

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

2024

Martin Benda

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

KATEDRA EKOLOGIE

VÝVOJOVÁ BIOLOGIE POTEVNÍKOVITÝCH
BROUKŮ (COLEOPTERA: TENEBRIONIDAE)

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Vedoucí práce: Ing. Pavel Jakubec, Ph.D.

Bakalant: Martin Benda

© ČZU 2024

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Martin Benda

Aplikovaná ekologie

Název práce

Vývojová biologie potěmnikovitých brouků (Coleoptera: Tenebrionidae)

Název anglicky

Developmental biology of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae)

Cíle práce

1. Zpracovat literární rešerši na téma vývojové biologie a potravní ekologie hmyzu a faktory, který jí ovlivňují s důrazem na význam abiotických faktorů (teplota, vlhkost, fotoperioda).
2. Naplánovat a provést laboratorní experiment měřící přírůsteky hmotností u potěmníka moučného (*Tenebrio molitor*) za různých teplotních režimů.
3. Nalézt optimální abiotické podmínky pro průmyslový chov zájmového druhu.

Metodika

Poznání vývojové biologie hmyzu nám umožňuje lépe pochopit ekologii těchto druhů a zároveň i pochopit jejich funkci v rámci ekosystému. Navíc může mít často i praktický dopad u druhů, u kterých se dá předpokládat budoucí využití v rámci živočišné produkce.

Úkolem studenta je zpracovat literární rešerši shrnující faktory které mohou ovlivňovat rychlost růstu, vývoje a přežívání u poikilotermních organismů, a to především těch abiotických. Následně pak provést experiment, který ověří, jak se mění růst u zájmového druhu v závislosti na teplotě prostředí.

Doporučený rozsah práce

25

Klíčová slova

vývojová biologie, entomologie, Tenebrionidae, Coleoptera, teplota

Doporučené zdroje informací

- Qubaiová, J., Jakubec, P., Montoya-Molina, S., Novák, M., & Šuláková, H. (2021). Influence of Diet on Development and Survival of *Thanatophilus rugosus* (Coleoptera: Silphidae). *Journal of Medical Entomology*, 58(6), 2124–2129.
1. Eberle, S., Schaden, L.M., Tintner, J., Stauffer, C. & Schebeck, M. (2022) Effect of Temperature and Photoperiod on Development, Survival, and Growth Rate of Mealworms, *Tenebrio molitor*. *Insects*, 13, 2–9.
 2. Ribeiro, N., Abelho, M. & Costa, R. (2018) A review of the scientific literature for optimal conditions for mass rearing *tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Journal of Entomological Science*, 53, 434–454.

Předběžný termín obhajoby

2023/24 LS – FŽP

Vedoucí práce

Ing. Pavel Jakubec, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Elektronicky schváleno dne 26. 3. 2024

prof. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 26. 3. 2024

prof. RNDr. Michael Komárek, Ph.D.

Děkan

V Praze dne 26. 03. 2024

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma: „Vývojová biologie potěmnikovitých brouků (Coleoptera: Tenebrionidae)“ vypracoval samostatně a citoval jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použil a které jsem rovněž uvedl na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů.

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

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

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

V Rakovníku dne 27.3.2024

Poděkování

Rád bych poděkoval především Ing. Pavlu Jakubcovi, Ph. D. za vedení bakalářské práce, trpělivost během psaní mé práce a cenné rady, které mi pomohly zpracovat tuto bakalářskou práci.

Abstrakt

Čeď Tenebrionidae patří mezi nejpočetnější čeledi řádu Coleoptera. Do této čeledi patří i druh *Tenebrio molitor* zároveň patřící do podčeledi Tenebrioninae, který byl v této práci použit jako experimentální druh. V dnešní době jsou jeho larvy hojně využívány jako potrava nebo doplňky stravy pro zvířata a v některých kulturách i jako lidská potrava. Rešeršní část práce se zaměřuje na vývoj hmyzu a faktory, které jej ovlivňují. Popsána je také čeď Tenebrionidae, její ekologie a morfologie a stručně charakterizovány její podčeledi. Dále jsou přiblíženy životní nároky a popis právě druhu *T. molitor* se shrnutím abiotických a biotických faktorů pro jeho optimální vývoj. Experimentální část se zabývá pozorováním druhu *T. molitor* za různých teplotních režimů a sleduje závislost přírůstku hmotnosti jedinců v larválním stádiu na teplotě.

Jedinci byli před zahájením experimentu chováni v pokojových podmínkách. Po dobu experimentu byli v laboratorních podmínkách vystaveni teplotám 26, 28 a 30 °C. Na základě výsledků bylo zjištěno, že teplota 28 °C je pro nárůst hmotnosti larev signifikantně příznivější než teploty 26 a 30 °C. Tyto výsledky mohou dále napomoci k optimalizaci podmínek chovu daného druhu a zvýšení jeho výnosu.

