

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

KATEDRA EKOLOGIE



**Rozdíly v délce života mezi pohlavími:
meta-analýza dat publikovaných pro různé
skupiny hmyzu**

DIPLOMOVÁ PRÁCE

Praha 2022

Diplomant: Bc. Barbora Žabová

Vedoucí: Ing. Michal Knapp, PhD

Konzultant: Tiit Teder, PhD

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Barbora Žabová

Inženýrská ekologie
Ochrana přírody

Název práce

Rozdíly v délce života mezi pohlavími: meta-analýza dat publikovaných pro různé skupiny hmyzu

Název anglicky

Sex specific lifespan in insects: a rigorous meta-analysis

Cíle práce

Cílem první části práce bude vypracovat literární rešerši zaměřenou na délku života hmyzu. Pozornost bude věnována především vnitrodruhovým rozdílům v délce života mezi samci a samicemi. Ve speciální kapitole bude pojednán vztah mezi velikostí těla a délkou života jedince a možné důsledky existence pohlavního dimorfismu ve velikosti těla pro délku života.

Cílem praktické části bude doplnění databáze obsahující publikovaná data o délce života hmyzu, která byla vytvořena v rámci Bářiny bakalářské práce. Tato databáze bude následně využita pro detailní analýzu shromážděných dat pomocí meta-analytických metod. Bude zkoumáno, zda se rozdíly v délce života mezi pohlavími liší napříč vybranými řády hmyzu. Specificky bude analyzován vztah mezi mírou pohlavního dimorfismu ve velikosti těla a rozdíly v délce života mezi pohlavími v rámci druhu.

Metodika

Literární rešerše bude vypracována především na základě vědeckých článků dohledaných na Web of Science. Vedle obecné části o délce života hmyzu, faktorech, které ji ovlivňují a rozdílech v délce života mezi významnými řády hmyzu, by měla obsahovat i přehled o výskytu pohlavních rozdílů v délce života. Část článků bude zaměřena na vztah mezi velikostí těla a délkou života daného jedince, s důrazem na roli pohlavního dimorfismu ve velikosti těla.

Doplnění databáze bude probíhat na základě dodatečného průzkumu dalších vhodných článků na Web of Science a především formou extrakce detailních dat o životní historii druhů (zvláště pro samce a samice). Rozdíly v délce života mezi samci a samicemi budou meta-analytickými metodami porovnány mezi významnými řády hmyzu (např. motýli, brouci, blanokřídílí, dvoukřídílí, ploštice). Dále bude detailně analyzován vztah mezi pohlavním dimorfismem ve velikosti těla a rozdílem v délce života mezi samci a samicemi uvnitř daného druhu.

Doporučený rozsah práce

cca 50 stran + přílohy

Klíčová slova

délka života, dospělec, evoluční biologie, hmyz, meta-analýza, pohlavní dimorfismus

Doporučené zdroje informací

- Arnquist G et al. (2017): The pace-of-life: A sex-specific link between metabolic rate and life history in bean beetles. *Functional Ecology*, 31: 2299–2309.
- Brooks RC & Garratt MG (2017): Life history evolution, reproduction, and the origins of sex-dependent aging and longevity. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 1389: 92–107.
- Duxbury ELM (2017): Manipulation of feeding regime alters sexual dimorphism for lifespan and reduces sexual conflict in *Drosophila melanogaster*. *Proc. R. Soc. B*, 284: 20170391.
- Handa J et al. (2014): Gender based disruptive selection maintains body size polymorphism in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Biosciences*, 39(4): 609-620.
- Holm S et al. (2016): A comparative perspective on longevity: the effect of body size. *Journal of Evolutionary Biology*, 29: 2422–2435.
- Jones OR et al. (2014): Diversity of ageing across the tree of life. *Nature*, 505: 169-173.
- Koyama T & Mirth CK (2018): Unravelling the diversity of mechanisms through which nutrition regulates body size in insects. *Current Opinion in Insect Science*, 25: 1-8.
- Taylor BW, Anderson CR & Peckarsky BL (1998): Effects of size at metamorphosis on stonefly fecundity, longevity, and reproductive success. *Oecologia*, 114(4): 494-502.
- Thorne A et al. (2006): Small body size in an insect shifts development, prior to adult eclosion, towards early reproduction. *P. Roy. Soc. B-Biol. Sci.*, 273(1590): 1099-1103.
- Zajitschek F, Zajitschek S & Bonduriansky R (2020): Senescence in wild insects: Key questions and challenges. *Functional Ecology*, 34(1): 26-37.
-

Předběžný termín obhajoby

2021/22 LS – FZP

Vedoucí práce

Ing. Michal Knapp, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Konzultant

Dr. Tiit Teder

Elektronicky schváleno dne 24. 2. 2022

prof. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 25. 2. 2022

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 12. 03. 2022

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma: ‘Rozdíly v délce života mezi pohlavími: meta-analýza dat publikovaných pro různé skupiny hmyzu‘ vypracovala samostatně a citovala jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použila a které jsem rovněž uvedla na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů.

Jsem si vědoma, že na moji diplomovou práci se plně vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů, ve znění pozdějších předpisů, především ustanovení § 35 odst. 3 tohoto zákona, tj. o užití tohoto díla.

Jsem si vědoma, že odevzdáním diplomové práce souhlasím s jejím zveřejněním podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách a o změně a doplnění dalších zákonů, ve znění pozdějších předpisů, a to i bez ohledu na výsledek její obhajoby.

Svým podpisem rovněž prohlašuji, že elektronická verze práce je totožná s verzí tištěnou a že s údaji uvedenými v práci bylo nakládáno v souvislosti s GDPR.

V Benešově dne 31.3. 2022

.....

Barbora Žabová

Poděkování

Chtěla bych poděkovat především svému vedoucímu Ing. Michalu Knappovi, Ph.D., za jeho neutuchající optimismus a velkou trpělivost během psaní mé práce. Velké díky si také zaslouží můj konzultant Dr. Tiit Teder, za pomoc při zpracovávání dat. Ráda bych také poděkovala své rodině a přátelům za veškerou jejich podporu během studia.

Abstrakt

Délka života je značně zkoumaným parametrem všech živých organismů. Liší se nejen mezidruhově, ale můžeme nalézt i enormní vnitrodruhové rozdíly, například mezi pohlavími. Zejména u savců je délka života relativně dobře zdokumentována. Ovšem pro živočichy s malými tělesnými rozměry, včetně hmyzu, chybí komparativní studie. Očekávaným trendem pro hmyz je delší život samic než samců, obdobně jako to bylo potvrzeno pro člověka a pro savce obecně.

V první části mé práce, pomocí literární rešerše, shrnuji environmentální faktory (potravní nabídka, predace, stanovištní podmínky atd.) ovlivňující délku života hmyzích jedinců v přírodě. Následně porovnávám dostupné informace o vlivu pohlaví na délku života hmyzu. V druhé části práce byla, za využití podrobné databáze sestavené z již publikovaných dat o délce života hmyzu, provedena víceúrovňová meta-analýza. V rámci třídy hmyzu byl prokázán celkový trend déle žijících samic. Ovšem při užším zaměření se na analýzy na úrovni vybraných řádů, bylo možné potvrdit průkazně delší život samic jen pro dva řády z pěti studovaných, pro blanokřídlé a polokřídlé. U zbylých řádů se pohlaví jevila jako bez rozdílů v délce života (brouci, motýli), anebo trend delšího života samic byl zjevný, ale omezené množství dat vedlo k jeho nedostatečné statistické průkaznosti (dvoukřídlí).

V poslední části práce jsem analyzovala vztah mezi pohlavním dimorfismem velikosti těla a rozdíly v délce života mezi pohlavími u hmyzu. Přestože můžeme najít mnoho vědeckých publikací předpokládajících tento vztah (větší jedinec žije déle, což by mělo platit i vnitrodruhově), v mé práci nevychází tento vztah signifikantně, i když trend pozitivního vlivu velikosti pohlaví na délku jeho přežívání byl pozorován. Možným vysvětlením by byla nedostatečná míra pohlavního dimorfismu u mnou zkoumaných druhů. Ovšem provedena víceúrovňová meta-analýza zkoumající existenci pohlavního dimorfismu ve velikosti těla v mé databázi potvrdila, že samičky jsou i v mém datasetu systematicky větším pohlavím.

Klíčová slova:

délka života, velikost těla, hmyz, pohlavní dimorfismus, stárnutí, životní historie, meta-analýza

Abstract

Determinants of lifespan (= longevity) are of broad theoretical and applied interest. There are large intraspecific differences as well as vast variability among related species, e.g., between sexes. While lifespan patterns and determinants in vertebrates are well understood, similar studies on invertebrates, including insects, are scarce. In this thesis, I focus on sex differences in adult lifespan in insects, i) synthesizing patterns across major insect orders, and ii) asking to which extent are these sex differences in adult lifespan driven by sex differences in body size (sexual size dimorphism).

The literature review of my thesis confronts the environmental factors (food availability, predation, habitat stability, etc.) affecting the longevity of the individuals in the wild. Special attention is given to the longevity differences between the sexes. In the second part of my work, I conducted a meta-analysis focusing on patterns and determinants of sex differences in longevity. For this purpose, I collated a detailed database of published sex-specific data on insect longevity. Across the examined insect taxa, females had a significantly longer lifespan. When focusing on specific orders, this trend could be confirmed for two orders out of five studied - Hemiptera and Hymenoptera. In the rest of the orders, the sexes showed no obvious differences in lifespan (Coleoptera, Lepidoptera), or there was a tendency for a longer female lifespan, but it could not be proven statistically, probably due to the data shortage (Diptera).

The last part of my work analysed the relationship between sexual size dimorphism (SSD) and sexual differences in longevity. While we can find many publications predicting this association (larger-bodied individuals live longer, which could also be expected at the interspecific level), no significant relationship was found, although there was a tendency for sex differences in longevity to increase with sexual size dimorphism. Possible explanations for the weakness of this relationship include a too short gradient of sexual dimorphism of the species included in the analysis as well as an essential role of other, size-independent factors.

Key words:

lifespan, longevity, body size, insect, sexual dimorphism, SSD, aging, life history, biodemography, meta-analysis

Obsah

1. Úvod	10
2. Cíle práce	11
3. Literární rešerše.....	12
3.1. Stárnutí.....	12
3.1.1. Evoluční teorie stárnutí	12
3.2. Uskutečněná délka života.....	14
3.3. Environmentální faktory	16
3.3.1. Potrava	17
3.3.2. Predace.....	19
3.3.3. Nemoci.....	20
3.3.4. Nejisté nebo nepříznivé podmínky	21
3.4. Délka života z pohledu taxonomie	23
3.4.1. Vážky (Odonata)	23
3.4.2. Jepice (Ephemeroptera)	24
3.4.3. Rovnokřídli (Orthoptera)	24
3.4.4. Polokřídli (Hemiptera).....	25
3.4.5. Brouci (Coleoptera)	25
3.4.6. Dvoukřídli (Diptera).....	26
3.4.7. Motýli (Lepidoptera).....	27
3.4.8. Eusociální hmyz – Blanokřídli (Hymenoptera) a další.....	27
3.5. Délka života a reprodukce.....	30
3.5.1. Monogamie a rodičovská péče	30
3.5.2. Páření vs délka života	31
3.6. Pohlavní rozdíly v délce života	32
3.6.1. Pohlavní konflikt	33
3.7. Pohlavní dimorfismus velikosti těla a délka života	34

4. Praktická část – zpracování publikovaných dat	37
4.1. Tvorba databáze	37
4.2. Příprava dat pro analýzu	39
4.3. Analýza dat.....	41
5. Výsledky	42
6. Diskuze	45
7. Závěr	47
8. Přehled literatury a použitých zdrojů.....	48
9. Přílohy	68

1. Úvod

Délka života je důležitým parametrem pro všechny organismy a je přitom velmi variabilní jak na mezidruhové úrovni (Ricklefs, 2010a; Ricklefs, 2010b; Jones, et al., 2014; Roach & Carey, 2014; Rogell, et al., 2014), tak vnitrodruhově – mezi populacemi (Tayeh, et al., 2015) či mezi pohlavími (Austad & Fischer, 2016; Griffin, et al., 2018). Jen pro obratlovce se rozmezí délky života pohybuje od maxima 211 let u velryby grónské (*Balaena mysticetus* Linnaeus, 1758; Cetartiodactyla: Balaenidae (De Magalhães & Costa, 2009)) až po druh hlaváčovitě ryby (*Eviota sigillata* Jewett & Lachner, 1983; Gobiiformes: Gobiidae (Depczynski & Bellwood, 2005)) dožívající se pouhých osmi týdnů. Zároveň jak je typické pro vlastnosti spojené s biologickou zdatností, plasticita délky života v reakci na environmentální podmínky je vysoká (Flatt, 2014). Výzkum na několika modelových organismech jako jsou mouchy, octomilky a háďátka; významně pomohl našemu chápání genetického (Kenyon, 2010) buněčného (DiLoreto & Murphy, 2015) a fyziologického (Hulbert, et al., 2007) fungování, které vede proces stárnutí a ovlivňuje délku života živočichů. Limitující pro plné pochopení veškeré proměnlivosti v délce života je malé množství komparativních studií délky života, obzvláště pro bezobratlé. Dalším problémem jsou modelové organismy, které jsou často používány. Přestože jsou vhodné pro experimentální laboratorní výzkum, jejich ekologické nároky v přírodě bývají často velmi specifické (Moatt, et al., 2016).

Délka života, podobně jako ptačí zobák, může být považována za adaptaci na vyrovnání se s nepříznivými podmínkami (Carey, 2001a). Hmyz (Insecta) reprezentuje více jak polovinu všech popsaných druhů na naší planetě (Chapman, et al., 2006). Hmyz má vysoce variabilní délku života a tím může poskytnout nové pohledy na výzkum evoluční biologie stárnutí a délky života (Roach & Carey, 2014; Zajitschek, et al., 2020). Čím dál tím více se hromadí důkazy, že organismy s malým tělesným objemem, obzvláště hmyz, jsou klíčovými živočichy pro zkoumání vztahu životních historií a stárnutí (Zajitschek, et al., 2009a).

Tato práce se zabývá nejen samotnou délkou života, ale taky jejími rozdíly mezi pohlavími. Sice existují jednotlivé studie potvrzující rozdílné délky života mezi pohlavími pro mnoho taxonů, ale univerzální vysvětlení pro tento fenomén chybí (Williams, 1957; Campbell, 1972; Fox, et al., 2006; Bonduriansky, et al., 2008). Významným důvodem pro rozdíly v délkách života mezi pohlavími mohou být různé

náklady potřebné pro reprodukci. Například, po snížené porodnosti u lidí v moderních společnostech se délka života žen navýšila oproti mužům (Maklakov, et al., 2008). U hmyzu se však i tyto pohlavně specifické náklady na reprodukci mohou výrazně lišit mezi druhy. Zatímco u člověka je zvýšená dlouhověkost žen při snížené reprodukční investici jasně potvrzena (Stolnitz, 1956; Hazzard, 1986; Holden, 1987; Waldron, 1987; Austad, 2006; Austad, 2011; Ginter & Simko, 2013; Rochelle, et al., 2015; Zarulli, et al., 2018; Lemaître, et al., 2020).

Stejně jako u jiných vlastností organismů spojených s životní historií, i délka života je značně ovlivněna velikostí těla organismu. Mnohé studie naznačují, že organismy s větším tělem zároveň i déle žijí (Lindstedt & Calder, 1981; Promislow, 1993; De Magalhães, et al., 2007; Ricklefs, 2010a; Healy, et al., 2014). Nicméně se objevuje také velké množství výjimek, kdy se druhy dožívají výrazně jiných délek života, než je očekáváno. Porozumění procesu těchto odchylek má potenciál odhalit stále přítomná tajemství lidského stárnutí (Ricklefs, 2010b; Zhang, et al., 2013). Jedním z vysvětlení pro druhy s delším životem, než se očekává v závislosti na jejich velikost těla, je nízká vnější mortalita (např. malé riziko úmrtí způsobené vnějšími podmínkami jako nemoci, predace či nedostatek potravních zdrojů). V průměru lze tvrdit, že organismy jsou selektovány na delší život, pokud není vnější mortalita extrémně vysoká (Williams, 1957; Stearns, 1992).

2. Cíle práce

Cílem práce je vypracovat literární rešerši zaměřenou na délku života hmyzu. Pozornost je věnována environmentálním faktorům ovlivňující délku života dospělců v přírodě. Důraz je kladen na popsání především vnitrodruhových rozdílů v délce života mezi samci a samicemi. Ve speciální kapitole je pojednán vztah mezi velikostí těla a délkou života jedince a možné důsledky existence pohlavního dimorfismu ve velikosti těla pro délku života.

Praktická část má za cíl doplnit databázi obsahující publikovaná data o délce života hmyzu, jejíž základ byl vytvořen během bakalářské práce. Tato databáze je následně využita pro detailní analýzu shromážděných dat pomocí meta-analytických metod. Bude prozkoumáno, zda se rozdíly v délce života mezi pohlavími liší napříč vybranými řády hmyzu. Specificky bude analyzován vztah mezi mírou pohlavního dimorfismu ve velikosti těla a rozdíly v délce života mezi pohlavími v rámci druhu.

3. Literární rešerše

3.1. Stárnutí

Stárnutí můžeme popsat jako proces, během kterého se stav těla organismu zhoršuje. Efektivita a funkčnost vnitřních procesů se snižuje, zato přítomnost defektů narůstá. Zároveň tělo v průběhu času ztrácí schopnost samo tyto defekty opravovat a tvořit nové zdravé buňky (Kirkwood, 2005). Medawar (1952) pro tento fenomén použil pojem senescence. Ačkoliv je samotný proces vysoce známým jevem, jeho příčina je stále často pokládána a nezodpovězenou otázkou (Kirkwood & Austad, 2000).

3.1.1. Evoluční teorie stárnutí

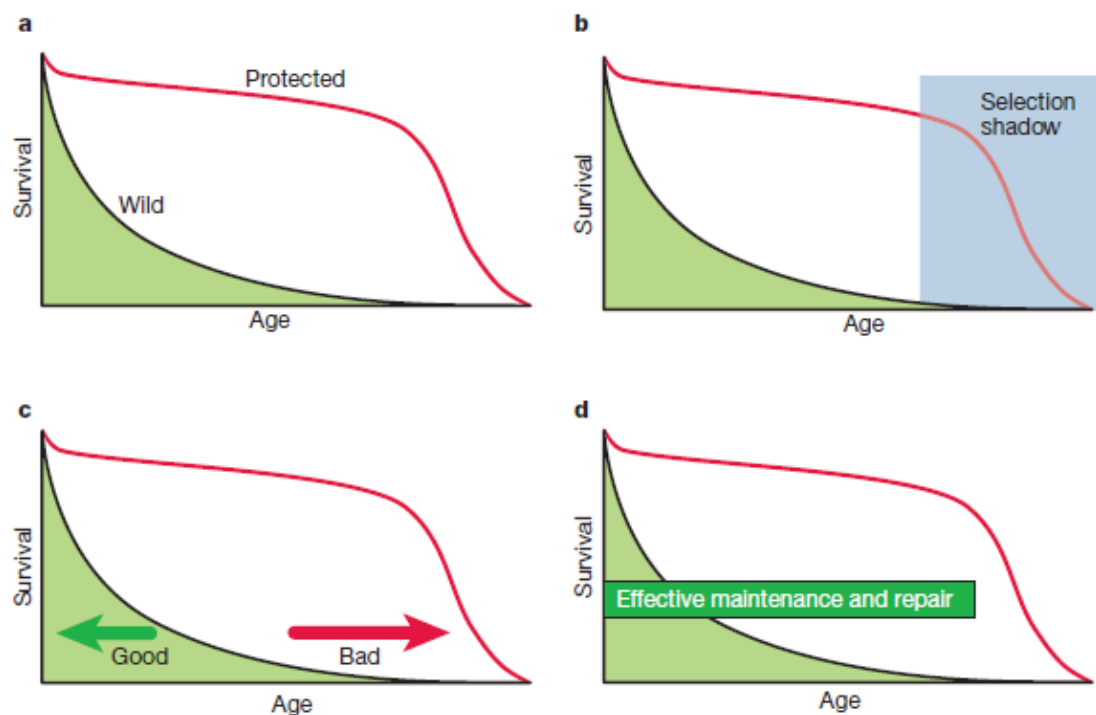
Jednu z prvních teorií vydal August Weismann roku 1889. Tato teorie uvádí přítomnost jakéhosi unikátního mechanismu způsobující smrt během procesu přirozeného výběru. Opotřeбенí jedinci vytvářejí prostor pro ty, kteří mohou přinést více užitku svému druhu (Weismann, 1889). Nicméně, jako většina základních teorií, i tato prošla podrobným přezkoumáním a již víme o několika vadách.

Za prvé, profesorova myšlenka uvádí významné vyčerpání u starších jedinců oproti mladším. Co ovšem neuvádí, je důvod proč se tento fenomén projevuje. Ve většině populací jsou jedinci vytrídění vnějšími faktory jako jsou predátoři, extrémní výkyvy teplot, omezená potravní nabídka a podobně (Kirkwood, 2005). Proto, pokud se v přírodě nenaskytne až laboratorně optimální podmínky, nelze u organismů v čase smrti pozorovat proces stárnutí. Smrt tedy běžně nastává dříve, než organismy stačí uhynout z důvodu stáří (Medawar, 1952; Lack, 1954; Finch, 1990; Comfort, 1956).

Sice Weismannova teorie explicitně nevysvětluje důvod stárnutí, přesto se stala základním kamenem pro tři hlavní teorie zabývající se tímto jevem (Kirkwood & Austad, 2000). Nejprve byla uvedena teorie akumulace mutací (angl. *mutation accumulation theory*), kterou poprvé představil britský zoolog Sir Peter Medawar. Ta říká, že příčina stárnutí přichází s redukcí efektivity přírodního výběru. Během života se akumulují mutace, které snižují životaschopnost v pozdějších obdobích života (Flegr, 2005). Jelikož selekční tlak klesá z důvodu menšího počtu jedinců staršího věku v populaci (mladí jedinci podléhají například predátorům, či hladovění). Myšlenkou je, že v pozdějších stádiích životního cyklu, mohou být mutace ukládány ve vyšší míře, pomocí genetického driftu. Nejenže se tyto mutace projevují negativně,

zároveň ale také významně snižují šance fixace mutací, které mají potenciál projevit se pozitivně (Gavrilova, et al., 1998).

Druhá, pleiotropní teorie (angl. *antagonistic pleiotropy*), byla zformována v roce 1957. Williams (1957) v ní uvádí, že pleiotropní geny, které mají negativní projevy až v pozdních stádiích života, jsou stejně favorizovány selekcí, kvůli jejich pozitivním projevům v brzkých fázích životního cyklu. Tato teorie představuje klíčovou ideu kompromisu (angl. *trade-off*) mezi životními fázemi a je i základním aspektem ve třetí teorii, jejíž název můžeme přeložit jako teorie jednoho těla (v angličtině nazývanou *disposable soma theory*) (Kirkwood, 1977; Kirkwood, 1996). První dvě teorie se zabývají hlavně akumulací mutací a poskytují solidní základ evoluční genetice stárnutí a modernímu zkoumání této problematiky (Kirkwood & Austad, 2000; Partridge & Gems, 2002).



