovlivňující líhnivost

3.1.1 Bakteriální nákaza

V jedné z posledních studií Majerus (2010) zkoumal přítomnost mikroorganismů zabíjejících samce u mnoha linií slunéček *Propylea japonica*. Slunéčka byla krmena mšicemi *Acyrtosiphon pisum* při 21°C.

Poměr pohlaví v počátečním vzorku slunéček *P. japonica* byl 0,426 (26 samců: 35 samic), což se nelišilo významně od poměru 1: 1 (Binomial exact test, $p > 0,24$).

Líhnivost vajíček třinácti rodin *P. japonica* produkujících v potomstvu samce i samice kolísala od 0,34 do 0,92. Deset linií, ve kterých líhnivost byla větší než 0,5 a poměr pohlaví potomstva nebyl významně rozdílný od poměru 1:1, bylo označeno jako normální. Tři rodiny (linie) s líhnivostí pod 0,5 produkovaly více samic, ale ještě s malým počtem samců. Jedna linie vyprodukovala 49 samic a žádné samce. Líhnivost vajíček od této samice byla 0,462, byla důkazem přítomnosti tzv. zabijáků samců. V levé části obr. 1 jsou patrné snůšky napadené bakterií, kde nejsou žádní a nebo velmi málo samců. V pravé části se jedná o zdravé snůšky s poměrem pohlaví 1:1, s vysokou líhnivostí.



Obr. 1: Líhivost vajíček u slunéčka *Propylea japonica* v souvislosti s poměrem pohlaví, obojí v závislosti na přítomnost bakterie zabíjející samce. I u zdravých snůšek je líhivost podstatně nižší než 100% a u napadených nižší než 50%.

3.1.2 Stáří rodičů v době páření

3.1.2.1 Stáří obou rodičů *Coccinella septempunctata*

Omkar (2004) sledoval vliv stáří obou rodičů na reprodukční parametry u slunéčka *Coccinella septempunctata*.

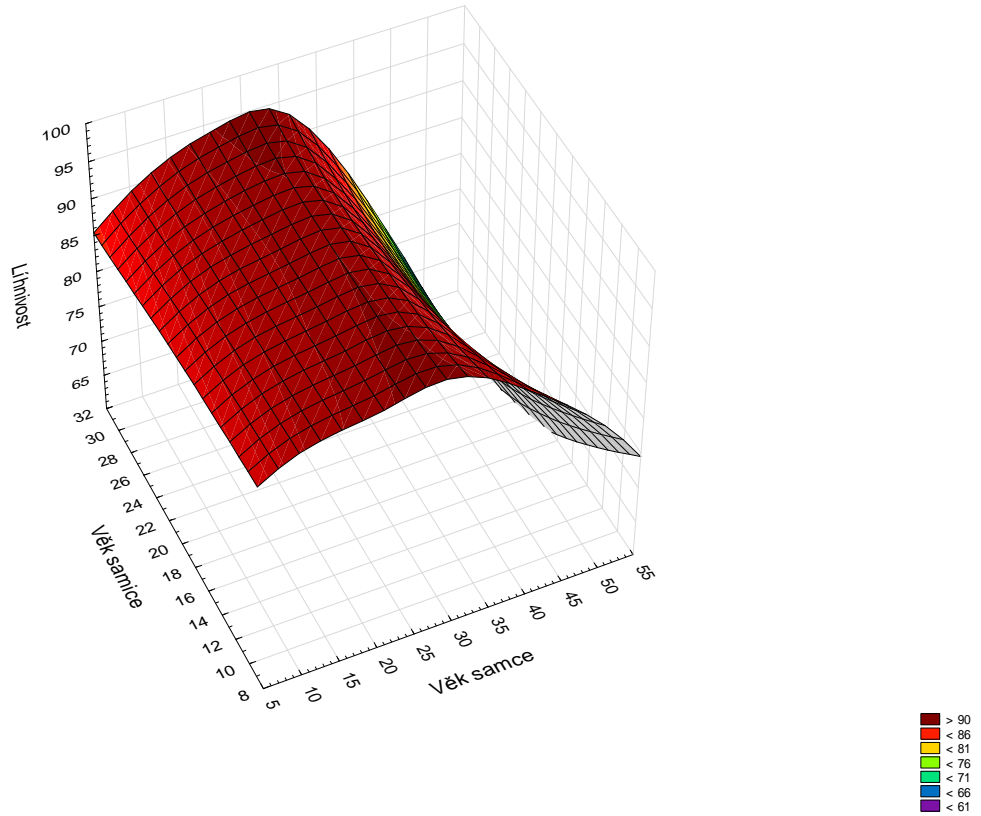
Jedinci slunéček *Coccinella septempunctata* byli spolu se mšicemi *Aphis craccivora* (z *Dolichos lablab*), nashromážděni ze zemědělských polí a chováni v laboratoři při $25 \pm 2^\circ\text{C}$, $60 \pm 5\%$ relativní vlhkosti a režimu 12 L : 12 D hodin. Dospělci byli spárováni v Petriho miskách s dostatkem potravy v podobě mšic *Aphis craccivora* a ponechání pářit se. Vajíčka byla sbírána a ponechána vyvíjet se k dospělosti. Tito dospělci byli následně použiti v pokusu.

U dospělců bylo stanoveno, že dosáhnou pohlavní dospělosti ve věku, kdy se jich 50 % začne pářit. Počáteční věk, ve kterém k páření došlo poprvé byl 2 dny a věk, ve kterém bylo dosaženo 100% páření byl 10 dní. Pre-ovipoziční perioda, kladení vajíček a post-ovipoziční perioda, plodnost a líhivost vajíček byly zaznamenány pro určení věku, kdy začíná reprodukční stárnutí.

Líhivost mladých, středně starých a starých samic byly významně odlišné, když se pářily se samci různých věkových skupin ($F = 66.85$; d.f. = 4, 25; $P < 0.001$; $F = 13.57$; d.f. = 3, 20; $P < 0.001$; $F = 4.83$; d.f. = 3, 20; $P < 0.01$). Líhivost vajíček rostla s rostoucím věkem samců do 30 dnů, potom u starších samců klesala. Líhivost u potomstva samic rozdílného věku

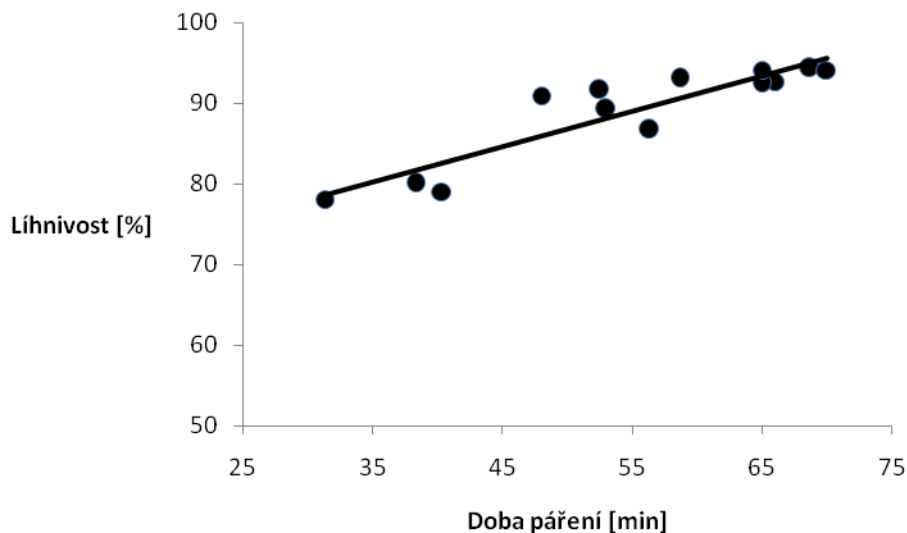
s mladými, středně starými a starými samci se významně lišila ($F = 9.94$; d.f. = 4, 25; $P < 0.001$; $F = 63.60$; d.f. = 3, 20; $P < 0.001$; $F = 7.17$; d.f. = 3, 20; $P < 0.001$). Trvání páření, plodnost a líhivost vajíček středně starých samců (20 - 30 dní) a samic (20 dní staré) byly nejvyšší. Trvání páření a líhivost vajíček byly závislé hlavně na věku samce.

Ukázalo se, že samci pohlavně dospívají ve věku 8,9 dne a samice ve věku 9,8 dne. Trvání páření mladších samic bylo významně rozdílné se samci různého věku ($F = 13,60$; d.f. = 4,25; $P < 0.001$). Trvání páření středně starých samic se středně starými samci bylo nejvyšší (70 ± 4.5 min) ($F = 6,10$; d.f.= 3, 20; $P < 0.001$). Rozdíly trvání páření starých samic s mladými nebo středně starými samci byly také významné a trvání páření bylo nejnižší se starými samci (38 ± 2.9 min) ($F = 3.14$; d.f. = 3, 20; $P < 0.05$). Pre-ovipoziční perioda mladých, středně starých a starých samic se významně nelišila s rostoucím věkem samců ($F = 1,69$; d.f. = 4,25; $P < 0.1$; $F = 2.25$; d.f. = 3, 20; $P < 0.1$; $F = 3.21$, d.f. = 3,20; $P < 0.05$). Doba kladení vajíček mladých a středně starých samic s mladými, středně starými a starými samci byla významně odlišná ($F = 36.93$; d.f. = 4, 25; $P < 0.001$; $F = 5.63$; d.f. = 3, 20; $P < 0.001$) od starých samic pářících se s rozdílnými věkovými skupinami samců ($F = 1.82$; d.f. = 3, 20; $P < 0.01$). Post-ovipoziční perioda mladých a starých samic s třemi věkovými skupina samců byla významně odlišná ($F=7,23$; d.f. = 4,25; $P < 0.001$; $F = 1.43$; d.f. = 3, 20; $P < 0.05$), ačkoli u středně starých samic rozdíly v post-ovipoziční periodě nebyly významné ($F = 0.86$; d.f. = 3, 20; $P < 0.05$). Byl zde vysoce významný vliv věku samce na trvání páření a líhivost vajíček, oplozených mladými a starými samci ($F = 31.97$; d.f. = 2, 105; $P < 0.001$; $F = 40.02$; d.f. = 2, 51; $P < 0.001$). Pre-ovipoziční perioda, doba kladení vajíček a post-ovipoziční perioda se lišily významně s věkem samice ($F = 713.72$; d.f. = 2, 69; $P < 0.001$; $F = 37.29$; d.f. = 2,69; $P < 0.001$; $F = 22.79$; d.f. = 2,69; $P < 0.001$). Plodnost se také významně lišila s věkem samice ($F = 36.13$; d.f. = 2, 69; $P < 0.001$). Doba kladení vajíček a plodnost byly závislé na věku samice. Plodnost byla nejvyšší, když byli spárování 20denní samice a 30denní samci. Věk samců tedy hrál hlavní roli oproti samicím; věk samic líhivost tolik neovlivňoval, u středně starých samců byla líhivost nejvyšší (Obr. 2).



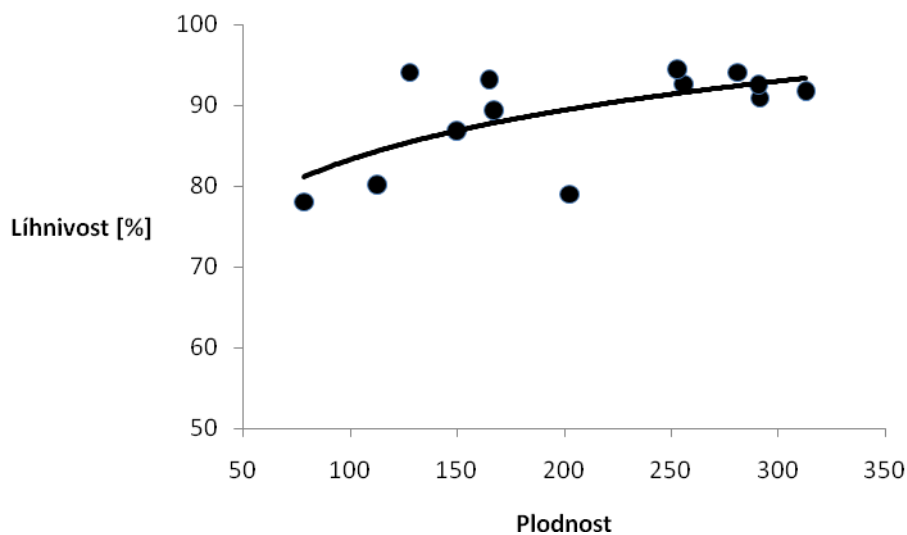
Obr. 2: Vliv samčího i samičího věku na líhivost vajíček u slunéčka *Coccinella septempunctata*

V této studii byla patrné ještě další velice zajímavá závislost, a to, že s delší dobou páření rostla i líhivost vajíček u slunéčka *Coccinella septempunctata* (obr. 3). Spočítali jsme těsnou závislost: $L = 64 + 0,44 DP$ ($r = 0,91$, $p=0,000016$).



Obr. 3: Vliv délky páření na líhivost vajíček u slunéčka *Coccinella septempunctata*

Další korelace byla patrná v případě plodnosti a rostoucí líhivosti vajíček slunéčka (obr. 4). Spočítali jsme mírnou lineární závislost: $L = 79 + 0,046 P$ ($r = 0,59$, $p=0,033$).



Obr. 4: Vliv plodnosti na líhivost u slunéček *Coccinella septempunctata*. Zde použita logaritmická závislost $y = 8,81 \ln(x) + 42,67$.

3.1.2.2 Vliv věku matky

3.1.2.2.1 *Propylea dissecta*

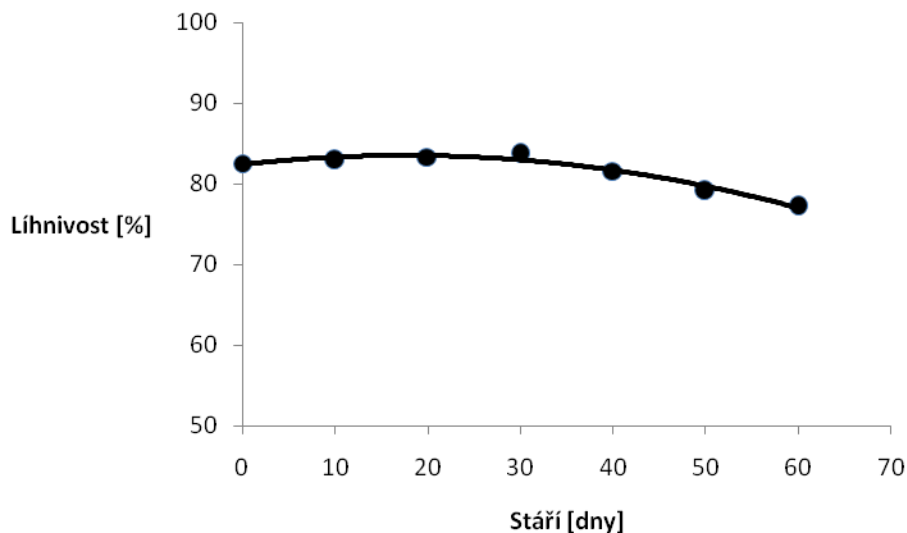
Mishra a Omkar (2004) studovali vliv stáří rodičů na reprodukční výkonnost u sluněčka *Propylea dissecta*, v tomto případě šlo o věk matky.

Dospělci sluněčka *Propylea dissecta* byli získáni ze zemědělských polí v Lucknow, Indie. Přesněji z kolonií mšic *Aphis craccivora* (z *Dolichos lablab*) a *Aphis gossypii* (z *Lagenaria vulgaris*). Následně bylo zjištěno pohlaví (Omkar a Pervez, 2000) a došlo k spárování v Petriho miskách (9,0 x 1,5 cm) s dostatkem výše zmíněných mšic. Následovalo páření a kladení vajíček. Noví jedinci byli přeneseni do kádinek (6,5 x 9,5 cm), krytých mušelínem s dostatkem potravy, ponecháni do vylíhnutí dospělců. Takto vzniklí dospělci byli odděleni a izolováni pro další užití v experimentu.

Nespárené panenské samičky *Propylea dissecta* ve věku 0, 10, 20, 30, 40, 50 a 60 dnů byly spárovány se samci starými 10 dnů, (potrava *A. craccivora* vyskytující se na *D. lablab*) pro jedno páření. Poté byly samice izolovány po dobu 20 dnů. Výsledky kladení vajíček a líhivosti byly shromažďovány každých 24 hodin. Experiment měl 10 opakování pro každou věkovou skupinu.