Klíčová slova: vývojová biologie, entomologie, Tenebrionidae, Coleoptera, teplota

Abstract

The family Tenebrionidae is one of the most numerous families of the order Coleoptera. To this family also belongs species *Tenebrio molitor* belonging to the subfamily Tenebrioninae, which was used in this thesis as an experimental species. Nowadays its larvae are used extensively as food or dietary supplements for animals and in some cultures as human food. The research part of thesis is focused on the development of insect and the affecting factors. The family Tenebrionidae, its ecology and morphology are also described and its subfamilies are briefly characterized. Furthermore, the life demands and the description of species *T. molitor* with the summary of abiotic and biotic factors for its optimal development are approached. The experimental part deals with observing of *T. molitor* under different temperatures and follows the dependency of weight gain of individuals in the larval stage on temperature.

Individuals were reared in room conditions before the start of the experiment. For the duration of the experiment, individuals were exposed to temperatures of 26, 28 and 30 °C under laboratory conditions. Based on the results, it was found that a temperature of 28 °C was significantly more favourable for larval weight gain than temperatures of 26 and 30 °C. These results can further help to optimize the conditions of rearing of given species and increase its yield.

Keywords: developmental biology, entomology, Tenebrionidae, Coleoptera, temperature

Obsah

1 Úvod.....	1
1.1 Cíle práce	3
2 Literární přehled.....	4
2.1 Vývoj hmyzu.....	4
2.1.1 Vývoj vajíčka.....	5
2.1.2 Vývoj larvy	7
2.1.3 Proces metamorfózy	8
2.2 Faktory ovlivňující vývoj a růst hmyzu	10
2.2.1 Teplota a její působení	10
2.2.1.1 Extrémní teploty	13
2.2.2 Fotoperioda a diapauza	14
2.2.3 Vlhkost.....	15
2.2.4 Potrava	16
3 Zkoumaný druh.....	18
3.1 Čeleď Tenebrionidae.....	18
3.1.1 Tenebrio molitor Linnaeus, 1758.....	22
3.1.1.1 Využití Tenebrio molitor	24
3.1.1.2 Podmínky chovu	25
4 Materiál a metodika.....	29
4.1 Metodika chovu.....	29
4.2 Metodika experimentu	29
4.3 Zpracování dat.....	30
5 Získané výsledky	31
6 Diskuze	33
7 Závěr.....	36
8 Seznam použité literatury.....	37

1 Úvod

Teplota je důležitým abiotickým faktorem, který ovlivňuje vývojovou biologii nejen hmyzu, ale všech organismů (Sönmez, 2021). Zástupci hmyzu, tedy druhově nejpočetnější třídy Insecta, stejně jako ostatní poikilotermní živočichové, mají svůj život ovlivňovaný zejména teplotou prostředí. Děje se tak proto, že jeho tělesná teplota je nestálá a závisí právě na teplotě okolí (Gillott, 2005). V zásadě lze říci, že čím je teplota vyšší, tím se vývoj jedince zrychluje. Ovšem jen do určité hraniční teploty. Pokud je tato hranice překročena, vývoj se zastavuje (Chown et Nicolson, 2004). Teplota však není jediným faktorem, který ovlivňuje vývoj a růst hmyzu. Na jejich život působí další abiotické i biotické faktory, které jen málokdy působí samostatně. A právě kombinace více faktorů a jejich společné působení na život hmyzu nebývá dostatečně prozkoumáno (Gillott, 2005).

Působení těchto faktorů se může mezi jednotlivými druhy lišit a každý druh tak může mít odlišné nároky na podmínky pro svůj optimální vývoj a růst (Ju et al, 2011). Toto poznání je obzvláště žádané u druhů, které se využívají v průmyslu. S pochopením, jak je daný druh určitými faktory ovlivňován, je možno nalézt optimální podmínky pro jeho vývoj. Mezi druhy využívané v průmyslových chovech patří i druh *Tenebrio molitor* (potemník moučný) (Riaz et al, 2023).

Tento druh patří do řádu Coleoptera (brouci), patřícího do již zmíněné třídy Insecta (Fritz, 2011; Bouchard 2014). Jeho larvální stádium se jinak také nazývá moučný červ (Mariod et al., 2017). Tento druh patří do jedné z nejpočetnějších čeledí řádu Coleoptera, do čeledi Tenebrionidae. Ekologie a morfologie je u zástupců této čeledi velmi rozmanitá a největší zastoupení má v tropických a mírných oblastech. Zkoumaný druh v této práci, *T. molitor*, je rozšířený napříč světem a neobývá pouze chladné severní oblasti. Ačkoliv je považován za potravinového škůdce, neboť jako synantropní druh se zdržuje nejčastěji v blízkosti skladované pšenice a pšeničných produktů a škodí na nich, v mnoha kulturách se mouční červi používají jako potrava (Evans, 2023). Tato bakalářská práce je zaměřena právě na výzkum a pozorování tohoto druhu. Zejména pak sledování jeho larev a jejich růstu za různých teplotních režimů.