Obrázek 1: Evoluční teorie stárnutí. **a**, Vnější mortalita v přírodě působí v takové míře, že mortalita spojená se stářím je vzácná a zpochybňuje evoluční vývoj speciálních genů pro stárnutí. **b**, Vyobrazený „selekční stín“ v pozdějším věku, může otevřít dveře akumulacím projevujícím se negativně ve stáří (teorie akumulace mutací). **c**, Pleiotropní geny, které jsou výhodné v ranných stádiích života organismů, budou upřednostněny selekcí i přes jejich škodlivé působení ve stádiích pozdních (pleiotropní teorie). **d**, Selekční tlak působící na množství metabolických zdrojů vynaložených na údržbu tělesných funkcí je limitován; je potřeba udržet organismus v dobrém stavu jen tehdy, kdy má potenciál v přírodě přežít (teorie jednoho těla). Zdroj Kirkwood & Austad (2000)

Poslední teorie je založena na rozdělování metabolických zdrojů mezi údržbou tělesných funkcí (angl. *somatic maintenance*) a reprodukci. V teorii těla na jedno použití, je zapotřebí efektivní údržba pouze pro jednotlivce s budoucností, tzn. takoví

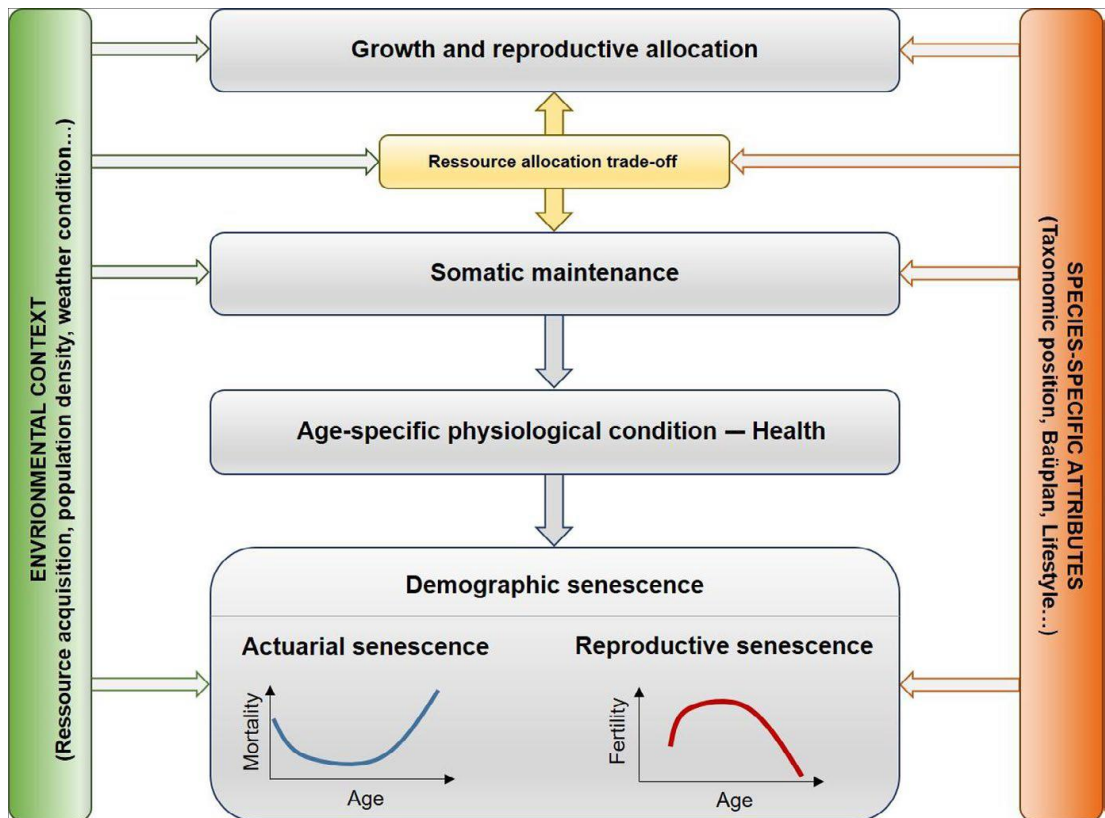
jednotlivci, kteří mají reálnou šanci zvýšit svou biologickou zdatnost (angl. *fitness*) v nadcházejících dnech. Organismus těchto jedinců je pak držen v dobrém fyziologickém stavu (Kirkwood, 1977; Kirkwood, et al., 1979; Kirkwood, et al., 1991).

Například u myši je jakákoliv investice uchování tělesných funkcí těla po prvním roce života benefiční maximálně pro 10 % jedinců z dané populace (Berry & Bronson, 1992), jelikož zbylých 90 % během prvního roku života v přírodě umírá (Phelan & Austad, 1989). To může znamenat upřednostnění vynaložení nákladů na reprodukci, namísto fyziologické údržby těla – rychlá produkce potomků je preferovaná nad možností delšího života. Zmíněnou strategii využívají samozřejmě jen některé druhy (r-stratégové) a některé upřednostňují strategii opačnou (K-stratégové).

Takové adaptace, které snižují mortalitu a poskytují ochranu před vnějšími faktory, vedou v mnohých případech k pozitivní selekci. Brzdí stárnutí a prodlužují délku života. To je potvrzeno pro ptáky, netopýry a želvy, které skutečně dosahují delšího života, než je očekáváno v návaznosti na délku života příbuzných taxonů. Konkrétně jsou zde pozorovány adaptace určené pro ochranu před predátory. Jako jsou křídla, která pomáhají uniknout před predátory (ptáci, netopýři) nebo schránka zajišťující ochranu před predátory (želvy) (Borges, 2009).

3.2. Uskutečněná délka života

Jak již bylo řečeno dříve, mnoho živočichů spíše podlehne nebezpečím při pohybu v přírodě, než stačí zemřít stářím (Medawar, 1952; Lack, 1954; Finch, 1990; Comfort, 1956). Jaké jsou tedy konkrétní příčiny předčasné smrti? Mnohé detailní empirické studie odhalily rozsáhlý výskyt demografického stárnutí (viz Obr. 2) a začaly identifikovat jeho příčiny (např. environmentální podmínky) (Gaillard & Lemaître, 2020).



Obrázek 2: Pohled na koncepci stárnutí v přírodě. Zdroj: Gaillard & Lemaître, 2020

Důležitým faktem je, že mnohé studie, které pozorovaly stárnutí v zajetí nebyly pak schopny podobný proces potvrdit i v populacích ve volné přírodě. Například u samiček *Telostylinus angusticollis* Enderlein, 1922 (Diptera: Neriidae) ve volné přírodě nebylo detekováno akturiální stárnutí (tj. zvýšená mortalita s věkem; Gaillard & Lemaître, 2020), kdežto u samiček v zajetí se s věkem rapidně zvyšovala mortalita. Podobně i Vrtílek et al. (2018) pozoroval rychlé reprodukční stárnutí v zajetí u malé sladkovodní ryby, halančika tyrkysového (*Nothobranchius furzeri* Jubb, 1971; Cyprinodontiformes: Nothobranchiidae). Ovšem v populaci ve volné přírodě nebylo reproduktivní stárnutí (tj. snížená reprodukční schopnost s věkem) prokázáno. Tyto poznatky, společně s dalšími experimentálními výsledky, dále potvrzují plasticitu délky života a rychlosti stárnutí v reakci na environmentální faktory jako jsou dostupné zdroje potravy pro nedospělá stádia a dospělé (Hooper, et al., 2017; Hunt, et al., 2004; Zajitschek, et al., 2014; Zajitschek, et al., 2013), nebo vliv sociálního prostředí (Adler & Bonduriansky, 2011; Zajitschek, et al., 2013).

Hmyz reprezentuje rozmanitou a početnou skupinu organismů dominující skoro ve všech typech biotopů. Vyskytují se v suchozemském prostředí, sladkovodním, blízko pobřeží, a i v biotopech s extrémními podmínkami (např. pouště, horké prameny,

tundra, ...). Přesto mnohé druhy mají spíše malý areál rozšíření. Hlavním vlivem určující jejich geografické rozšíření je tolerance k různým environmentálním faktorům jako jsou potravní zdroje, predátoři nebo míra proměnlivosti abiotických podmínek (Schowalter, 2011).

Bohužel existuje jen docela málo informací ohledně délky života živočichů s malým tělem (včetně hmyzu) v přirozených podmínkách (Nussey, et al., 2013; Zajitschek & Bonduriansky, 2014). U existujících studií zaměřujících se na pozorování délky života druhů v přírodě, se často setkáváme s využitím metody zpětných odchyť (angl. *Mark-Release-Recapture*). Studie jsou známy hlavně pro vybrané druhy rovnokřídlých (Narisu & Schell, 1999; Gardiner, et al., 2005), velkých brouků (Vergnes, et al., 2013) nebo vážek (Angelibert & Giani, 2003; Cordero-Rivera & Stoks, 2008). Naneštěstí hlavním zaměřením těchto studií nebývá výzkum délky života. Oproti tomu relativně velcí a dlouho žijící obratlovci, jako je ovce domácí (*Ovis aries* Linnaeus, 1758; Artiodactyla: Bovidae) (Hayward, et al., 2015) či jelen evropský (*Cervus elaphus* Linnaeus, 1758; Artiodactyla: Cervidae) (Nussey, et al., 2006), tvoří značnou část využitelných dat, především díky možnosti snadnějšího provedení takových studií (Zajitschek, et al., 2020).

3.3. Environmentální faktory

Hmyz je zranitelný vůči velké škále hrozeb, např. nepříznivému počasí, nevhodným stanovištním podmínkám, toxickým nebo nedostupným potravním zdrojům, kompetici a přirozeným nepřítelům jako jsou predátoři, parazitoidi a patogeny (Schowalter, 2011; Price, et al., 2011; Carey, 2001a). Přežití nepříznivých environmentálních podmínek a událostí, které proběhly během vývoje a růstu, se může projevit sérií degenerací v pozdějším životě (Metcalf & Monaghan, 2001). Předpokládá se, že při zvýšeném riziku brzkého úmrtí probíhá selekce spíše na dřívější reprodukci namísto údržby tělesných funkcí. Proto se zkrátí délka života díky zvýšené rychlosti stárnutí.

U hmyzu existují dvě reprodukční životní strategie. Jsou to strategie s názvy “capital breeder“ a “income breeder“. Druhy s první strategií získávají svou reprodukční energii z fyziologických zásob svého nedospělého stádia a jako dospělci mají teoreticky méně starostí se získáváním potravy (Sainmont, et al., 2014; Holm, et al., 2016). Typickým příkladem capital breeders jsou jepice. Jedinci s okamžitými

náklady, tedy income breeders, využívají momentální energii získanou ze stravy ve stádiu dospělce, aby pokryli svůj reprodukční energetický výdej (Houston, et al., 2007). Samičky slunéček (Coleoptera: Coccinellidae) jsou považovány za extrémní income breeders a mají typicky dlouhý interval kladení vajíček. Jelikož uskutečnění jejich reprodukčního potenciálu závisí na zdrojích získaných dospělci (Dixon & Agarwala, 2002). Také například vajíčka samiček komárů nedozrají, dokud dospělec nepozře krev (Jervis, et al., 2003). Ovšem existuje i řada přechodných strategií.

3.3.1. Potrava

V přírodě není vždy pro hmyz jednoduché získat optimální výživu. Živočišná potrava může být aktivně bráněna a u rostlinné potravy je vysoké riziko toxicity a/nebo nízké výživové hodnoty (Price, et al., 2011). Stárnutí a další znaky životních historií, jako je růst, plodnost, imunokompetence a vývoj sexuálních signálů, jsou známými aspekty ovlivňované příjmem množství antioxidantů v potravě (Catoni, et al., 2008). Konkrétně pro délku života mají antioxidanty pozitivní účinek (Kramer, et al., 2021). Délka hmyzího života může být dále významně ovlivněna typem potravy a jeho rozmístěním v prostoru.

Ku příkladu, hmyz spoléhající na zdroje málo zastoupené a široce rozptýlené, žije v zásadě déle (Carey, 2001a; Jervis, et al., 2005). Střevlíkovití brouci (Coleoptera: Carabidae), žijící na povrchu půdy v různých suchozemských biotopech, dosahují délky života v rozmezí 1-4 roky. Kdežto jeskynní druh brouka *Laemostenus schreibersi* Küster, 1846 (Coleoptera: Carabidae), jehož potravní nabídka je typem stanoviště značně omezená, se může dožít až 6,5 let (Lövei & Sunderland, 1996). Rusdea (1996) také pozoroval populaci *Laemostenus schreibersi* a zaznamenal u některých jedinců délku života až osm let. Nicméně, v tomto případě byl považován důvod extrémního života spíše jako faktor stabilizující populaci nad adaptací řešící široce rozmístěné potravní zdroje.

Většina jeskynních druhů také produkuje menší snůšku větších vajíček s cílem oddálit tuto reprodukční aktivitu a zvýšit tak svou délku života (Culver, 1982; Peck, 1986). Jeskynní druh cvrčka *Hadenoecus subterraneus* Scudder, 1861 (Orthoptera: Rhabdophoridae) skutečně produkuje v průměru méně vajíček za rok než ostatní příbuzné druhy. Také rychlost jeho metabolismu je nižší, než by se předpokládalo pro hmyz jeho velikosti (Studier, 1996). Pomalý metabolismus je uváděný jako adaptace pro všechny obligátní jeskynní druhy, která může dále podpořit jejich délku života

(Hervant, et al., 2001). Jelikož je v jeskynních i konstantně nižší teplota, pomalý metabolismus nemusí být způsoben pouze omezenými zdroji potravy. Jako takové, jeskynní druhy mají velmi nízkou snášenlivost ke změnám teplot větších, než je průměr v jeskyních (Studier, et al., 1986). Je tedy možné, že zvýšená teplota vede nejen k rychlejšímu metabolismu, ale následně i k větší mortalitě.

Větší a lépe viditelné potravní zdroje (např. živné rostliny) budou pravděpodobně častěji zpozorované hmyzem. Což potvrzuje chování běláška řeřichového (*Anthocharis cardamines* Linnaeus, 1758; Lepidoptera: Pieridae), který preferuje klást vajíčka na dobře viditelných druhích rostlin. A to i přesto, že jsou méně vhodné pro vývoj jejich housenek na rozdíl od nevýrazných, ale za to vhodnějších druhů rostlin. Toto chování je ukázkou kompromisu mezi zvýšenou larvální mortalitou a časem vynaloženým na hledání nejvhodnějšího rostlinného hostitele (Courtney, 1985; Courtney, 1986). Specializace na výhodný potravní zdroj může tedy vést k navýšení délky života oproti generalistům, kteří se spokojí sice s blízkým, ale sub-optimálním zdrojem (Malod, et al., 2017).

Pokud samičky přijímají potravu v dospělosti (income breeders), jejich reprodukční potenciál může méně záviset na zdrojích získaných v předchozích stádiích (Wheeler, 1996; Jervis, et al., 2007). Potenciál takového doplnění zdrojů snižuje důležitost kvalitních potravních zdrojů nedospělých stádií pro reprodukci dospělců a délku jejich života. Toto prohlubuje konflikt mezi zvýhodněním samiček a vývojem potomstva (tzv. rodičovský konflikt). Protože pokud mají dospělci a potomci jiný zdroj potravy, může samička upřednostnit zvýšení své biologické zdatnosti na úkor potomků (Mayhew, 2001; Scheirs & De Bruyn, 2002; Jamieson, et al., 2000) a tím prodloužit svůj život (García-Robledo & Horvitz, 2012). V případě nekrmicích se samiček (capital breeders) se tento konflikt snižuje (Gripenberg, et al., 2010).

Několik druhů motýlů z rodu *Heliconius* Kluk, 1750 (Lepidoptera: Nymphalidae) má průměrnou délku života dospělého v rozmezí 4-6 měsíců, což je mimořádně dlouhý život dospělého v rámci tohoto řádu (Carey, 2001a). Beck & Fielder (2008) během zkoumání životních historií těchto druhů motýlů našli spojitost mezi délkou života a jejich stravovacími návyky. Motýli z rodu *Heliconius* díky konzumaci aminokyselin v pylu žijí déle, než jejich blízcí taxonomičtí příbuzní živící se pouze ovocem a nektarem. Získané aminokyseliny jsou následně použity pro produkci vajíček a údržbu tělesných funkcí (O'Brien, et al., 2003). Nejen že se tento rod adaptoval na využití pylu

jako potravy, ale jeho samice kladou pouze malé snůšky a při kladení aktivně vyhledávají od sebe vzdálené živné rostliny. Namísto tvorby většího počtu vajíček, vkládají energii do uchování svých tělesných funkcí (Ehrlich, 1986; Gilbert, 1972), což není pro motýly obvyklé (Schowalter, 2011). V případě nedostatku energie pro let ji mohou dokonce získat skrze resorpci zrajících vajíček (Jervis, et al., 2005).

Dobu před nalezením vhodného potravního zdroje lze interpretovat jako období s omezeným příjmem potravy (angl. *dietary restriction*), což jak je známo vede v mnoha případech k prodloužení délky života (Partridge, et al., 2005; Carey, et al., 2008). Podobně může dojít k prodloužení života i u příjmu potravy chudé na proteiny (Lee, et al., 2008; Maklakov, et al., 2008; Adler, et al., 2013), kdy se hmyz následně více soustředí na uchování tělesných funkcí než na reprodukci, aby přečkal období hladu (Holliday, 1989; Kirkwood & Shanley, 2005; Houston, et al., 2007; Speakman & Mitchell, 2011; Adler, et al., 2013). Musíme ale brát v potaz, že jsou tyto informace podloženy studiemi z laboratoří, a tudíž není jisté, zda trend promítá i do populací v přírodě (Zajitschek, et al., 2020). Jelikož se v přírodě živočichové potýkají s různými stresovými situacemi (patogeny, zranění, výkyvy teplot), množství energeticky bohaté potravy je klíčové pro jejich přežití (Dirks & Leeuwenburgh, 2006; Kristan, 2008; Carrillo & Flouris, 2011). Je tedy možné, že omezení příjmu potravy v přírodě povede spíše k brzkému konci daného jedince (Zajitschek, et al., 2020).

3.3.2. Predace

Dalším příkladem environmentálního faktoru ovlivňující věk a chování v přírodě je predace. Starší zvířata mají vyšší riziko predace, kvůli jejich oslabenému tělesnému stavu způsobenému stárnutím (Roach & Carey, 2014). Bylo to potvrzeno pro zvířata jako jsou koně (Mota, et al., 2005), rejsci (Punzo & Chavez, 2003), ptáci (Costantini, et al., 2008), ryby (Reznick, et al., 2004) a jisté důkazy existují i pro hmyz (Schumacher, et al., 1997). Nejvyšší predační riziko je během období největší aktivity dospělců (Holm, et al., 2016), míra predace se tedy významně mění v průběhu roku (Tamaru, et al., 2001; Rimmel, et al., 2009; Molleman, et al., 2016). Samozřejmě nejen starší jedinci jsou ohroženi predací, v případě hmyzích predátorů a parazitů například můžeme najít velké množství specialistů výhradně napadající určitá životní stádia hmyzu (Schowalter, 2011).

Délka života kořisti může být zastavena nejen přímou konzumací predátory, ale také negativně ovlivněna nepřímým predačním tlakem na populaci. V posledních letech se

tomuto fenoménu přikládá čím dál větší důraz (Werner & Peacor, 2003; Luttbeg & Kerby, 2005). Příkladem je predátory způsobený oxidační stres, který může vést k poškození svalů a nervových tkání (Felton & Summers, 1995; Dröge & Schipper, 2007). Výsledkem pak může být snížená schopnost rozeznat nebezpečí predátorů a uniknout, což vede ke sníženému reprodukčnímu úspěchu (Slos & Stoks, 2008).

Hmyz není žádnou výjimkou a je také významně ovlivněn tímto jevem. Jedinci vykazují podobné chování v odpovědi na stres způsobený predátory (např. cvrčci (Hedrick & Kortet, 2012; Niemelä, et al., 2012), jako je tomu u obratlovců (Sih, et al., 2004; Bell, 2007; Adamo, et al., 2013). Stres způsobený predáčním tlakem vedoucí k oxidačnímu stresu může snížit možnost reprodukce, délku života (Ahmad, 1992) a potažmo i rychlost růstu (Davies, 1999). Slos & Stoks (2008) tedy směřují pozornost k možnosti dlouhotrvajícího vlivu predáčního rizika v podobě chronického oxidačního stresu. Redukce tohoto rizika může být zajištěna pomocí schopnosti létání, schování se pod zemí nebo morfologických adaptací fungující jako ochranné brnění (Williams, 1957; Healy, et al., 2014). Expresse genů spojovaných s oxidačním stresem se ale mezi druhy výrazně liší. To stejné platí pro karbonylované proteiny, jejichž akumulace je spojována s rychlostí stárnutí (Beckman & Ames, 1998; Levine, 2002; Nyström, 2005; Corona & Robinson, 2006) a často se používá i pro jeho měření. Ačkoliv tedy jejich zvýšené množství obecně může předpovídat rychlejší stárnutí, vybrané druhy na akumulaci karbonylovaných proteinů reagují jinak (Kramer, et al., 2021).

3.3.3. Nemoci

Stejně jako i ostatní organismy je hmyz náchylný k velké škále onemocnění způsobených mikroorganismy (Redman, et al., 2016). Tyto mikroorganismy mohou způsobit akutní a fatální nemoci, a právě proto jsou často používány jako způsob efektivní kontroly populací hmyzu. Mohou se chovat jako přenašeči, nebo jsou sami škůdci rostlin a živočichů (Federici, 2009). Negativní vliv mikroorganismů na délku života se může projevit nejen jako fyzické zranění (prvoci z čeledi Eugregarinorida (Lopes & Alves, 2005), vodní roztoči čeledi Arrenuridae (Corbet, 1980)), ale můžou také ovlivnit jejich chování. Příkladem jsou motolice napadající vážky, které mohou způsobit hyperaktivitu a migraci jedinců (Dumont & Hinnekint, 1973).

Mikroorganismy vázané na hostitele, např. baculoviry a houby, jsou nejvíce studovanými hmyzími patogeny. Tito malí zabijáci způsobují vysokou mortalitu, aby mohli dokončit různá stádia svého života a dále přenést svou genetickou informaci.

Důvod různých rozsahů negativních efektů na hostitele specifických patogenů je často pokládánou otázkou (Redman, et al., 2016). Vedoucí evoluční model pro patogeny předpokládá kompromis mezi negativním efektem a přenosem. Pro docílení vyššího přenosu, patogen potřebuje zvýšit zátěž vynaloženou na hostitele u kterého tím dojde k ještě rychlejší smrti, což zastaví přenos úplně (Frank, 1996; Alizon, et al., 2009).

Některé patogeny mají pouze subletální účinky. Hostitele sice přímo nezabijí, ale mohou bránit nakaženému hmyzu se reprodukovat, či přijímat potravu (White, 2019). To u samic vede ke kompromisu mezi imunitou a reprodukcí. Zejména, je-li množství patogenů vysoké, přirozený výběr může vést ke zvýšené alokaci imunitního systému před reprodukcí a naopak (Schwenke, et al., 2016). To může znamenat snížení délky života hmyzích samic, jelikož značné zatížení imunitního systému způsobuje vyšší expresi genů podporující stárnutí (Eleftherianos & Castillo, 2012).

3.3.4. Nejisté nebo nepříznivé podmínky

Hmyz reaguje rozmanitě na nejisté podmínky prostřednictvím adaptací. Toto se může projevit pozitivně na délku života, ale u některých druhů i negativně, záleží na typu vlastností adaptací (Pickett & White, 1985; Evans, 1988; Paquin & Coderre, 1997; Schowalter, et al., 1999; Wikars & Schimmel, 2001; Hanula & Wade, 2003; Cleary & Grill, 2004; Gandhi, et al., 2007). Hmyz také vykazuje vysokou fenotypovou plasticitu v reakci na různé environmentální podmínky. Z jednoho genotypu mohou vzniknout různé fenotypy, a to třeba změnou morfologie, fyziologie, chování či životních historií. Například rozpoznáním zkracujících se dnů při přechodu z podzimu na zimu, ti dospělci, kteří jsou těmto podmínkám vystavováni, jsou schopni změnit své chování a fyziologii. Přestanou přijímat potravu, skryjí se v zemi, dramaticky zpomalí svůj metabolismus a zpevní svou biologickou tkáň kryoprotektantem. Tímto přežijí nepříznivé podmínky (tedy prodlouží svůj život) oproti jedincům stejného druhu, kteří zemřou během nízkých teplot, jelikož jsou přizpůsobeni jen na dlouhé dny (Whitman & Ananthkrishnan, 2009).

Adaptace mohou být viděny také jako prostředek pro navýšení délky života, které zvýší biologickou zdatnost. Tento trend je potvrzen pro jiné skupiny živočišné říše (Tinkle, 1969; Tuljapurkar, 1989; Tuljapurkar, 1990). Carey (2001a) jako důvod uvádí nutnost přežití, alespoň některých jedinců, kteří zajistí přežití a obnovu populace po skončení nepředvídatelného jevu. Australský hnědásek (*Mycalopsis perseus* Fabricius, 1775; Lepidoptera: Nymphalidae) se ku příkladu nereprodukuje během suchých

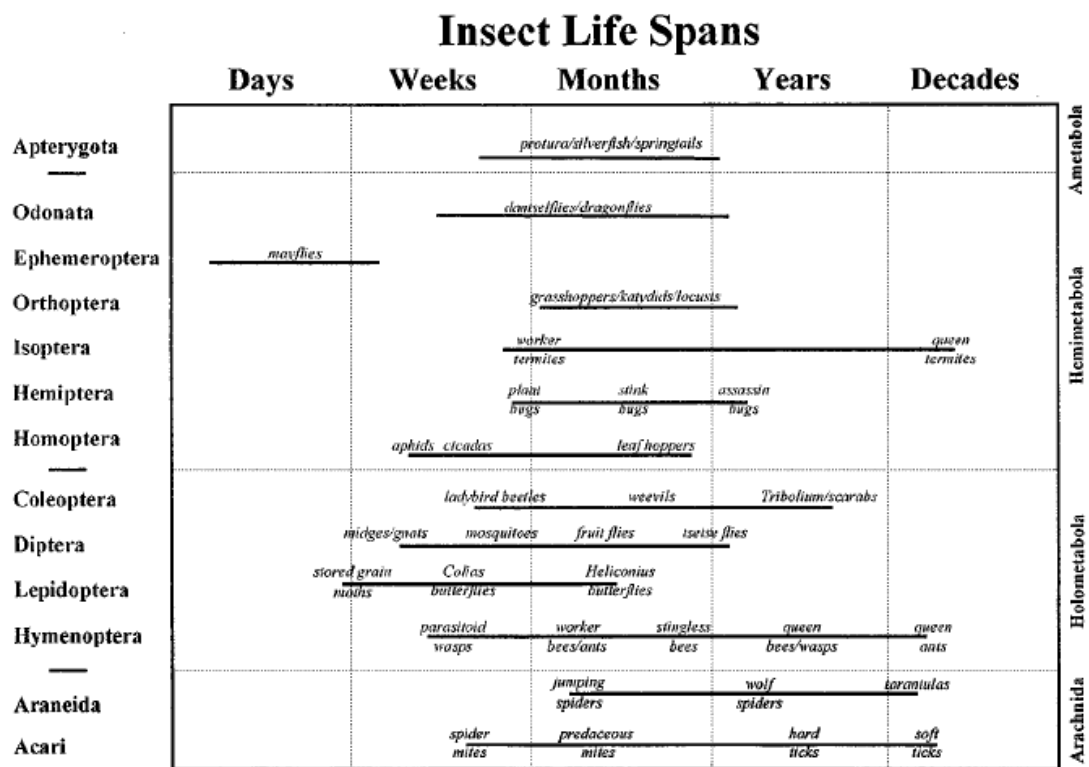
period, což dohromady může znamenat více než pět měsíců v roce (Braby, 1995). Toto může poukazovat na kompromis mezi produkcí menších snůšek a zvýšenou délkou života (Carey, 2001a).