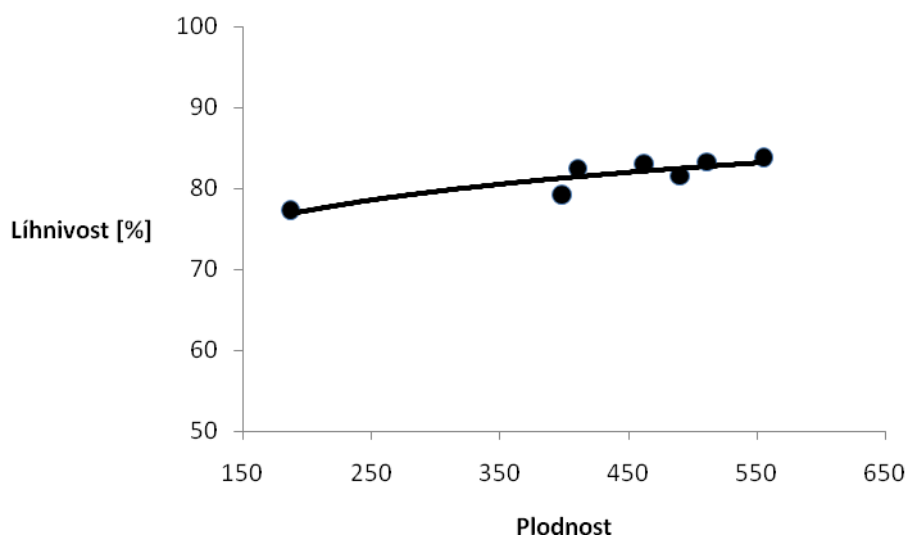
Rozdíl v líhivosti v závislosti na věku samice se ukázal statisticky významný, ačkoli na nižší hladině významnosti ($F = 5.05$, $P < 0.01$). Líhivost byla nejvyšší u samic starých 30 dnů (obr. 5), plynule se zvyšovala do tohoto věku (30 dnů), poté klesala.

Data ukázala, že rozdíly v plodnosti ve vztahu s věkem matky v době páření, jsou vysoce významné ($F = 240.36$; $P < 0.0001$). Třicetidenní samice byly nejplodnější a 60denní nejméně plodné. Zvyšující se plodnost do věku samic 30 dnů a poté pokles byla popsána regresní rovnicí $Y = -26.680X^2 + 184.142X + 227.892$ ($r^2 = 0.96$; $P < 0.001$). Pre-ovipoziční perioda se také významně lišila ($F = 82.50$; $P < 0.001$) v souvislosti s rozdílným věkem matky, s tím že 0 a 10denní samice se lišily významněji než starší samice.



Obr. 5: Vliv samičího věku slunéčka *Propylea dissecta* v době páření na líhivost vajíček slunéčka *Propylea dissecta*

Opět nás zajímala i další souvislost s líhivostí, v tomto případě v pracích se často opakující plodnost (líhivost vajíček roste s plodností, viz obr. 6). Spočítali jsme mírnou lineární závislost: $L = 74 + 0,018 P$ ($r = 0,8$, $p=0,0066$).



Obr. 6: Líhivost vajíček slunéček *Propylea dissecta* závislá na plodnosti. Zde použita logaritmická závislost $y = 5,85 \ln(x) + 46,29$.

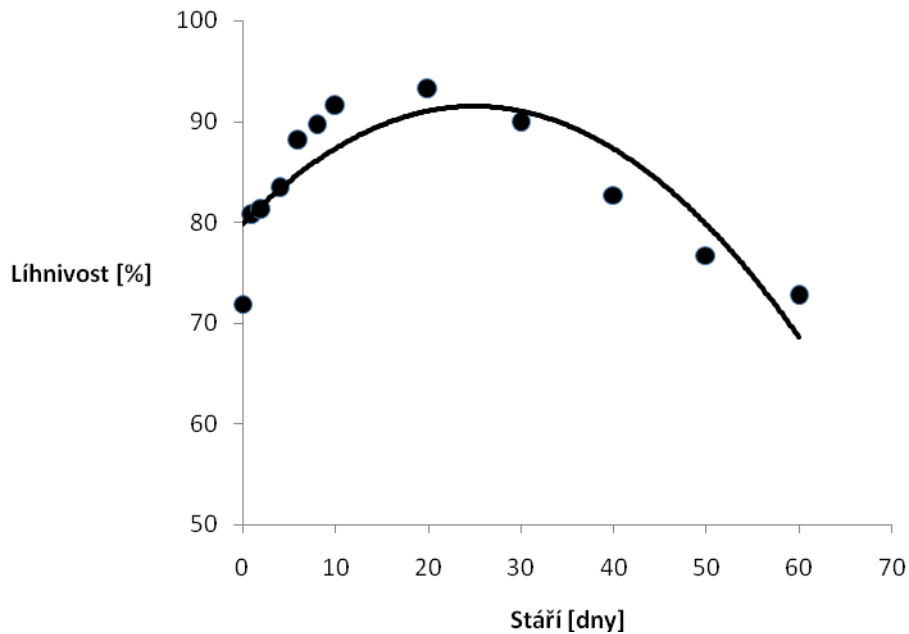
3.1.2.2.2 *Coelophora saucia*

Ve studii, kde Omkar (2010) sledoval vliv věku rodičů, v tomto případě opět matky, na reprodukční atributy u slunéčka *Coelophora saucia*, bylo postupováno takto: dospělci slunéček *Coelophora saucia* byli získáni z kolonií mšic *Aphis craccivora* v oblastech okolo Lucknow a přineseni do laboratoře ($25 \pm 2^\circ\text{C}$, $60 \pm 5\%$ relativní vlhkost a světelný režim 14L: 10D). Byli spárováni a chováni v Petriho miskách ($9,0 \times 2,0$ cm), krmeni dostatkem mšic *Aphis craccivora*. Vajíčka byla sbírána denně a larvy byly chovány ve skleněných kádinkách ($11,0 \times 9,0$ cm), ve kterých byly mšice doplňovány denně. Kádinky obsahující kukly byly pozorovány dvakrát denně a nově vylíhlí dospělci byli spáření a izolováni v Petriho miskách.

Nespáření dospělci *Coelophora saucia* požadované věkové kategorie byli získáni z laboratoře. Panenské samice ve věku 0 (nově vylíhlé z kukly), 1, 2, 4, 6, 8, 10, 20, 30, 40, 50 a 60 dnů byly spářené jednou s 10denními samci v plastových Petriho miskách ($9,0 \times 2,0$ cm). Poté byly samice izolovány a chovány při denním doplňování *Aphis craccivora* po zbytek života. Počet vajíček snesených a následné procento líhnivosti bylo zaznamenáno denně. V každé věkové skupině bylo 10 párů.

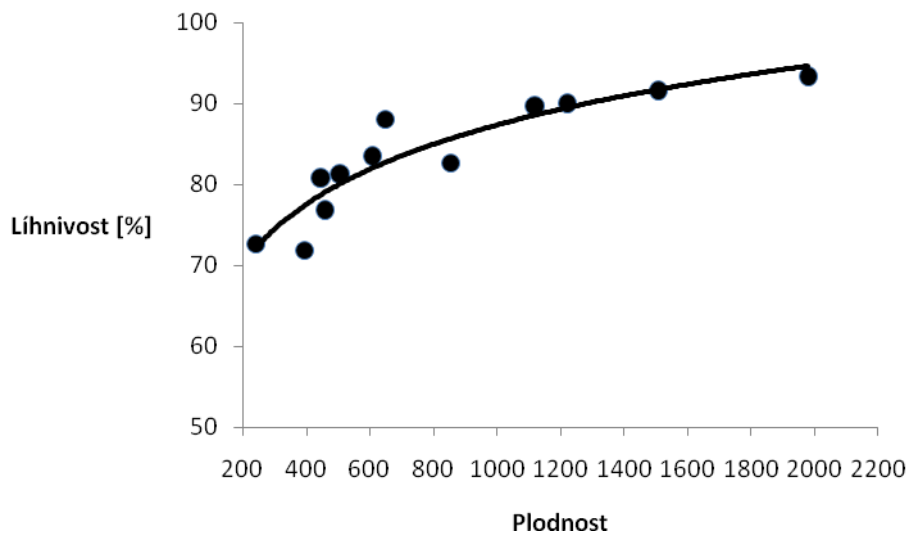
Líhnivost byla rozdílná podle věku samice v době páření, i když méně výrazně ($F = 6,23$, $p < 0,01$; d.f. = 11.119). Líhnivost byla nejvyšší pro samice pářící se ve stáří 20 dnů ($93,2 \pm 9,3\%$) (viz. obr. 7) a nejnižší pro samice pářící se ve stáří 60 dní ($72,7 \pm 3,5\%$). Líhnivost byla na stáří závislá podle rovnice $Y = -0,6211X^2 + 8,1866X + 63,917$ ($r^2 = 0,9118$). Samice *Coelophora saucia*, které se pářily ve stáří 20 dnů, nakladly nejvíce vajíček ($1979,6 \pm 197,9$, průměr \pm SE) a nejméně 60 dní staré ($240,0 \pm 16,3$). Plodnost se lišila významně s věkem samic při páření ($F = 85,09$, $P < 0,001$; d.f. = 11.119) a ukázal se opět parabolický trend ($Y = -35,053X^2 + 484,64X - 419,65$; $r^2 = 0,5815$) s vrcholem ve stáří samice 20 dnů. Reprodukční periody, tzn. pre-ovipoziční perioda ($F = 60,08$, $P < 0,001$; d.f. = 11,119), doba kladení vajíček ($F = 43,55$, $P < 0,001$; d.f. = 11,119) a post-ovipoziční perioda ($F = 13,22$, $P < 0,001$; d.f. = 11.119) se také významně liší pro samice pářící se v různém věku. Pre-ovipoziční perioda klesá s rostoucím věkem samice při páření a to do 20 dnů, poté roste, s opačným trendem u doby kladení vajíček. Post-ovipoziční perioda na druhou stranu stoupá s rostoucím věkem samičky v době páření do 40 dnů a poté klesá. Reprodukční rychlost ukázala parabolický vztah s věkem samičky při páření ($F = 13,84$, $P < 0,001$; d.f. = 11.119) s vrcholem ve stáří 20 dnů. Dlouhověkost se zvyšuje s věkem samičky při páření. A tak věk v době páření samice výrazně ovlivnil všechny reprodukční

parametry: pre-ovipoziční periodu, dobu kladení vajíček, post-ovipoziční periodu, líhivost a plodnost.



Obr. 7: Vliv samičího věku slunéčka *Coelophora saucia* v době prvního páření na líhivost

Opět jsme počítali a zobrazili (obr. 8) korelaci mezi plodností a líhivostí. Lineární závislost výrazně rostla podle rovnice $L = 74 + 0,012 P$ ($r = 0,86$, $p=0,00031$).



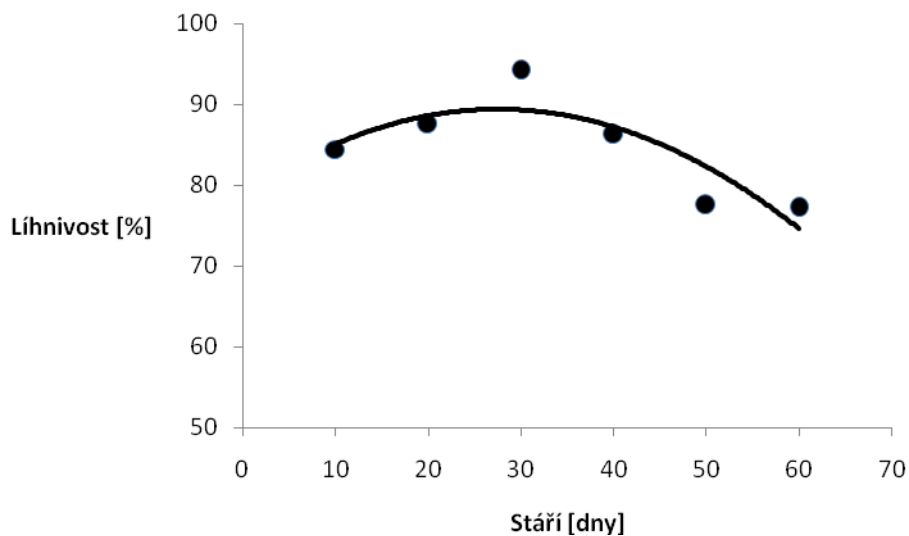
Obr. 8: Líhivost vajíček slunéčka *Coelophora saucia* související s plodností. Zde použita logaritmická závislost $y = 10,71 \ln(x) + 13,32$.

3.1.2.3 Vliv věku otce

3.1.2.3.1 *Propylea dissecta*

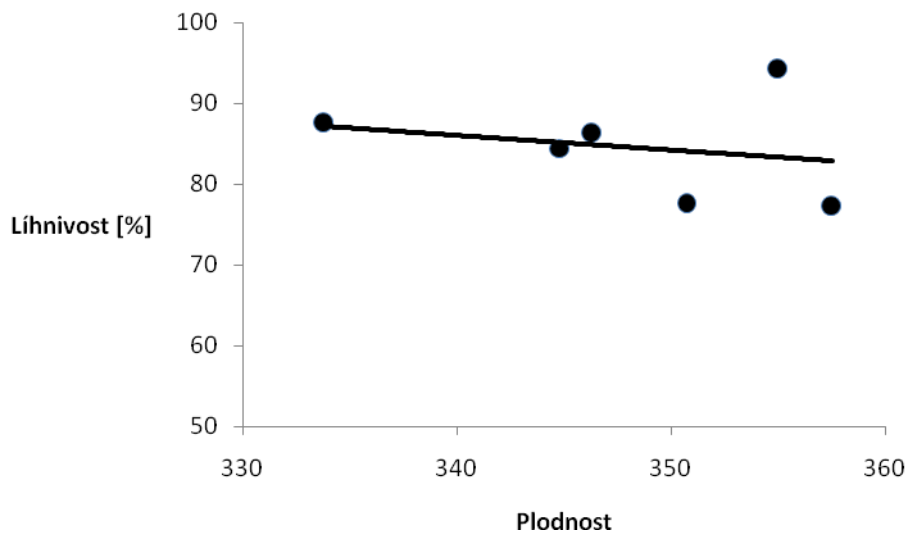
Nespáření samci slunéček *Propylea dissecta* ve věku 0, 10, 20, 30, 40, 50 a 60 dnů byli spárováni s 10denními samicemi a nechali se jednou spářit (Omkar 2004). Po páření byly samice izolovány a bylo jim poskytnuto dostatek potravy *Aphis craccivora* po dalších 20 dnů. Kladení a počet vylíhlých vajíček bylo zaznamenáváno každých 24 hodin. Experiment byl proveden v 10 opakováních na věkovou skupinu.

Na rozdíl od věku matky, plodnost slunéček *Propylea dissecta* ($F = 1.45$; $P > 0.05$) a pre-ovipoziční perioda ($F = 0.43$; $P > 0.05$) neukázaly statisticky významné rozdíly v souvislosti s věkem samce. Nově vylíhlí samci se nepářili. Věk samce významně ovlivnil líhivost ($F = 5.21$, $P < 0.001$). Nejvyšší byla v případě 30denních samců ($94.2 \pm 2.8\%$) (obr. 9) a nejnižší u 60denních samců ($77.3 \pm 2.2\%$). Líhivost rostla do věku samce do 30 dnů a poté klesala ($Y = -1.402X^2 + 7.710X + 78.812$; $r^2 = 0.73$; $P < 0.01$).



Obr. 9: Vliv samčího věku slunéčka *Propylea dissecta* v době páření na líhivost vajíček.

V tomto případě nebyla korelace mezi plodností a líhivostí u slunéčka *P. dissecta* průkazná ($r=0,24$, $p=0,65$).



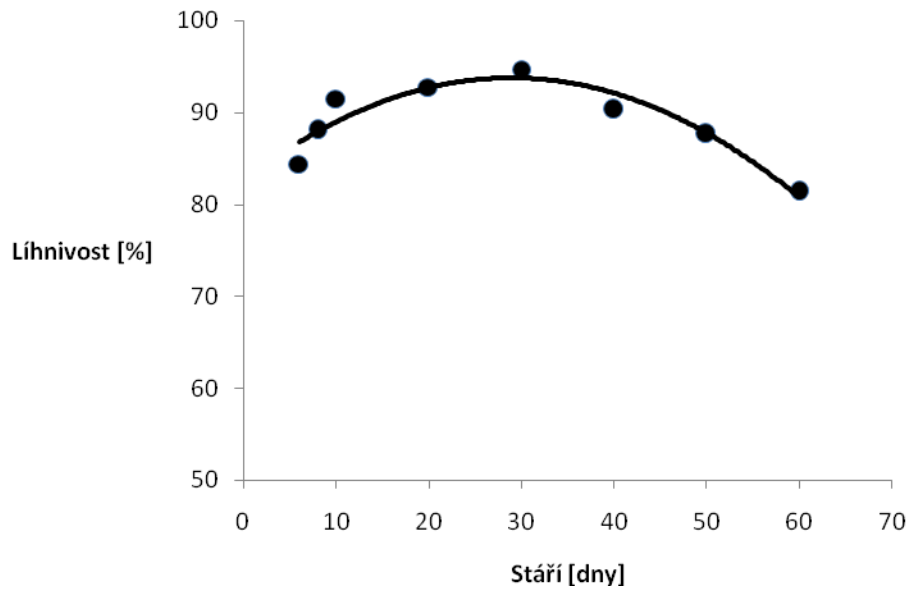
Obr. 10: Líhivost vajíček u slunéček *Propylea dissecta* závislá na plodnosti. $y = -62,40 \ln(x) + 449,7$.

3.1.2.3.2 *Coelophora saucia*

Omkar (2010) dále, zkoumal vliv staří otce na líhivost u slunéčka *C. saucia*. Nespáření dospělci *Coelophora saucia* požadovaných věkových skupin byli získáni z laboratorních podmínek. Samci ve věku 0, 1, 2, 4, 6, 8, 10, 20, 30, 40, 50 a 60 dnů byli jednou spárováni s 10 dnů starou samicí, v plastových Petriho miskách (9.0 × 2.0 cm). Poté byly samice izolovány a chovány na *Aphis craccivora* po zbytek života. Počet vajíček a líhivost byly zaznamenávány jednou za 24 hodin pro 10 párů v každé věkové skupině.