Studii zabývajících se zkoumáním druhu *T. molitor* je v současné době již mnoho. Ačkoliv jsou již známá přibližná optimální rozmezí určitých faktorů, jako jsou teplota, vlhkost nebo složení potravy, jen málokdy je sledováno působení více faktorů najednou. Často se tak stává, že pozměněním jednoho faktoru je vývoj jedince zásadně ovlivněn. Nejčastěji sledovanými faktory jsou působení teploty nebo složení potravy na rychlost vývoje a mortalitu larev.

Méně často je pak sledováno, jak tyto faktory ovlivňují nárůst hmotnosti. Přesto, že určité rozmezí optimálních teplot pro růst larev tohoto druhu je již známo, mezi jednotlivými studii se konkrétní optimální teplota často liší. V rámci této práce budou zkoumány právě ty teploty, které bývají udávány jako nejpříznivější pro růst hmotnosti jedinců.

1.1 Cíle práce

- 1) Zpracovat literární rešerši na téma vývojové biologie a potravní ekologie hmyzu a faktory, který jí ovlivňují s důrazem na význam abiotických faktorů (teplota, vlhkost, fotoperioda).
- 2) Naplánovat a provést laboratorní experiment měřící přírůstek hmotnosti u potměníka moučného (*Tenebrio molitor*) za různých teplotních režimů.
- 3) Nalézt optimální abiotické podmínky pro průmyslový chov zájmového druhu.

2 Literární přehled

2.1 Vývoj hmyzu

Mezi juvenilními jedinci a dospělci hmyzu je častá anatomická a funkční odlišnost. Zatímco juvenilní jedinci potřebují být uzpůsobeni hlavně k růstu a příjmu potravy, dospělci plní především funkci rozmnožovací (Gillott, 2005). Ontogeneze, tedy vývoj jedince od vzniku zárodku až po dospělého, je u jednotlivých zástupců hmyzu odlišná. Můžeme se setkat se třemi různými typy vývoje, kterými je ametabolie, hemimetabolie a holometabolie (Gillott, 2005; Yang, 2001).

Ametabolie je obvykle přítomna u nejprimitivnějších šestinohých. Dospělci nemají vyvinutá křídla a nesou tak název Apterygota (bezkřídli). Jednotlivá vývojová stádia Apterygot se od sebe nijak výrazně neliší. Patrná je pouze změna velikosti jedince a v dospělosti jeho pohlavní vyspělost. Počet svlékání exoskeletu (vnější kostry) u této skupiny bývá v řádu desítek (Gillott, 2005; Yang, 2001). Do skupiny bezkřídlych patří řády Collembola (chvostoskoci), Protura (hmyzenky), Diplura (vidličnatky) a Thysanura (šupinušky) (Gillott, 2005).

Hemimetabolie se vyskytuje u některých skupin hmyzu, které jsou již okřídlené. Juvenilní jedinci jsou svým vzhledem stále podobní dospělcům, avšak narozdíl od Apterygot u nich dochází k vývoji křídel (Gillott, 2005). Hemimetabolní hmyz se vyvíjí přes několik stádií nymfy. Při každém svlékání se každé stádium nymfy více podobá dospělci (Hall et Martín-Vega, 2019).

Počet svlékání bývá ve většině případech 4 – 5 krát. Výjimkou jsou pro své dlouho trvající larvální stádium, které může trvat 2 až 3 roky, některé druhy řádu Odonata (vážky), svlékající se 10 – 15 krát a většina druhů řádu Ephemeroptera (jepice), které se mohou svléknout 15 – 30 krát (Gillott, 2005). U druhů, u kterých jsou samice větší než samci, se mohou samice svléknout vícekrát. U hemimetabolního hmyzu se křídla vyvíjejí v poslední fázi larválního stádia a při posledním svlékání se rozšiřují (Gillott, 2005).

Holometabolie neboli proměna dokonalá zahrnuje i stádium kukly. Kukla umožňuje zásadní metamorfózu z larvy na dospělého, probíhající ve dvou fázích (Zhao et al., 2020). Narozdíl od hmyzu s ametabolním a hemimetabolním vývojem jsou u holometabolního hmyzu změny mezi jednotlivými stádii značně výraznější. Vývoj probíhá od vajíčka přes larvu, která se zakuklí a v kukle se přemění na dospělého (Hall et Martín-Vega, 2019). Holometabolie vznikla postupným vývojem z hemimetabolie (Bellés, 2019).