Velká část hmyzích druhů je citlivá na změny teplot a vlhkosti způsobené aktuálním počasím (Schowalter, 2011). Právě teplota je tím nejvýznamnějším faktorem, vzhledem k jeho přímým a nepřímým vlivům (množství potravních zdrojů; přirození nepřátelé – menší predace během zimy; konkurenti a další) (Johnson, et al., 2016). Dospělci býložravé plošnice (*Largus californicus* Van Duzee, 1923; Hemiptera: Largidae) jsou například neschopni reprodukce kvůli omezenému množství zdrojů během podzimu a zimy. Toto je důvod proč přezimující dospělci, kteří mají poměrně vysokou délku života díky nízké teplotě, potřebují přežít do doby, než se nové zdroje začnou objevovat ve větších počtech vhodných pro reprodukci (Johnson, et al., 2016).

Podstatná adaptace pomáhající přežít nepříznivé podmínky, či měnící se roční období (Tauber, et al., 1986) je stav zvaný diapauza (Tatar & Yin, 2001; Gill, et al., 2017). Geny spojené s diapauzou byly zdokumentovány v dospělcích *Aphidius gifuensis* Ness, 1818 (Hymenoptera: Braconidae) (Zhang, et al., 2018), nebo sluněčka sedmitečného (*Coccinella septempunctata* Linnaeus, 1758 (Coleoptera: Coccinellidae) (Qi, et al., 2015). Tyto geny regulují energii a tlumí metabolismus (Zhang, et al., 2019). Přes diapauzu (a přezimování) probíhají v těle hmyzu procesy podobné těm, probíhající během stresu z hladovění (Hahn & Denlinger, 2007; Sinclair & Marshall, 2018), což vede k obrovskému prodloužení délky života (Partridge & Gems, 2002; Carey, et al., 2008; Kučerová, et al., 2016). Diapauza se může objevit v různých stádiích života (embryonální, larvální, stádium kukly, či v životě dospělé) záleží na druhu hmyzu (Tatar & Yin, 2001; Gill, et al., 2017). V dospělosti probíhá diapauza u mnoha druhů napříč hmyzem, což se promítá i do pozastavení reprodukčního vývoje, jak můžeme vidět např. u mandelinky bramborové (*Leptinotarsa decemlineata* Say, 1824; Coleoptera: Chrysomelidae) brouka z čeledi mandelinkovitých (Chrysomelidae), motýla *Danaus plexippus* Linnaeus, 1758 (Lepidoptera: Nymphalidae), několik sarančat (Orthoptera) a různí dvoukřídli, včetně rodů *Phormia* Robineau-Desvoidy, 1830 (Calliphoridae) a octomilek (*Drosophila*) Fallén, 1823 (Drosophilidae) (Tatar & Yin, 2001).

3.4. Délka života z pohledu taxonomie

Rozdíly v délkách života jsou v říši zvířat obrovské a tyto rozdíly se zdá jen zvětšují čím příbuznější taxony jsou. Například délka života jepice je typicky jen několik dní (Brittain, 1982; Edmunds & McCafferty, 1988), ale některé druhy termitů a mravenčích královen (Hymenoptera), klišťákovitých (Arachnida) a sklípkanů (Arachnida: Araneae) mohou dosáhnout až několika desítek let (Wilson, 1971). Pro lepší představu, tento 5000násobný rozdíl jen v rámci dospělců třídy hmyzu, můžeme porovnat s třídou savců. Zde například malí hlodavci dosahují dvou a méně let, oproti již zmíněné velrybě jejíž délka života může dosahovat více jak 200 let, což je rozdíl pouze 100násobný (Carey, 2001a).



Obrázek 3: Délka života v rámci řádů hmyzu a vybraných řádů roztočů. Zdroj: Carey, 2001a

Následující řády jsem vybrala pro větší přiblížení, buď na základě vysokého počtu sebraných dat ve vlastní části mé práce (blanokřídli, brouci, dvoukřídli, motýli a polokřídli), značným pozorování jedinců v přírodě (rovnokřídli, vážky), nebo jejich zajímavým životním strategiím (Jepice).

3.4.1. Vážky (Odonata)

Vážky patří mezi vodní hmyz, evolučně příbuzný jepicím (Ephemeroptera). Dospělci a larvy všech druhů vážek jsou dravé a jejich dospělci patří k relativně dlouhověkým

druhům hmyzu (Resh & Cardé, 2003). Larvy obvykle žijí od dvou měsíců až do čtyř let. U větších druhů vážek může věk larev sahat až k pěti rokům (Berger & Hansen, 2004; Paulson, 2011). Dospělci šidel (Anisoptera) se dožívají o něco delšího věku než dospělci druhého podřádu stejnokřídlíc (Zygoptera) (Wonglersak, et al., 2020). V přírodě se věk dospělců pohybuje v rozmezí 7-9 týdnů pro motýlice a 8-10 týdnů pro šidla (Corbet, 1980). Nicméně, některé druhy jsou schopny přezimování nebo hibernace ve stádiu dospělého, což dokáže významně navýšit jejich délku života. Dospělci druhů vážek z africké savany mohou dožít až 22 měsíců díky přezimování (Huyssteen & Samways, 2009).

3.4.2. Jepice (Ephemeroptera)

Zástupci nejstaršího řádu okřídleného hmyzu jsou jepice. Jednou z mnoha kuriozit jsou jejich dvě okřídlená stádia dospělců – subimago a imago (Resh & Cardé, 2003). Dospělci jepic vůbec nepřijímají potravu a jejich jediným cílem je páření a kladení vajec. Délka života dospělců tedy trvá pouze jednu až dvě hodiny, v některých případech pár dní. Ovšem existují vejcoživorodé druhy dožívající se až 14 dní (Brittain, 1982). Stádium nymfy může trvat od 3-4 týdnů po více jak dva roky. Délka vývoje vajíček se může pohybovat od vejcoživorodých druhů po vajíčka s diapauzou, která mohou v přírodě setrvat 10-11 měsíců (typicky druhy arktické/vysokohorské) (Giberson & Rosenberg, 1992; Resh & Cardé, 2003).

Jelikož samečci ani samičky nezískávají žádnou energii během dospělého stádia, spoléhají na své zásoby z brzkých vývojových stádií. Tyto zásoby jsou skladovány ve formě lipidů, které slouží jako dobré palivo pro dlouhý a stabilní let (Sartori, et al., 1992).

3.4.3. Rovnokřídlí (Orthoptera)

Různé druhy tohoto řádu (např. kobylky, cvrčci, koníci, sarančata, marše a pacvrčkové) se vyskytují po celém světě, vyjma jeho skutečně nejstudenejších míst (Resh & Cardé, 2003). Přestože rovnokřídlí zahrnují i druhy s velkými těly, což je řadí jako relativně vhodné pro metodu zpětných odchyťů, délka jejich života není nijak významně zdokumentována (Jamieson, et al., 2000). Může se pohybovat od pár týdnů až po několik měsíců (Gangwere, et al., 1997), v případech některých větších druhů se může délka života vyšplhat i přes jeden rok (Carey, 2001a).

Řád ovšem obsahuje několik jeskynních druhů, které jak již bylo řečeno, mívají obecně delší život (Hervant, et al., 2001). Dospělec druhu *Ceuthophilus stygius* Scudder, 1861 (Orthoptera: Rhaphidophoridae) žije v průměru jeden rok. Skutečným rekordmanem je ale již zmiňovaný *Hadenoecus subterraneus*, který je schopen se dožít 3-4 let (Lavoie, et al., 2007) a Studier (1996) udává dokonce více jak pět let.

3.4.4. Polokřídli (Hemiptera)

Tento nejrozmanitější řád hmyzu s proměnou nedokonalou, nachází vhodná stanoviště téměř po celém světě a obsahuje ekologicky rozmanité skupiny jako jsou plošnice, křísi, mšice, červci, mery a molice (Gullan & Cranston, 2010).

Některé cikády, často nazývané periodické cikády, žijí velmi zajímavý život. Tito polokřídli mají pravděpodobně nejdelší nedospělé stádium minimálně v rámci hmyzu. Vývoj může trvat 13, nebo i 17 let a typicky se líhnou v těchto cyklech. Dospělci ale umírají po 2-6 týdnech (Karban, 1982; Karban, 1984; Lloyd, 1987; Simon, 1988). Samičky čeledi klopuškovitých (Miridae) dosahují podobné délky života, typicky mezi 25 až 40 dny. Není tomu tak u všech, přezimující samičky *Stenodema laevigata* Linnaeus, 1758 (Hemiptera: Miridae) se mohou dožít až 12 měsíců (Wheeler, 2001). Ještě delším životem disponují druhy jejichž strava zahrnuje krev. Jelikož se musí potýkat s nepředvídatelností zdroje potravy. Jsou to například čeledi štěnicovitých (Cimicidae) a zákeřnicovitých (Reduviidae). Mnozí z nich se dožívají až 18 měsíců a někteří dospělí jedinci dokáží dosáhnout i druhého roku života (Lehane, 1991; Cabello & Galíndez, 1998; Li, et al., 2010).

3.4.5. Brouci (Coleoptera)

Nejvíce přispívající skupinou hmyzu k celkové biodiverzitě naší planety je řád brouků. Se svými více než 400 000 popsányými druhy obsahuje cca 25 % všech objevených živočichů na Zemi. Stejně jako je řád druhově rozmanitý, nacházíme i velké rozdíly v jejich potravní strategii. Někteří jsou všežravci, fungivoři, draví predátoři, pro některé je jejich hlavní potravou rozkládající se organická hmota (saprofágové) (Resh & Cardé, 2003). Mnozí brouci jsou také poměrně dlouho žijící. Carey (2001) to přisuzuje jejich předpokladu k získávání potravy bohaté na proteiny díky jejich vysoce sklerotizovanému kousacímu ústrojí. Velkou pestrost zaznamenáváme i v jejich vývoji. *Anisotoma* Panzer, 1797 (Coleoptera: Leioididae), rod zakulacených brouků žijící na houbách, pokud přijímá vhodnou plísňovitou potravu, dokáže dokončit své larvální stádium skoro do dvou dnů. Tímto se rod stává nejrychleji se vyvíjícím mezi

brouky. Na druhé straně, nedospělý škůdce skladových produktů *Trogoderma inclusum* LeConte, 1854 (Coleoptera: Dermestidae), byl schopný přežít v uzavřené plechové krabici po 3,5 roku (Resh & Cardé, 2003).

Callosobruchus spp. Pic, 1902 (Coleoptera: Bruchidae) je na jedné z nejnižších příček délky života s rozmezím 10-14 dnů (Raina, 1970). Krátký je nejen mezi brouky, ale také i v rámci jejich nadčeledi nosatců (Curculionoidea), jejichž průměrná délka života se pohybuje mezi 5-6 měsíci (Beta & Ndolo, 2019). U většiny střevlíkovitých se předpokládá, že se jejich dospělci dožijí více než jednoho roku. U ještě větších druhů může věk přesáhnout i dva roky. Takové druhy můžeme najít často v čeledích vrbounovitých (Coleoptera: Scarabaeidae) a potemníkovitých (Coleoptera: Tenebrionidae) (Carey, 2001a). Délka života se ovšem velmi liší i uvnitř čeledí. V čeledi slunéčkovitých (Coccinellidae) jsou malí brouci s průměrnou délkou života okolo sedmi týdnů (Qi, et al., 2015). Nicméně mnoho jejich druhů je schopno přezimování, což dokáže prodloužit život dospělého na dva nebo dokonce i tři roky. Příkladem je slunéčko sedmitečné, nebo slunéčko východní (*Harmonia axyridis* Pallas, 1773; Coleoptera: Coccinellidae) (Robinson, 2005).

3.4.6. Dvoukřídli (Diptera)

V tomto řádu můžeme najít např. komáry, pakomáry, muchničky, octomilky a mouchy. Typickým znakem je pouze jeden pár blanitých křídel. Potrava dospělců je většinou ve formě organické tekutiny (např. krev, nektar). Nicméně mnozí volí strategii extrémních capital breeders a jako dospělí potravu nepřijímají vůbec. Velké množství druhů se také vyvíjí ve vodě, kde figuruje jako nenahraditelný zdroj potravy pro mnohé vodní organismy. Oproti tomu dospělci dvoukřídlných patří k organismům trávícím většinu života létáním (Resh & Cardé, 2003).

Dospělci tohoto řádu mají obecně spíše kratší život, někteří jen pouhých pár hodin (samečci čeledi Deuterophlebitidae se dožívají okolo 30 až 45 minut) (Courtney & Cranston, 2015). Někteří mají život delší, od několika málo týdnů (octomilkovití (Drosophilidae) (Broughton, et al., 2005)), až ve vzácných případech do 8-10 měsíců, jako tomu je u sociálních druhů rodu bodavek – *Glossina* spp. Wiedemann, 1830 (Diptera: Glossinidae) (Tobe & Langley, 1978).

3.4.7. Motýli (Lepidoptera)

Řád se běžně lidově dělí na denní a noční motýly. Jsou převážně dobře rozpoznatelní s pestrým spektrem druhů, díky jejich fixaci na kvetoucí rostliny. Samečci se obvykle líhnou dříve než samičky (Resh & Cardé, 2003; Teder, et al., 2021), ale obě pohlaví jsou při vylíhnutí pohlavně zralá. To znamená, že samičky jsou schopny klást vajíčka během prvních 24 hodin dospělosti. Obvykle relativně krátký život dospělců může být prodloužený, pokud mají k dispozici tekutiny obohacené medem (Resh & Cardé, 2003; Janz, et al., 2005).

Druhy s nejkratší délkou života mezi motýly jsou například bourec morušový (*Bombyx mori* Linnaeus, 1758; Lepidoptera: Bombycidae) a bekyně velkohlavá (*Lymantria dispar* Linnaeus, 1758; Lepidoptera: Erebidae), kteří žijí v průměru jeden týden (Resh & Cardé, 2003). Obvykle se však dospělci z řádu motýlů dožívají rozmezí 2-4 týdnů, ačkoli některé druhy z rodu *Heliconius* mohou přežít až šest měsíců (Carey, 2001a).

3.4.8. Eusociální hmyz – Blanokřídli (Hymenoptera) a další

Blanokřídli je hmyz s proměnou dokonalou a patří sem druhy jako mravenci, včely, vosy či čmeláci. Můžeme je nalézt po celém světě, nejvíce však v tropech. Druhy zastupují mnoho různých potravních strategií, včetně fytofágů, parazitoidů nebo predátorů. Blanokřídli jsou významnými představiteli sociálních druhů hmyzu a tento způsob života také výrazně ovlivňuje jejich délku života (Resh & Cardé, 2003).

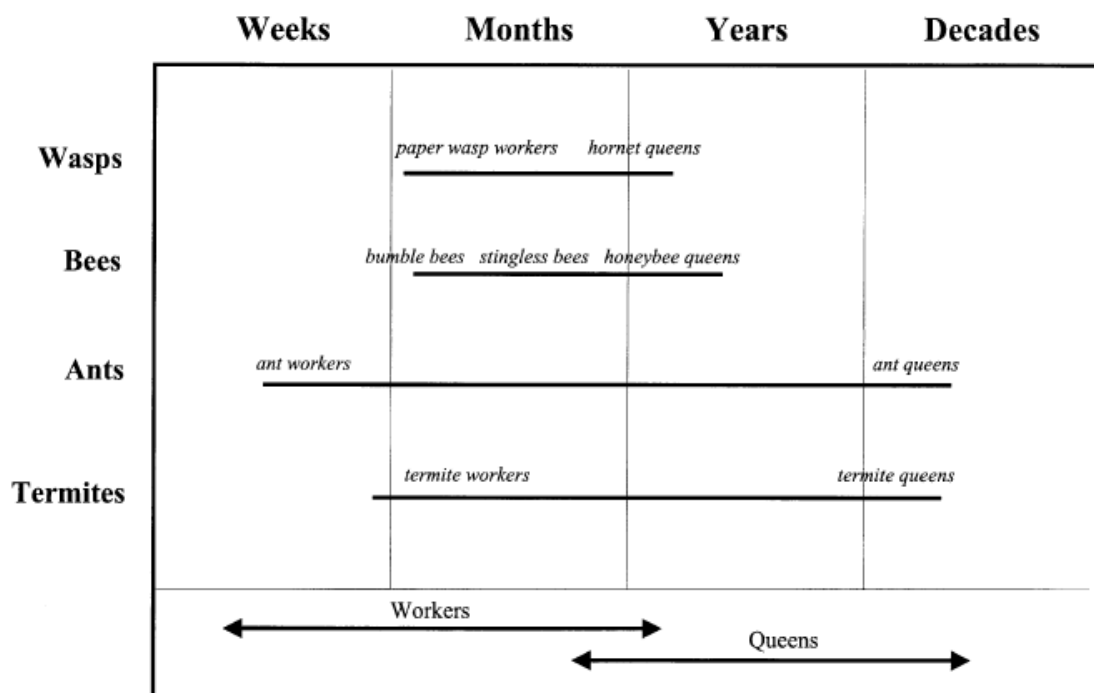
Většinu sociálního hmyzu tvoří blanokřídli mravenci a včely, a pak termiti (Isoptera) (Hölldobler, et al., 2009; Resh & Cardé, 2003). Menší část pak připadá na několik druhů třásněnek (Thysanoptera) (Crespi, 1992; Crespi, et al., 1998), mšic (Hemiptera) (Pike & Foster, 2008; Breed, et al., 2019) a brouků (Pike & Foster, 2008; Breed, et al., 2019).

Eusociální hmyzí společenstva jsou velkým uspořádáním jedinců stejného druhu žijící kooperativním způsobem. Dospělci společně chrání potomstvo, zásoby jsou sdíleny a typicky probíhá i společná komunikace (Price, et al., 2011). Zároveň je při nejvyšší formě eusociality společenstvo rozděleno do kast (Crespi & Yanega, 1995). Uvnitř kolonií existuje určitá hierarchie se specializovanými jedinci: reprodukční jedinci (ti jsou často nazýváni královnami, v případě termitů i králi), dělníci a vojáci (Hölldobler, et al., 2009; Resh & Cardé, 2003). Je dobře známo, že vývoj eusociality u hmyzu je přímo spojen s nárůstem délky jejich života. Myšleno především pro reprodukční

jedince jako jsou královny, kde došlo až ke 100násobnému navýšení (Keller & Genoud, 1997; Carey, 2001a).

Zatím co královna západoevropské včely medonosné (*Apis mellifera* Linnaeus, 1758; Hymenoptera: Apidae) se dožívá 4-5 let (Price, et al., 2011), reproduktivní samičky, nebo královny jiných hmyzích společenstev se dožívají až dvojnásobku a více (Resh & Cardé, 2003). Ve skutečnosti, nejdéle se dožívajícími hmyzími rekordmany jsou v podzemí žijící královny druhů termitů a mravenců, kdy se některé druhy mohou dožít až 30 let (Bourke & Franks, 1995; Hölldobler & Wilson, 1990; Porter & Jorgensen, 1988). Oproti dělnickým kastám je délka života až 800násobná (Carey, 2001b). Jedním z důvodů pro tak mimořádný život, může být jejich snížené vystavení patogenům a vnějším hrozbám díky jejich značné izolaci (Stroeymeyt, et al., 2014; Stroeymeyt, et al., 2018).

Life Spans of Social Insects



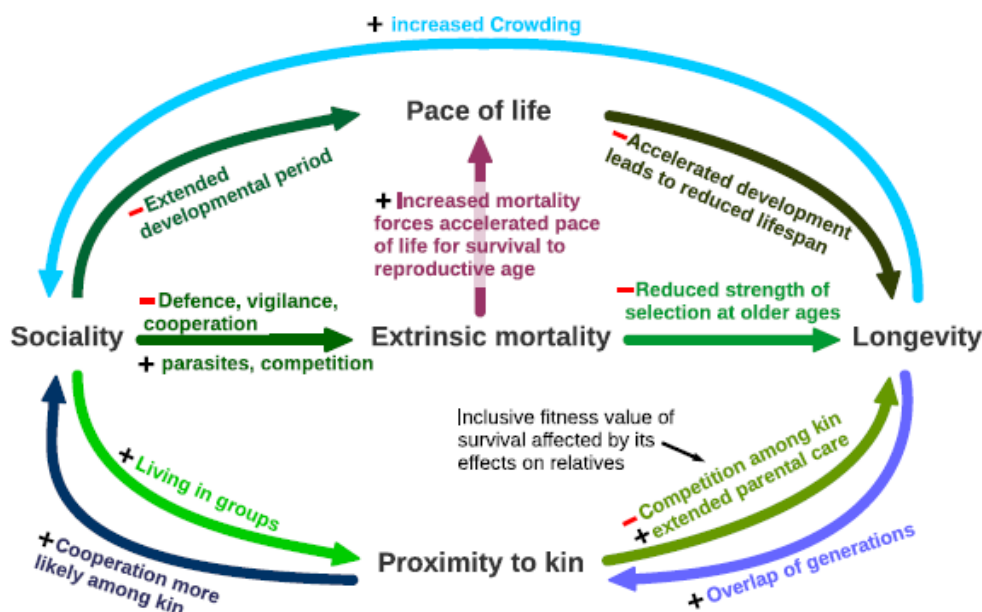
Obrázek 4: Rozsah délek života čtyř skupin eusociálního hmyzu a také rozmezí délky života kast hmyzích společenstev. Zdroj: Carey, 2001b

Jak již bylo zmíněno, dělníci mají výrazně kratší život než reproduktivní jedinci. Například dělnice včely medonosné se dožívají pouhých pár týdnů, ale délka jejich života se může prodloužit až na několik měsíců v případě přezimování. Taková délka života již odpovídá délkám soliterně žijících druhů včel (Lucas & Keller, 2020). Pokud se tempo stárnutí navyšuje při zátěži na biologickou zdatnost (Hamilton, 1966), může

být příčinou krátkého života dělníků jejich brzký začátek práce v kolonii (Lucas & Keller, 2020).

Početnosti jedinců v kolonii se mohou pohybovat od pouhých pár jednotek až po gigantické kolonie obsahující přes milion jedinců (Hölldobler, et al., 2009; Resh & Cardé, 2003). Jak napovídá délka života královen, samotné kolonie mají očekávanou délku života v rozmezí několik let až desetiletí. Například kolonie mravenců rodů *Atta* Fabricius, 1804 a *Acromyrmex* Mayr, 1865 (dohromady angl. *leaf-cutter ants*) čeledi mravencovitých (Formicidae) se dožívají 10-15 let (Hölldobler, et al., 2009) nebo extrémně dlouhověké kolonii australského eusociálního brouka *Austroplatypus incompertus* Schedl, 1968 (Coleoptera: Curculionidae) bylo naměřeno neuvěřitelných 37 let (Price, et al., 2011). Vše záleží na délce života královny, co ale kdyby kolonie dokázaly nahradit své umírající královny? Druh mravence *Solenopsis invicta* Buren, 1972 (Hymenoptera: Formicidae) žijící ve Spojených státech právě to dokáže, což naznačuje, že tyto kolonie mohou být téměř nesmrtelné (Resh & Cardé, 2003). Mezidruhová studie porovávající změny délek života královen a dělníků s růstem kolonie nezaznamenala změnu v délce života dělníků. Ale královnám se s růstem velikosti kolonie délka života o něco navýšila (Kramer & Schaible, 2013). Studie tak poskytuje další důkaz výhody eusociality pro královny na úkor dělníků (Lucas & Keller, 2020).

Je čím dál tím jasnější, že samotná socialita není tím klíčovým prvkem prodlužující život, nýbrž sociální status jedinců. Čím výše jste na sociálním žebříčku, tím vyšší stupeň péče a ochrany vám poskytují zbylí jedinci. Chrání vás před vnější mortalitou a prodlužují váš život (Lucas & Keller, 2020).