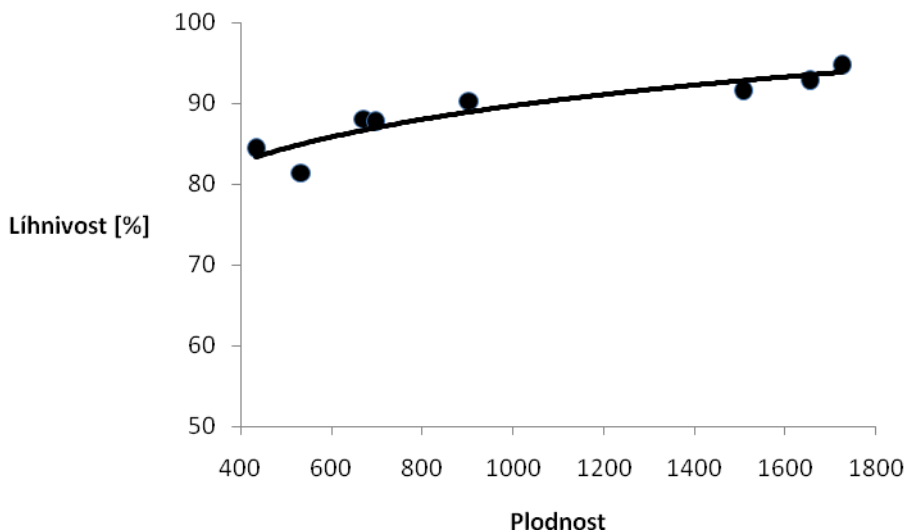
Čerstvě vylíhlí samci se do stáří 4 dnů nepářili, a tak u nich nebyly zaznamenány žádné reprodukční parametry. Ve všech ostatních případech se samci se samicemi pářili. Líhivost byla také ovlivněna věkem samce ($F = 4,17$; $P < 0,01$; d.f. = 7,79) a byla nejvyšší, když samci byli staří 30 dnů (obr. 11) ($Y = -0,8698X^2 + 7,5392X + 77,123$; $r^2 = 0,964$). Pre-ovipoziční perioda samic *Coelophora saucia* pářící se se samci rozdílného věku se lišila významně ($F = 7,27$, $p < 0,001$; d.f. = 7,79), stejně jako doba kladení vajíček ($F = 35,73$, $p < 0,001$, d.f. = 7,79) a post-ovipoziční perioda ($F = 7,11$, $p < 0,001$; d.f. = 7,79). Plodnost se také významně lišila se stářím samce v době páření ($F = 49,82$, $P < 0,001$, d.f. = 7,79). Samice pářící se se samci starými 30 dnů měly nejvyšší plodnost. Nicméně nebyl zde žádný významný

rozdíl v plodnosti samic, které se spářily s 10 -, 20 - nebo 30 dnů starými samci. Plodnost u *Coelophora saucia* se zvyšuje s věkem samců, do stáří 30 dnů, poté klesá $Y = -95.077X^2 + 844.81X - 361.54$ $r^2 = 0.7808$. Reprodukční rychlost byla také významně závislá na věku samce v době páření ($F = 13.84$; $P < 0.001$; d.f. = 7,79). Nejvyšší byla, když se samice pářily se samci starými 30 dnů, ale nebyla statisticky rozdílná od případu, když se pářily se samci starými 20 dnů.



Obr. 11: Vliv samčího věku sluněčka *Coelophora saucia* v době páření na líhivost vajíček

Opět jsme zjistili, že lineární závislost líhivost na plodnosti výrazně rostla podle rovnice $L = 81 + 0,0075 P$ ($r = 0,90$, $p = 0,0026$) (obr. 12).



Obr. 12: Líhivost vajíček u slunéčka *Coelophora saucia* závislá na plodnosti, $y = 7,563 \ln(x) + 37,44$.

3.1.3 Opakované páření

3.1.3.1 *Coelophora saucia*

Omkar (2010) také studoval vliv několikanásobného páření na reprodukční parametry u slunéčka *Coelophora saucia*.

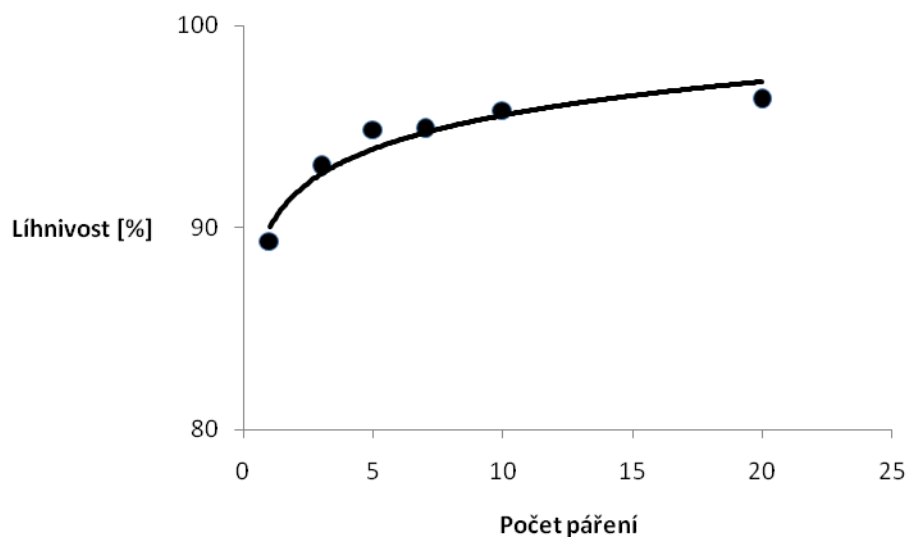
Dospělci slunéčka *Coelophora saucia* byli získáni z místní zemědělské plodiny *Dolichos lablab*, zamořené mšicemi *Aphis craccivora*. Byli spárováni v Petriho miskách 9x2cm a chováni v laboratoři při $25 \pm 2^\circ\text{C}$, $60 \pm 5\%$ RH a fotoperiodě 14L :10D. Larvy, které se vylíhly z nakladených vajíček těchto slunéček, byly chovány do kukly. Potrava byla doplňována denně ve skleněných kádinkách (11x9cm). Dospělci, vylíhlí z kukel byli spáření, odděleni a necháni ve stejných podmínkách jako larvy.

Panenští dospělci staří 10 dnů (samci i samice) byly spárováni v Petriho miskách s dostatkem potravy a ponecháni pod dohledem 18 hodin. Pokud se dospělci nepáрили, byli vyřazeni. Ti, kteří se pářili, byli odděleni a spáření znovu další den. Tímto způsobem byli dospělci vystaveni požadovanému počtu páření (1, 3, 5, 7, 10 nebo 20 páření). Předchozím pozorováním laboratorních kultur bylo zjištěno, že jedno páření za den je realistické. Bylo zde

10 opakování. Byl zjištěn čas počátku každého páření, doba kladení vajíček, plodnost a líhivost po požadovaném počtu páření. Samčí a samičí délka života byla také zaznamenána.

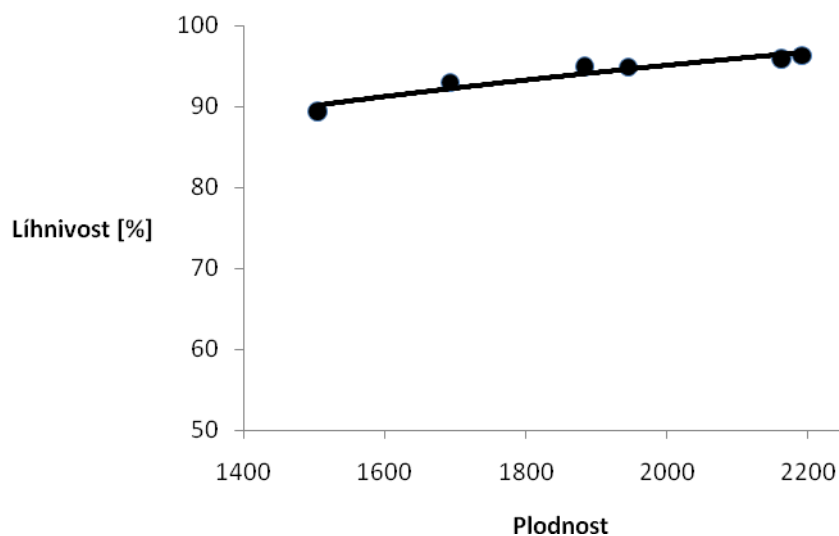
Maximální líhivost byla zaznamenána pro vajíčka od samic po 20. páření (obr. 13) a minimální po jediném páření ($F = 7.80$; $df = 5, 54$; $P < 0.001$). Nicméně líhivost samic které se pářily 3x, 5x a 7x, a 7, 10 a 20x se nelišily významně. Čas do začátku posledního páření významně klesá s rostoucím počtem páření ($F = 22.17$; $d.f. = 5, 54$; $P < 0.001$). Nebyl zde rozdíl v čase k začátku prvního ($F = 2.30$; $d.f. = 5, 54$; $P > 0.05$), třetího ($F = 1.36$; $d.f. = 4, 45$; $P > 0.05$), pátého ($F = 2.99$; $d.f. = 3,36$; $P > 0.05$), sedmého ($F = 1.05$; $d.f. = 2, 27$; $P > 0.05$) a desátého ($F = 122$; $d.f. = 1, 18$; $P > 0.05$) páření v rozdílných pokusech. Doba kladení vajíček výrazně rostla s rostoucím počtem páření a nejvyšší byla pro 20násobné páření ($F = 11.54$; $df = 5,54$; $P < 0.001$). Plodnost také rostla s rostoucím počtem páření a byla maximální pro samice, které se spářily 20x ($F = 10.54$; $df = 5, 54$; $P < 0.001$). Nebyly významné rozdíly mezi plodností samic pářící se 1 a 3, 5 a 7, a 10 a 20x. Samičí délka života mírně vzrostla s rostoucím počtem páření ($F = 6.52$; $d.f. = 5, 54$; $P < 0.001$). Nejkratší byla pro samice pářící se jednou a nejdelší pro pářící se 20x. Samčí délka života na druhou stranu klesala s rostoucím počtem páření ($F = 9.99$; $d.f. = 5, 54$; $P < 0.001$) a byla nejkratší pro ty, kteří se pářili 20x.

Byla použita binomická regresní rovnice k určení počtu požadovaných páření k dosažení 95% teoretické plodnosti, což bylo 11násobné páření, které je tedy optimálním počtem páření pro samice. Extrapolace nejlépe sestavené binomické regrese indikovala pokles plodnosti po 17. páření. Samice potřebovaly být spářeny 3x k dosažení 95% maximální teoretické líhivosti a to je považováno za optimální počet páření pro samce.



Obr. 13: Procento líhivosti vajíček závislé na počtu páření u sluněčka *Coelophora saucia*

Opět jsme zjistili, že líhivost výrazně rostla s plodností $L = 77 + 0,0091 P$ ($r = 0,90$, $p=0,0026$) (obr. 14).



Obr. 14: Líhivost vajíček závislá na plodnosti u sluněčka *Coelophora saucia*. $y = 17,04 \ln(x) - 34,43$.

3.1.3.2 *Cheilomenes sexmaculata* a *Propylea dissecta*

Omkar již dříve (2006) studoval optimální počet páření u slunéček *Cheilomenes sexmaculata* a *Propylea dissecta*.

Dospělci slunéček *Cheilomenes sexmaculata* a *Propylea dissecta* byli nasbíráni ze zemědělských polí *Dolichos lablab*, zamořených mšicemi *Aphis craccivora*. Dospělci byli spárováni v Petriho miskách (9x2cm). Podmínky byly $25 \pm 2^\circ\text{C}$, $60 \pm 5\%$ relativní vlhkost, a světelný režim byl 14:10 h. Vajíčka byla posbírána a slunéčka vychována do dospělosti ve skleněných kádinkách (11x9cm). Noví dospělci byli použiti v pokusu.

Pět dní staří panenčtí dospělci slunéček byli spárováni a pozorováni při páření. Další den byli znovu spárováni a znovu spáření. Počet páření byl 1, 3, 5, 7, 10 nebo 20.

Líhivost u *C. sexmaculata* neroste významně s rostoucím počtem páření ($F_{5,54} = 4.14$, $P > 0.05$). Zatímco líhivost u slunéčka *Propylea dissecta* vykazuje významný růst s rostoucím počtem páření ($F_{5,54} = 56.71$, $P < 0.001$). U *C. sexmaculata* byl počet páření pro 95% maximální teoretickou líhivost 8,95. U *P. dissecta* bylo třeba 11,25 páření k dosažení 95% líhivosti.

3.1.3.3 *Adalia bipunctata*

Ve studii, kterou provedl Haddrill (2007), byl zkoumán vliv několikanásobného páření na fitness u slunéčka *Adalia bipunctata*.

Slunéčka byla dodána z laboratoří v Moskvě. Potravou byly mšice *Acyrtosiphon pisum*, páření probíhalo několika způsoby: 1. samice se pářily jednou s jedním samcem, 2. samice se pářily 10x s jedním samcem a za 3. samice se pářily jednou s 10 různými samci.

V tomto pokusu počet páření samic neměl vliv na reprodukční výkon. Nebyl zde významný vliv páření na plodnost ($F_{2,23} = 0.21$, $P = 0.81$) ani na počet vylíhlých vajíček. ($F_{2,23} = 0.61$, $P = 0.55$).

3.1.4 Kvalita potravy

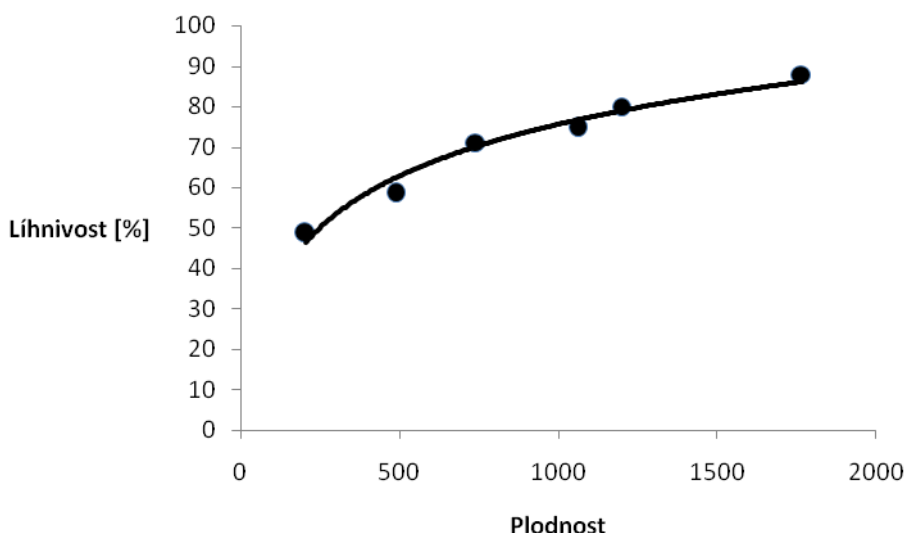
3.1.4.1 *Coccinella septempunctata* v Indii

Omkar (2003) sledoval vhodnost několika druhů mšic jako potravy pro slunéčko *Coccinella septempunctata*.

Dospělci slunéčka *Coccinella septempunctata* byli nasbíráni ze zemědělských polí okolo města Lucknow, Indie. Pářící se páry byly nechány v baňkách (11x8,5cm) zakrytých

mušelínem. Byly krmeny mšicemi *Aphis craccivora*, *Aphis gossypii*, *Aphis nerii*, *Lipaphis erysimi*, *Myzus persicae* a *Uroleucon compositae*. Podmínky byly nastaveny na $25 \pm 2^\circ\text{C}$ a $65 \pm 5\%$ relativní vlhkost.

Líhivost vajíček slunéček se významně lišila ($F = 106.38$; $p < 0.001$; $df = 9$) s rozdílnými druhy mšic (obr. 15). Přežívání larev a kukel, index růstu, relativní rychlost růstu, rychlost vývoje, délka života samců a samic, doba kladení vajíček, plodnost a líhivost byly maximální ($73.47 \pm 0.89\%$, $90.07 \pm 1.43\%$, 8.62 ± 0.23 , 1.52 ± 0.02 , 0.07 , 81.10 ± 1.26 dny, 85.70 ± 1.45 dny, 69.80 ± 1.32 dny, 1764.10 ± 8.46 , a 87.88 ± 1.05) když *C. septempunctata* byly krmeny *L. erysimi*. Stejně parametry byly minimální $43.86 \pm 1.33\%$, $71.65 \pm 2.75\%$, 2.02 ± 0.08 , 0.49 ± 0.02 , 0.04 , 44.40 ± 1.39 dny, 53.50 ± 1.00 dny, 16.40 ± 0.60 dny, 203.20 ± 11.83 , a 48.68 ± 2.06 na *A. nerii*. Pre-ovipoziční perioda ($F = 56.62$; $p < 0.001$; $df = 9$), post-ovipoziční perioda ($F = 33.47$; $p < 0.001$; $df = 9$) a doba kladení ($F = 286.31$; $p < 0.001$; $df = 9$) se u slunéček významně lišily s různými druhy mšic. Plodnost se lišila významně ($F = 345.70$; $p < 0.001$; $df = 9$) v závislosti na druhu mšice. Regresní analýza odhalila pozitivní korelaci mezi délkou života a plodností s regresní rovnicí $Y = 53.941 + 0.0199X$ ($r^2 = 0.7785$; $p < 0.001$). Vývoj byl nejkratší (13.93 ± 0.12 dnů) při krmení slunéčka mšicemi *L. erysimi* a nejdelší (22.85 ± 0.10 dnů) při krmení mšicí *A. nerii*. Na základě výsledků je vhodnost mšic pro *C. septempunctata* znázorněna v tomto pořadí, *L. erysimi* > *M. persicae* > *A. craccivora* > *A. gossypii* > *U. compositae* > *A. nerii*.



Obr. 15: Vhodnost různých druhů mšic pro slunéčko *C. septempunctata* je zde zastoupena plodností a s ní rostoucí líhivostí; každý bod znázorňuje jiný druh mšic; *A. nerii*, *U. compositae*, *A. gossypii*, *A. craccivora*, *M. persicae*, *L. erysimi*. $y = 18,35 \ln(x) - 51,10$.

Kvalitu potravy zde bylo možno znázornit několika vývojovými parametry. My jsme použili pro srovnání s ostatními studii plodnost, se kterou líhivost rostla podle rovnice $L = 47 + 0,025 P$ ($r = 0,97$, $p=0,0015$) (obr. 15).

3.1.4.2 Mšice *Diaphorina citri*

Michaud (2004) studoval vhodnost mšice *Diaphorina citri* jako potravy pro slunéčka.

Kolonie *D. citri* byly získány z pomerančového jasmínu *Murraya paniculata*. Světelný režim byl 16:8 (L:D). V této studii byla testována tato slunéčka: *Curinus coeruleus*, *Cycloneda sanguinea*, *Exochomus childreni*, *Harmonia axyridis*, a *Olla v-nigrum*.

Páry dospělců slunéček každého druhu byly umístěny do plastických Petriho misek (5,5x1cm) a denně jim byla poskytnuta mražená vajíčka *Ephestia kuehniella*, pyl a voda.

Vajíčka každého druhu byla v teráriu s teplotou $24 \pm 1^\circ\text{C}$, $60 \pm 10\%$ relativní vlhkostí a světelným režimem 16:8 (L:D). Potrava larev se skládala z vajíček *E. kuehniella*. Poté byly samice krmeny i *D. citri*.

Výsledky; samice *C. coeruleus*, *E. childreni*, *H. axyridis*, and *O. v-nigrum* se množily stejně tak při potravě *D. citri* i při konzumaci vajíček *E. kuehniella* s nevýznamnými rozdíly v plodnosti nebo líhivosti.

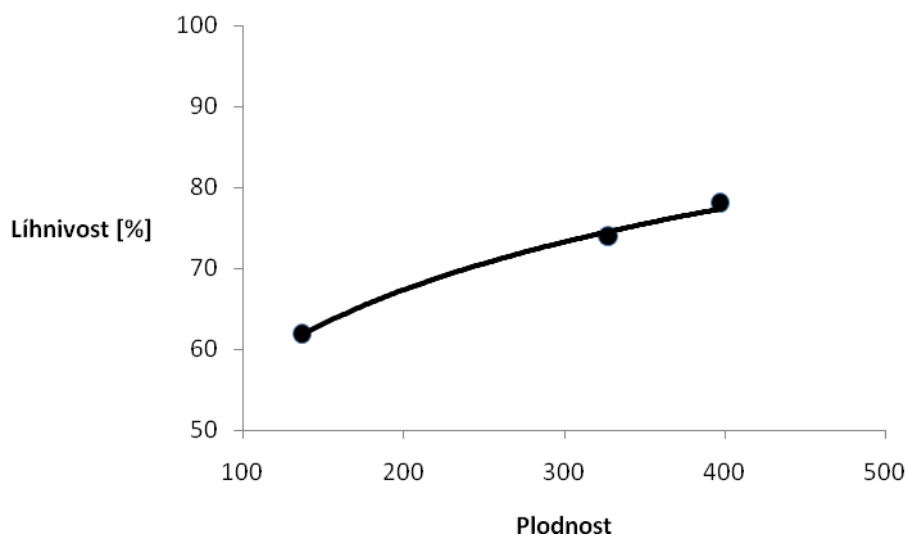
Všech pět druhů slunéček se úspěšně vyvinulo na potravě *D. citri* a 4 druhy produkovaly životaschopná vajíčka.

Nejvyšší líhnivost na *D. citri* i na vajíčkách *E. kuehniella* byla u slunéčka *E. childreni* (83% - *D. citri*, 86% - vajíčka)

3.1.4.3 *Anegleis cardoni*

Omkar (2009) studoval vhodnost tří druhů mšic pro slunéčko *Anegleis cardoni*. Dospělci a rozdílná životní stádia *A. cardoni* (vajíčka, larvy, kukly) byla shromážděna ze stromů poblíž Ashoka, Indie. Pářící se páry a rozdílná stádia byla držena v Petriho miskách (9x1,5cm) při $27\pm 2^{\circ}\text{C}$, relativní vlhkosti $65\pm 5\%$ a světelnému režimu 14L:10D a byla krmena jedním z následujících druhů mšic *Aphis craccivora*, *Aphis gossypii*, *Lipaphis erysimi*. Nově vylíhlí dospělci byli spárováni pro páření, krmeni stejnými druhy mšic, jejich nakladená vajíčka byla odebrána. Deseti izolovaným párům nově vylíhlých dospělců v Petriho miskách, byly poskytnuty 3 druhy mšic.

Líhnivost byla nižší na *L.erysimi* než na *A. gossypii* nebo *A.craccivora*. Vývoj byl nejrychlejší na *A.gossypii* následované *A. craccivora* a *L. erysimi*. Doba kladení vajíček, plodnost a líhnivost byly nejvyšší na *A. gossypii*, líhnivost byla 78%, nižší na *L.erysimi* a střední na *A.craccivora*. Tyto tři druhy mšic mohou být považovány za základní potravu pro *A.cardoni*. Vhodnost mšic byla v pořadí *A. gossypii* > *A. craccivora* > *L. erysimi*.



Obr. 15a: Vhodnost různých druhů mšic pro slunéčko *Aneleis cardoni* je zde zastoupena plodností; s ní rostla líhivost; každý bod znázorňuje jiný druh mšic, v tomto pořadí: *L. erysimi*, *A. craccivora*, *A. gossypii*. $y = 14,69 \ln(x) - 10,50$.

I při pouhých třech bodech vyšla líhivost výrazně rostoucí s plodností: $L = 53 + 0,062 P$ ($r > 0,99$, $p=0,0062$) (obr. 15a).

3.1.4.4 Náhradní potrava

3.1.4.4.1 *Harmonia axyridis*

Berkvens (2008) zkoumal vliv náhradní potravy na reprodukci u slunéčka *Harmonia axyridis*.

Experimenty byly prováděny v laboratoři, kde byly použity 3 populace: laboratorní populace (trvajících od roku 1998) a dvě populace z přírody (melanická a nemelanická). Všechny populace byly chovány na zmražených vajíčkách *Ephestia kuehniella*.

Experimenty se odehrávaly v Petriho miskách (9x2cm), za podmínek 23 ± 1 °C, $65 \pm 5\%$ relativní vlhkosti a světelném režimu 16:08 h. Byly testovány 3 stravy; zmražená vajíčka *E. kuehniella*, zmražený pyl a mix mraženého pylu a vajíček *E. kuehniella*. Z každé populace bylo náhodně vzato 20 párů dospělců (3 - 5 dnů staří). Páry byly individuálně umístěny do Petriho misek a nechány pářit se, reprodukovat jeden týden. Novým larvám byla přidělena každá z testovacích potravy. Byl testován vliv různé potravy na vývojové a reprodukční vlastnosti tří populací *H. axyridis*.

Vajíčka od samic volně žijících populací krmená pylem měla nižší líhivost než vajíčka samic udržovaných na vajíčkách *E. kuehniella* a mixované stravě ($P = 0.045$ a 0.014). U laboratorní populace při konzumaci pylu nedochází k produkci životaschopného potomstva (líhivost = 0%; samotný pyl nestačí k produkci oplodněných vajíček). Pokud byly chovány samostatně se stravou pouze pylu dosáhly larvy úspěšně dospělosti pouze v 35 - 48%, zatímco u larev krmených vajíčky *E. kuehniella* to bylo 90 - 98 % to samé u mixu vajíček a pylu. Asi 40 - 43% samic z populací udržovaných na pylu bylo schopno produkovat malý počet životaschopných vajíček, zatímco pouze 5 % samic z laboratorní populace nakladla vajíčka, která se nevyvíjela. Slunéčka chovaná na pylu se vyvíjela dvakrát tak dlouho ($P < 0.001$) a měla výrazně nižší hmotnost ($P < 0.001$), než ta chovaná na vajíčkách nebo mixu.

Samice přírodní populace s potravou mixovanou měly začátek kladení vajíček dříve než samice s potravou pouze vajíček, ale vývoj a reprodukce byla stejná u vajíček i u mixu.

3.1.4.4.2 *Propylea japonica*

Již Hamasaki (2006) se zaměřil na vliv alternativní potravy na vývoj a reprodukci slunéčka *Propylea japonica*.

Dospělci *P. japonica* byli z čajových polí z okolí města Tsukuba, Ibaraki, Japonsko. Následně byli chováni na mšicích *Acyrtosiphon pisum* při 20°C a světelné periodě 16L:8D. Alternativní stravou pro slunéčka *P. japonica* zde byla zmražená vajíčka *E. kuehniella*.

Výsledky této studie potvrdily vajíčka *E. kuehniella* jako vhodnou potravu pro slunéčko *P. japonica*, ačkoli počet vajíček u dospělců krmených *E. kuehniella* byl menší než u dospělců krmených *A. pisum*. Líhnivost vajíček dospělců slunéčka *P. japonica* krmených vajíčky *E. kuehniella* byla významně vyšší než při krmení dospělců mšicemi *A. pisum*. Výsledky ukazují, že líhnivost se výrazně lišila, to bylo způsobeno kanibalismem na vajíčkách a ne v důsledku rozdílů ve stravě dospělců.

3.1.5 Množství potravy

Podle Kajity (2009) zkoumajícího reprodukci slunéček *Coccinella septempunctata* a *C. transversoguttata* měla význam dostupnost potravy u slunéček.

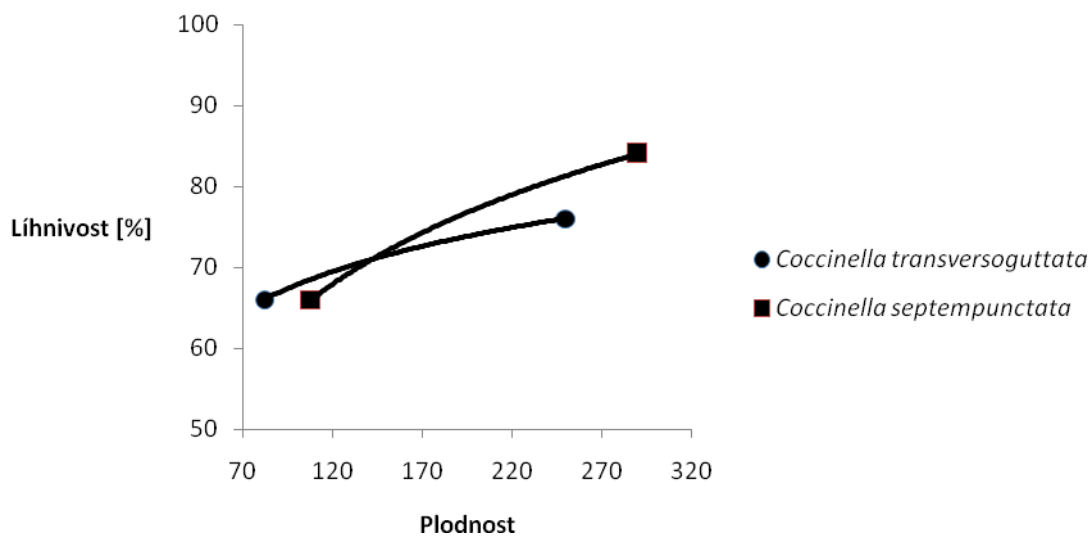
V prvním experimentu (slunéčka byla hned po přenesení z přírody krmena pokusnou potravou) byla míra reprodukce porovnána mezi *C. septempunctata* a *C. transversoguttata*. Dospělci byli shromážděni z vojtěškových polí blízko Loganu, Utah. V laboratoři byli spárováni samci a samice a po dalších 30 dnů jim bylo poskytnuto vysoké nebo nízké množství potravy denně. Každý pár byl umístěn do Petriho misky (5,7x1,5cm) při 22°C, 16L:8D po 30 dnů. Líhnivost byla měřena každý třetí den.

Druhý experiment (slunéčkům bylo poskytnuto nadbytečné množství potravy po 14 dnů před testováním na experimentálních množstvích potravy); míra reprodukce byla znovu porovnána mezi přezimujícími samicemi *C. septempunctata* a *C. transversoguttata* (nasbírány stejně jako v prvním pokusu). V laboratoři byla slunéčka spárována se samci, dána do Petriho misek při stejných podmínkách jako v prvním pokusu. Dvanácti párům každého druhu bylo nabídnuto jedno ze 4 množství potravy (1. nadbytek, 2. vysoké, 3. nízké, 4. střídavé). Líhnivost byla měřena každý třetí den.

Výsledky prvního experimentu; líhnivost vajíček se mezi samicemi slunéček *C. septempunctata* a *C. transversoguttata* v souvislosti se stejným množstvím potravy nelišila (two way ANOVA: $F_{1,60} = 0.16$, $P = 0.69$) na stejných úrovních potravy = při vysokém množství potravy byla líhnivost vyšší, ale mezi oběma druhy nebyl takový rozdíl, to samé u nízké úrovně potravy líhnivost byla nižší, ale rozdíly mezi oběma druhy nebyly významné.

Ale obecně líhivost byla vyšší při vysokém množství potravy než při nízkém. Oba druhy reagovaly podobně v závislosti na vysokém vs. nízkém množství potravy, líhivost byla nižší kvůli nižšímu množství potravy ($F_{1,60} = 30.4$, $P < 0.0001$).

Výsledky druhého experimentu; více vajíček *C. septempunctata* vs. *C. transversoguttata* bylo schopno se vylíhnout, větší líhivost u obou druhů byla při nadbytku nebo vyšším množství potravy než při nízkém množství. Nejvyšší líhivost u slunéčka *C. septempunctata* byla při vysoké úrovni potravy, poté při nadbytku. U slunéčka *C. transversoguttata* byla líhivost nejvyšší při nadbytku potravy poté při vysoké úrovni.



Obr. 16: Parametr zastupující množství potravy je zde plodnost; s ní rostla líhivost u slunéček *C. transversoguttata* a *C. septempunctata*.

3.2 Abiotické faktory ovlivňující líhivost

3.2.1 Teplota

3.2.1.1 *Clitostethus arcuatus*

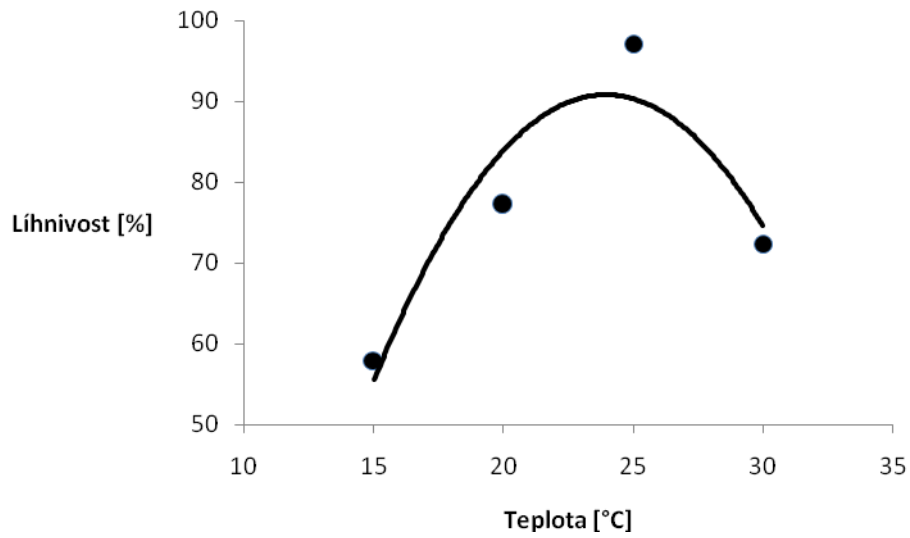
Mota (2008) zkoumal vliv teploty na vývoj u slunéčka *Clitostethus arcuatus*.

Dospělci *Clitostethus arcuatus* byli shromážděni v Azorech, Portugalsko. Chováni byli na molici *A. proletella* za teploty $25 \pm 1^\circ\text{C}$, $75\% \pm 5\%$ relativní vlhkosti a fotoperiodě 16L:8D.