Obrázek 5: Základní prvky, ve kterých socialita ovlivňuje vývoj délky života a naopak. „+“ označuje podpůrný efekt; „-“ označuje potlačující efekt

3.5. Délka života a reprodukce

Nejrozšířenější hypotézou vztahu mezi reprodukcí a délkou života je přepokládaná vysoká cena za reprodukci obzvláště u samic. Konkrétně je to samotná tvorba vajíček a harašení od partnera, které by samičce mělo zkracovat život (De Loof, 2011). Vliv na délku života nemá jen tvorba a údržba tělesných funkcí určených k reprodukci, ale i samotný akt páření. Jestliže kopulace probíhá opakovaně v nepříznivé frekvenci, či jedinec vystřídá více partnerů, může to znamenat snížená délky života pro obě pohlaví (Arnqvist & Nilsson, 2000).

3.5.1. Monogamie a rodičovská péče

Známky rodičovské péče můžeme nalézt u tisíců druhů hmyzu po celém světě – ve více jak v 50 čeledích a 15 řádech (Tallamy & Wood, 1986; Costa, 2006). Je to typ sociálního chování, konkrétně subsociálního, které je v třídě hmyzu vysoce rozšířené. Typicky subsociální hmyz zakládá skupinku jedné rodiny. Ta obsahuje alespoň jednoho rodiče, který poskytuje nějaký druh rodinné péče pro jejich potomky po různou dobu jejich života (Tallamy & Wood, 1986). Péče může probíhat již formou shlukování vajíček (oproti jejich roztroušení v přírodě) a jejich pasivní ochrany, přes ochranu larev při jejich krmení, po tlumení přírodních hrozeb např. pomocí podzemních systémů (Trumbo, 2012).

Monogamie a rodičovská péče mají významně pozitivní efekt na délku života hmyzích dospělců (Carey, 2001a). Vhodným příkladem jsou monogamní druhy vrubounovitých

(Coleoptera: Scarabaeidae) pečující o potomstvo, kteří mohou žít déle než tři roky (Cambefort & Hanski, 1991; Edwards, 1988). Druh švába (rod *Cryptocercus* Scudder, 1862) vykazující monogamii, je pak schopný žít více jak pět let (Park, et al., 2002). Takovéto délky života jsou značně vysoké v rámci obou zmíněných řádů (Carey, 2001a; Bell, et al., 2007).

Než monogamie je u hmyzu častější rodičovská péče. Ta je energeticky a časově náročná a pro s ní souvisí nižší životní reprodukce (Engelmann, 1970), což by právě mohlo být důvodem prodlouženého života. Do této skupiny spadají mouchy *Glossina* spp. (Tobe & Langley, 1978), nebo také krev-sající parazit ovcí kloš ovčí (*Melophagus ovinus* Linnaeus, 1758; Diptera: Hippoboscidae), kteří mohou žít až pět měsíců (Lehane, 1991). U obou je to nezvykle dlouhá délka života na poměry řádu dvoukřídlých.

3.5.2. Páření vs délka života

Snížení délky života následované po reprodukčních snahách je opakovaný úkaz projevující se v obou pohlavích. Právě proto je délka života běžně používána pro vyjádření ceny za páření (Maynard Smith, 1958; Kotiaho & Simmons, 2003; Yanagi & Miyatake, 2003; Reguera, et al., 2004).

Cena za páření vyvstává z rozdílných zájmů pohlaví při pohlavním rozmnožování. Tyto ceny jsou spojeny s hledáním partnera, dvořením, kompeticí rivalů a samotným pářením. Trpící těmito konkrétními cenami jsou hlavně samečci. Nicméně, samičky také sdílí významné náklady, např. sexuální obtěžování bez páření samečky a podobně (Partridge & Fowler, 1990) (Daly, 1978). Fyziologické náklady reprodukční investice jsou dobře zdokumentovány i pro samičky hmyzu (Scharf, et al., 2013). Jmenovitě, oslabení imunního systému samiček, které chrání jejich organismus před patogeny (Lawniczak, et al., 2007), nebo zvýšená expozice predátorům během páření (Magnhagen, 1991). Tyto behaviorální znaky jsou častou příčinou snížené délky života samiček (Kaitala, 1991).

Rozsáhlý výzkum byl proveden za účelem zjištění reprodukčních nákladů samiček z rodu octomilek (Partridge, et al., 1987). Produkce vajíček byla shledána jako další významný faktor snižující délku života samiček (Partridge, 1986; Partridge, et al., 1987; Fowler & Partridge, 1989). Předpokládáme-li, že je produkce vajíček se žloutky nákladná, jelikož jsou velmi energicky bohaté, musí se snížit vkládání energie do

jiných fyziologických procesů. Redukce délky života je znatelná v případě spárených samic, které mají limitovaný zdroj energie (procházejí obdobím hladu) a musejí převést své nutriční zásoby za cenu rychlejšího stárnutí (De Loof, 2011). Zastavení produkce vajíček (ozářené, nebo samičky bez vaječníků) může vést k různým změnám, potažmo k prodloužení očekávané délky života hmyzích samic (Maynard Smith, 1956; Chapman, et al., 1998). Může to být přeneseno do kompromisu mezi reprodukcí a délkou života. Jelikož reprodukce bezpochyby přímo ovlivňuje biologickou zdatnost, vysoká investice do reprodukce jde ruku v ruce se sníženou délkou života (Scharf, et al., 2013). Nemusí tomu tak být u veškerého hmyzu, například saranče druhu *Melanoplus sanguinipes* Fabricius, 1798 (Orthoptera: Acrididae) nejevil známky kompromisu mezi reprodukcí a délkou života u samičky. Přestože nespárené samičky žily déle, míra produkce vajíček zůstala stejná. Výsledky studie tedy naznačují, že samičkám tohoto druhu nesnižuje délku života samotná reprodukce, ale nejspíše interakce s opačným pohlavím. Délka oplodněných a neoplozených vajíček byla stejná, ovšem již se neměřila jejich nutriční hodnota (Dean, 1981).

Dříve se věřilo, že kromě produkce spermat, což bylo považováno za skromný výdej energie, nejsou žádné další náklady pro samečky. Je to jedním z důvodů nižšího počtu studií zabývajících se reprodukční cenou sameček (De Loof, 2011; Perry & Tse, 2013; Scharf, et al., 2013). Nicméně, díky hromadění důkazů v posledních 30 letech je dnes potvrzeno, že samčí reprodukční náklady skutečně existují, a mohou být velmi vysoké (Perry, et al., 2013; Kotiaho, 2001; Wedell, et al., 2002).

Reprodukční náklady hmyzích sameček mohou mít mnoho forem (Scharf, et al., 2013). Podobně jako u samic jde o snížení funkcí imunitního systému a přímé metabolické náklady na stres z produkce spermatu v samečcích je spojeno s náklady na páření a může mít za následek zrychlené stárnutí a vyšší míru mortality (Perry & Tse, 2013).

3.6. Pohlavní rozdíly v délce života

Obecně, stárnutí a očekávaná délka života se liší mezi pohlavími u mnoha skupin živočichů a hmyz není výjimkou. Evoluce poskytla hmyzu možnost pohlavní selekce výhodné pro určité pohlaví v rámci stárnutí a délky života (Brooks & Garratt, 2017). Pozitivní selekční tlak na jedno pohlaví vytváří prostor pro tvorbu rozdílů mezi

pohlavími, což je hlavní příčinou pohlavního konfliktu (Darwin, 1871; Andersson & Iwasa, 1996).

3.6.1. Pohlavní konflikt

Pokud zkoumáme evoluci stárnutí a délky života v rámci celé živočišné říše, můžeme říct, že pohlavní konflikt se vytváří v tu chvíli, kdy přežití a reprodukční zájmy se mezi pohlavími liší. Je zřejmé, že takový konflikt je silně spojen s reprodukcí a může tak vzniknout před pářením, během něj, nebo i dokonce až po oplození (Drury & Gowaty, 2009). Jmenovitě frekvence páření, plodnost, přítomnost partnera, nebo způsob páření může vyvolat pohlavní konflikt a následně ovlivnit délku života. Pro hmyz existují meta-analyticky podpořené důkazy snížené délky života samic v důsledku reprodukce (Arnqvist & Nilsson, 2000; South & Lewis, 2011). Rozsah tohoto projevu se však liší i mezi příbuznými druhy (Scharf & Martin, 2013). Například, samečci mnohých druhů hmyzu, v případě nevole samičky, mají strategie, jak ji k páření přinutit – obtěžování a vnučování (Clutton-Brock & Parker, 1995), nebo dokonce vydírání (Han & Jablonski, 2010). Samičky po násilně započatém páření mohou následně klást více vajíček, než na které mají zdroje, jelikož byly poraněny během páření (Brooks & Garratt, 2017). Fyzické zranění samečkem (Crudginton & Siva-Jothy, 2000; Stutt & Siva-Jothy, 2001), či otrava jejich vyprodukovanými chemikáliemi (Chapman, et al., 1995; Wigby & Chapman, 2005) snižuje délku života samic. U samečků je výrazně nákladná tvorba tak zvaných svatebních darů (angl. *nuptial gifts*). Dary mohou samicám prospět (např. některé jedlé dary poskytnou energii potřebnou během páření a produkce vajíček), některé jsou však pouze manipulační na omámení samičky pro kopulaci. V každém případě, samečci těchto druhů dary vytvářejí na úkor vlastní údržby tělesných funkcí (Gwynne, 2007).

Konkrétní příklad představuje studie cvrčka krátkokřídlého (*Grylloides sigillatus* Walker, 1859; Orthoptera: Gryllidae), kde byla objevena silná korelace mezi rychlostí stárnutí a počtem reproduktivních pokusů v ranných stádiích dospělců (Archer, et al., 2012). Zatímco starší samičky kladou méně vajec, samečci s věkem zvyšují množství pokusů o spáření. Samečci také vykazovali pomalejší stárnutí a vyšší délku života, možná právě kvůli výhodnosti pozdějších reprodukčních pokusů (Brooks & Garratt, 2017).

Několika násobné páření nemívá většinou pozitivní dopady na hmyzí samičky. Jedno z pohlaví (typicky samečci) zmanipuluje pohlaví opačné ke pro ně nepříliš příznivé

frekvenci páření (Parker, 1979; Arnqvist & Rowe, 2005). To může vézt k rychlejšímu stárnutí a snížení délky života dospělce (Bonduriansky, 2014). V případě zrnokaza skvrnitého (*Callosobruchus maculatus* Fabricius, 1775; Coleoptera: Bruchidae) došlo při extenzivním příbuzenském páření dokonce k navýšení délky života samečků na úkor života samic (Bilde, et al., 2009).

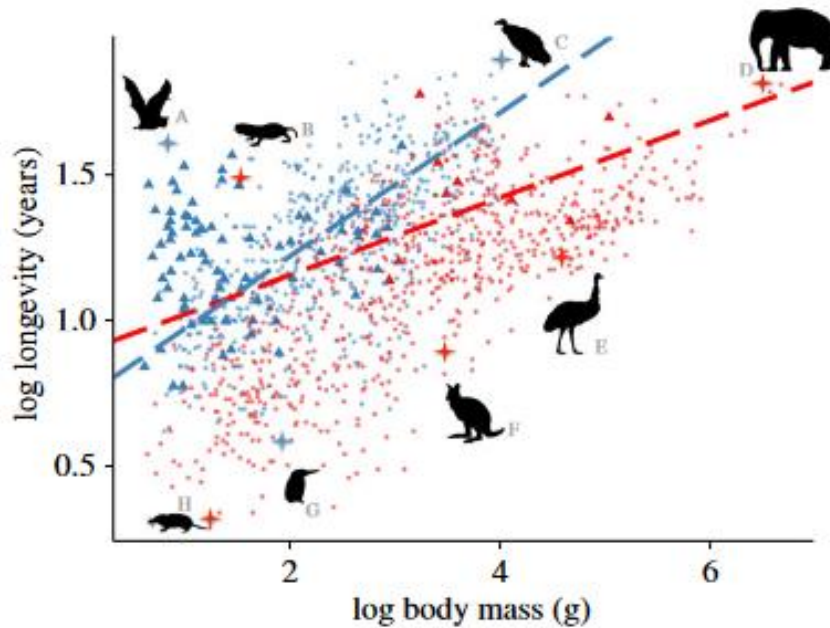
Neschopnost samičky utéct před sexuálními výzvami samečků je jedním z běžných problémů laboratorních pokusů. Samečkům se tím může poskytnout větší kontrola nad pářením a prohloubí se tak pohlavní konflikt (Mautz, et al., 2019). Pokud vůbec a jak je pohlavní konflikt vyrovnán, záleží především na biologické zdatnosti jedinců (velikostní rozdíl, metabolické rozdíly, rozdíl přístup ke zdrojům) (Drury & Gowaty, 2009). U většiny zvířat žijí samičky v průměru déle, než samečci (Hazzard, 1986; Smith & Warner, 1989), a u hmyzu se víceméně předpokládá stejný trend (Fox, et al., 2003). Nicméně, není tomu tak pro všechny druhy hmyzu a i v celé zvířecí říši můžeme najít mnoho zajímavých výjimek (Saha & Raut, 1992; Carey, et al., 1995; Leather, et al., 1998; Choi, et al., 2000; Oklejewicz & Daan, 2002).

Délka života a jeho proměnlivost by měla být studována i z environmentálního hlediska. Velký vliv má především výživa a teplota prostředí. Reakce na tyto faktory se mezi pohlavími mohou výrazně lišit. Studie zabývají se plasticitou délky života vycházejí nejednoznačně. Reakce na juvenilní prostředí se mezi pohlavími nemusí lišit (Zajitschek, et al., 2009b) anebo může (Magwere, et al., 2004; Kelly, 2015).

3.7. Pohlavní dimorfismus velikosti těla a délka života

Obecně uváděný mezidruhový vztah mezi velikostí těla a délkou života byl spojen s odlišnostmi metabolismu v rámci velikostí těla – menší druhy mívají rychlejší metabolismu na jednotku hmotnosti (Lindstedt & Calder, 1981). Pokud existuje fyziologický vztah mezi velikostí těla a délkou života, větší pohlaví by mělo žít déle i v rámci druhu. Odlišnosti od předpokládaných délek života odhadnutých na základě velikosti těla, alespoň u obratlovců, jsou ohromné (např. Munshi-South & Wilkinson, 2010; Scharf, et al., 2015). Nicméně, kromě velikosti, se pohlaví liší i v mnoha dalších aspektech zejména díky jejich specifickým reprodukčním úlohám. Přestože samičky a samečci stejného druhu sdílí převážně stejné geny, selekčním tlakem došlo ke vzniku pohlavně specifických optim (Badyaev, et al., 2002). Odchytky od předpokládaných délek života může být tedy způsobeno rozdílnými požadavky na optimálními stav,

podporující délku života specifické pro každé z pohlaví (Carey, 2001a; Maklakov & Lummaa, 2013).



Obrázek 6: Vztah mezi velikostí těla a délkou života ptáků a savců. Siluety zvyrazňují druhy, které mají delší nebo kratší délku života, než bylo očekáváno vzhledem k velikosti jejich těla. Konkrétně to jsou druhy – A. netopýr Brandtův (*Myotis brandtii* Eversmann, 1845; Chiroptera: Vespertilionidae); B. rypoš lysý (*Heterocephalus glaber* Rüppell, 1842; Rodentia: Bathyergidae); C. kondor andský (*Vultur gryphus* Linnaeus, 1758; Accipitriformes: Cathartidae); D. slon africký (*Loxodonta africana* Blumenbach, 1797; Proboscidea: Elephantidae); E. emu hnědý (*Dromaius novaehollandiae* Latham, 1790; Casuariiformes: Casuariidae); F. klokan Macleayův (*Dorcopsulus macleayi* Miklouho-Maclay, 1885; Diprotodontia: Macropodidae); G. Rybařík jižní (*Ceryle rudis* Linnaeus, 1758; Coraciiformes: Alcedinidae) a H. bělozubka proměnlivá (*Myosorex varius* Smuts, 1832; Soricomorpha: Soricidae). Modré body a linie reprezentují létající druhy ptáků a savců. Červené body a linie reprezentuje nelétavé druhy ptáků a savců. Modré trojúhelníky značí druhy netopýrů a trojúhelníky červené reprezentují nelétavé ptačí druhy. Studie potvrdila kladný vztah mezi velikostí těla a délkou života. Zdroj: Healy, et al., 2014

Osa x = zlogaritmovaná tělesná hmotnost (gramy)

Osa y = zlogaritmovaná délka života (roky)

Rozdíly v délkách života hmyzu mohou být úzce spojeny s rozdíly v tělesné hmotnosti mezi pohlavími (např. Samaras, et al., 2002). Mnoho samiček hmyzu je větší než samečci stejného druhu (Honěk, 1993; Fox, et al., 2003; Teder & Tammaru, 2005; Blanckenhorn, et al., 2007; Esperk, et al., 2007; Hochkirch & Gröning, 2008; Rohner, et al., 2018). Stejně platí i pro jejich délku života, která častokrát bývá v průměru delší (Bilde, et al., 2009). Příklady můžeme nalézt napříč hmyzími řádami – blanokřídlí (Tang, et al., 2015), brouci (Rodríguez-González, et al., 2018), dvoukřídlí (Jaleel, et al., 2018), motýli (Hamilton & Zalucki, 1993), polokřídlí (Bonte, et al., 2012). Nicméně, vezmeme-li v potaz výrazné rozdíly ve velikostech těla už jen v rámci rodů, nemůže na základě dostupných dat, tento trend předpokládat u každé větší samičky (Fox, et al., 2003).

Například, v průměru větší samičky mouchy parazitující na houbách (*Coboldia fuscipes* Meigen, 1830; Diptera: Scatopsidae) se dožívají výrazně méně, než její samečci (Choi, et al., 2000). Fox, et al., (2003) zkoumal, zda hmotnost těla ovlivňuje délku života jedinců ve dvou granivorních broucích stejné čeledi mandelinkovití. *Stator limbatu* Horn, 1873 (Coleoptera: Chrysomelidae) jehož samečci jsou větší o 5 % než samičky a zrnokaz skvrnitý s naopak většími samičkami o 32 %. Samičky obou druhů se dožívají průměrně déle. Studie následně potvrzuje souvislost hmotnosti těla a délky života, ale už ne spojitost vztahu pohlavního dimorfismu velikosti těla a pohlavně specifickou mortalitou. Možným vysvětlením kratšího života samečků, je jejich rychlejší ztráta energie/vody než u samiček a vnější faktory v přírodě.

Biologická zdatnost samiček je ovlivněna především počtem vajíček nakladených během jejich života. Díky úzkému vztahu mezi velikostí těla a počtem vyprodukovaných vajíček není překvapením, že samičky využívají možnost dosáhnouti maximální možné velikosti těla (Honěk, 1993; Blanckenhorn, 2005). V optimálních podmínkách jsou tedy nejspíše schopny, pomocí navýšení tělesného objemu, maximalizovat svou reprodukční úlohu. Ve větším těle se vyvine vyšší počet vajíček. Následně mohou samičky prodloužit i svou délku života, aby za svůj život mohly naklást co nejvíce vajíček (Hochkirch & Gröning, 2008). V případě nepříznivých podmínek prostředí budou samičky tíhnout spíše k menšímu tělesnému objemu (Teder & Tammaru, 2005).

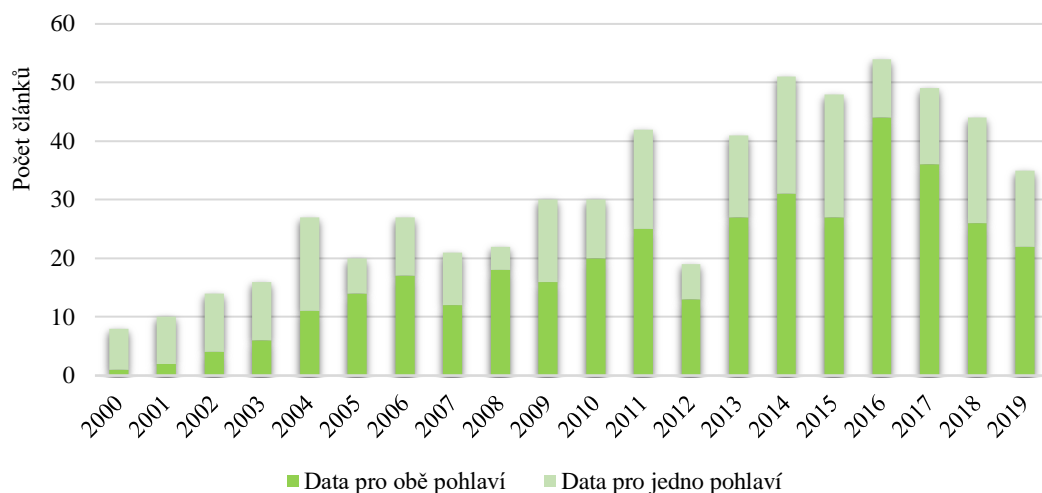
Samičky jsou typicky přizpůsobivější na zvyšující se kvalitu potravních zdrojů a jeho množství. Především již zmíněného navýšení tělesného objemu (Teder & Tammaru, 2005; Stillwell & Fox, 2009). Ovšem Rohner, et al. (2018) uvedl v tomto případě důvod zvětšení těla samiček ne jako výsledek snahy o maximalizování jejich reprodukční úlohy, ale spíše jako důsledek selekce. Jelikož pohlaví s větší optimální velikostí bude tvárnější v dosažení kvalitních potravních zdrojů. Například, samičky komárů druhu *Anopheles gambiae* Giles, 1902 (Diptera: Culicidae) za optimálních podmínek nevykazovaly žádnou spojitost mezi jejich velikostí a délkou života. Když se ale snížilo množství poskytované potravy, vztah se projevil jako pozitivní a velké samičky žily signifikantně déle. Což je tedy příkladem, že délka života a velikost těla spolu ne vždy pozitivně korelují a vztah je významně ovlivněn environmentálními podmínkami (Barreaux, et al., 2018).

4. Praktická část – zpracování publikovaných dat

4.1. Tvorba databáze

Data pro analýzu byla získávána z již publikovaných článků. Základnu publikací tvořily články získané z praktické části mé bakalářské práce a dvou databází, které poskytl můj konzultant Dr. Tiit Teder. Cílem bylo vytvořit podrobnou databázi obsahující hlavně informace o velikosti těla dospělců obou pohlaví a/nebo pouze jejich délce života. Poskytnuté databáze měly potenciál obsahovat informace o velikosti těla a délce života, přestože byly primárně vytvořeny pro analýzu rozdílů mezi pohlavími v době trvání vývojových stádií. Články z bakalářské práce byly vyhledány pomocí klíčových slov „insect“ (hmyz) a „longevity“ (délka života) v internetové databázi Web of Science. Jednalo se o články vydané od ledna 2000, až po září roku 2019 s celkovým počtem nalezených článků 2 133. Následně jsem většinu článků prohlédla podrobněji zda obsahují hledané informace o délce života obou pohlaví. Těchto článků bylo nalezeno 372 (17,4 %).

Počet publikovaných článků obsahujících data o délce života hmyzu v jednotlivých letech

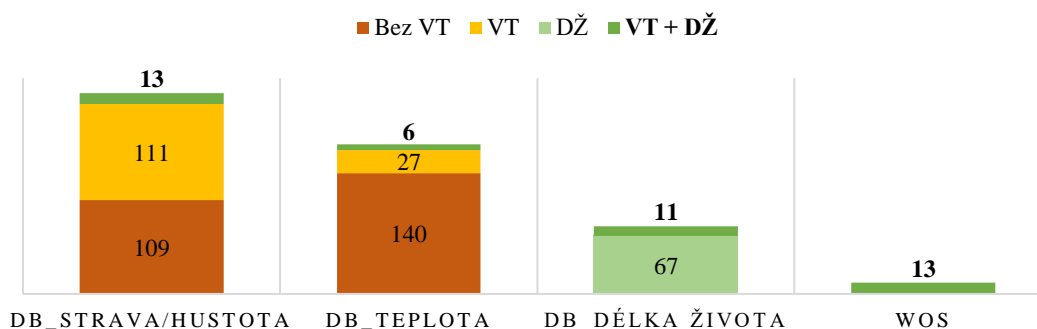


Obrázek 7: Graf ukazuje navyšování počtu článků s hledanými daty v průběhu let. Tmavě zelená pro články obsahující délku života pro obě pohlaví (372 = 17,4 %) a světle zelená pouze pro samečka nebo samičku (236 = 11 %). Rok 2019 obsahuje pouze data publikovaná do měsíce září včetně. Zdroj: Žabová, 2020

Tato práce se však zabývá také velikostí těla dospělců ve vztahu k délce života obou pohlaví. Proto se extrakce nejprve soustředila na dvě databáze od Dr. Tiita Tedera. Jedna obsahovala články zabývající se pokusy ovlivňujícími juvenilní stádium rozdílnou

stravou a hustotou, a druhá teplotou. Databáze byly nejprve jednoduše rozděleny na dvě poloviny 1) s nebo 2) bez informací o velikosti těla dospělců. Délka života však nebyla zájmovou proměnnou pro původní analýzy, a tyto informace nebyly vůbec extrahovány. Články obsahující velikosti těla jsem proto procházela postupně a pokud obsahoval i délku života, zaznamenala jsem je do nové databáze. Bohužel počet druhů s oběma informacemi nebyl dostačující a databáze tak musela být doplněna cíleným vyhledáváním dalších článků prostřednictvím Web of Science. Ke klíčovým slovům z původního hledání přibylo „*body size*“ (velikost těla) a jednalo se o články vydané od října 2019 po nejnovější články roku 2022. Další data byla také získána z mé staré databáze, kde některé články také obsahovaly data o velikosti těla.