Metodika použitá v této studii byla přizpůsobena podle Soarese et al. (2001). Všechny experimenty byly dělány za konstantní teploty 15°C , 20°C , 25°C a 30°C . Fotoperioda byla

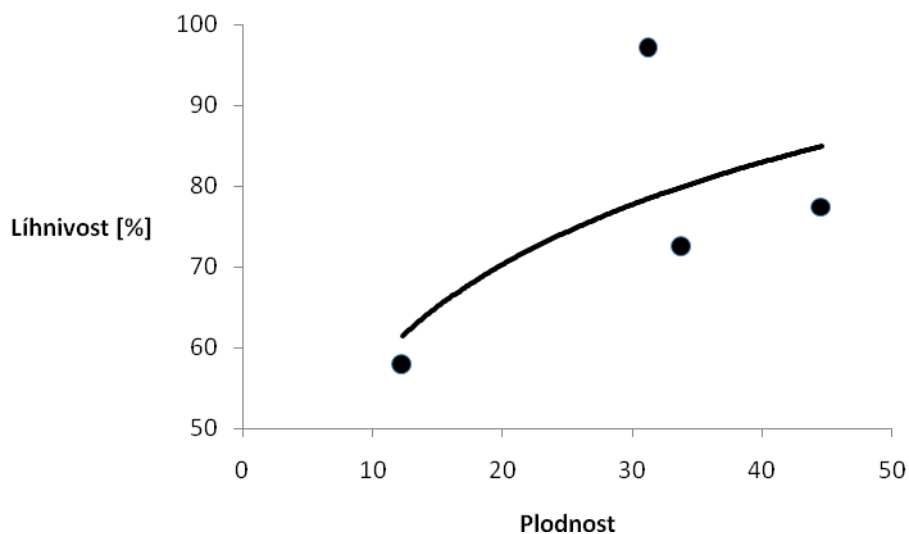
udržována 16L:8D, zatímco vlhkost byla držena na $75\pm 5\%$. V každé teplotě bylo nejméně 20 vajíček *C. arcuatus*.

Plodnost se nelišila významně mezi teplotami 20°C, 25°C a 30°C, ale byla významně nižší při 15°C. Líhivost byla významně vyšší při 25°C (97 %) (obr. 15b) než při ostatních teplotách ($q = 10.46$, $q = 6.28$ a $q = 7.43$, $P < 0.05$, pro porovnání mezi dvojicemi 15/25°C, 20/25°C a 25/30°C)



Obr. 15b: Líhivost vajíček u slunéčka *Clitostethus arcuatus* v závislosti na teplotě

Korelace mezi plodností a líhivostí u slunéčka *C. arcuatus* (obr. 16a) nevyšla průkazně ($r = 0,54$, $p = 0,46$).



Obr. 16a: Líhivost vajíček slunéčka *Clitostethus arcuatus* v souvislosti s plodností.
 $y = 18,28 \ln(x) + 15,57$.

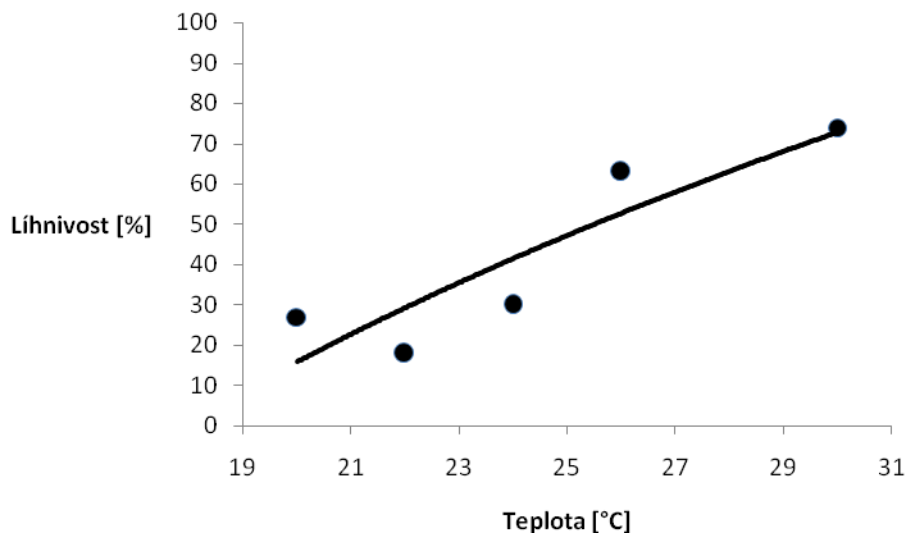
3.2.1.2 *Chilocorus nigritus*

Ponsonby (1998) zkoumal vliv teploty na líhivost u slunéčka *Chilocorus nigritus*.

Dospělci slunéček byli získáni z Mezinárodního Institutu Biologické kontroly, Rawalpindi, Pákistán a byli chováni na červci *Abgrallaspis cyanophyli* při teplotě $27 \pm 1^\circ\text{C}$ a světelném režimu L12:D12 a relativní vlhkosti 55% ($\pm 10\%$).

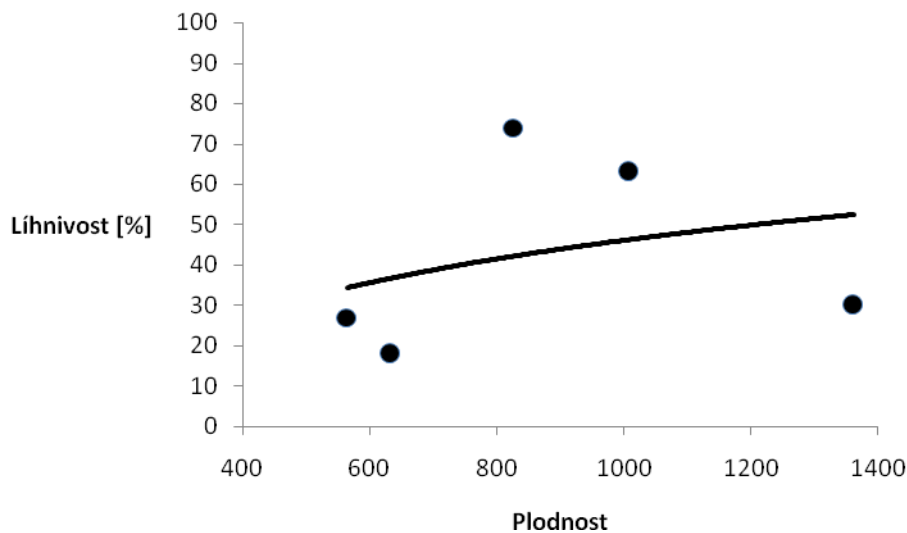
Slunéčka byla chována při konstantní teplotě 20, 22, 24, 26, 30°C a další skupina při cyklické teplotě 12 hodin ve 14°C a 12 hodin ve 30°C . Pokus byl opakován 5x v každé teplotě a vlhkost byla držena 59 - 68%.

Líhivost rostla s rostoucí teplotou, zatímco při cyklické teplotě 14/ 30°C byla ekvivalentní s líhivostí při 20°C a tedy velmi nízká. Líhivost byla významně vyšší při 26 a 30°C (63% a 74%) (obr. 17) než při nižší teplotě (18 - 30%).



Obr. 17: Líhivost vajíček u slunéčka *Chilocorus nigrinus* v závislosti na teplotě

Závislost líhivosti na plodnosti nebyla průkazná ($r = 0,19$, $p = 0,76$) (obr. 18).



Obr. 18: Líhivost vajíček slunéčka *Chilocorus nigrinus* v souvislosti s plodností.

$$y = 20,43 \ln(x) - 95,06.$$

3.2.2 Relativní vlhkost

Ponsonby (1998) zkoumal také vliv relativní vlhkosti na líhnivost u slunéčka *Chilocorus nigritus*.

Dospělci slunéček byli získáni z Mezinárodního Institutu Biologické kontroly, Rawalpindi, Pákistán a byly chovány na červci *Abgrallaspis cyanophylli* při teplotě $27 \pm 1^\circ \text{C}$ a světelném režimu L12:D12 a relativní vlhkosti 55% ($\pm 10\%$).

Vyvíjející se slunéčka *Chilocorus nigritus* byla umístěna v konstantním světle a teplotě 26°C na 28 dní. Byly testovány 3 úrovně relativní vlhkosti (33%, 62%, 75%).

Nebyly zde významné rozdíly v líhnivosti v závislosti na relativní vlhkosti.

3.2.3 Barva světla

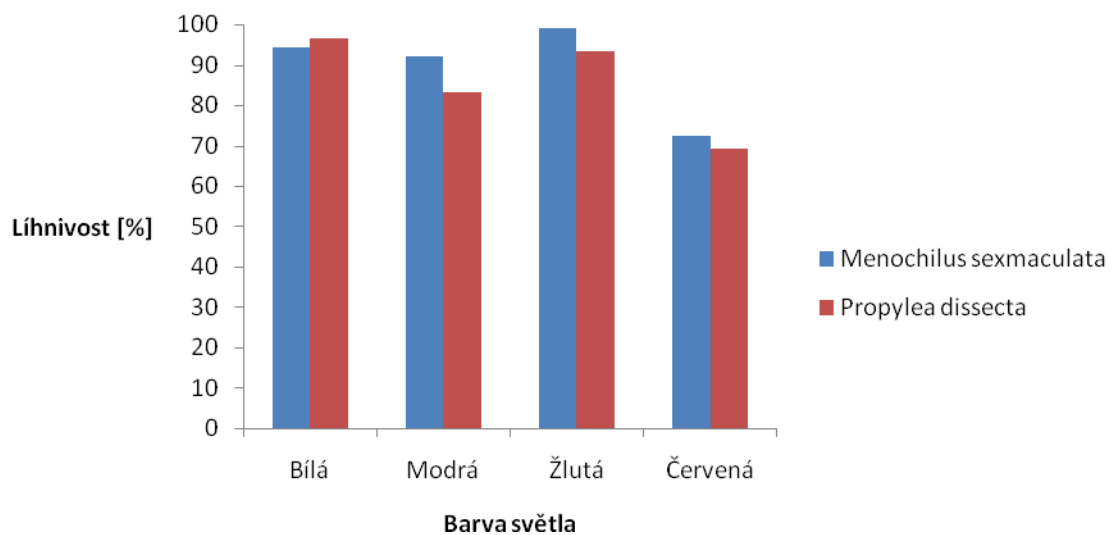
Podle studie Omkara (2005) měla barva světla vliv na reprodukční výkon slunéček *Menochilus sexmaculatus* a *Propylea dissecta*. Laboratorní kultury *Menochilus sexmaculatus* a *Propylea dissecta* byly vychovány z dospělců, shromážděných ze zemědělských polí a krmeny podle libosti mšicemi *Aphis craccivora* v Petriho miskách ($9.0 \times 1.5 \text{cm}$) ($25 \pm 2^\circ \text{C}$, $65 \pm 5\%$ relativní vlhkosti, světelný režim 14L : 10D v bílém světle). Mšice byly doplňovány každých 24 hodin. Dvacet pět vajíček obou druhů slunéček bylo shromážděno z laboratorních kultur a larvy vychovány do dospělosti pod každým ze 4 různých osvětlení: modrým (cca. 475 nm), žlutým (cca. 570 nm), červeným (cca 650 nm) nebo bílým světlem (široké, obecné spektrum, kontrolní osvětlení) k stanovení účinků rozdílné vlnové délky světla na jejich vývoj. Nově vylíhlí dospělci byli přemístěni do skleněných kádinek ($6.5 \times 9.5 \text{cm}$); krytých mušelínem, 5 jedinců do kádinky (aby nedošlo k přeplnění) (5 opakování pro každou barvu). Byli krmeni *A. craccivora*, a vychováni do dospělosti. Nově vylíhnutí dospělci z výše zmíněného experimentu byli spárováni, ponecháni v Petriho miskách a krmeni *A. craccivora* ke stanovení účinků různé vlnové délky světla na reprodukci.

Plodnost ($F_{3,16} = 67.51$; $P < 0.001$) a líhnivost ($F_{3,16} = 18.31$; $P < 0.001$) byly významně rozdílné v závislosti na vlnových délkách světla. Celková doba vývoje *Menochilus sexmaculatus* ($F_{3,16} = 221.72$; $P < 0.001$) a *Propylea dissecta* ($F_{3,16} = 72.10$; $P < 0.001$) byla výrazně rozdílná podle působící barvy světla. Nejrychlejší vývoj obou slunéček byl v bílém (kontrolním) světle, dále pak ve žlutém, modrém a červeném. U slunéčka *Menochilus sexmaculatus* pre-ovipoziční perioda ($F_{3,16} = 36.98$; $P < 0.001$), doba kladení vajíček ($F_{3,16} = 143.66$; $P < 0.001$) a post-ovipoziční perioda ($F_{3,16} = 6.31$; $P < 0.05$) se významně lišily v závislosti na vlnových délkách světla. Celková reprodukční schopnost z hlediska produkce vajíček byla nejlepší v bílém, poté žlutém, červeném a modrém světle. Rozdíly mezi

modrým a červeným světlem byly statisticky nevýznamné. Produkce potomků (životaschopnost) pod červeným světlem byla nicméně podstatně nižší.

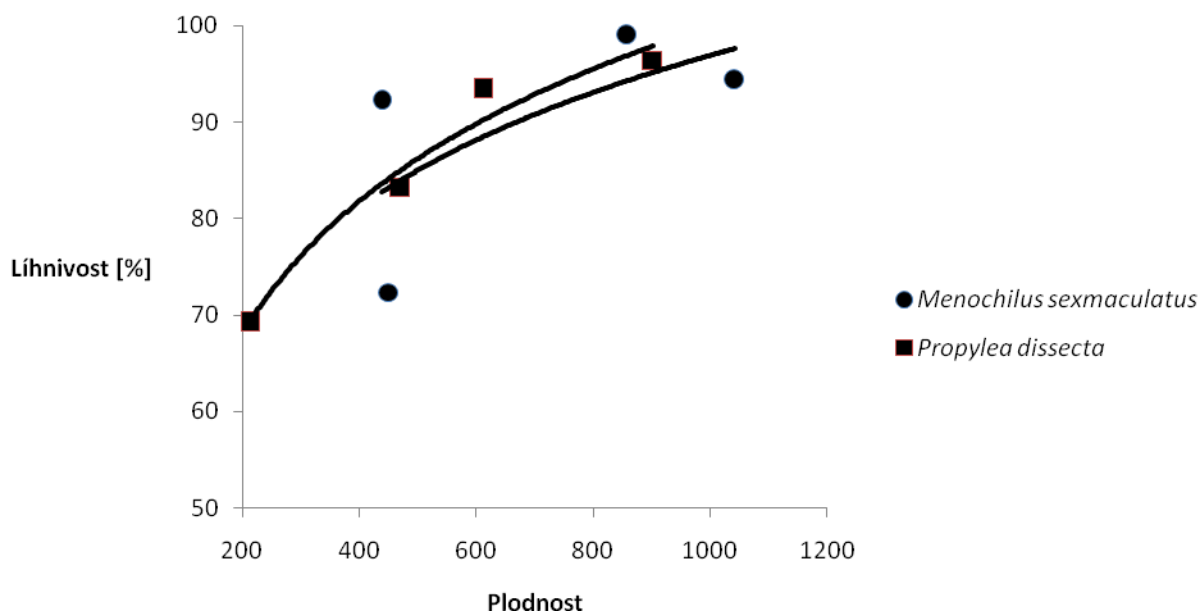
U *Propylea dissecta*, pre-ovipoziční perioda ($F_{3,16} = 43.49$; $P < 0.001$) a doba kladení oviposition ($F_{3,16} = 64.50$; $P < 0.001$) se také lišila v souvislosti s vlnovou délkou světla. Plodnost ($F_{3,16} = 244.45$; $P < 0.001$) i líhivost (obr. 19) ($F_{3,16} = 42.95$; $P < 0.001$) se významně lišily podle různých barev světla. *Propylea dissecta* si vedla nejlépe v bílém světle, poté ve žlutém, modrém a nakonec červeném. Oba druhy sluněček se množily kolísavě, když byly v modrém a červeném světle, protože modrá a červená se liší od jejich obvyklých podmínek při kladení vajíček.

Průměrná fitness *Menochilus sexmaculatus* byla nejvyšší pod bílým, poté žlutým, modrým a červeným světlem: 0.859 ± 0.105 , 0.462 ± 0.011 , 0.389 ± 0.018 a 0.344 ± 0.018 , hodnoty se významně lišily ($F_{3,16} = 94.21$; $P < 0.001$). Podobně maximální fitness u *Propylea dissecta* byla zaznamenána pod bílým světlem (0.495 ± 0.020) a minimální pod červeným světlem (0.279 ± 0.016). Fitness sluněček pod žlutým a modrým světlem byla 0.438 ± 0.023 a 0.375 ± 0.010 , v tomto pořadí. Rozdíly byly statisticky významné ($F_{3, 16} = 106.74$; $P < 0.001$).



Obr. 19: Vliv barvy světla u dvou druhů sluněček na líhivost vajíček

Z dostupných dat bylo opět možné zjistit korelaci mezi plodností a líhivostí u obou sluněček (obr. 20). Ani pro *Menochilus sexmaculatus* ($r = 0,63$, $p = 0,37$) ani pro *Propylea dissecta* ($r = 0,94$, $p = 0,056$) nebyl nárůst průkazný.



Obr. 20: Líhivost vajíček u sluněček *Menochilus sexmaculata* a *Propylea dissecta* v souvislosti s plodností. $y = 17,26 \ln(x) - 22,22$; $y = 19,72 \ln(x) - 36,39$.

3.3 Trofická vajíčka

Jedině Perry a Roitberg (2005) studovali přímo, jestli samice sluněček zmírňují riziko hladovění potomstva tím, že kladou trofická vajíčka.

Potravou byly mšice *Acyrtosiphon pisum*.