ZÍSKANÉ ČLÁNKY S VELIKOSTÍ TĚLA



Obrázek 8: Graf zobrazuje základnu publikací prohledaných s cílem objevit články obsahující data o délce života a také velikosti těla dospělců (VT + DŽ). Články bez velikosti těla (Bez VT) prvních dvou databází nebyly prozkoumávány, tudíž některé mohou obsahovat údaje s délkou života. Ze článků z databáze řešící stravu a hustotu, kdy měl článek údaje o velikost těla (VT), obsahovalo 10,5 % z nich také údaje o délce života. V databázi zaměřené na teplotu to bylo sice 18 %, ale to již z pouhých 19 % které obsahují velikost těla v celé databázi. Během zpracovávání článků sebraných z bakalářské práce, které obsahovaly pouze délku života (DŽ) se občas našly i články obsahující údaje o délce života. Hledání nejnovějších článků pomocí Web of Science našlo celkem 40 článků.

Pro analýzu rozdílů délky života byly zpracovány ještě další články, které již nemusely obsahovat údaje s velikostmi těla. Snažila jsem se mít v databázi relevantní počet údajů v rámci jednotlivých řádů hmyzu. Později bohužel některé vypadly, jelikož v člancích nebyly nalezeny údaje potřebné pro zvolený typ analýzy. Pro diplomovou práci bylo zpracována pouze část ze skoro 800 v minulosti nalezených článků, nepočítaje poskytnuté databáze. Publikace zabývající se toxicitou (např. rezistence druhů proti umělým insekticidům) nebyly do databáze zařazeny, avšak data ze studií s přírodními patogeny ano.

Databáze dále obsahuje mnoho informací o životních historiích daných druhů. Extrahovala jsem informace jak o dospělcích, tak o délkách života, či velikostech

juvenilní stádií, pokud byly uvedeny. Tímto se k článkům nebude nutné vracet a databáze má velký potenciál využití pro širokou škálu analýz. Kromě délky života dospělců pro obě pohlaví se také daly vyplnit tyto informace: velikost těla, délka larválního vývoje, celkový čas nedospělého stádia, zda bylo dospělcům povoleno se pářit, zda dospělci dostávali v dospělosti stravu a také detaily nakládání s jedinci juvenilního stádia a dospělci v rámci studie (např. teplota – dospělci chováni při konstantních teplotách; potrava – různé živné rostliny; ...). Druh nebo druhy (nebo i různé populace) z jednotlivých článků mají přiřazená svá specifická čísla (ID). Řádek každého ID, kromě délky života, má vždy následující informace: název druhu, řád, čeleď, autora článku s rokem vydání, zdroj publikace a název článku.

Velikost těla může nabývat lineárních hodnot (např. délka křídel, těla, nohou, ...) nebo jsou váženi živí jedinci, či sušina. Údaje jsou uváděni vždy v milimetrech, miligramech a u délky života ve dnech. U většiny informací byla také zapsána jejich směrodatná odchylka nebo střední chyba průměru. U dat získaných z grafů to však většinou nebylo možné. Důležité bylo najít také velikost vzorku u jednotlivých pokusů. Počet dospělců se ukázal jako nejsložitější údaj k získání, jelikož se často muselo získat počáteční množství vajíček z metodiky a následně vypočítat z tabulky mortality instarů.






4.2. Příprava dat pro analýzu

Pro budoucí analýzy (nad rámec této diplomové práce) bude jistě využita celá databáze včetně všech řádků s různými pokusy. Zde jsem pro každé ID vybírala, ve kterém řádku má druh pro něj nejpřirozenější podmínky. Všem jedincům musela být v dospělosti nabídnuta strava a v markantní většině případů probíhalo páření. U studií s teplotou byl vybrán řádek s neoptimálnější teplotou pro původ a rozšíření daného druhu (např. neartická oblast – teplota nejbliže ke 20 °C). Fotoperioda byla také vybírána na základě optima druhu (neotropická oblast – 12D:12N). Články zabývající se patogeny měly vždy vybrán kontrolní režim bez patogenu, což jsem považovala za optimum. V případě pokusů se stravou a hustotou chovaných jedinců jsem vybrala řádek s největší délkou života po sečtení dat pro obě pohlaví. U publikací zkoumající frekvenci páření byl ponechán řádek, kde bylo nejméně zásahů (např. páry ponechány po vylíhnutí pospolu).

Pro analýzu rozdílů délky života byly také odebrány duplicitní druhy tak, aby každý druh by reprezentován jen jedním ID. Zde jsem vybírala na základě většího počtu jedinců v pokusu. Pokud byla velikost vzorku stejná, zvolila jsem opět řádek s největší délkou života sečtených pohlaví. Bylo také potřeba dopočítat směrodatnou odchylku, jestliže v článku chyběla:

$$\text{Směrodatná odchylka} = \text{střední chyba průměru} \times \sqrt{\text{velikost vzorku}}$$







Chybějící střední chyba průměru byl nejčastější důvod odebrání druhu z finálního datasetu. Zda se délka života liší mezi pohlavími bylo zjišťováno v celé třídě hmyzu, tedy i včetně řádů, které obsahovaly pouze pár druhů (celkem 86 druhů). V rámci řádů probíhala analýza pouze pro řády s počtem druhů nad 10 – blanokřídílí, brouci, dvoukřídílí, motýli a polokřídílí. Celkem tato analýza obsahovala 79 druhů.

Řád		Čeleď	n
Coleoptera		Bostrichidae	1
		Bruchidae	1
		Cerambycidae	4
		Coccinellidae	3
		Curculionidae	1
		Tenebrionidae	2
Diptera		Culicidae	2
		Muscidae	1
		Psychodidae	1
		Sciaridae	1
		Tachinidae	2
		Tephritidae	4
Hemiptera		Aleyrodidae	1
		Alydidae	1
		Anthocoridae	2
		Cicadellidae	1
		Delphacidae	1
		Geocoridae	1
		Lygaeidae	1
		Miridae	2
		Nabidae	1
		Pentatomidae	5
		Pseudococcidae	1
		Pyrrhocoridae	2
		Reduviidae	1
		Rhopalidae	1
		Thaumastocoridae	1
		Tingidae	1
Triozidae	1		
Hymenoptera		Aphelinidae	1
		Braconidae	9
		Encyrtidae	2
		Ichneumonidae	1
		Platygastridae	1
		Pteromalidae	2
Lepidoptera		Trichogrammatidae	1
		Carposinidae	1
		Crambidae	1
		Gelechiidae	1
		Gracillariidae	1
		Lycanidae	1
		Noctuidae	7
		Pyralidae	1
Tortricidae	2		

Obrázek 9: Přehled druhů použitých pro meta-analýzu rozdílů délky života mezi pohlavími u hmyzu v rámci řádu. Celkový počet druhů je 79.

Pro zjištění vztahu mezi délkou života a velikostí těla jsem nejprve musela standardizovat lineární velikosti těla převodem na mm³. Tímto budou všechny rozdíly velikosti těla založeny na tělesné hmotnosti. Následně již mohu spočítat rozdíly ve velikosti těla mezi pohlavími pro jednotlivé druhy. Rozdíl ve velikosti těla mezi pohlavími = [(velikost těla většího pohlaví)/(velikost těla menšího pohlaví)] – 1, v případě, že jsou větší samečci k výsledku jsem přiřadila mínus a u větších samiček pak plus. Tento způsob vyjádření rozdílů v nějaké veličině mezi pohlavími byl již používán v mnohých dalších studiích (Teder & Tammaru, 2005; Teder, 2014; Holm, et al., 2016; Teder, et al., 2021) a poprvé jej představil Lovich & Gibbons (1992). Proto byl stejným způsobem vypočítán i rozdíl v délkách života mezi pohlavími. Rozdíl v délce života mezi pohlavími = [(délka života déle žijícího pohlaví)/(délka života kratěji žijícího pohlaví)] – 1. Opět jsem přiřadila mínus k hodnotám, kde déle žili samečci, výsledky s déle žijícími samičkami se pohybovaly v kladných hodnotách.

V případě této analýzy a dodatečné analýzy, které pohlaví bývá větší, jsem ponechala

Řád	Čeleď	n
Coleoptera	 Bruchidae	2
	Cerambycidae	6
	Coccinellidae	4
	Chrysomelidae	1
	Tenebrionidae	1
Diptera	 Culicidae	1
	Scathophagidae	2
	Tachinidae	1
	Tephritidae	2
Hemiptera	 Aleyrodidae	1
	Alydidae	1
	Anthocoridae	7
	Geocoridae	1
	Lygaeidae	1
	Pentatomidae	7
Hymenoptera	 Reduviidae	1
	Braconidae	4
	Encyrtidae	2
	Platygastridae	1
Lepidoptera	 Pteromalidae	1
	Gracillariidae	1
Orthoptera	 Tortricidae	2
	Acrididae	1
	Gryllidae	2

více měření od jednoho druhu jako rozdílná ID, aby byla maximalizována velikost databáze. Analýza porovnání vztahu obsahovala 53 ID a z toho 40 různých druhů. Při zjišťování rozdílu velikosti těla mezi pohlavími vypadly řádky, ve kterých chyběla buď velikost vzorku, nebo nebylo možné spočítat směrodatnou odchylku. Konečný počet ID pro tuto analýzu byl 45 a z toho 35 různých druhů.

Obrázek 10: Přehled druhů použitých pro analýzu vztahu pohlavního dimorfismu v rámci třídy hmyzu. Celkový počet řádků (ID) je 53 a z toho 40 konkrétních druhů.

velikosti těla a rozdílů v délce života mezi pohlavími v rámci třídy hmyzu. Celkový počet řádků (ID) je 53 a z toho 40 konkrétních druhů.

4.3. Analýza dat

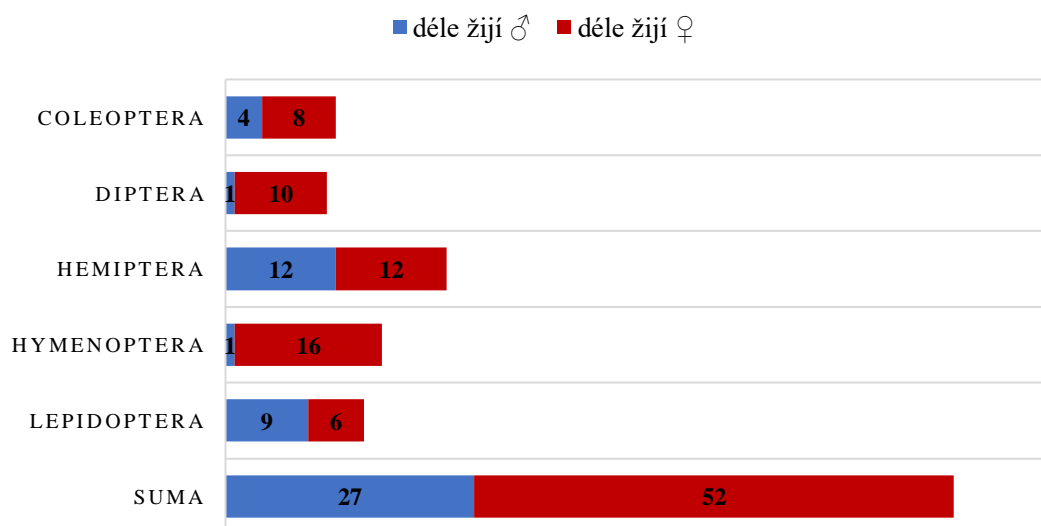
Pro vztah mezi pohlavním dimorfismem ve velikosti těla a rozdílem v délkách života mezi pohlavími byl použit zobecněný lineární smíšený model (GLMM). Fylogenetické vztahy byly zahrnuty v rámci taxonomického systému (řád/čeleď/druh) jako hierarchický náhodný efekt.

Víceúrovňová meta-analýza za pomoci modelů smíšených efektů byla použita pro zjištění, zda se liší délky života dospělců mezi pohlavími. Byla provedena pro všechny druhy hmyzu a také pro rozdíly v rámci řádů. Fylogenetické vztahy byly opět zahrnuty v rámci taxonomického systému (řád/čeleď/druh nebo čeleď/druh podle toho, která analýza probíhala) jako hierarchický náhodný efekt. Před samotnou analýzou je vypočítána velikost účinku (angl. *effect size*), která v mém případě měří sílu rozdílu v délce života mezi samci a samicemi uvnitř specifického ID a následně se jí přiřadí váha. Ta se primárně odvíjí od velikosti vzorku a variability měřených parametrů. Stejná meta-analýza byla provedena i pro pohlavní dimorfismus ve velikosti těla.

Všechny analýzy byly provedeny ve statistickém programu R verze 4.1.2. (R Core Team, 2022). Lineární smíšený model byl proveden za pomoci balíčku *lme4* a *lmerTest* (Bates, et al., 2015) a balíček *metafor* pak pro meta-analýzu (Viechtbauer, 2010).

5. Výsledky

Základní průzkum získaných dat (Obr. 11) naznačuje předpoklad pro větší dlouhověkost samic hmyzu. Především pro řády dvoukřídlých a blanokřídlých a něco méně u brouků. Motýli naopak tíhnou v malé míře k delšímu životu u samečků.

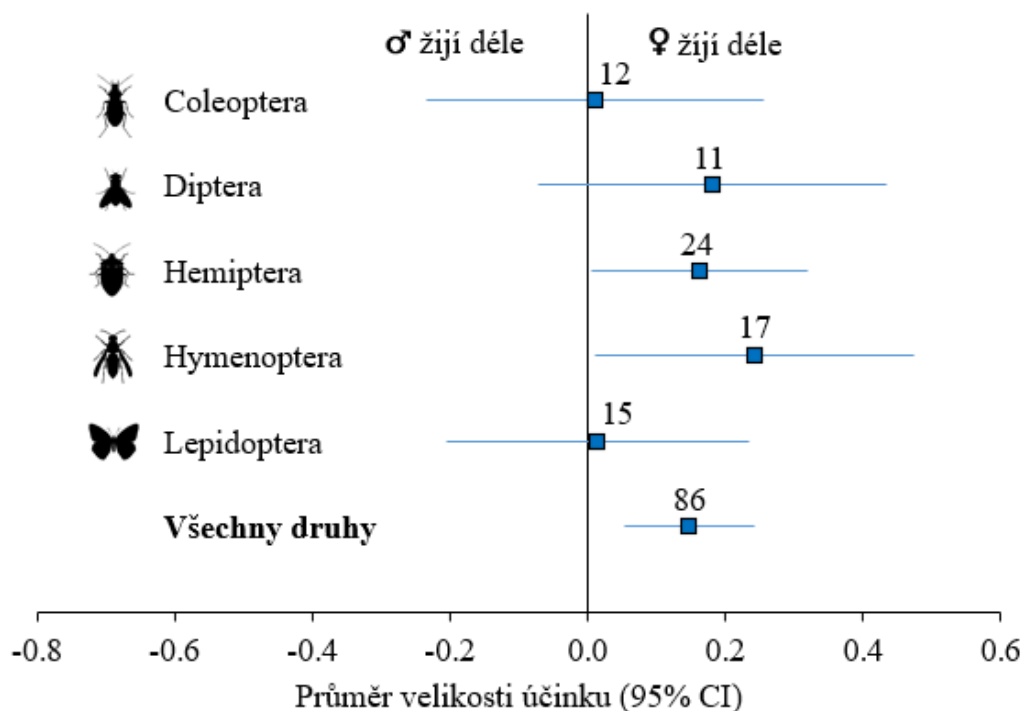


Obrázek 11: Jednoduchý průzkum délce žijících pohlaví v rámci řádů hmyzu. Celkově v rámci hlavních řádů žily samičky déle v 65,82 %.

Meta-analýza všech druhů (86 ID) hmyzu zahrnovala 9 řádů (blanokřídlí, brouci, dvoukřídlí, kudlanky (Mantodea), motýli, polokřídlí, síťokřídlí (Neuroptera), rovnokřídlí a třásnokřídlí (Thysanoptera)) a celkem 49 čeledí. Samičky žily déle

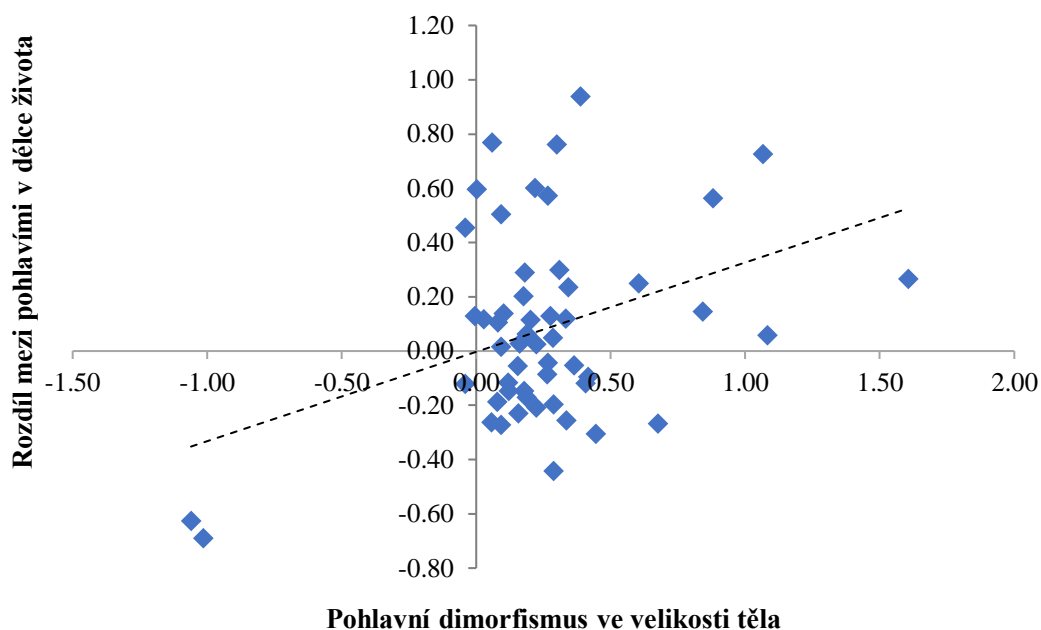
v 65,12 % (56 druhů). To naznačuje významný rozdíl v délkách života mezi pohlavími u hmyzu, což bylo následně skutečně statisticky potvrzeno pomocí meta-analýzy (průkazně déle žijí samičky; $z = 3,06$; $P = 0,002$). Větší dlouhověkost samiček na úrovni řádu byla potvrzena u blanokřídlých ($z = 2,05$; $P = 0,040$) a polokřídlých ($z = 0,08$; $P = 0,042$). Řád dvoukřídlých také vykazuje tendenci k déle žijícím samičkám (Obr. 12), ale nejspíše kvůli malému vzorku nebyl rozdíl statisticky významný ($z = 0,13$; $P = 0,162$).

Vztah mezi pohlavním dimorfismem ve velikosti těla a rozdíly v délce života mezi pohlavími naznačuje jistou spojitost (Obr. 13). Analyzovaný vzorek obsahoval 53 ID o 40 druzích z šesti řádů (blanokřídlí, brouci, dvoukřídlí, motýli, polokřídlí a rovnokřídlí) a 24 čeledí. V 50,94 % byly samičky větší a žily déle, oproti tomu větší a déle žijící samečci byli zaznamenáni pouze dvakrát (3,77 %). Druhý nejčastější případ u 21 ID (39,62 %) byla větší samička, ale déle žijící sameček. Přes náznaky pozitivní korelace byla statistická významnost vztahu pouze marginální (GLMM: $F = 3,25$; $P = 0,078$).



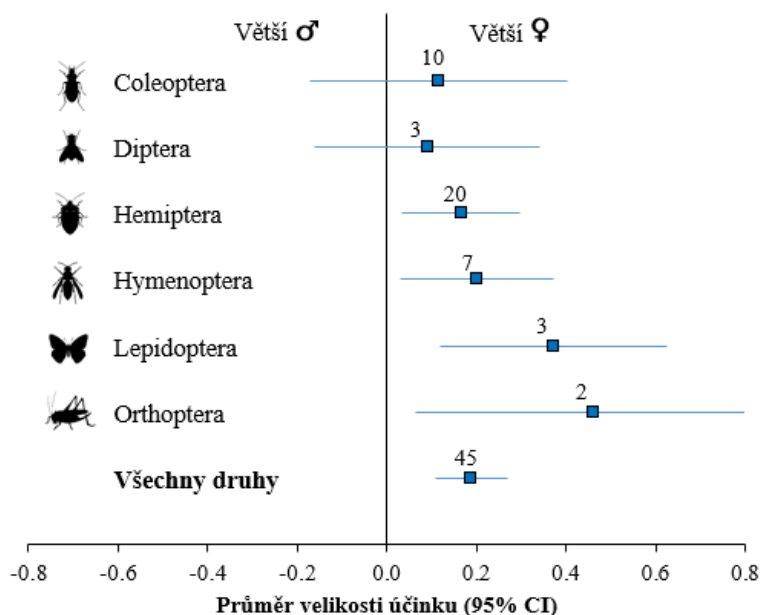
Obrázek 12: Meta-analyticky vážený průměr velikosti účinku představující rozdíly v délkách života mezi pohlavími v rámci třídy hmyzu a uvnitř jednotlivých řádů. Průměry se pohybují spíše v kladných hodnotách a tedy naznačují, že déle žijící jsou převážně samičky. Čísla nad průměry představují velikost vzorku.

Délka života vs velikost těla



Obrázek 13: Bodový graf vztahu mezi pohlavním dimorfismem velikosti těla a rozdíly v délce života mezi pohlavími u hmyzu.

Pohlavní dimorfismus ve velikosti těla v rámci analyzovaného datasetu jednoznačně ukazuje větší tělesnou velikost samic, které byly větší v 90,57 % případů. Výsledná meta-analýza tento trend jasně potvrzuje i statisticky ($z = 4,55$; $P < 0,001$). Významně větší velikosti samic vyšla také na úrovni řádů pro blanokřídlé, motýly, polokřídlé a rovnokřídlé (Obr. 14).



Obrázek 14: Meta-analyticky vážený průměr velikosti účinku představující pohlavní dimorfismus velikosti těla v rámci třídy hmyzu a uvnitř jednotlivých řádů. Průměry potvrzují obecný trend větších samic u hmyzu. Čísla nad průměry představují velikost vzorku.

6. Diskuze

Má diplomová práce potvrdila rozdílné délky života mezi pohlavními v rámci třídy hmyzu. Obecný trend ukazuje, že déle žijícím pohlavím jsou samičky. Toto zjištění je v souladu s očekáváním v jiných publikacích (Fox, et al., 2003). Při bližším zkoumání jednotlivých řádů jsou však již výsledky rozmanité, což potvrzuje evoluční plasticitu rozdílné délky života mezi pohlavími u hmyzu. Zároveň se výsledky v rámci hmyzu a u většiny řádů shodují s mou bakalářskou prací (Žabová, 2020).

V řádu polokřídých meta-analýza ukazuje průkazně delší život samic. Zajímavé je, že v mé databázi je stejně druhů, kde samičky žijí déle než samečci jako druhů, které to mají naopak (Obr. 11). Důvodem výsledné signifikance meta-analýzy jsou nejspíše specifické velikosti rozdílů délky života mezi pohlavími. Pokud samičky žijí déle, bývá to většinou o notný kus, zatímco v případě déle žijících samečků bývá rozdíl pouze malý. Tato nesourodost by také mohla být způsobena kvalitou dat. Kdyby velikost vzorků byla značně vyšší u déle žijících samic, byla by těmto druhům ve výsledné meta-analýze přiřazena mnohem větší váha. Po prozkoumání konkrétních hodnot obsažených v databázi se však klaním k prvnímu vysvětlení (Příloha – Tab. 1). U dvoukřídých žijí samičky mnohem déle a s větším rozdílem, než je to tomu samečků. Řád obsahuje velké množství druhů žijících se krví s dlouhým životem (Lehane, 1991; Cabello & Galíndez, 1998; Li, et al., 2010). Je možné, že stejně jako u komárů, tento druh potravy je více benefičním pro samičky. Kromě různorodých potravních strategií, má řád také velké množství rozmnožovacích strategií. Často je zastoupena manipulace (Kaitala, 1991; Han & Jablonski, 2010) a jiné pro samečka výhodné strategie. Samička ale může reagovat např. zvětšením svého tělesného objemu (práce potvrdila významně větší samičky pro řád polokřídých) a potažmo i navýšením délky jejího života. Opakované páření nebývá pro samičky výhodné a některé polokřídle samičky mohou klást vajíčka bez páření (samozřejmě bez možnosti vylíhnutí vajíček) nebo jim stačí pouze jedna kopulace. V obou případech dojde k signifikantnímu navýšení délky života samic (Cingolani, et al., 2020).