Cílem experimentů bylo testovat hypotézu, že sluněčka zvyšují produkci trofických vajíček a/nebo asynchronitu líhnutí za nízkých zdrojů potravy.

Počet nakladených vajíček byl stejný při velkém i nízkém množství potravy (nízké: $25,7 \pm 2,3$; vysoké: $26,4 \pm 2,1$ za den). Samice produkovaly o 56% více trofických vajíček při nízké úrovni potravy s porovnáním s vysokým množstvím.

Žádné ze třech měření asynchronity líhnutí nebylo významně rozdílné při nízké a vysoké úrovni potravy.

Nebyl zde žádný vliv dostupnosti potravy na jakékoli měření synchronity líhnutí, ale bylo zde nakladeno více trofických vajíček při nízké úrovni potravy.

4. Diskuze

4.1 Biotické faktory ovlivňující líhnivost

4.1.1 Bakteriální nákaza

Podle Majeruse (2010) se u slunéčka *Propylea japonica* vyskytuje zabiják samců bakterie *Rickettsia* výrazně ovlivňující líhnivost.

U slunéčka *Adalia bipunctata* byla také nalezena *Rickettsia* zabíjející embrya samců (Majerus et al. 2000, Hurst et al. 1993), u *Adalia decempunctata* pravděpodobně stejná *Rickettsia* (Schulenburg et al. 2001), u slunéčka *Coleomegilla maculata* bakterie *Flavobacterium* (Hurst et al. 1996). U slunéčka *Adonia variegata* také *Flavobacterium* (Hurst et al. 1999), u *Coccinula sinensis* také *Flavobacterium* (Majerus 2001, Majerus a Majerus 2000) u slunéčka *Adalia bipunctata* pak ještě další zabiják rodu *Spiroplasma* (Majerus et al. 2000), u *Harmonia axyridis* také *Spiroplasma* (Majerus et al. 1998) a u *Adalia bipunctata* nakonec také *Wolbachia* (Majerus et al. 2000).

Většina uvedených bakterií snižuje líhnivost na polovinu, což není běžná hodnota (obvykle je líhnivost vajíček slunéček snížena na hodnoty kolem 80 %). Přítomnost bakterií se také nápadně projeví nevyrovnaným poměrem pohlaví, čehož by si v ostatních studiích autoři všimli. Proto můžeme zabijácké bakterie vyloučit jako faktor snižující líhnivost ve většině výše uvedených studií a hledat jiné faktory a důvody.

4.1.2 Stáří rodičů v době páření

Ve studii Omkara (2004) výsledky ukazují vliv věku matky i otce na reprodukční výkonnost *Propylea dissecta*. Samičí věk ovlivňuje plodnost a pre-ovipoziční periodu nejvíce. Vliv byl také vidět na procentu líhnutí. Nicméně věk samců ovlivňuje pouze líhnivost, bez významného vlivu na plodnost a pre-ovipoziční periodu. Plodnost roste do věku 30 dnů a poté klesá. Podobný trend stárnutí byl také pozorován u světlé formy *Propylea dissecta*; ačkoli pokles začal již ve stáří 20 dnů (Pervez et al., 2004). Změny v plodnosti s věkem jsou nejspíše výsledkem změn ve velikosti snůšky, případně ve frekvenci kladení.

Slunéčka dokážou manipulovat velikostí snůšky spíše než ve velikosti vajíčka (Dixon and Guo, 1993). Begon and Parker (1986) formulovali model, že u organismů s omezením ve velikosti snůšky se velikosti vajíčka mění s věkem matky, zatímco u těch, kde se nemění velikost vajíčka, je to velikost snůšky, která může být ovlivněna. Vliv věku samice na líhnivost může být vysvětlen fyziologickými změnami v samičím genitálním traktu související s pokročilým věkem.

Věk samce neovlivňuje plodnost slunéček ve studii Omkara (2004), což naznačuje, že je to čistě samičí fenomén. Nicméně u samců, kteří poskytují živiny samicím během kopulace, plodnost je silně ovlivněná fyziologickým stavem samců (Fox, 1993a,b; Fox et al., 1995; Savalli and Fox, 1999a,b; Savalli et al., 2000). Význačný vliv samčího věku na líhivost je samčí záležitostí. Předchozí studie na *Propylea. dissecta* (Pervez et al., 2004) byla limitována do věku 30 dnů, takže se neukázal vliv opravdu vysokého stáří. Tato studie byla přínosná nejen z důvodu pochopení základní biologie slunéček, výsledky této studie mohou být využívány pro efektivní hromadné množení slunéček a účinné navrhování experimentů. Spárování dvou mladých dospělců může zvýšit reprodukční výkonnost slunéček, zatímco spárování dospělců starších 30 dnů může poškodit hromadné množení těchto slunéček. Tato studie tak ukazuje, že (i) obojí věk samce i samice ovlivňují reprodukční vlastnosti *Propylea. dissecta*, (ii) věk samice ovlivňuje plodnost a líhivost, zatímco samčí věk ovlivňuje jen líhivost, (iii) samci i samice vykazují vysoký reprodukční výkon ve věku 30 dnů a (iv) plodnost a líhivost rostou s růstem věku samce i samice, ale jen do 30 dnů poté klesá.

Podle Omkara (2010) výsledky ukazují, že věk samců i samic v době páření ovlivňuje reprodukční vlastnosti u slunéčka *Coelophora saucia*. Všechny reprodukční parametry - pre-ovipoziční perioda, doba kladení vajíček, post-ovipoziční perioda, plodnost, líhivost a reprodukční rychlost byly ovlivněny věkem obou pohlaví. Předchozí studie slunéček *Propylea dissecta*, *Menochilus sexmaculatus* a *Coccinella septempunctata* odhalily vliv samčího věku na líhivost a žádný vliv na plodnost a délku reprodukčních period (Pervez et al, 2004; Srivastava a Omkar, 2004; Mishra a Omkar, 2004; Omkar et al, 2006). Zatímco plodnost u *C.saucia* byla nejvyšší v případě kdy samice staré 20 a 10 dní se pářily se samci starými 30 dnů. U dalšího slunéčka *Cryptolaemus montrouzieri* nejvíce vajíček nakladly 5 - 15denní samice (Jalali et al.,1999) a u *C. septempunctata* a světlé formy slunéčka *P. dissecta* jsou nejvíce plodné 20denní samice (Pervez et al., 2004; Srivastava & Omkar, 2004). Nicméně podle jiné studie jsou 30denní samice světlé formy slunéčka *P. dissecta* nejvíce plodné (Mishra & Omkar, 2004). Begon a Parker (1986) dříve tvrdili, že vajíčko nebo velikost snůšky se může měnit s věkem samičky, což je zaznamenáno u několika motýlů (Jones et al., 1982; Murphy et al.,1983; Wiklund & Persson, 1983; Karlsson & Wiklund, 1984, 1985). U slunéček omezení plasticity velikosti vajíček (Dixon & Guo, 1993) ukazuje, že rozdíly v plodnosti jsou výsledkem změn ve velikosti snůšky. Velikost snůšky u slunéček bývá rovná půlce počtu vaječnicků (Stewart et al., 1991).

Je pravděpodobné, že počet funkčních vaječnicků klesá s věkem, což je třeba ověřit. Pokles líhnivosti s věkem samice indikuje fyziologické změny v samičím genitálním traktu, které by mohly ovlivnit přenos a pohyblivost spermatu. Schopnost semenných rezervoárů udržet (přijmout) sperma od nového páření může být snížena stárnutím. Pokles plodnosti/líhnivosti/reprodukčního výkonu starších samic může také souviset s preferencí pářit se se staršími samci.

Genetické přínosy výběru partnera jsou seskupeny do dvou dobře poznaných kategorií: „Dobré geny“ a „Sexy synové“ (Andersson, 1994). Nedávná studie přidala třetí typ přínosu, je to produkce geneticky zdravého potomstva vybráním geneticky kompatibilního partnera (Zeh & Zeh, 1996, 1997, 2003; Tregenza & Wedell, 2000), který je ovlivněn nahromaděním mutací a aktivací pleiotropických genů s rostoucím věkem (Partridge & Barton, 1993; Pletcher & Curstinger, 1998). Je tedy pravděpodobné, že ve studii, ve které byly spářeny samice všech věků s mladými samci (10 dnů), mohlo dojít k nahromaděním mutací a aktivací pleiotropických genů u starších samic a tak se možná snížila jejich plodnost. Také samci možná manipulovali s velikostí ejakulátu v souladu s věkem samičky a tak způsobili pokles samičího reprodukčního výkonu. Výsledky také odhalily, že věk samců ovlivnil všechny reprodukční parametry *C. saucia*, ne pouze líhnivost jako u jiných slunéček (Pervez et al., 2004; Srivastava & Omkar, 2004; Mishra & Omkar, 2004; Omkar et al., 2006). Takový vliv na plodnost je zaznamenán u druhů, u kterých samec poskytuje samičím živiny během páření (Fox, 1993a, b; Fox et al., 1995a; Savalli & Fox, 1999a, b; Savalli et al., 2000). Že toto může nastat u *C. saucia* je indikováno rostoucí délkou života u samic, které se pářily vícekrát v porovnání s těmi, které se pářily jednou nebo občas. Výživa od samců poskytovaná samičím je zaznamenána jako různé formy (a) dary (potrava) (Arnqvist & Nilsson, 2000) a/nebo (b) tím, že mění množství a kvalitu ejakulátu (Arnqvist & Nilsson, 2000). Samice slunéček požírají obal spermatoforu.

Studie Foxe et al. (1995b) na zrnokazovi *Calosobruchus maculatus* odhalila změnu v množství i kvalitě ejakulátu s věkem. Gillot (2003) přezkoumal vliv samčího věku na kvalitu a koncentraci proteinů v ejakulátu, o kterých je známo, že ovlivňují plodnost samice a čas kladení vajíček. Změna ve frekvenci, s kterou se samice páří, společně s věkem samce, může také způsobit změny v reprodukčních parametrech (Fox et al., 1995b). Snížení množství spermií se zvyšujícím se věkem samce může také mít na kontě snížení plodnosti samic. Vliv věku samce na líhnivost je u slunéček zaznamenán vícekrát (Pervez et al., 2004; Srivastava & Omkar, 2004). To je s největší pravděpodobností následkem fyziologických

změn samců souvisejících s věkem. Toto by se mohlo projevit čtyřmi způsoby (a) sexuální dospělosti samce (Pitnick et al., 1995; Baker et al., 2003), (b) změny s věkem v množství a kvalitě spermatu (Hayashi, 1999; Taylor et al., 2001) (c) změny ve schopnosti přenést sperma (Jones et al., 2006), a/nebo (d) změny v kompetiční schopnosti spermatu (LaMunyon, 2001; Radwan et al., 2005; Jones et al., 2006). U kožojeda *Dermestes maculatus* se liší pravděpodobnost přenosu spermatu a množství spermií s věkem samce, ale ne s věkem samice. Samci středního věku a staří samci jsou úspěšnější v přenosu spermatu a jejich sperma je kvalitnější než u mladých samců. Konkurenční schopnost spermií se liší se středně starými samci, dosahují úspěšněji oplodnění v porovnání s mladými nebo starými samci (Jones et al., 2006).

Výsledky také mohou naznačovat výběr partnera u *C. saucia*. Modely pro volbu partnera u hmyzu odhalují, že v některých případech mladí samci mají výhodu nad staršími samci (Hansen & Price, 1995). Možným důvodem je jejich lepší genetické zdraví (méně mutací a nižší pleiotropická aktivita genů Partridge & Barton, 1993). Vysoký reprodukční výkon samic pářících se se samci starými 10 až 30 dní může indikovat, že samci v tomto rozmezí jsou preferovanější partneři. (To je třeba testovat experimentálně pomocí studie založené na věku u zvoleného partnera, kde bude zaznamenávána fitness.). Věk samců i samic mění reprodukční parametry, 20denní samice pářící se s 10 až 30 dny starými samci byly nejlodnější.

Jak testoval Omkar (2004) nejvyšší plodnost byla zaznamenána ve věku 20 dní a líhivost byla maximální po páření se samci starými 30 dnů. Tyto výsledky opět odhalily rozdílnost v dospívání samců a samic slunéček. Rozdílnost v zahájení zrání gonád byla zjištěna dříve (Isogai et al., 1990; Omkar and Srivastava, 2002), ve středním věku tato rozdílnost na úrovni zrání gonád mizí (Dixon, 2000). Tato rozdílnost může být připisována rozdílům v konzumaci potravy, asimilaci a rychlosti metabolismu.

4.1.3 Opakované páření

Podle Omkara (2010) výsledky ukazují, že několikanásobné páření snižuje čas do začátku dalšího páření a zvyšuje plodnost a líhivost u *Coelophora saucia*. Pokles v čase k začátku páření možná indikuje znalost (a) partnera, a/nebo (b) procesu páření. Jak bylo zjištěno, plodnost roste s počtem páření. Je zde několik vysvětlení tohoto jevu. Za prvé, jednonásobné páření nemusí poskytnout dostatek stimulantů/hormonů/živin k usnadnění zrání a kladení všech vajíček (Tseng et al., 2007). A tak jedno vysvětlení pro rostoucí plodnost

u několikanásobně spárených samic je příjem většího množství stimulantů plodnosti v ejakulátu (Arnqvist & Nilsson, 2000). Je zajímavé, že zvýšení plodnosti se zvyšujícím se počtem páření u *C. saucia* není lineární. Plodnost nejprve roste a poté mírně klesá s rostoucím počtem páření. Navrhuje se, že samice, které se páří pouze několikrát, možná minimalizují náklady na páření, zatímco ty, které se páří vícekrát, maximalizují výhody páření (LaMunyon & Eisner, 1994).

Pravděpodobné náklady spojené s pářením jsou (1) zvýšení pravděpodobnosti predace (2) pokles ve spotřebě potravy (3) snížení energetické hladiny v důsledku výdaje během páření. Vzhledem k tomu, že páření zde uvedená byla monogamní, je nepravděpodobné, že zde byla destruktivní kombinace chemikálií v ejakulátech samců (Duvoisin et al., 1999), což by mohlo zapříčinit snížení líhnivosti. Na rozdíl od dalších slunéček (Rawat & Modi, 1969 Mishra & Omkar, 2006) je zde u *C. saucia* patrná rostoucí samičí délka života s rostoucím počtem páření. Perry & Rowe (2008) informovali, že se délka života u slunéček nesnižuje s několikanásobným pářením a délka života 2x se pářících samic *Callosobruchus maculatus* je delší než u samic pářících se jednou (Tseng et al., 2007). Rostoucí délka života zaznamenaná u samic *C. saucia* možná souvisí s přítomností jistých živin v ejakulátu/spermatoforu. Při rychlé degeneraci spermatu může několikanásobné páření poskytovat samicím dostatečnou zásobu čerstvého spermatu k oplození všech vajíček. Škodlivý účinek několikanásobného množení je, že samčí délka života klesá s rostoucím počtem páření. To může být přisuzováno rostoucímu využití zdrojů energie při páření i mechanickém poškození těla samice. Zjištění této studie (Omkar 2010), které se liší od předchozí studie na slunéčkách (Omkar et al., 2006) je, že optimální počet páření pro samice je vyšší než pro samce. Důvody nejsou známy a třeba je dále studovat.

Tato studie odhalila, že několikanásobné páření (a) snižuje čas začátku (dalšího) páření (b) zvyšuje plodnost a líhnivost a (c) zvyšuje samičí délka života, což je opačný výsledek od předchozích zjištění. Výsledky také odhalily, že zde existuje optimální počet páření pro obě pohlaví a že pro samice je to počet vyšší než pro samce.

4.1.4 Kvalita potravy

Lepší růst, vývoj a míra přežití u slunéčka *Coccinella septempunctata* krmeného mšicí *Lisaphis erysimi* jsou možná způsobeny (1) přítomností vyššího množství proteinů u tohoto druhu mšice (Atwal and Sethi, 1963), a/nebo (2) vyšší konzumací těchto mšic, což může být způsobeno vyšší chutností. Nejkratší pre-ovipoziční doba slunéčka *C. septempunctata* byla

po krmení *L. erysimi*, a to potvrzuje názor Rhamhalinghana (1985), že s rostoucím množstvím potravy vysoké kvality klesá délka pre-ovipoziční periody. Vysoká konzumace vhodné potravy (podle obsahu vhodných živin) podporuje brzké zrání ovariol a poskytuje energii k udržení delší doby kladení, zatímco snížená spotřeba méně vhodné potravy působí a pravděpodobně spomalí vývoj ovariol. To podporuje hypotézu, že určité množství potravy je nezbytné pro zrání vaječnicků u *C. septempunctata* (Honěk 1980).

Podle Michauda (2004) výsledky naznačují, že nedospělá stádia mery *D. citri* tvoří přijatelnou a vhodnou potravu pro testovaná slunéčka. I když stále je méně vhodnější než vajíčka *Ephestia kuehniella*. U *D. citri* je problémem při konzumaci exoskelet. Tudíž více potravy získají slunéčka ze mšic nebo z vajíček *E. kuehniella*. Velká část těla *D. citri* je nespotebována. Pozorovaný růst času vývoje a redukce váhy u dospělců při konzumaci *D. citri* může být způsobena (1) nižší nutriční hodnotou nymf *D. citri* vztaženou k vajíčkům *E. kuehniella* nebo (2) nižší čistý příjem potravy z *D. citri* jako výsledek konzumování pouze menší části těla. Tyto vývojové náklady mohou být částečně kompenzovány v oblastech, kde larvy slunéček konzumují smíšenou potravu, obsahující jiné výživné složky, např. pyl atd.