S výrazně vyšší délkou života samic se pyšní i řád blanokřídých. Tento řád obsahuje velké množství parazitoidů (Blackburn, 1991), a právě tato životní strategie by mohla být důvodem výrazné převahy déle žijících samic. Motýli vycházeli bez významného rozdílu v délce života mezi pohlavími. Stejný trend byl uveden i v jiných komparativních studiích (Holm, et al., 2016; Holm, et al., 2022), ačkoliv Holm, et al.

(2022) v tropických populacích zaznamenal 1,3krát déle žijící samečky. Toto zjištění mne přivádí k myšlence, že zahrnutí geografického původu druhů by bylo zajímavým rozšířením mých budoucích meta-analýz, které plánuji provést v rámci svého plánovaného doktorského studia. Velká část druhů motýlů patří ke strategii capital breeders (Tammaru & Haukioja, 1996; Davis, et al., 2016), což by mohlo být důvodem vyrovnaných délek života obou pohlaví. Samečci motýlů se běžně líhnou dříve než samičky (Teder, et al., 2021), zaplatí své reprodukční náklady (kompetice s ostatními samečkami apod.) a po páření následně brzy umírají. Samičky pak po spáření ještě hledají vhodné místo na naklazení vajíček. Sice obě pohlaví mohou umírat v jiný čas, konečná délka života je mezi nimi vyrovnaná.

Rozdílná délka života mezi pohlavími pro dvoukřídlé sice nevyšla průkazně, ovšem vyskytuje se zde silná tendence k déle žijícím samičkám. Data však zřejmě vykazují stejný problém jako u polokřídlých. U 10 z 11 druhů v databázi žily déle samičky, ovšem velikost rozdílu u nich nebyla dostatečně signifikantní. Limitujícím faktorem je především nedostatek zpracovaných dat pro tuto analýzu. Podobným omezením plynoucím z omezeného množství zahrnutých dat mohou být ovlivněny i výsledky pro další řády. Například brouci v mé bakalářské práci (Žabová, 2020), porovnávali pouze na počty studií s déle žijícími samci či samicemi, vyšli jako skupina s průkazně častěji žijícími samičkami. Zde však meta-analytický výsledek neukázal žádný rozdíl mezi pohlavími. Bezpochyby je pro tento řád nutno zpracovat více dat, ale je také možné, že, díky vysoké rozmanitosti životních strategií, se skutečně délka života mezi pohlavími u brouků neliší. To ovšem neznamená, že například na úrovni jednotlivých čeledí nebudou existovat průkazné trendy.

Vztah mezi délkou života a velikostí těla na vnitrodruhové úrovni, tedy vztah mezi mírou pohlavního dimorfismu ve velikosti těla a rozdílem v délce života mezi pohlavími, mi nevyšel průkazně, ovšem byl zde zjevný pozitivní trend. Opět zde může hrát roli problém nedostatečného objemu dat, jelikož výsledky mnohých studií dokládají pozitivní korelaci mezi velikostí těla a dosaženou délkou života jak na vnitrodruhové, tak na mezidruhové úrovni (Lindstedt & Calder, 1981; Promislow, 1993; De Magalhães, et al., 2007; Ricklefs, 2010a; Healy, et al., 2014). To by mělo být částečně příčinou i mého pozorování déle žijících samiček v rámci třídy hmyzu, jelikož doplňující meta-analýza potvrdila signifikantně větší velikost těla dámiček v mém datasetu.

Práce poskytuje základ pro další a detailnější průzkum životních historií hmyzu. Je jasné, že nynější rozsah datasetu je nedostačující a největším problémem výsledků současné práce. Proto, během doktorandského studia bude vyhrazeno značné množství času pro doplnění databáze. Po prozkoumání již sesbíraných článků bude, v případě potřeby, databáze doplněna cíleným průzkumem, aby se pro jednotlivé řády našlo dostatečné množství druhů. Tím se problematika zpracovaných dat této práce, významně sníží. Databáze pak může sloužit jako zdroj pro jednotlivé datasety plánovaných publikací. Krom detailnějšího opětovného průzkumu délek života mezi pohlavími (a potažmo pohlavním dimorfismu velikostí těla) v relativně optimálních podmínkách, budu schopna také sestavit datasety, určené pro prozkoumání plasticity délek života v odpovědi na různé environmentální faktory.

Můžeme také podotknout, že kromě malého počtu dat, jsou výsledky významně ovlivněny původem dat. Jelikož všechna zpracovaná data jsou laboratorního původu. V mé rešerši je popsáno mnoho příkladů, jak může být délka života hmyzu ovlivněna v přírodě. Nabízí se tedy otázka, zda nám data mohou pomoci odhalit ekologii a skutečné životní historie jednotlivých taxonomických skupin. Na druhou stranu, optimální laboratorní podmínky mohou poskytnout prostor pro zjištění skutečných délek života, kterých je hmyz schopen dosáhnout bez vnějších vlivů. V tom případě je ale důležité již znát potřeby zkoumaného druhu, aby se tím zachovala zmíněná výhoda laboratorních vzorků.

7. Závěr

Pomocí rigidní meta-analýzy byla prokázána obecná tendence delšího života samic než samců v rámci celé třídy hmyzu. Stejně tak i pro jednotlivé řády blanokřídlých a polokřídlých, pro které bylo sesbíráno relativně dostatečné množství dat. Pro motýli pak pohlavní rozdíly v délce života nebyly nalezeny. Tyto výsledky jsou nejspíše úzce spojeny s jejich životními strategiemi vybranými pro vypořádání se s environmentálními faktory ve vztahu s pohlavně specifickými reprodukčními nároky.

Doplňující meta-analýza potvrdila větší velikost těla samic než samců v rámci celé třídy hmyzu. Kupodivu se tento trend přímo neprojevil do délky života samic, jelikož pozitivní vztahu mezi mírou pohlavního dimorfismu ve velikosti těla a rozdíly v délce života mezi pohlavími vyšel pouze marginálně průkazný. Je tedy důležité

pokračovat v rozšiřování mé detailní databáze, aby bylo možné existenci tohoto vztahu skutečně potvrdit či vyvrátit. Samozřejmě se nejedná pouze o analýzu tohoto vztahu, ale rozšířená databáze může do budoucna pomoci objasnit další zákonitosti životních strategií hmyzu a jeho jednotlivých řádů a čeledí, pro něž ucelená analýza faktorů ovlivňujících délku života dospělců stále chybí.

8. Přehled literatury a použitých zdrojů

Adamo, S. A., Kovalko, I. & Mosher, B., 2013. The behavioural effects of predator-induced stress responses in the cricket (*Gryllus texensis*): The upside of the stress response. *Journal of Experimental Biology*, 15 12, 216(24), pp. 4608-4614.

Adler, M. I. & Bonduriansky, R., 2011. The dissimilar costs of love and war: Age-specific mortality as a function of the operational sex ratio. *Journal of Evolutionary Biology*, 6, 24(6), pp. 1169-1177.

Adler, M. I., Cassidy, E. J., Fricke, C. & Bonduriansky, R., 2013. The lifespan-reproduction trade-off under dietary restriction is sex-specific and context-dependent. *Experimental gerontology*, 6, 48(6), pp. 539-548.

Ahmad, S., 1992. Biochemical defence of pro-oxidant plant allelochemicals by herbivorous insects. *Biochemical Systematics and Ecology*, 1 6, 20(4), pp. 269-296.

Alizon, S., Hurford, A., Mideo, N. & Van Baalen, M., 2009. *Virulence evolution and the trade-off hypothesis: History, current state of affairs and the future*. s.l.:s.n.

Andersson, M. & Iwasa, Y., 1996. *Sexual selection*. Princeton, NJ: Princeton University Press.

Angelibert, S. & Giani, N., 2003. Dispersal characteristics of three odonate species in a patchy habitat. *Ecography*, 2, 26(1), pp. 13-20.

Archer, C. R. et al., 2012. Sexual selection affects the evolution of lifespan and ageing in the decorated cricket *gryllodes sigillatus*. *Evolution*, 10, 66(10), pp. 3088-3100.

Arnqvist, G. & Nilsson, T., 2000. The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. *Animal behaviour*, 60(2), pp. 145-164.

Arnqvist, G. & Rowe, L., 2005. *Sexual Conflict*. Princeton, NJ: Princeton University Press.

Austad, S. N., 2006. Why women live longer than men: Sex differences in longevity. *Gender Medicine*, 1 6, 3(2), pp. 79-92.

Austad, S. N., 2011. Sex differences in longevity and aging. In: *Handbook of the Biology of Aging*. s.l.:Elsevier Inc., pp. 479-495.

Austad, S. N. & Fischer, K. E., 2016. Sex Differences in Lifespan. *Cell metabolism*, 6, 23(6), pp. 1022-1033.

Badyaev, A. V., Hill, G. E. & Weckworth, B. V., 2002. SPECIES DIVERGENCE IN SEXUALLY SELECTED TRAITS: INCREASE IN SONG ELABORATION IS

RELATED TO DECREASE IN PLUMAGE ORNAMENTATION IN FINCHES. *Evolution*, 2, 56(2), pp. 412-419.

Barreaux, A. M., Stone, C. M., Barreaux, P. & Koella, J. C., 2018. The relationship between size and longevity of the malaria vector *Anopheles gambiae* (s.s.) depends on the larval environment. *Parasites and Vectors*, 8, 11(1), pp. 1-9.

Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M. & Walker, S. C., 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 10, 67(1), pp. 1-48.

Beck, J. & Fiedler, K., 2008. Adult life spans of butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea + Hesperioidea): broadscale contingencies with adult and larval traits in multi-species comparisons. *Biological Journal of the Linnean Society*, 96(1), pp. 166-184.

Beckman, K. B. & Ames, B. N., 1998. The free radical theory of aging matures. *Physiological Reviews*, 78(2), pp. 547-581.

Bell, A. M., 2007. Future directions in behavioural syndromes research. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 22 3, 274(1611), pp. 755-761.

Bell, W. J., Roth, L. M. (. M. & Nalepa, C. A., 2007. *Cockroaches : ecology, behavior, and natural history*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.

Berger, C. & Hansen, A., 2004. *Dragonflies*. 1 ed. Mechanicsburg: Stackpole books.

Berry, R. J. & Bronson, F. H., 1992. Life History AND BIOECONOMY OF THE House Mouse. *Biological Reviews*, 1 11, 67(4), pp. 519-550.

Beta, T. & Ndolo, V. U., 2019. Postharvest Technologies. In: *Sorghum and Millets*. 2 ed. s.l.:Elsevier, pp. 69-84.

Bilde, T. et al., 2009. Sex differences in the genetic architecture of lifespan in a seed beetle: Extreme inbreeding extends male lifespan. *BMC Evolutionary Biology*, 6 2, 9(1), p. 33.

Blackburn, T. M., 1991. A Comparative Examination of Life-Span and Fecundity in Parasitoid Hymenoptera. *The Journal of Animal Ecology*, 2, 60(1), p. 151.

Blanckenhorn, W. U., 2005. Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology*, 11, 111(11), pp. 977-1016.

Blanckenhorn, W. U. et al., 2007. Proximate causes of Rensch's rule: does sexual size dimorphism in arthropods result from sex differences in development time?. *The American naturalist*, 2, 169(2), pp. 245-257.

Bonduriansky, R., 2014. Sexual conflict, life span, and aging. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 6(8).

Bonduriansky, R., Maklakov, A., Zajitschek, F. & Brooks, R., 2008. Sexual selection, sexual conflict and the evolution of ageing and life span. *Functional Ecology*, 6, 22(3), pp. 443-453.

- Bonte, J., De Ro, M., Conlong, D. & De Clercq, P., 2012. Thermal biology of the predatory bugs orius thripoborus and O. naivashae (Hemiptera: Anthocoridae). *Environmental Entomology*, 41(4), pp. 989-996.
- Borges, R. M., 2009. *Phenotypic plasticity and longevity in plants and animals: Cause and effect?*. s.l.:s.n.
- Bourke, A. F. & Franks, N. R., 1995. *Social Evolution in Ants*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Braby, M. F., 1995. Reproductive seasonality in tropical satyrine butterflies: strategies for the dry season. *Ecological Entomology*, 20(1), pp. 5-17.
- Breed, M. D., Michener, C. D., Evans, H. E. & Aoki, S., 2019. Soldiers and Altruistic Dispersal in Aphids. In: *The Biology of Social Insects*. s.l.:CRC Press, pp. 154-158.
- Brittain, J. E., 1982. BIOLOGY OF MAYFLIES. *Annual Review of Entomology*, 1 1, 27(1), pp. 119-147.
- Brooks, R. C. & Garratt, M. G., 2017. Life history evolution, reproduction, and the origins of sex-dependent aging and longevity. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1 2, 1389(1), pp. 92-107.
- Broughton, S. J. et al., 2005. Longer lifespan, altered metabolism, and stress resistance in Drosophila from ablation of cells making insulin-like ligands. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 22 2, 102(8), pp. 3105-3110.
- Cabello, D. R. & Galíndez, I., 1998. Vital Statistics of Panstrongylus geniculatus (Latreille 1811) (Hemiptera: Reduviidae) under Experimental Conditions. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 93(2), pp. 257-262.
- Cambefort, Y. & Hanski, I., 1991. Dung beetle population biology. In: *Dung beetle Ecology*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Campbell, B. G., 1972. *Sexual selection and the descent of man: the Darwinian pivot*. s.l.:s.n.
- Carey, J. R., 2001a. Insect Biodemography. *Annual Review of Entomology*, 1, 46(1), pp. 79-110.
- Carey, J. R., 2001b. Demographic mechanisms for the evolution of long life in social insects. *Experimental Gerontology*, 36(4-6), pp. 713-722.
- Carey, J. R. et al., 2008. Longevity-fertility trade-offs in the tephritid fruit fly, Anastrepha ludens, across dietary-restriction gradients. *Aging Cell*, 8, 7(4), pp. 470-477.
- Carey, J. R. et al., 1995. A Male-Female Longevity Paradox in Medfly Cohorts. *The Journal of Animal Ecology*, 1, 64(1), p. 107.
- Carrillo, A. E. & Flouris, A. D., 2011. Caloric restriction and longevity: effects of reduced body temperature. *Ageing research reviews*, 1, 10(1), pp. 153-162.

- Catoni, C., Peters, A. & Martin Schaefer, H., 2008. *Life history trade-offs are influenced by the diversity, availability and interactions of dietary antioxidants*. s.l.:s.n.
- Cingolani, M. F., Roggiro, M. F., Barakat, M. C. & Liljeström, G. G., 2020. Polyandry and trade-off between fecundity and longevity in female *Dichelops furcatus* (Hemiptera: Pentatomidae). *Bulletin of Entomological Research*, 2, 110(1), pp. 155-160.
- Cleary, D. F. & Grill, A., 2004. Butterfly response to severe ENSO-induced forest fires in Borneo. *Ecological Entomology*, 12, 29(6), pp. 666-676.
- Clutton-Brock, T. H. & Parker, G. A., 1995. Sexual coercion in animal societies. *Animal Behaviour*, 1 5, 49(5), pp. 1345-1365.
- Comfort, A., 1956. *The biology of senescence..* New York: Rinehart.
- Corbet, P. S., 1980. Biology of Odonata. *Annual Review of Entomology*, 28 1, 25(1), pp. 189-217.
- Cordero-Rivera, A. & Stoks, R., 2008. Mark-recapture studies and demography. *Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research*, 28 8, pp. 7-20.
- Corona, M. & Robinson, G. E., 2006. Genes of the antioxidant system of the honey bee: annotation and phylogeny. *Insect Molecular Biology*, 10, 15(5), pp. 687-701.
- Costa, J. T., 2006. *The other insect societies*. s.l.:Belknap Press of Harvard University Press.
- Costantini, D., Dell'Araccia, G. & Lipp, H. P., 2008. Long flights and age affect oxidative status of homing pigeons (*Columba livia*). *Journal of Experimental Biology*, 1 2, 211(3), pp. 377-381.
- Courtney, G. W. & Cranston, P. S., 2015. Order Diptera. In: *Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates: Ecology and General Biology: Fourth Edition*. s.l.:Elsevier Inc., pp. 1043-1058.
- Courtney, S. P., 1985. Apparency in Coevolving Relationships. *Oikos*, 3, 44(1), p. 91.
- Courtney, S. P., 1986. The Ecology of Pierid Butterflies: Dynamics and Interactions. *Advances in Ecological Research*, 1 1, 15(C), pp. 51-131.
- Crespi, B. J., 1992. Eusociality in Australian gall thrips. *Nature*, 359(6397), pp. 724-726.
- Crespi, B. J. et al., 1998. Phylogenetics of Social Behavior in Australian Gall-Forming Thrips: Evidence from Mitochondrial DNA Sequence, Adult Morphology and Behavior, and Gall Morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2, 9(1), pp. 163-180.
- Crespi, B. J. & Yanega, D., 1995. The definition of eusociality. *Behavioral Ecology*, 3, 6(1), pp. 109-115.

- Crudgington, H. S. & Siva-Jothy, M. T., 2000. Genital damage, kicking and early death. *Nature*, 19 10, 407(6806), pp. 855-856.
- Culver, D. C., 1982. *Cave Life : Evolution and Ecology*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- Daly, M., 1978. The Cost of Mating. *The American Naturalist*, 15 7, 112(986), pp. 771-774.
- Darwin, C. R., 1871. *The Descent of Man, and Selection in relation to Sex*. 1 ed. London: John Murray.
- Davies, K., 1999. The Broad Spectrum of Responses to Oxidants in Proliferating Cells: A New Paradigm for Oxidative Stress. *IUBMB Life*, 1 7, 48(1), pp. 41-47.
- Davis, R. B. et al., 2016. An ordination of life histories using morphological proxies: Capital vs. income breeding in insects. *Ecology*, 1 8, 97(8), pp. 2112-2124.
- De Loof, A., 2011. *Longevity and aging in insects: Is reproduction costly; cheap; beneficial or irrelevant? A critical evaluation of the "trade-off" concept*. s.l.:Pergamon.
- De Magalhães, J. P. & Costa, J., 2009. A database of vertebrate longevity records and their relation to other life-history traits. *Journal of evolutionary biology*, 8, 22(8), pp. 1770-1774.
- De Magalhães, J. P., Costa, J. & Church, G. M., 2007. An Analysis of the Relationship Between Metabolism, Developmental Schedules, and Longevity Using Phylogenetic Independent Contrasts. *The Journals of Gerontology: Series A*, 2, 62(2), pp. 149-160.
- Dean, J. M., 1981. The relationship between lifespan and reproduction in the grasshopper *Melanoplus*. *Oecologia*, 3, 48(3), pp. 385-388.
- Depczynski, M. & Bellwood, D. R., 2005. Shortest recorded vertebrate lifespan found in a coral reef fish. *Current Biology*, 4, 15(8), pp. R288-R289.
- DiLoreto, R. & Murphy, C. T., 2015. The cell biology of aging. *Molecular biology of the cell*, 12, 26(25), pp. 4524-4531.
- Dirks, A. J. & Leeuwenburgh, C., 2006. Caloric restriction in humans: potential pitfalls and health concerns. *Mechanisms of ageing and development*, 127(1), pp. 1-7.
- Dixon, A. F. & Agarwala, B. K., 2002. Triangular fecundity function and ageing in ladybird beetles. *Ecological Entomology*, 8, 27(4), pp. 433-440.
- Dröge, W. & Schipper, H. M., 2007. Oxidative stress and aberrant signaling in aging and cognitive decline. *Aging Cell*, 6, 6(3), pp. 361-370.
- Drury, J. P. & Gowaty, P. A., 2009. Social Selection, Sexual Selection, and Sexual Conflict. In: *Encyclopedia of Animal Behavior*. s.l.:Elsevier Inc., pp. 273-280.
- Dumont, H. J. & Hinnekint, B. O. N., 1973. Mass migration in dragonflies, especially in *Libellula quadrimaculata* L.: a review, a new ecological approach and a new hypothesis.. *Odonatologica*, 2(1), pp. 1-20.

- Edmunds, G. F. & McCafferty, W. P., 1988. The Mayfly Subimago. *Annual Review of Entomology*, 1 1, 33(1), pp. 509-527.
- Edwards, P. B., 1988. Field ecology of a brood-caring dung beetle *Kheper nigroaeneus*-habitat predictability and life history strategy. *Oecologia*, 75(4), pp. 527-534.
- Ehrlich, P. R., 1986. The structure and dynamics of butterfly populations.. *The Biology of Butterflies*, pp. 25-40.
- Eleftherianos, I. & Castillo, J. C., 2012. *Molecular mechanisms of aging and immune system regulation in Drosophila*. s.l.:MDPI AG.
- Engelmann, F., 1970. *The physiology of insect reproduction*.. 1 ed. s.l.:Pergamon Press.
- Esperk, T., Tammaru, T., Nylin, S. & Teder, T., 2007. Achieving high sexual size dimorphism in insects: females add instars. *Ecological Entomology*, 6, 32(3), pp. 243-256.
- Evans, E. W., 1988. Community Dynamics of Prairie Grasshoppers Subjected to Periodic Fire: Predictable Trajectories or Random Walks in Time?. *Oikos*, 6, 52(3), p. 283.
- Federici, B. A., 2009. Pathogens of insects. In: *Encyclopedia of Insects*. s.l.:Elsevier Inc., pp. 757-765.
- Felton, G. W. & Summers, C. B., 1995. Antioxidant systems in insects. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 29(2), pp. 187-197.
- Finch, C., 1990. *Longevity, senescence, and the genome*.. Chicago: University of Chicago Press.
- Flatt, T., 2014. Plasticity of lifespan: a reaction norm perspective. *The Proceedings of the Nutrition Society*, 9.73(4).
- Flegr, J., 2005. *Evoluční biologie*. Praha: Academia.
- Fowler, K. & Partridge, L., 1989. A cost of mating in female fruitflies. *Nature*, 338(6218), pp. 760-761.
- Fox, C. W., Dublin, L. & Pollitt, S. J., 2003. Gender differences in lifespan and mortality rates in two seed beetle species. *Functional Ecology*, 10, 17(5), pp. 619-626.
- Fox, C. W. et al., 2006. The genetic architecture of life span and mortality rates: Gender and species differences in inbreeding load of two seed-feeding beetles. *Genetics*, 174(2), pp. 763-773.
- Frank, S. A., 1996. Models of parasite virulence. *Quarterly Review of Biology*, 71(1), pp. 37-78.
- Gaillard, J. M. & Lemaître, J. F., 2020. *An integrative view of senescence in nature*. s.l.:Blackwell Publishing Ltd.