Studie, kterou provedl Omkar (2009) na slunéčku *Anegleis cardoni*, odhalila významný vliv mšičí potravy na životní atributy *A. cardoni*. Nejvhodnější potrava byla mšice *Aphis gossypii*. *A. gossypii* byla nejvhodnější nejspíše díky přítomnosti esenciálních živin důležitých pro růst a vývoj. Vhodnost mšic *A. gossypii* a také *A. craccivora* pro *A. cardoni* potvrdilo, že u těchto mšic nezanechává v těle toxickou stopu rostlina, na které žijí (*L. vulgaris* a *D. lablab*). Je třeba zmínit, že se liší vhodnost druhu mšic jako potravy u různých druhů slunéček (George, 1999). Vyšší líhivost při krmení mšičí *A. gossypii* může být částečně připisována zrychlením spermatogeneze a rostoucím přežitím spermii (Ponsonby a Copland, 1998).

4.1.4.1 Náhradní potrava

Harmonia axyridis vykazuje nižší vývojový a reprodukční fines při krmení pylem, než u potravy obsahující vajíčka *E. kuehniella*. To může indikovat nedostatek nebo malé množství některých nutričních složek v pylu použitém v této studii, které jsou základní pro optimální vývoj a reprodukci *H. axyridis*.

Tato laboratorní studie demonstrovala, že pyl může být použit u *H. axyridis* jako alternativní potrava, poskytující plný vývoj a dokonce v části populace i reprodukci.

4.1.5 Množství potravy

Podle Kajity (2009) v obou experimentech byla vajíčka méně životaschopná, když je nakladla samice, které bylo poskytnuto málo potravy ve srovnání se samicemi kmenými vysokým množstvím potravy. Perry a Roitberg (2005) potvrdili, že samice mohou ovlivnit úroveň plodnosti v souvislosti s hustotou kořisti. Tak neoplozená vajíčka mohou být „trofickými vajíčky“ odrážejícími strategii matky poskytnout potravu pro nově vylíhlé potomstvo v případě nízké úrovně potravy, kdy larvičky sežerou nevyvíhlá vajíčka a pak jsou dostatečně silná, aby našla bohatou kolonii mšic (Perry a Roitberg 2005).

4.2 Abiotické faktory ovlivňující líhnivost

4.2.1 Barva světla

Výsledky ukazují, že použité různé vlnové délky světla měly významný vliv na vývoj, reprodukci, a konzumaci kořisti. Oba druhy slunéček nejlépe fungují pod bílým světlem, následuje žluté, modré a červené světlo. Lepší výkony pod bílým světlem jsou důsledkem jeho podobnosti se slunečním zářením. Horší výsledky pozorované v barevném světle může být důsledkem buď (1) některých fyziologických modifikací a/nebo (2) snížení konzumace kořisti kvůli snížené zrakové schopnosti brouka za těchto podmínek. Protože v literatuře není žádná podpora bodu 1, tato studie podporuje bod 2. Spotřeba potravy byla výrazně snížena pod barevným světlem. To by mohlo být zodpovědné za rozdíly v rychlosti vývoje a v reprodukci pod barevným světlem ve srovnání s bílým světlem. Silná pozitivní korelace plodnosti a rychlosti vývoje s konzumací kořisti pod světlem různých vlnových délek možná ukazuje, že snižující se výkon obou druhů slunéček pod barevným světlem se přisuzuje redukci spotřeby potravy. Pozitivní vztah mezi konzumací potravy a životními atributy je již dobře prozkoumaný (Ferran & Larroque, 1977; Dixon, 2000). Pokles počtu spotřebované kořisti možná vede ke snížení metabolismu odrážející se v poklesu životních procesů. Snížení konzumace potravy zřejmě vychází z nižší schopnosti slunéček lokalizovat kořist, u které spolu s predací je známo že je ovlivněna délkou, intenzitou a vlnovou délkou působícího světla (Dimetry, 1988). Pokles konzumace potravy pozorovaný pod modrým světlem v této studii odporuje aktivní predaci pod modro - zeleným světlem (480–522 nm) u larev *Adalia bipunctata* (L.) (Dimetry, 1988). Slunéčka útočí a konzumují hlavně mšice, které kontrastují s jejich okolím (Harmon et al., 1998). To může být důvod snížené predace *P. dissecta* pod modrým a červeným světlem; tmavě zbarvená mšice *A. craccivora* by byly méně viditelné v modré a červené oproti bílé a žluté. Barva arény ovlivňuje lokaci kořisti

u slunéček, možná brání nebo pozměňuje schopnost najít kořist, což souvisí tím pádem i s nízkou konzumací.

4.2.2 Teplota

V testu, který provedl Mota (2008) plodnost slunéčka *Clitostethus arcuatus* byla vyšší při 20°C, zatímco Bellows et al. (1992) pozoroval, že plodnost tohoto druhu byla nejvyšší při 28,2°C. Navíc Bellows et al. (1992) ukázal pokles v líhivosti s rostoucí teplotou. Tyto rozdíly by bylo možné vysvětlit možnou aklimatizací Azorské populace slunéček, protože tyto testovací teploty se vyskytují v jejich habitatu.

Podle Ponsonbyho (1998) byla líhivost významně nižší s klesající teplotou. Důvody nejsou zcela jasné, ale je možné, že byla ovlivněna spermatogeneze nebo že se zvýšila úmrtnost spermií ve spermatéce samic. Líhivost související s cyklickou teplotou byla stejná jako při nízké teplotě.

4.3 Trofická vajíčka

Studie Perryho a Roitberga (2005) je první, která přímo testovala hypotézu, že nevyvíjející se vajíčka slunéček jsou evolučně získanou mateřskou strategií (Osawa 2003; Perry 2004). Našel se důkaz, že produkce trofických vajíček je závislá na rozhodnutí matky, užívající adaptivně v závislosti na dostupnosti zdrojů. Při nízkém množství potravy matky kladou o 56% více trofických vajíček než za vysokého množství potravy. Jde v podstatě o matkou kontrolované obětování části potomstva k přežití dalších. Samice možná kladou více trofických vajíček při nižší potravě, protože je samice ve špatné kondici a ne z důvodu strategie zajišťující potomstvo.

Analýzou dvanácti studií, kde byla zároveň měřena plodnost i líhivost u několika experimentálních skupin, takže šlo spočítat vzájemný regresní vztah těchto veličin, jsme dospěli k názoru, že kladení trofických vajíček je obecně rozšířenou strategií u slunéček, neboť statisticky významný kladný vztah byl zjištěn u sedmi z těchto studií (a u dalších byl kladný ale nevýznamný kvůli počtu experimentálních skupin).

V případě snížené plodnosti vlivem stárí rodičů je možné i sníženou líhivost považovat za vedlejší projev stárnutí a snížené schopnosti oplozovat vajíčka při kladení. Ovšem v případech snížení plodnosti vlivem snížené kvality nebo kvantity potravy není jiný důvod snižovat procento nevyvíjejících se vajíček z tohoto již sníženého počtu, než jako pojištění potomstva zásobou potravy pro první dny života. Toto zásobení nemůže být provedeno

zvětšením samotných vyvíjejících se vajíček, neboť je zde jednak nějaké evoluční omezení nedovolující sluněčkům obecně manipulovat s velikostí jednotlivých vajíček (Dixon 2000), jednak je potřeba mít malá vajíčka, z nichž se larvy brzy vylíhnou, aby se mohly bránit před predací a kanibalismem (Majerus 1998).

Sluněčka tedy v nepříznivých podmínkách kladou trofická vajíčka, zřejmě neoplozená, která se ovšem neliší strukturálně od oplozených (Osawa, nepublikováno). O alternativní manipulaci synchronizací líhnutí nejsou dostupné žádné údaje.

5. Citovaná literatura

Aarseth KA, Schram TA (1999) Wavelength-specific behaviour in *Lepeophtheirus salmonis* and *Calanus finmarchicus* to ultraviolet and visible light in laboratory experiments (Crustacea: Copepoda). *Mar. Ecol.* 186, 211–217.

Agarwala BK, Dixon AFG (1993) Why Do Ladybirds Lay Eggs in Clusters?. *Functional Ecology* Vol. 7, No. 5, 541-548.

Agarwala BK, AK Ghosh (1988) Prey records of aphidophagous Coccinellidae in India. A review and bibliography. *Tropical Pest Management* 34, 1–14.

Aksit T, Cakmak I, Ozer G (2007) Effect of Temperature and Photoperiod on Development and Fecundity of an Acarophagous Ladybird Beetle, *Stethorus gilvifrons* *Phytoparasitica* 35(4), 357-366.

Alexander RD (1974) The evolution of social behavior. *Annu Rev Ecol Syst* 5, 325–383.

Andersson M (1994) *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, 336 pp.

Arnqvist G, Nilsson T (2000) The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. *Anim. Behav.* 60, 145–164.

Atwal AS, Sethi SL (1963) Biochemical basis for the food preference of a predator beetle. *Curr. Sci.* 32, 511–512.

Baker RH, Denniff M, Futerman P, Fowler K, Pomiankowski A, Chapman T (2003) Accessory gland size influences time to sexual maturity and mating frequency in the stalk-eyed fly *Cyrtodiopsis dalmanni*. *Behav. Ecol.* 14, 607–611.

Beck CW, Powell LA (2000) Evolution of female choice based on male age: Are older males better mates? *Evol. Ecol. Res.* 2, 107–118.

Beckman N, Hurd LE (2003) Pollen feeding and fitness in praying mantids: the vegetarian side of a tritrophic predator. *Environ. Entomol.* 32, 881–885.

Begon M, Parker GA (1986) Should egg size and clutch size decrease with age? *Oikos* 47, 293–302.

Bellows Jr TS, Paine TD, Gerling D (1992) Development, survival, longevity and fecundity of *Clitostethus arcuatus* (Coleoptera: Coccinellidae) on *Siphoninus phillyreae* (Homoptera: Aleyrodidae) in laboratory. *Environ Entomol* 21, 659–663.

Berkvens N, Bonte J, Berkvens D, Deforce K, Tirry L, De Clercq P (2008) Pollen as an alternative food for *Harmonia axyridis* *BioControl* 53, 201–210.

- Bilde T, Toft S (1998) Quantifying food limitation of arthropod predators in the field. *Oecologia* (Berl.) 115, 54-58.
- Bourne GR (1993) Proximate costs and benefits of mate acquisition at leks of the frog *Ololygon rubra*. *Anim. Behav.* 45, 1051–1059.
- Cabral S, Soares AO, Moura R, Garcia P (2006) Suitability of *Aphis fabae*, *Myzus persicae* (Homoptera: Aphididae) and *Aleyrodes proletella* (Homoptera: Aleyrodidae) as prey for *Coccinella undecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Biol Control* 39, 434–440.
- Chapman RF (1998) *The insects: structure and function*, 4th edn. Cambridge University Press, UK, p 770.
- Coll M, Ridgeway RL (1995) Functional and numerical responses of *Orius insidiosus* (Heteroptera: Anthicoridae) to its prey in different vegetable crops. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 88, 732-738.
- Da Silva Flávia AC, Sueli SM (2004) Effect of Neem Seed Oil Aqueous Solutions on Survival and Development of the Predator *Cycloneda sanguinea* (L.) (Coleoptera: Coccinellidae). *Neotropical Entomology* 33(6), 751-757.**
- Dimetry NZ (1988) Orientation to light by the ladybird beetle. In Niemczyk E, Dixon AFG (eds): *Ecology and Effectiveness of Aphidophaga*. SPB Acad. Publ., The Hague, pp. 135–140.
- Dixon AFG (1959) An experimental study of the searching behaviour of the predatory coccinellid beetle *Adalia bipunctata* (L.). *J. Anim. Ecol.* 28, 259-281.
- Dixon AFG (2000) *Insect Predator – Prey Dynamics, Ladybird Beetles and Biological Control*. Cambridge University Press, New York, 257 pp.
- Dixon AFG, Guo Y (1993) Egg and cluster size in ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae): The direct and indirect independence of aphid abundance. *Eur. J. Entomol.* 90, 457–463.
- Drnevich JM, Papke RS, Rauser CL, Rutowski RL (2001) Material benefits from multiple mating in female mealworm beetles (*Tenebrio molitor* L.). *J. Insect Behav.* 14, 215–230.
- Duvoisin N, Baer B, Schmid-Hempel P (1999) Sperm transfer and male competition in the bumblebee, *Bombus terrestris*. *Anim. Behav.* 58, 743–749.
- Eberhard WG (1996) *Female Control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Ferran A, Larroque MM (1977) Etude des relations hôte-prédateur la consommation et l'utilisation d'un puceron, *Myzus persicae* Sulz. par les différents stades larvaires de la Coccinelle *Semiadalia undecimnotata* Schn. (Col. Coccinellidae). *Ann. Zool. Ecol. Anim.* 9, 665–691.

Finch CE (1990) *Longevity Senescence and the Genome*. University of Chicago Press, Chicago, 922 pp.

Finch CE (1998) Variations in senescence and longevity include the possibility of negligible senescence. *J. Gerontol.* 53A, B 235–B 239.

Finch CE, Ruvkun G (2001) The genetics of aging. *Annu. Rev. Genom. Hum. Genet.* 2, 435–462.

Forbes S, Grosshans R, Glassey B (2002) Multiple incentives for parental optimism and brood reduction in blackbirds. *Ecology* 83, 2529–2541.

Fox CW (1993a) Multiple mating lifetime fecundity and female mortality of the bruchid beetle *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae). *Funct. Ecol.* 7, 203–208.

Fox CW (1993b) The influence of maternal age and mating frequency on egg size and offspring performance in *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae). *Oecologia* 96, 139–146.

Fox CW, Hickman DL, Raleigh EL, Mousseau TA (1995b) Paternal investment in a seed beetle (Coleoptera: Bruchidae): influence of male size, age, and mating history. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 88, 101–103.

Fox CW, Mclennan A, Mousseau TA (1995a) Male body size affects female lifetime reproductive success in a seed beetle. *Anim. Behav.* 50, 281–284.

Francis F, Haubruge E (2000) Influence of host plants on specialist/generalist aphids and on the development of *Adalia bipunctata*. *Eur. J. Entomol.* 97, 481 – 485.

George PJE (1999) Prey preference of ladybeetle, *Coccinella transversalis* Fabricius (Coleoptera: Coccinellidae). *Insect Environ.* 5(2), 88.

Gillot C (2003) Male accessory gland secretions: Modulators of female reproductive physiology and behavior. *Annu. Rev. Entomol.* 48, 163–184.

González A, Rossini C, Eisner M, Eisner T (1999) Sexually transmitted chemical defense in a moth (*Utetheisa ornatrix*). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96, 5570–5574.

Haddrill PR, Shuker DM, Mayes S, Majerus MEN (2007) Temporal effects of multiple mating on components of fitness in the two-spot ladybird, *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) *Eur. J. Entomol.* 104, 393–398.

Hagen KS (1987) Nutritional ecology of terrestrial insect predators. In: F. Slansky, Jr. J.G. Rodriguez (eds), *Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders and Related Invertebrates*. Wiley J. & Sons. pp. 533–577.

Hamasaki K, Matsui M (2006) Development and reproduction of an aphidophagous coccinellid, *Propylea japonica* (Thunberg) (Coleoptera: Coccinellidae), reared on an

alternative diet, *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae) eggs Appl. Entomol. Zool. 41 (2), 233-237.

Hamilton WD (1966) The moulding of senescence by natural selection. *J. Theor. Biol.* 12, 12–45.

Hansen TF, Price DK (1995) Good genes and old genes. Do old mates provide superior genes? *J. Evol. Biol.* 8, 759–778.

Harmon J, Losey JE, Ives AR (1998) The role of vision and colour in the close proximity foraging behaviour of four coccinellid species. *Oecologia* 115, 287–292.

Hayashi F (1999) Ejaculate production schedule and the degree of protandry in fishflies (Megaloptera: Corydalidae). *Funct. Ecol.* 13, 178–189.

Honěk A (1980) Population density of aphid at the time of settling and ovariole maturation in *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Entomophaga* 23, 213–216.

Honěk A (1977) Annual variation in the complex of aphid predators: investigation by light trap. *Acta Entomol. Bohemoslov.* 74, 345–348.

Honěk A, Kocourek F (1986) The flight of aphid predators to a light trap: possible interpretations. In Hodek I. (ed.): *Ecology of Aphidophaga*. Academia, Praha & Dr. W. Junk, Dordrecht, pp, 333–338.

Honěk A, Kocourek F (1990) Temperature and development time in insects: a general relationship between thermal constants. *Zool Jb Syst* 117, 401–439.

Hurst GDD, Bandi C, Sacchi L, Cochrane AG, Bertrand D, Karaca I, Majerus MEN (1999) *Adonia variegata* (Coleoptera: Coccinellidae) bears maternally inherited Flavobacteria that kill males only. *Parasitology*, 118, 125-134.

Hurst GDD, Hammarton TC, Obrycki JJ, Majerus TMO, Walker LE, Bertrand D, Majerus MEN (1996) Male killing bacterium in a fifth ladybird beetle, *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Heredity*, 77, 177-185.

Hurst GDD, Majerus MEN, Walker LE (1993) The importance of cytoplasmic male killing elements in natural populations of the two spot ladybird, *Adalia bipunctata* (Linnaeus) (Coleoptera: Coccinellidae). *Biol J Linn Soc*, 49, 195-202.