- Gandhi, K. J. et al., 2007. *Physical effects of weather events on the abundance and diversity of insects in North American forests*. s.l.:National Research Council of Canada.
- Gangwere, S. K., Muralirangan, M. C. & Muralirangan, M., 1997. *The bionomics of grasshoppers, katydids and their kin*. s.l.:CAB International, Wallingford.
- García-Robledo, C. & Horvitz, C. C., 2012. Parent–offspring conflicts, “optimal bad motherhood” and the “mother knows best” principles in insect herbivores colonizing novel host plants. *Ecology and Evolution*, 7, 2(7), p. 1446.
- Gardiner, T., Hill, J. & Chesmore, D., 2005. *Review of the methods frequently used to estimate the abundance of orthoptera in grassland ecosystems*. s.l.:s.n.
- Gavrilova, N. S. et al., 1998. Evolution, mutations, and human longevity: European royal and noble families. *Human biology*, 8, 70(4), p. 799—804.
- Giberson, D. J. & Rosenberg, D. M., 1992. Egg Development in *Hexagenia limbata* (Ephemeroptera:Ephemeridae) from Southern Indian Lake, Manitoba: Temperature Effects and Diapause. *Journal of the North American Benthological Society*, 6, 11(2), pp. 194-203.
- Gilbert, L. E., 1972. Pollen Feeding and Reproductive Biology of *Heliconius* Butterflies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1 6, 69(6), pp. 1403-1407.
- Gill, H., Goyal, G. & Chahil, G., 2017. Insect Diapause: A Review. *Journal of Agricultural Science and Technology*, pp. 454-473 .
- Ginter, E. & Simko, V., 2013. Women live longer than men. *Bratislava Medical Journal*, 114(02), pp. 45-49.
- Griffin, R. M. et al., 2018. Sex differences in adult mortality rate mediated by early-life environmental conditions. *Ecology letters*, 2, 21(2), pp. 235-242.
- Gripenberg, S., Mayhew, P. J., Parnell, M. & Roslin, T., 2010. A meta-analysis of preference-performance relationships in phytophagous insects. *Ecology letters*, 3, 13(3), pp. 383-393.
- Gullan, P. J. & Cranston, P. S., 2010. *The insects : an outline of entomology*. s.l.:Wiley-Blackwell.
- Gwynne, D. T., 2007. Sexual Conflict over Nuptial Gifts in Insects. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.ento.53.103106.093423>, 12, Volume 53, pp. 83-101.
- Hahn, D. A. & Denlinger, D. L., 2007. Meeting the energetic demands of insect diapause: Nutrient storage and utilization. *Journal of Insect Physiology*, 8, 53(8), pp. 760-773.
- Hamilton, J. G. & Zalucki, M. P., 1993. Interactions between a specialist herbivore, *Crociosema plebejana*, and its host plants *Malva parviflora* and cotton, *Gossypium*

- hirsutum: Oviposition preference. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 66(3), pp. 207-212.
- Hamilton, W. D., 1966. The moulding of senescence by natural selection. *Journal of Theoretical Biology*, 19, 12(1), pp. 12-45.
- Han, C. S. & Jablonski, P. G., 2010. Male water striders attract predators to intimidate females into copulation. *Nature Communications*, 108, 1(5), pp. 1-6.
- Hanula, J. L. & Wade, D. D., 2003. Influence of long-term dormant-season burning and fire exclusion on ground-dwelling arthropod populations in longleaf pine flatwoods ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 33, 175(1-3), pp. 163-184.
- Hayward, A. D. et al., 2015. Asynchrony of senescence among phenotypic traits in a wild mammal population. *Experimental Gerontology*, 56, Volume 71, pp. 56-68.
- Hazzard, W. R., 1986. Biological Basis of the Sex Differential in Longevity. *Journal of the American Geriatrics Society*, 34(6), pp. 455-471.
- Healy, K. et al., 2014. Ecology and mode-of-life explain lifespan variation in birds and mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 76, 281(1784).
- Hedrick, A. V. & Kortet, R., 2012. Sex differences in the repeatability of boldness over metamorphosis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 3, 66(3), pp. 407-412.
- Hervant, F., Mathieu, J. & Durand, J., 2001. Behavioural, physiological and metabolic responses to long-term starvation and refeeding in a blind cave-dwelling (*Proteus anguinus*) and a surface-dwelling (*Euproctus asper*) salamander. *Journal of Experimental Biology*, 1, 204(2), pp. 269-281.
- Hochkirch, A. & Gröning, J., 2008. Sexual size dimorphism in Orthoptera - a review. *Journal of Orthoptera Research*, pp. 189-196.
- Holden, C., 1987. Why do women live longer than men?. *Science*, 238(4824), pp. 158-160.
- Hölldobler, B. & Wilson, E. O., 1990. *The ants*. s.l.:Belknap Press of Harvard University Press.
- Hölldobler, B., Wilson, E. O. & Nelson, M. C., 2009. *The superorganism : the beauty, elegance, and strangeness of insect societies*. 1 ed. New York: W.W. Norton & Company.
- Holliday, R., 1989. Food, reproduction and longevity: is the extended lifespan of calorie-restricted animals an evolutionary adaptation?. *BioEssays : news and reviews in molecular, cellular and developmental biology*, 10(4), pp. 125-127.
- Holm, S. et al., 2016. A comparative perspective on longevity: the effect of body size dominates over ecology in moths. *Journal of Evolutionary Biology*, 12, 29(12), pp. 2422-2435.
- Holm, S. et al., 2022. A comparative study on insect longevity: tropical moths do not differ from their temperate relatives. *Evolutionary Ecology*.

- Honěk, A., 1993. Intraspecific Variation in Body Size and Fecundity in Insects: A General Relationship. *Oikos*, 4, 66(3), p. 483.
- Hooper, A. K. et al., 2017. Ontogenetic timing as a condition-dependent life history trait: High-condition males develop quickly, peak early, and age fast. *Evolution*, 1 3, 71(3), pp. 671-685.
- Houston, A. I., McNamara, J. M., Barta, Z. & Klasing, K. C., 2007. The effect of energy reserves and food availability on optimal immune defence. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 11, 274(1627), p. 2835.
- Houston, A. I. et al., 2007. Capital or income breeding? A theoretical model of female reproductive strategies. *Behavioral Ecology*, 1, 18(1), pp. 241-250.
- Hulbert, A. J., Pamplona, R., Buffenstein, R. & Buttemer, W. A., 2007. Life and death: metabolic rate, membrane composition, and life span of animals. *Physiological reviews*, 10, 87(4), pp. 1175-1213.
- Hunt, J. et al., 2004. High-quality male field crickets invest heavily in sexual display but die young. *Nature*, 23 12, 432(7020), pp. 1024-1027.
- Huyssteen, P. & Samways, M., 2009. Overwintering dragonflies in an african savanna (anisoptera: gomphidae, libellulidae). *Odonatologica*, 1 6, Volume 38, pp. 167-172.
- Chapman, A. D., Australian Biodiversity Information Services. & Australia. Department of the Environment and Heritage., 2006. *Numbers of living species in Australia and the world*. s.l.:Australian Govt., Dept. of the Environment and Heritage.
- Chapman, T. et al., 1995. Cost of mating in *Drosophila melanogaster* females is mediated by male accessory gland products. *Nature*, 19 1, 373(6511), pp. 241-244.
- Chapman, T., Miyatake, T., Smith, H. K. & Partridge, L., 1998. Interactions of mating, egg production and death rates in females of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 7 10, 265(1408), pp. 1879-1894.
- Choi, K. H. et al., 2000. Developmental and life history characteristics of the oyster mushroom fly, *Coboldia fuscipes* (Diptera: Scatopsidae). *Applied Entomology and Zoology*, 35(4), pp. 495-498.
- Jaleel, W. et al., 2018. Using Two-Sex Life Table Traits to Assess the Fruit Preference and Fitness of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Economic Entomology*, 12, 111(6), pp. 2936-2945.
- Jamieson, I. G., Forbes, M. R. L. & McKnight, E., 2000. Mark-recapture study of mountain stone weta *Hemideina maori* (Orthoptera: Anostostomatidae) on rock tor 'islands'. *New Zealand Journal of Ecology*, 2(24).
- Janz, N., Bergström, A. & Sjögren, A., 2005. The role of nectar sources for oviposition decisions of the common blue butterfly *Polyommatus icarus*. *Oikos*, 6, 109(3), pp. 535-538.

- Jervis, M. A., Ellers, J. & Harvey, J. A., 2007. Resource Acquisition, Allocation, and Utilization in Parasitoid Reproductive Strategies. *Annual Review of Entomology*, 12, Volume 53, pp. 361-385.
- Jervis, M. A., Ferns, P. N. & Heimpel, G. E., 2003. Body size and the timing of egg production in parasitoid wasps: A comparative analysis. *Functional Ecology*, 6, 17(3), pp. 375-383.
- Jervis, M., Jervis, M. & Kidd, N., 2005. *Insects as natural enemies : a practical perspective*. New York: Springer.
- Johnson, C. A. et al., 2016. Effects of temperature and resource variation on insect population dynamics: the bordered plant bug as a case study. *Functional Ecology*, 17, 30(7), pp. 1122-1131.
- Jones, O. R. et al., 2014. Diversity of ageing across the tree of life. *Nature*, 505(7482), pp. 169-173.
- Kaitala, A., 1991. Phenotypic Plasticity in Reproductive Behaviour of Waterstriders: Trade-Offs Between Reproduction and Longevity During Food Stress. *Functional Ecology*, 5(1), p. 12.
- Karban, R., 1982. Experimental removal of 17-year cicada nymphs and growth of host apple trees. - Abstract - Europe PMC. *Journal of the New York Entomological Society*, 16, 90(2), pp. 74-81.
- Karban, R., 1984. Opposite density effects of nymphal and adult mortality for periodical cicadas. *Ecology*, 65(5), pp. 1656-1661.
- Keller, L. & Genoud, M., 1997. Extraordinary lifespans in ants: A test of evolutionary theories of ageing. *Nature*, 389(6654), pp. 958-960.
- Kelly, C. D., 2015. Male-biased sex ratios and plasticity in post-insemination behaviour in the New Zealand stick insect *Micrarchus hystricleus*. *Behaviour*, 3, 152(5), pp. 653-666.
- Kenyon, C. J., 2010. The genetics of ageing. *Nature* 2010 464:7288, 3, 464(7288), pp. 504-512.
- Kirkwood, T. B., 1977. Evolution of ageing. *Nature*, 270(5635), pp. 301-304.
- Kirkwood, T. B., 2005. Understanding the Odd Science of Aging. *Cell [online]*, pp. 120(4):437-47.
- Kirkwood, T. B. & Austad, S. N., 2000. Why do we age?. *Nature*, 9 11, 408(6809), pp. 233-238.
- Kirkwood, T. B. L., 1996. Human senescence. *BioEssays*, 18(12), pp. 1009-1016.
- Kirkwood, T. B. L., Holliday, R., Maynard Smith, J. & Holliday, R., 1979. The evolution of ageing and longevity. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 219, 205(1161), pp. 531-546.

- Kirkwood, T. B. L. et al., 1991. Evolution of senescence: late survival sacrificed for reproduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 294, 332(1262), pp. 15-24.
- Kirkwood, T. B. & Shanley, D. P., 2005. Food restriction, evolution and ageing. *Mechanisms of ageing and development*, 126(9), pp. 1011-1016.
- Kotiaho, J. S., 2001. Costs of sexual traits: A mismatch between theoretical considerations and empirical evidence. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 76(3), pp. 365-376.
- Kotiaho, J. S. & Simmons, L. W., 2003. Longevity cost of reproduction for males but no longevity cost of mating or courtship for females in the male-dimorphic dung beetle *Onthophagus binodis*. *Journal of Insect Physiology*, 49(9), pp. 817-822.
- Kramer, B. H. et al., 2021. Oxidative stress and senescence in social insects: a significant but inconsistent link?. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 4, 376(1823), p. 20190732.
- Kramer, B. H. & Schaible, R., 2013. Life Span Evolution in Eusocial Workers-A Theoretical Approach to Understanding the Effects of Extrinsic Mortality in a Hierarchical System. *PLoS ONE*, 15 4.8(4).
- Kristan, D. M., 2008. Calorie restriction and susceptibility to intact pathogens. *Age*, 9, 30(2-3), p. 147.
- Kučerová, L. et al., 2016. Slowed aging during reproductive dormancy is reflected in genome-wide transcriptome changes in *Drosophila melanogaster*. *BMC Genomics*, 13 1.17(1).
- Lack, D., 1954. *The natural regulation of animal numbers*. Oxford: Clarendon Press.
- Lavoie, K. H. et al., 2007. The biology and ecology of North American cave crickets. *Journal of Cave and Karst Studies*, 69(1), p. 134.
- Lawniczak, M. K. et al., 2007. Mating and immunity in invertebrates. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 22(1), pp. 48-55.
- Leather, S. R., Beare, J. A., Cooke, R. C. A. & Fellowes, M. D. E., 1998. Are differences in life history parameters of the pine beauty moth *Panolis flammea* modified by host plant quality or gender?. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 6, 87(3), pp. 237-243.
- Lee, K. P., Simpson, S. J. & Wilson, K., 2008. Dietary protein-quality influences melanization and immune function in an insect. *Functional Ecology*, 12, 22(6), pp. 1052-1061.
- Lehane, M. J., 1991. *Biology of Blood-Sucking Insects*. London: HarperCollins.
- Lemaître, J. F. et al., 2020. Sex differences in adult lifespan and aging rates of mortality across wild mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 144, 117(15), pp. 8546-8553.

- Levine, R. L., 2002. Carbonyl modified proteins in cellular regulation, aging, and disease,. *Free Radical Biology and Medicine*, 5, 32(9), pp. 790-796.
- Li, H. et al., 2010. Taxonomic and bionomic notes on the white spot assassin bug *Platyeris biguttatus* (Linnaeus) (Hemiptera: Reduviidae: Reduviinae). *Zootaxa*, 13 10, Issue 2644, pp. 47-56.
- Lindstedt, S. L. & Calder, W. A., 1981. Body Size, Physiological Time, and Longevity of Homeothermic Animals. *The Quarterly Review of Biology*, 3, 56(1), pp. 1-16.
- Lloyd, M., 1987. A Successful Rearing of 13-year Periodical Cicadas Beyond Their Present Range and Beyond That of 17-year Cicadas. *American Midland Naturalist*, 4, 117(2), p. 362.
- Lopes, R. B. & Alves, S. B., 2005. Effect of Gregarina sp. parasitism on the susceptibility of *Blattella germanica* to some control agents. *Journal of Invertebrate Pathology*, 3, 88(3), pp. 261-264.
- Lövei, G. L. & Sunderland, K. D., 1996. Ecology and Behavior of Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae). *Annual Review of Entomology*, 28 1, 41(1), pp. 231-256.
- Lovich, J. E. & Gibbons, J. W., 1992. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism.. *Growth, Development, and Aging : GDA*, 1, 56(4), pp. 269-281.
- Lucas, E. R. & Keller, L., 2020. The co-evolution of longevity and social life. *Functional Ecology*, 1 1, 34(1), pp. 76-87.
- Luttbeg, B. & Kerby, J. L., 2005. Are scared prey as good as dead?. *Trends in Ecology and Evolution*, 1 8, 20(8), pp. 416-418.
- Magnhagen, C., 1991. Predation risk as a cost of reproduction. *Trends in Ecology and Evolution*, 6, 6(6), pp. 183-186.
- Magwere, T., Chapman, T. & Partridge, L., 2004. Sex Differences in the Effect of Dietary Restriction on Life Span and Mortality Rates in Female and Male *Drosophila Melanogaster*. *Journals of Gerontology - Series A Biological Sciences and Medical Sciences*, 59(1), pp. 3-9.
- Maklakov, A. A. & Lummaa, V., 2013. Evolution of sex differences in lifespan and aging: causes and constraints. *BioEssays : news and reviews in molecular, cellular and developmental biology*, 8, 35(8), pp. 717-724.
- Maklakov, A. A. et al., 2008. Sex-specific fitness effects of nutrient intake on reproduction and lifespan. *Current biology*, 7, 18(14), pp. 1062-1066.
- Malod, K. et al., 2017. Effects of macronutrient intake on the lifespan and fecundity of the marula fruit fly, *Ceratitis cosyra* (Tephritidae): Extreme lifespan in a host specialist. *Ecology and Evolution*, 11, 7(22), p. 9808.
- Mautz, B. S., Rode, N. O., Bonduriansky, R. & Rundle, H. D., 2019. Comparing ageing and the effects of diet supplementation in wild vs. captive antler flies, *Protophiophila litigata*. *Journal of Animal Ecology*, 12, 88(12), pp. 1913-1924.

- Mayhew, P. J., 2001. Herbivore host choice and optimal bad motherhood. *Trends in Ecology & Evolution*, 4, 16(4), pp. 165-167.
- Maynard Smith, J., 1956. Fertility, mating behaviour and sexual selection in *Drosophila Subobscura*. *Journal of Genetics*, 5, 54(2), pp. 261-279.
- Maynard Smith, J., 1958. The Effects of Temperature and of Egg-Laying on the Longevity of *Drosophila Subobscura*. *Journal of Experimental Biology*, 35(4), pp. 832-842.
- Medawar, P. B., 1952. *An unsolved problem of biology*. London: H. K. Lewis.
- Metcalf, N. B. & Monaghan, P., 2001. *Compensation for a bad start: Grow now, pay later?*. s.l.:s.n.
- Moatt, J. P., Nakagawa, S., Lagisz, M. & Walling, C. A., 2016. The effect of dietary restriction on reproduction: a meta-analytic perspective. *BMC Evolutionary Biology*, 10, 16(1), pp. 1-9.
- Molleman, F., Rimmel, T. & Sam, K., 2016. Phenology of Predation on Insects in a Tropical Forest: Temporal Variation in Attack Rate on Dummy Caterpillars. *Biotropica*, 13, 48(2), pp. 229-236.
- Mota, M. D., Abrahão, A. R. & Oliveira, H. N., 2005. Genetic and environmental parameters for racing time at different distances in Brazilian Thoroughbreds. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 12, 122(6), pp. 393-399.
- Munshi-South, J. & Wilkinson, G. S., 2010. Bats and birds: Exceptional longevity despite high metabolic rates. *Ageing Research Reviews*, 1, 9(1), pp. 12-19.
- Narisu, J. A. L. & Schell, S. P., 1999. ADVANCES IN APPLIED ECOLOGICAL TECHNIQUES A novel mark±recapture technique and its application to monitoring the direction and distance of local movements of rangeland grasshoppers (Orthoptera:Acrididae) in the context of pest management. *Journal of Applied Ecology*, 36(4), pp. 604-617.
- Niemelä, P. T., DiRienzo, N. & Hedrick, A. V., 2012. Predator-induced changes in the boldness of naïve field crickets, *Gryllus integer*, depends on behavioural type. *Animal Behaviour*, 17, 84(1), pp. 129-135.
- Nussey, D. H. et al., 2013. Senescence in natural populations of animals: widespread evidence and its implications for bio-gerontology. *Ageing research reviews*, 1, 12(1), pp. 214-225.
- Nussey, D. H. et al., 2006. The rate of senescence in maternal performance increases with early-life fecundity in red deer. *Ecology Letters*, 12, 9(12), pp. 1342-1350.
- Nyström, T., 2005. Role of oxidative carbonylation in protein quality control and senescence. *The EMBO Journal*, 4, 24(7), pp. 1311-1317.
- O'Brien, D. M., Boggs, C. L. & Fogel, M. L., 2003. Pollen feeding in the butterfly *Heliconius charitonia*: Isotopic evidence for essential amino acid transfer from pollen

- to eggs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(1533), pp. 2631-2636.
- Oklejewicz, M. & Daan, S., 2002. Enhanced longevity in tau mutant Syrian hamsters, *Mesocricetus auratus*. *Journal of biological rhythms*, 29 6, 17(3), pp. 210-6.
- Paquin, P. & Coderre, D., 1997. Deforestation and Fire Impact on Edaphic Insect Larvae and Other Macroarthropods. *Environmental Entomology*, 1 2, 26(1), pp. 21-30.
- Parker, G. A., 1979. Sexual Selection and Sexual Conflict. In: M. S. Blum & N. A. Blum, eds. *Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects*. s.l.:Academic Press, pp. 123-166.
- Park, Y. C., Grandcolas, P. & Choe, J. C., 2002. Colony Composition, Social Behavior and Some Ecological Characteristics of the Korean Wood-Feeding Cockroach (*Cryptocercus kyebangensis*). *Zoological Science*, 10, 19(10), pp. 1133-1139.
- Partridge, L., 1986. Sexual Activity and Life Span. In: *Insect Aging*. s.l.:Springer Berlin Heidelberg, pp. 45-54.
- Partridge, L. & Fowler, K. (o. Z. U. o. E. W. M. R. E. E. 3. (. K., 1990. Non-mating costs of exposure to males in female *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology (United Kingdom)*.
- Partridge, L. & Gems, D., 2002. Mechanisms of aging: public or private?. *Nature Reviews Genetics*, 3(3), pp. 165-175.
- Partridge, L., Green, A. & Fowler, K., 1987. Effects of egg-production and of exposure to males on female survival in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology*, 1 1, 33(10), pp. 745-749.
- Partridge, L., Piper, M. D. & Mair, W., 2005. Dietary restriction in *Drosophila*. *Mechanisms of Ageing and Development*, 9, 126(9 SPEC. ISS.), pp. 938-950.
- Paulson, D., 2011. *Dragonflies and damselflies of the East*. s.l.:Princeton University Press.
- Peck, S. B., 1986. Evolution of Adult Morphology and Life-History Characters in Cavernicolous Ptomaphagus Beetles. *Evolution*, 9, 40(5), p. 1030.
- Perry, J. C., Sirot, L. & Wigby, S., 2013. The seminal symphony: How to compose an ejaculate. *Trends in Ecology and Evolution*, 7, 28(7), pp. 414-422.
- Perry, J. C. & Tse, C. T., 2013. Extreme Costs of Mating for Male Two-Spot Ladybird Beetles. *PLoS ONE*, 5 12, 8(12), p. e81934.
- Phelan, J. P. & Austad, S. N., 1989. Natural selection, dietary restriction, and extended longevity. *Growth, development, and aging : GDA*, 53(1-2), pp. 4-6.
- Pickett, S. T. & White, P. S., 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. s.l.:Academic Press.
- Pike, N. & Foster, W. A., 2008. The Ecology of Altruism in a Clonal Insect. In: *Ecology of Social Evolution*. s.l.:Springer Berlin Heidelberg, pp. 37-56.

- Porter, S. D. & Jorgensen, C. D., 1988. Longevity of Harvester Ant Colonies in Southern Idaho. *Journal of Range Management*, 3, 41(2), p. 104.
- Price, P. et al., 2011. *Insect Ecology Behavior, Populations and Communities*. 1 ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Promislow, D. E., 1993. On Size and Survival: Progress and Pitfalls in the Allometry of Life Span. *Journal of Gerontology*, 7, 48(4), pp. B115-B123.
- Punzo, F. & Chavez, S., 2003. Effect of Aging on Spatial Learning and Running Speed in the Shrew (*Cryptotis parva*). *Journal of Mammalogy*, 29 8, 84(3), pp. 1112-1120.
- Qi, X. et al., 2015. De novo transcriptome sequencing and analysis of *Coccinella septempunctata* L. in non-diapause, diapause and diapause-terminated states to identify diapause-associated genes. *BMC Genomics*, 21 12.16(1).
- R Core Team, 2022. *RStudio: Integrated Development Environment for R*. Boston, MA: RStudio, PBC.
- Raina, A. K., 1970. *Callosobruchus* spp. infesting stored pulses (grain legumes) in India and comparative study of their biology.. *Indiana Journal of Entomology*, 32(4), pp. 303-310.
- Redman, E. M., Wilson, K. & Cory, J. S., 2016. Trade-offs and mixed infections in an obligate-killing insect pathogen. *Journal of Animal Ecology*, 1 9, 85(5), pp. 1200-1209.
- Reguera, P., Pomiankowski, A., Fowler, K. & Chapman, T., 2004. Low cost of reproduction in female stalk-eyed flies, *Cyrtodiopsis dalmanni*. *Journal of Insect Physiology*, 1 1, 50(1), pp. 103-108.
- Rommel, T., Tammaru, T. & Mägi, M., 2009. Seasonal mortality trends in tree-feeding insects: A field experiment. *Ecological Entomology*, 2, 34(1), pp. 98-106.
- Resh, V. H. & Cardé, R. T., 2003. *Encyclopedia of insects*. s.l.:Academic Press.
- Reznick, D. N. et al., 2004. Effect of extrinsic mortality on the evolution of senescence in guppies. *Nature*, 28 10, 431(7012), pp. 1095-1099.
- Ricklefs, R. E., 2010a. Life-history connections to rates of aging in terrestrial vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 6, 107(22), pp. 10314-10319.
- Ricklefs, R. E., 2010b. Insights from comparative analyses of aging in birds and mammals. *Aging cell*, 4, 9(2), p. 273.
- Roach, D. A. & Carey, J. R., 2014. Population Biology of Aging in the Wild. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 23 11, 45(1), pp. 421-443.
- Robinson, W. H., 2005. *Handbook of urban insects and arachnids*. s.l.:Cambridge University Press.
- Rodríguez-González, Á. et al., 2018. Effects of adults body size and larvae diet on the fecundity and percent fertility of eggs laid by *Xylotrechus arvicola* (Coleoptera:

- Cerambycidae) females, insect pest in Spanish vineyards. *Entomological Research*, 3, 48(2), pp. 83-91.
- Rogell, B. et al., 2014. Sex-dependent evolution of life-history traits following adaptation to climate warming. *Functional Ecology*, 4, 28(2), pp. 469-478.
- Rohner, P. T. et al., 2018. The evolution of male-biased sexual size dimorphism is associated with increased body size plasticity in males. *Functional Ecology*, 1 2, 32(2), pp. 581-591.
- Rochelle, T. L., Yeung, D. K., Bond, M. H. & Li, L. M. W., 2015. Predictors of the gender gap in life expectancy across 54 nations. *Psychology, Health and Medicine*, 17 2, 20(2), pp. 129-138.
- Rusdea, E., 1996. Adult longevity – A factor stabilizing the abundance of a *Laemostenus schreibersi* population (Coleoptera, Carabidae). In: *Population and Community Ecology for Insect Management and Conservation*. London: CRC Press, pp. 157-166.
- Saha, T. & Raut, S., 1992. Bioecology of the water-bug *Sphaerodema-annulatum fabricus* (Heteroptera, Belostomatidae). *Archiv Fur Hydrobiologie*, 124(2), pp. 239-253.
- Sainmont, J., Andersen, K. H., Varpe, Ø. & Visser, A. W., 2014. Capital versus income breeding in a seasonal environment. *American Naturalist*, 1 10, 184(4), pp. 466-476.
- Samaras, T. T., Storms, L. H. & Elrick, H., 2002. Longevity, mortality and body weight. *Ageing Research Reviews*, 9, 1(4), pp. 673-691.
- Sartori, M., Keller, L., Thomas, A. G. & Passera, L., 1992. Flight energetics in relation to sexual differences in the mating behaviour of a mayfly, *Siphonurus aestivalis*. *Oecologia*, 11, 92(2), pp. 172-176.
- Scharf, I. et al., 2015. Late bloomers and baby boomers: ecological drivers of longevity in squamates and the tuatara. *Global Ecology and Biogeography*, 4, 24(4), pp. 396-405.
- Scharf, I. & Martin, O. Y., 2013. Same-sex sexual behavior in insects and arachnids: Prevalence, causes, and consequences. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 11, 67(11), pp. 1719-1730.
- Scharf, I., Peter, F. & Martin, O. Y., 2013. Reproductive Trade-Offs and Direct Costs for Males in Arthropods. *Evolutionary Biology*, 12 6, 40(2), pp. 169-184.
- Scheirs, J. & De Bruyn, L., 2002. Integrating optimal foraging and optimal oviposition theory in plant-insect research. *Oikos*, 96(1), pp. 187-191.
- Schowalter, T. D., 2011. *Insect Ecology*. Boston: Academic Press.
- Schowalter, T., Lightfoot, D. & Whitford, W., 1999. Diversity of arthropod responses to host-plant water stress in a desert ecosystem in southern New Mexico.. *American Midland naturalist.*, 1 10, 142(2), pp. 281-290.