Iperti G, Prudent P (1986) Effect of the substrate properties on the choice of oviposition sites by *Adalia bipunctata*. In Hodek I. (ed.): *Ecology of Aphidophaga*. Academia, Prague & Dr. W. Junk, Dordrecht, pp. 143–149.

Isogai M, Sakurai H, Takeda S (1990) Relationship between spermatogenesis and diapause in the ladybird beetle, *Coccinella septempunctata brucki* Mulsant. *Res. Bull. Fac. Agric. Gifu University* 55, 93–99.

Ives PM (1981) Coccinellids (Coleoptera) and aphids (Homoptera): feeding and egg production of two species of coccinellids in the laboratory. *Can. Entomol.* 13, 999-1005.

Jalali SK, Singh SP, Biswas SR (1999) Effect of temperature and female age on the development and progeny production of *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae). *Entomon* 24, 293–296.

Jones TM, Featherston R, Damien Paris BBP, Elgar MA (2006) Age-related sperm transfer and sperm competitive ability in the male hide beetle. *Behav. Ecol.* 18, 251–258.

Jones RE, Hart JR, Bull GD (1982) Temperature, size and egg production in the cabbage butterfly *Pieris rapae* L. *Aust. J. Zool.* 30, 223–232.

Kajita Y, Evans EW (2009) Reproductive Responses of Invasive and Native Predatory Lady Beetles (Coleoptera: Coccinellidae) to Varying Prey Availability. *Environmental Entomology* 38(4), 1283-1292.

Karlsson B, Wiklund C (1984) Egg weight variation and lack of correlation between egg weight and offspring fitness in the wall brown butterfly, *Lasiommata megera*. *Oikos* 43, 367–385.

Karlsson B, Wiklund C (1985) Egg weight variation in relation to egg mortality and starvation endurance of newly hatched larvae in some satyrid butterflies. *Ecol. Entomol.* 10, 205–211.

Kirkwood TBL (1977) Evolution of ageing. *Nature* 270, 301–304.

Kokko H (1998) Good genes, old age and life-history trade-offs. *Evol. Ecol.* 12, 739–750.

Kokko H, Lindstrom J (1996) Evolution of female preference for old mates. *Proc. R. Soc. Lond., B* 263, 1533–1538.

Kontodimas DC, Stathas GJ (2005) Phenology, fecundity and life table parameters of the predator *Hippodamia variegata* reared on *Dysaphis crataegi*. *BioControl* 50, 223–233.

Lamunyon CW, Eisner T (1994) Spermatophore size as determinant of paternity in an arctiid moth (*Utetheisa ornatrix*). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91, 7081–7084.

Lamunyon CW (2001) Determinants of sperm precedence in a noctuid moth *Heliothis virescens*: a role for male age. *Ecol. Entomol.* 26, 388–394.

Mack TP, Smilowitz Z (1978) Diurnal, seasonal, and relative abundance of *Myzus persicae* (Sulzer) predators. *J. N. Y. Entomol. Soc.* 86, 305.

Majerus MEN, Schulenburg JHGvd, Zakharov IA (2000) Multiple cause of malekilling in a single sample of the 2 spot ladybird, *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) from Moscow. *Heredity*, 84, 605-609.

Majerus MEN (1994) Female promiscuity maintains high fertility in ladybirds (Coleoptera; Chrysomelidae). *Entomol. Monthly Mag.* 130, 205–209.

Majerus TMO (2001) The Evolutionary Genetics of Male killing in the Coccinellidae. PhD thesis University of Cambridge, Department of Genetics.

Majerus MEN, Majerus TMO (2000) Female-biased sex ratio due to male-killing in the Japanese ladybird *Coccinula sinensis*. *Ecol Entomol*, 25, 234-238.

Majerus TMO, Majerus MEN (2010) Discovery and identification of a male-killing agent in the Japanese ladybird *Propylea japonica* (Coleoptera: Coccinellidae) *BMC Evolutionary Biology*, 10, 37.

Majerus TMO, Majerus MEN, Knowles B, Wheeler J, Bertrand D, Kuznetsov VN, Ueno H, Hurst GDD (1998) Extreme variation in the prevalence of inherited male-killing microorganisms between three populations of the ladybird *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Heredity*, 81, 683-691.

Manning JT (1985) Choosy females and correlates of male age. *J. Theor. Biol.* 116, 349–354.

Medawar PB (1952) *An Unsolved Problem of Biology*. H.K. Lewis, London.

Michaud JP (2000) Development and Reproduction of Ladybeetles (Coleoptera: Coccinellidae) on the Citrus Aphids *Aphis spiraecola* Patch and *Toxoptera citricida* (Kirkaldy) (Homoptera: Aphididae). *Biological Control* 18, 287–297.

Michaud JP, Olsen LE (2004) Suitability of Asian citrus psyllid, *Diaphorina citri*, as prey for ladybeetles. *BioControl* 49, 417–431.

Miklosi A, Gonda Z, Osorio D, Farzin A (2002) The effects of the visual environment on responses to colour by domestic chicks. *J. Comp. Physiol. (A)* 188, 135–140.

Mills NJ (1981) Some aspects of the rate of increase of a coccinellid. *Ecol. Entomol.* 6, 293-299.

Mishra G, Omkar (2004) Influence of parental age on reproductive performance of an aphidophagous ladybird, *Propylea dissecta* (Mulsant). *JEN* 128 (9/10), 605–609.

Mishra G, Omkar (2006) Ageing trajectory and longevity trade-off in a generalist aphidophagous ladybird, *Propylea dissecta* (Coleoptera: Coccinellidae). *Eur. J. Entomol.* 103, 33–40.

Miura T, Nishimura S (1980) The larval period and predaceous activity of an aphidophagous coccinellid, *Harmonia axyridis* Pallas. *Bull. Fac. Agric. Shimane Univ.* 14, 144–148.

Mondor EB, Warren JL (2000) Unconditioned and conditioned responses to colour in the predatory coccinellid, *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Eur. J. Entomol.* 97, 463–467.

Mota JA, Soares AO, Garcia PV (2008) Temperature dependence for development of the whitefly predator *Clitostethus arcuatus* (Rossi) *BioControl* 53, 603–613.

Murphy PA, Giesel JT, Manlove MN (1983) Temperature effects on life history variation in *Drosophila simulans*. *Evolution* 37, 1181–1192.

Nakamura K, De Jong KMP, Ueno H (2006) Comparison of the incidence of sibling cannibalism between male-killing *Spiroplasma* infected and uninfected clutches of a predatory ladybird beetle, *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) *Eur. J. Entomol.* 103, 323–326.

Nedvěd O, Honěk A (2012) Life History and Development. In: Ivo Hodek, Alois Honek and Helmut van Emden: Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae). 54–109.

Nedvěd O, Kalushkov P (2012) Effect of air humidity on sex ratio and development of ladybird *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Psyche* 2012: article ID 173482, 5 pages, doi:10.1155/2012/173482.

O'Connor RJ (1978) Brood reduction in birds: selection for fratricide, infanticide, and suicide. *Anim Behav* 26, 79–96.

Olsson M, Madsen T, Shine R, Gullberg A, Tegelstrom H (1994) Can female adders multiply? Reply. *Nature* 369, 528.

Olsson M, Shine R, Madsen T, Gullberg A, Tegelstrom H (1996) Sperm selection by females. *Nature* 383, 585. Press, Cambridge, United Kingdom.

Omkar, Srivastava S, James BE (1997) Prey preference of a ladybeetle, *Coccinella septempunctata* Linnaeus (Coleoptera: Coccinellidae). *J. Adv. Zool.* 18, 96–97.

Omkar, Singh SK, Mishra G (2010) Parental age at mating affects reproductive attributes of the aphidophagous ladybird beetle, *Coelophora saucia* (Coleoptera: Coccinellidae). *Eur. J. Entomol.* 107, 341–347.

Omkar, Singh SK, Mishra G (2010) Multiple matings affect the reproductive performance of the aphidophagous ladybird beetle, *Coelophora saucia* (Coleoptera: Coccinellidae). *Eur. J. Entomol.* 107, 177–182.

Omkar, Mishra G (2005) Mating in aphidophagous ladybirds: costs and benefits. *J. Appl. Entomol.* 129, 432–436.

Omkar, Mishra G (2003) Ovipositional orientation of an aphidophagous ladybird beetle, *Propylea dissecta* (Mulsant). *Insect Sci. Applic.* 23, 211–219.

Omkar, Mishra G, Singh K (2005) Effects of different wavelengths of light on the life attributes of two aphidophagous ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae). *Eur. J. Entomol.* 102, 33–37.

Omkar, Singh SK, Singh K (2006) Effect of age on reproductive attributes of an aphidophagous ladybird *Cheilomenes sexmaculata*. *Insect Sci.* 13, 301–308.

Omkar, Srivastava S (2002) The reproductive behaviour of an aphidophagous ladybird beetle, *Coccinella septempunctata* Linnaeus. *Eur. J. Entomol.* 99, 465–470.

Omkar, Kumar G, Sahu J (2009) Performance of a predatory ladybird beetle, *Anegleis cardoni* (Coleoptera: Coccinellidae) on three aphid species *Eur. J. Entomol.* 106, 565–572.

Omkar, Mishra G, Singh SK (2006) Optimal number of matings in two aphidophagous ladybirds *Ecological Entomology* 31, 1–4.

Omkar, Srivastava S (2003) Influence of six aphid prey species on development and reproduction of a ladybird beetle, *Coccinella septempunctata* *BioControl* 48, 379–393.

O’Neil RJ, Wiedenmann R (1987) Adaptations of arthropod predators to agricultural systems. *Fla. Entomol.* 70, 40–48.

Osawa N (2003) The influence of female oviposition strategy on sibling cannibalism in the ladybird beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Eur J Entomol* 100, 43– 48.

Partridge L, Gems D (2002) Mechanisms of aging: public or private? *Nat. Rev. Genet.* 3, 165–175.

Partridge L, Prowse N, Pignatelli P (1999) Another set of responses and correlated responses to selection on age at reproduction in *Drosophila melanogaster*. *Proc. R. Soc. Lond.* 266, 255–261.

Partridge L (1986) Sexual activity and life span. In Collatz K.G. & Sohal R.S. (eds): *Insect Aging Strategies and Mechanisms*. Springer, Berlin, pp. 45–54.

Partridge L, Barton NH (1993) Optimality mutation and the evolution of ageing. *Nature* 362, 305–311.

Perdikis DC, Lykouressis DP (2002) Thermal requirements of the polyphagous predator *Macrolophus pygmaeus* (Hemiptera: Miridae). *Environ Entomol* 31, 661–667.

Perry JC (2004) The behavioral ecology of trophic egg laying. M.Sc. thesis, Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, Canada.

Perry JC, Rowe L (2008) Neither mating rate nor spermatophore feeding influences longevity in a ladybird beetle. *Ethology* 114, 504–511.

Perry JC, Roitberg BD (2005) Ladybird mothers mitigate offspring starvation risk by laying trophic eggs. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 58, 578–586.

Pervez A, Omkar, Richmond AS (2004) The influence of age on reproductive performance of a predatory ladybird beetle *Propylea dissecta*. *J. Insect Sci.* 4, 22, 1–8.

Phillips CJC, Lomas CA (2001) The perception of color by cattle and its influence on behavior. *J. Dairy Sci.* 84, 807–813.

Piper M, Partridge L (2007) Dietary restriction in *Drosophila*: delayed aging or experimental artifact? *Plos Genet.* 3(4), e57.

Pitnick S, Markow TA, Spicer GS (1995) Delayed male maturity is a cost of producing large sperm in *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92, 10614–10618.

Pletcher SD, Curtsinger JW (1998) Mortality plateaus and the evolution of senescence: why are old-age mortality rates so low? *Evolution* 52, 454–464.

Ponsonby DJ, Copland MJ (1998) Environmental influences on fecundity, egg viability and egg cannibalism in the scale insect predator, *Chilocorus nigritus*. *BioControl* 43, 39–52.

Prayitno DS, Phillips CJC, Stokes DK (1997) The effects of color and intensity of light on behavior and leg disorders in broiler chickens. *Poultry Sci.* 76, 1674–1681.

Priest NK, Mackowiak B, Promislow DEL (2002) The role of parental age effects on the evolution of aging. *Evolution* 56, 927–935.

Radwan J, Michalczyk L, Prokop Z (2005) Age dependence of male mating ability and sperm competition success in the bulb mite. *Anim. Behav.* 69, 1101–1105.

Rawat RR, Modi BN (1969) Studies on *Nephus regularis* (Coleoptera: Coccinellidae) as a predator of striped mealybug in Madhya Pradesh. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 629, 53–956.

Rhamhalingan M (1985) Intraspecific variations in ovariole numbers/ovary in *C. septempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae). *The Indian Zoologists* 9, 91–97.

Robine JM (2001) A new biodemographic model to explain the trajectory of mortality. *Exp. Gerontol.* 36, 899–914.

Rose AR (1984) Laboratory evolution of postponed senescence in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 38, 1004–1010.

Rose M (1991) *Evolutionary Biology of Aging*. Oxford University Press, New York, 221 pp.

Sakai T, Isono K, Tomaru M, Fukatami A, Oguma Y (2002) Light wavelength dependency of mating activity in the *Drosophila melanogaster* species subgroup. *Genes Genetic Sys.* 77, 187–195.

Savalli UM, Fox CW (1999a) The effect of male size, age, and mating behavior on sexual selection in the seed beetle *Callosobruchus maculatus*. *Ethol. Ecol. Evol.* 10, 49–60.

Savalli UM, Fox CW (1999b) The effect of male mating history on paternal investment fecundity and female remating in the seed beetle *Callosobruchus maculatus*. *Funct. Ecol.* 13, 169–177.

Savalli UM, Czesak ME, Fox CW (2000) Paternal investment in the seed beetle *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae): Variation among populations. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 93, 1173–1178.

Sheldon BC (1994) Male phenotype, fertility, and the pursuit of extra-pair copulations by female birds. *Proc. R. Soc. Lond. (B)* 257, 25–30.

Schulenburg JHGvd, Habig M, Sloggett JJ, Webberley M, Bertrand D, Hurst GDD, Majerus MEN (2001) Incidence of male-killing *Rickettsia* spp. (aproteobacteria) in the ten-spot ladybird beetle, *Adalia decempunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae). *Appl Environ Microb.* 67, 270–277.

Srivastava S, Omkar (2004) Age-specific mating and reproductive senescence in the seven-spotted ladybird, *Coccinella septempunctata*. *JEN* 128(6), 452–458.

Stewart LA, Hemptinne JL, Dixon AFG (1991) Reproductive tactics of ladybird beetles: relationship between egg size, ovariole number and development time. *Funct. Ecol.* 5, 380–385.

Tatar M, Carey JR, Vaupel JW (1993) Long-term cost of reproduction with and without accelerated senescence in *Callosobruchus maculatus*: analysis of age-specific mortality. *Evolution* 47, 1302–1312.

Taylor PW, Kaspi R, Mossinson S, Yuval B (2001) Agedependent insemination success of sterile Mediterranean fruit flies. *Entomol. Exp. Appl.* 98, 27–33.

Tseng HF, Yang RL, Lin C, Horng SB (2007) The function of multiple mating in oviposition and egg maturation in the seed beetle *Callosobruchus maculatus*. *Physiol. Entomol.* 32, 150–156.

Ward KE, Landolt PJ (1995) Influence of multiple matings on fecundity and longevity of female cabbage looper moths (Lepidoptera: Noctuidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 88, 768–772.

Wiklund C, Persson A (1983) Fecundity and the relation of egg weight variation to offspring fitness in the speckle wood butterfly *Pararge aegeria* or why don't female butterflies lay more eggs? *Oikos* 40, 53–63.

Williams GC (1957) Pleiotropy natural selection and the evolution of senescence. *Evolution* 11, 398–411.

Williams GC (1999) The Tithonus error in modern gerontology. *Q. Rev. Biol.* 74, 405–415.

Wagner WE, Kelley RJ, Tucker KR, Harper CJ (2001) Females receive a life-span benefit from male ejaculates in a field cricket. *Evolution* 55, 994–1001.

Wiedenmann RN, O'Neil RJ (1990) Effects of low rates of predation on selected life-history characteristics of *Podisus maculiventris* (Say) (Heteroptera: Pentatomidae). *Can. Entomol.* 122, 271–283.

Yasui Y (1998) The 'genetic benefits' of female multiple mating reconsidered. *Trends Ecol. Evol.* 13, 246–250.

Zeh JA, Zeh DW (1996) The evolution of polyandry I. Intragenomic conflict and genetic incompatibility. *Proc. R. Soc. Lond. (B)* 263, 1711–1717.

Zeh JA, Zeh DW (1997) The evolution of polyandry II. Postcopulatory defences against genetic incompatibility. *Proc. R. Soc. Lond. (B)* 264, 69–75.

Zeh JA, Zeh DW (2003) Toward a new sexual selection paradigm: polyandry conflict and incompatibility. *Ethology* 109, 929–950.

Zeh JA (1997) Polyandry and enhanced reproductive success in the harlequin-beetle-riding pseudoscorpion. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 40, 119–126.

Zotov VA (1983) Exogenous and endogenous components of the diel rhythm of activity in *Coccinella septempunctata* (Coleoptera, Coccinellidae). *Zool. Zh.* 62, 1654–1661.