- Schumacher, P., Weyeneth, A., Weber, D. & Dorn, S. (. o. P. S. A. E. S. F. I. o. T. (. Z. (. , 1997. Long flights in *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera: Tortricidae) measured by a flight mill: influence of sex, mated status and age. *Physiological Entomology (United Kingdom)*.
- Schwenke, R. A., Lazzaro, B. P. & Wolfner, M. F., 2016. Reproduction–Immunity Trade-Offs in Insects. *Annual Review of Entomology*, 11 3, 61(1), pp. 239-256.
- Sih, A., Bell, A. M., Johnson, J. C. & Ziemba, R. E., 2004. Behavioral syndromes: An integrative overview. *Quarterly Review of Biology*, 19 9, 79(3), pp. 241-277.
- Simon, C., 1988. Evolution of 13- and 17-Year Periodical Cicadas (Homoptera: Cicadidae: Magicicada). *American Entomologist*, 1 12, 34(4), pp. 163-176.
- Sinclair, B. J. & Marshall, K. E., 2018. The many roles of fats in overwintering insects. *Journal of Experimental Biology*, 1 3. Volume 121.
- Slos, S. & Stoks, R., 2008. Predation risk induces stress proteins and reduces antioxidant defense. *Functional Ecology*, 1 8, 22(4), pp. 637-642.
- Smith, D. W. & Warner, H. R., 1989. Does genotypic sex have a direct effect on longevity?. *Experimental Gerontology*, 1 1, 24(4), pp. 277-288.
- South, A. & Lewis, S. M., 2011. The influence of male ejaculate quantity on female fitness: A meta-analysis. *Biological Reviews*, 5, 86(2), pp. 299-309.
- Speakman, J. R. & Mitchell, S. E., 2011. Caloric restriction. *Molecular aspects of medicine*, 6, 32(3), pp. 159-221.
- Stearns, S. C., 1992. *The evolution of life histories*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Stillwell, R. C. & Fox, C. W., 2009. Geographic variation in body size, sexual size dimorphism and fitness components of a seed beetle: Local adaptation versus phenotypic plasticity. *Oikos*, 5, 118(5), pp. 703-712.
- Stolnitz, G. J., 1956. A Century of International Mortality Trends: II. *Population Studies*, 7, 10(1), p. 17.
- Stroeymeyt, N., Casillas-Pérez, B. & Cremer, S., 2014. Organisational immunity in social insects. *Current Opinion in Insect Science*, 1 11, 5(1), pp. 1-15.
- Stroeymeyt, N. et al., 2018. Social network plasticity decreases disease transmission in a eusocial insect. *Science*, 23 11, 362(6417), pp. 941-945.
- Studier, E. H., 1996. Composition of bodies of cave crickets (*Hadenoeus subterraneus*), their eggs, and their egg predator, *Neaphaenops tellkampfi*. *American Midland Naturalist*, 136(1), pp. 101-109.
- Studier, E. H., Lavoie, K. H., Wares, W. D. & Linn, J. A., 1986. Bioenergetics of the cave cricket, *Hadenoeus subterraneus*. *Comparative Biochemistry and Physiology -- Part A: Physiology*, 84(3), pp. 431-436.

- Stutt, A. D. & Siva-Jothy, M. T., 2001. Traumatic insemination and sexual conflict in the bed bug *Cimex lectularius*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 8 5, 98(10), pp. 5683-5687.
- Tallamy, D. W. & Wood, T. K., 1986. Convergence Patterns in Subsocial Insects. *Annual Review of Entomology*, 28 1, 31(1), pp. 369-390.
- Tammaru, T. & Haukioja, E., 1996. Capital Breeders and Income Breeders among Lepidoptera: Consequences to Population Dynamics. *Oikos*, 12, 77(3), p. 561.
- Tammaru, T., Tanhuanpää, M., Ruohomäki, K. & Vanatoa, A., 2001. Autumnal moth - Why autumnal?. *Ecological Entomology*, 26(6), pp. 646-654.
- Tang, L. D., Lu, Y. Y. & Zhao, H. Y., 2015. Suitability of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) Pupae for *Spalangia endius* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Environmental Entomology*, 6, 44(3), pp. 689-694.
- Tatar, M. & Yin, C. M., 2001. *Slow aging during insect reproductive diapause: Why butterflies, grasshoppers and flies are like worms*. s.l., s.n., pp. 723-738.
- Tauber, M. J., Tauber, C. A. & Masaki, S., 1986. *Seasonal adaptations of insects*. New York: Oxford University Press.
- Tayeh, N. et al., 2015. Genomic Prediction in Pea: Effect of Marker Density and Training Population Size and Composition on Prediction Accuracy. *Frontiers in Plant Science*, 11, 6(NOVEMBER), p. 941.
- Teder, T., 2014. Sexual size dimorphism requires a corresponding sex difference in development time: a meta-analysis in insects. *Functional Ecology*, 4, 28(2), pp. 479-486.
- Teder, T., Kaasik, A., Taits, K. & Tammaru, T., 2021. Why do males emerge before females? Sexual size dimorphism drives sexual bimaturism in insects. *Biological Reviews*, 12, 96(6), pp. 2461-2475.
- Teder, T. & Tammaru, T., 2005. Sexual size dimorphism within species increases with body size in insects. *Oikos*, 2, 108(2), pp. 321-334.
- Tinkle, D. W., 1969. The Concept of Reproductive Effort and Its Relation to the Evolution of Life Histories of Lizards. *The American Naturalist*, Volume 103, pp. 501-516.
- Tobe, S. S. & Langley, P. A., 1978. Reproductive Physiology of *Glossina*. *Annual Review of Entomology*, 28 1, 23(1), pp. 283-307.
- Trumbo, S. T., 2012. Patterns of Parental Care in Invertebrates. In: N. J. Royle, P. T. Smiseth & M. Kölliker, eds. *The Evolution of Parental Care*. s.l.:Oxford University Press, pp. 81-100.
- Tuljapurkar, S., 1989. An uncertain life: Demography in random environments. *Theoretical Population Biology*, 1 6, 35(3), pp. 227-294.

- Tuljapurkar, S., 1990. Delayed Reproduction and Fitness in Variable Environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 87(3), pp. 1139-1143.
- Vergnes, A., Chantepie, S., Robert, A. & Clergeau, P., 2013. Are urban green spaces suitable for woodland carabids? First insights from a short-term experiment. *Journal of Insect Conservation*, 8, 17(4), pp. 671-679.
- Viechtbauer, W., 2010. Conducting Meta-Analyses in R with the metafor Package. *Journal of Statistical Software*, 8, 36(3), pp. 1-48.
- Vrtílek, M., Žák, J., Pšenička, M. & Reichard, M., 2018. Extremely rapid maturation of a wild African annual fish. *Current biology*, 28(15), pp. R822-R824.
- Waldron, I., 1987. Patterns and causes of excess female mortality among children in developing countries. *World health statistics quarterly 1987 ; 40(3) : 194-210*.
- Wedell, N., Gage, M. J. & Parker, G. A., 2002. Sperm competition, male prudence and sperm-limited females. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 17(7), pp. 313-320.
- Weismann, A., 1889. *Essays upon heredity and kindred biological problems..* Oxford: Clarendon Press.
- Werner, E. E. & Peacor, S. D., 2003. A Review Of Trait-Mediated Indirect Interactions In Ecological Communities. *Ecology*, 84(5), pp. 1083-1100.
- Wheeler, A. G., 2001. *Biology of the plant bugs (Hemiptera: Miridae) : pests, predators, opportunists*. 1 ed. s.l.:Comstock Pub. Associates.
- Wheeler, D., 1996. The role of nourishment in oogenesis. *Annual Review of Entomology*, 41(1), pp. 407-431.
- White, B., 2019. *Biological control of insects pests*. 1 ed. s.l.:ED-TECH PRESS.
- Whitman, D. & Ananthakrishnan, T. N., 2009. *Phenotypic plasticity of insects : mechanisms and consequences*. 1 ed. s.l.:CRC Press.
- Wigby, S. & Chapman, T., 2005. Sex peptide causes mating costs in female *Drosophila melanogaster*. *Current Biology*, 22, 15(4), pp. 316-321.
- Wikars, L. O. & Schimmel, J., 2001. Immediate effects of fire-severity on soil invertebrates in cut and uncut pine forests. *Forest Ecology and Management*, 152, 141(3), pp. 189-200.
- Williams, G. C., 1957. Pleiotropy, Natural Selection, and the Evolution of Senescence. *Evolution*, 11(4), pp. 398-411.
- Wilson, O. E., 1971. *The Insect Societies*. s.l.:Harvard University Press.
- Wonglersak, R. et al., 2020. Temperature-body size responses in insects: a case study of British Odonata. *Ecological Entomology*, 26, 2.p. e12853.
- Yanagi, S. I. & Miyatake, T., 2003. Costs of mating and egg production in female *Callosobruchus chinensis*. *Journal of Insect Physiology*, 49, 49(9), pp. 823-827.

- Zajitschek, F. & Bonduriansky, R., 2014. Quantitative genetics of wild populations of arthropods. In: *Quantitative Genetics in the Wild*. New York: Oxford Univ Press.
- Zajitschek, F., Bonduriansky, R., Zajitschek, S. R. & Brooks, R. C., 2009a. Sexual dimorphism in life history: Age, survival, and reproduction in male and female field crickets *teleogryllus commodus* under seminatural conditions. *American Naturalist*, 6, 173(6), pp. 792-802.
- Zajitschek, F., Brassil, C. E., Bonduriansky, R. & Brooks, R. C., 2009b. Sex effects on life span and senescence in the wild when dates of birth and death are unknown. *Ecology*, 6, 90(6), pp. 1698-1707.
- Zajitschek, F., Jin, T., Colchero, F. & Maklakov, A. A., 2014. Aging differently: diet- and sex-dependent late-life mortality patterns in *Drosophila melanogaster*. *The journals of gerontology. Series A, Biological sciences and medical sciences*, 6, 69(6), pp. 666-74.
- Zajitschek, F., Zajitschek, S. & Bonduriansky, R., 2020. Senescence in wild insects: Key questions and challenges. *Functional Ecology*, 1 1, 34(1), pp. 26-37.
- Zajitschek, F., Zajitschek, S. R., Friberg, U. & Maklakov, A. A., 2013. Interactive effects of sex, social environment, dietary restriction, and methionine on survival and reproduction in fruit flies. *Age*, 8, 35(4), pp. 1193-1204.
- Zarulli, V. et al., 2018. Women live longer than men even during severe famines and epidemics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 23 1, 115(4), pp. E832-E840.
- Zhang, D. W. et al., 2019. Insect behavior and physiological adaptation mechanisms under starvation stress. *Frontiers in Physiology*, 10(MAR).
- Zhang, G. et al., 2013. Comparative analysis of bat genomes provides insight into the evolution of flight and immunity. *Science (New York, N.Y.)*, 1, 339(6118), pp. 456-460.
- Zhang, H.-Z. et al., 2018. Comparative Transcriptome and iTRAQ Proteome Analyses Reveal the Mechanisms of Diapause in *Aphidius gifuensis* Ashmead (Hymenoptera: Aphidiidae). *Frontiers in Physiology*, 30 11. Volume 9.
- Žabová, B., 2020. *Rozdíly mezi samci a samicemi v délce života u hmyzu*. Praha: Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta Životního prostředí, Katedra ekologie. Vedoucí práce: Ing. Michal Knapp, Ph.D..

9. Přílohy

Tabulka 1: Všechny druhy a jejich specifické délky života pro obě pohlaví použité v analýzách. N = velikost vzorku, DŽ = délka života, SD = směrodatná odchylka, ♀ = samičky, ♂ = samečci

Druh	Řád	Čeleď	♂ N	♂ DŽ	♂ SD	♀ N	♀ DŽ	♀ SD
<i>Adalia bipunctata</i>	Coleoptera	Coccinellidae	22	191.21	62.95	22	193.7	63.04
<i>Aedes aegypti</i>	Diptera	Culicidae	100	28.23	14.60	100	48.74	4.90
<i>Aenasius bambawalei</i>	Hymenoptera	Encyrtidae	10	11.1	0.98	10	17.35	0.89
<i>Anastrepha fraterculus</i>	Diptera	Tephritidae	100	33.6	18.00	100	37.6	8.00
<i>Andrallus spinidens</i>	Hemiptera	Pentatomidae	8	75.9	34.79	8	67.9	41.01
<i>Anoplophora glabripennis</i>	Coleoptera	Cerambycidae	14	50.9	24.69	31	63.7	36.75
<i>Antiloclus coquebertii</i>	Hemiptera	Pyrrhocoridae	4	115.25	13.82	4	88.75	9.28
<i>Apanteles galleriae</i>	Hymenoptera	Braconidae	45	52.96	3.42	45	48.82	3.09
<i>Apanteles hemara</i>	Hymenoptera	Braconidae	20	16.2	8.94	20	23.6	9.84
<i>Apanteles ruficrus</i>	Hymenoptera	Braconidae	75	66.96	32.91	58	68.1	32.21
<i>Apanteles taragamae</i>	Hymenoptera	Braconidae	27	10.9	7.79	27	9.9	4.68
<i>Aphelinus asychis</i>	Hymenoptera	Aphelinidae	22	15.1	7.04	39	22.6	8.12
<i>Aphidius matricariae</i>	Hymenoptera	Braconidae	15	6.58	0.34	15	8	0.38
<i>Athetis lepigone</i>	Lepidoptera	Noctuidae	30	11	3.67	30	9.7	3.29
<i>Bactericera cockerelli</i>	Hemiptera	Triozidae	43	39.5	11.15	44	41.5	15.92
<i>Bactrocera dorsalis</i>	Diptera	Tephritidae	46	129.7	16.21	40	147.65	17.08
<i>Bemisia tabaci</i>	Hemiptera	Aleyrodidae	40	8.59	0.57	40	7.85	0.57
<i>Bradysia odoriphaga</i>	Diptera	Sciaridae	30	2.2	0.26	30	2.21	0.13
<i>Callosobruchus maculatus</i>	Coleoptera	Bruchidae	28	5.5	1.06	28	4.7	0.53
<i>Campoletis sonorensis</i>	Hymenoptera	Ichneumonidae	44	33.14	11.87	45	40.52	7.71
<i>Carposina sasakii</i>	Lepidoptera	Carposinidae	18	4.9	0.42	8	5.1	0.28
<i>Cerambyx cerdo</i>	Coleoptera	Cerambycidae	50	49	21.21	45	59	33.54
<i>Ceratitis cosyra</i>	Diptera	Tephritidae	150	99.6	53.89	150	108.6	42.87
<i>Coccinella septempunctata</i>	Coleoptera	Coccinellidae	7	35.57	1.72	15	48.47	1.78
<i>Cotesia chilonis</i>	Hymenoptera	Braconidae	23	60.61	32.13	37	69.19	21.41
<i>Crociosema plebejana</i>	Lepidoptera	Tortricidae	10	13.19	8.66	10	14.77	9.14
<i>Culex pipiens</i>	Diptera	Culicidae	19	45.1	19.62	9	55.7	14.40
<i>Dichelops melacanthus</i>	Hemiptera	Pentatomidae	21	42.7	26.12	21	38.3	26.90
<i>Dichochrysa tecta</i>	Neuroptera	Chrysopidae	16	20.7	4.00	16	34.7	3.60
<i>Dysdercus koenigii</i>	Hemiptera	Pyrrhocoridae	12	26.25	9.11	12	33.75	9.94
<i>Eumaeus atala</i>	Lepidoptera	Lycanidae	117	34.38	11.03	117	32.96	8.83
<i>Euschistus heros</i>	Hemiptera	Pentatomidae	12	64.2	22.52	14	50.9	24.25
<i>Galepsus lenticularis</i>	Mantodea	Tarachodidae	30	26.3	15.44	18	91.27	35.03
<i>Geocoris floridanus</i>	Hemiptera	Geocoridae	19	36.7	16.04	19	71.2	13.73
<i>Gnatocherus cornutus</i>	Coleoptera	Tenebrionidae	32	30.438	3.33	33	34.394	3.68
<i>Gymnosoma rotundatum</i>	Diptera	Tachinidae	17	20.1	10.31	17	15.8	8.25
<i>Helicoverpa armigera</i>	Lepidoptera	Noctuidae	45	22.57	10.93	45	11.77	6.57
<i>Hippodamia variegata</i>	Coleoptera	Coccinellidae	15	54.07	8.29	15	52.6	6.86
<i>Chelonus elaeaphilus</i>	Hymenoptera	Braconidae	6	18.29	9.14	9	20.24	17.37
<i>Chilo suppressalis</i>	Lepidoptera	Crambidae	15	154.5	27.50	15	153.5	36.79
<i>Choristoneura fumiferana</i>	Lepidoptera	Tortricidae	28	6.89	1.68	27	9.33	3.07
<i>Chrysodeixis chalcites</i>	Lepidoptera	Noctuidae	17	14.71	1.98	19	20.37	1.35
<i>Chrysoperla agilis</i>	Neuroptera	Chrysopidae	19	24.7	10.72	19	31.1	9.94
<i>Chrysoperla carnea</i>	Neuroptera	Chrysopidae	15	40.23	9.02	15	34.73	13.52
<i>Jadera choprai</i>	Hemiptera	Rhopalidae	25	86	18.15	25	47.7	45.25
<i>Lysiphlebia mirzai</i>	Hymenoptera	Braconidae	50	8.7	3.04	50	10.2	3.32
<i>Macrolophus pygmaeus</i>	Hemiptera	Miridae	13	15.69	4.69	22	18.23	7.36
<i>Marasmia exigua</i>	Lepidoptera	Pyralidae	33	13.09	5.23	42	12.45	5.57
<i>Matsumuratettix hiroglyphicus</i>	Hemiptera	Cicadellidae	15	50.7	9.68	17	49.9	14.02
<i>Monochamus leuconotus</i>	Coleoptera	Cerambycidae	32	81.8	32.24	30	89.5	45.46
<i>Musca domestica</i>	Diptera	Muscidae	10	34	12.65	10	39.6	11.32
<i>Mythimna loreyi</i>	Lepidoptera	Noctuidae	29	13.8	1.08	28	10.4	2.65

Nabis pseudoferus	Hemiptera	Nabidae	10	27.37	4.14	10	45.3	3.29
Nemorilla maculosa	Diptera	Tachinidae	6	11	0.91	6	15.33	2.67
Neomegalotomus parvus	Hemiptera	Alydidae	14	45.8	25.07	14	51.2	19.83
Nesidiocoris tenuis	Hemiptera	Miridae	13	16	5.84	27	19.89	6.39
Nezara viridula	Hemiptera	Pentatomidae	40	31.1	21.50	40	40.4	27.58
Nilaparvata lugens	Hemiptera	Delphacidae	36	21.14	7.74	41	18.95	6.66
Nysius huttoni	Hemiptera	Lygaeidae	15	47.8	15.10	15	50.8	13.36
Orius naivashae	Hemiptera	Anthocoridae	27	29.5	10.91	27	23.5	8.83
Orius thripoborus	Hemiptera	Anthocoridae	22	59.4	17.82	22	61.1	26.27
Pachycrepoideus vindemmiae	Hymenoptera	Pteromalidae	9	55.8	15.90	16	59.1	20.80
Phenacoccus solenopsis	Hemiptera	Pseudococcidae	57	7.67	2.49	57	40.33	2.49
Phlebotomus argentipes	Diptera	Psychodidae	25	7	3.50	25	9.8	4.50
Phyllonorycter ringoniella	Lepidoptera	Gracillariidae	28	9.4	2.91	28	8.2	2.91
Piezodorus guildinii	Hemiptera	Pentatomidae	37	60.3	38.32	37	50.8	34.67
Pseudapanteles dignus	Hymenoptera	Braconidae	18	23.33	10.95	32	24.81	8.54
Rhynchophorus ferrugineus	Coleoptera	Curculionidae	25	140	11.00	25	132.32	16.00
Rhyzopertha dominica	Coleoptera	Bostrichidae	24	126.79	17.29	26	102.92	9.79
Scapsipedus icipe	Orthoptera	Gryllidae	20	52.37	9.12	20	50.21	8.18
Sesamia inferens	Lepidoptera	Noctuidae	14	146.1	29.18	14	146.8	40.41
Schistocerca pallens	Orthoptera	Acrididae	23	181	49.01	23	143	33.33
Spalangia endius	Hymenoptera	Pteromalidae	40	9.85	2.15	60	10.48	2.40
Spodoptera littoralis	Lepidoptera	Noctuidae	40	12	3.79	40	10.3	5.69
Spodoptera litura	Lepidoptera	Noctuidae	20	10.95	1.92	20	10.35	1.83
Sycanus leucomesus	Hemiptera	Reduviidae	16	35.4	8.00	16	55.7	8.40
Syrphophagus aphidivorus	Hymenoptera	Encyrtidae	45	29.6	6.04	33	47.3	8.62
Thaumastocoris peregrinus	Hemiptera	Thaumastocoridae	5	54.1	15.65	6	53.6	15.19
Thrips hawaiiensis	Thysanoptera	Thripidae	80	16.53	14.04	80	30.76	24.87
Toxotrypana curvicauda	Diptera	Tephritidae	167	18.5	10.34	179	18.8	12.04
Tribolium confusum	Coleoptera	Tenebrionidae	40	151.4	62.61	43	151.7	59.02
Trichogramma chilonis	Hymenoptera	Trichogrammatidae	60	42.23	9.53	60	42.93	8.99
Trissolcus mitsukurii	Hymenoptera	Platygastridae	29	16.1	10.77	49	28.5	11.20
Tuta absoluta	Lepidoptera	Gelechiidae	10	19.5	1.36	10	23.64	1.30
Vatiga manihotae	Hemiptera	Tingidae	7	77.9	26.70	7	73.6	35.11
Xylotrechus arvicola	Coleoptera	Cerambycidae	55	15.01	13.57	32	24.06	23.19

Řád	Čeleď	n
Coleoptera	Bruchidae	2
	Cerambycidae	6
	Coccinellidae	1
	Tenebrionidae	1
Diptera	Tachinidae	1
	Tephritidae	2
Hemiptera	Aleyrodidae	1
	Alydidae	1
	Anthocoridae	7
	Geocoridae	1
	Lygaeidae	1
	Pentatomidae	7
	Reduviidae	1
	Rhopalidae	1
Hymenoptera	Braconidae	3
	Encyrtidae	2
	Platygastridae	1
	Pteromalidae	1
Lepidoptera	Gracillariidae	1
	Tortricidae	2
Orthoptera	Acrididae	1
	Gryllidae	1

Obrázek 15: Přehled druhů použitých pro analýzu vztahu pohlavního dimorfismu velikosti těla a rozdílů v délce života mezi pohlavími v rámci třídy hmyzu. Celkový počet řádků (ID) je 53 a z toho 40 konkrétních druhů.

Řád	Čeleď	n
Coleoptera	Bostrichidae	1
	Bruchidae	1
	Cerambycidae	4
	Coccinellidae	3
	Curculionidae	1
Diptera	Tenebrionidae	2
	Culicidae	2
	Muscidae	1
	Psychodidae	1
	Sciaridae	1
	Tachinidae	2
	Tephritidae	4
Hemiptera	Aleyrodidae	1
	Alydidae	1
	Anthocoridae	2
	Cicadellidae	1
	Delphacidae	1
	Geocoridae	1
	Lygaeidae	1
	Miridae	2
	Nabidae	1
	Pentatomidae	5
	Pseudococcidae	1
	Pyrrhocoridae	2
	Reduviidae	1
	Rhopalidae	1
	Thaumastocoridae	1
	Tingidae	1
	Triozidae	1
Hymenoptera	Aphelinidae	1
	Braconidae	9
	Encyrtidae	2
	Ichneumonidae	1
	Platygastridae	1
	Pteromalidae	2
	Trichogrammatidae	1
Lepidoptera	Carposinidae	1
	Crambidae	1
	Gelechiidae	1
	Gracillariidae	1
	Lycaenidae	1
	Noctuidae	7
	Pyralidae	1
	Tortricidae	2
	Mantodea	Tarachodidae
Neuroptera	Chrysopidae	3
Orthoptera	Acrididae	1
	Gryllidae	1
Thysanoptera	Thripidae	1

Obrázek 16: Přehled druhů použitých pro meta-analýzu rozdílů délky života mezi pohlavími v rámci celé třídy hmyzu. Celkový počet druhů je 86.