Druhově nejrozmanitějšími řády s proměnou dokonalou jsou Coleoptera (brouci) se 400 000 druhy (Kollmann et al., 2016), Lepidoptera (motýli) se 160 000 druhy (Kawahara et al., 2019), Hymenoptera (blanokřídli) se 153 000 druhy (Aguiar et al., 2013) a Diptera (dvoukřídli) se 150 000 druhy (Perveen et Khan, 2021).

2.1.1 Vývoj vajíčka

Většina zástupců hmyzu je oviparních, což znamená, že samička klade vajíčka. Obecně je ovulace velmi rychle následována oplodněním a následnou ovipozicí (procesem kladení vajíček). Obvykle jsou vajíčka nakladena poblíž potravy pro budoucí potomstvo. Většinou jsou vajíčka kladena jednoduše kamkoliv na zem nebo do vody. Ovipozice však může být u některých zástupců provázena i hloubením děr nebo vyhledáváním vhodného místa ke snůšce (Gullan et Cranston, 2014).

Stádium vajíčka začíná ve chvíli, kdy samička naklade zralá vajíčka. Pro zjednodušení se začíná počítat stáří vajíčka až od doby jeho nakladení i přesto, že existuje již před ovipozicí. Nakladením vajíčka však nemusí nutně začít i ontogeneze jedince. Ta začíná až ve chvíli, kdy se ve vajíčku spustí vývoj embrya. Běžně se tak stane již při oplodnění, ale u partenogenetických druhů bývá embryogeneze indukována různými událostmi až při ovipozici. Například vniknutím kyslíku do vajíčka nebo mechanickou manipulací (Gullan et Cranston, 2014).

Většina zástupců hmyzu klade poměrně velká vajíčka vzhledem k velikosti svého těla. Vajíčka Endopterygot (hemimatobolní hmyzu) obsahují méně žloutku a jsou v zásadě menší než vajíčka Exopterygot (holometabolního hmyzu). Vajíčka hmyzu mohou být tvarem kuželovitá, podlouhlá a zaoblená, soudkovitá nebo připomínat písmeno C. Ve vajíčku běžně nalezneme jádro vajíčka, cytoplazmu, zárodečnou plazmu a žloutek, který je bohatý na bílkoviny a tuky. Lipidy jsou používány jako zdroj energie a k tvorbě embrya. Bílkoviny slouží pro aminokyseliny potřebné ke stavbě těla larvy (Chapman, 2013; Wheeler, 2009).

Celý obsah vajíčka je obklopen vaječnou skořápkou skládající se ze 3 vrstev, kterými jsou žloutková blána, tuková vrstva a chorion. Žloutková blána je nejvíce u středu vajíčka a obaluje žloutek. Tuková vrstva je většinou na vnější straně žloutkové blány a je nepropustná pro vodu. Tím zabraňuje vysoušení vajíčka v sušších oblastech. Tuková vrstva se však nevyskytuje u všech druhů. Chorion tvoří nejkrajnější vrstvu skořáčky a je produkován folikulárními buňkami ve vaječnicích. K umožnění oplodnění vajíčka spermií jsou ve vaječných obalech vytvořeny mikropyle, což jsou nálevkovité póry procházející od chorionu až skrze žloutkovou blánu.

K výměně plynů slouží póry zvané *aeoropyle*. Na regulaci vody má dále vliv tloušťka chorionu. Na chorion bývá ještě nanесena druhá tuková vrstva, která doplňuje vnitřní tukovou vrstvu (Chapman, 2013).

Embryogeneze začíná aktivací hmyzí vaječné buňky neboli zygoty. Jádro zygoty se začíná rozdělovat mitotickým dělením na velké množství dceřiných jader. Vzniká tak syncytium, což je jedna velká buňka s mnoha jádry. Tato jádra a okolní cytoplazma se nazývají tzv. rýhovací energidy (*cleavage energids*). Ty se přesouvají k periférii vajíčka, kde se následně membrána vchlipuje, což vede k celulizaci povrchové vrstvy a vytvoření jednobuněčně silného blastodermu. Toto výrazné vchlípení v počátku embryogeneze je důsledkem velkého množství žloutku ve vajíčku. Z blastodermu se většinou vyvíjí veškeré buňky těla larvy. Žloutková část vyživuje vyvíjející se embryo (Gullan et Cranston, 2014).

První známky vyvíjejícího se embrya nastávají regionální diferenciací blastodermu a formací zárodečné vrstvy. Zbytek blastodermu se změní v zárodečný obal, serózu nebo tenkou membránu. Poté následuje gastrulace, při které se zárodečná vrstva vchlípí do žloutku a utvoří zárodečnou dvouvrstvu obsahující amniovou dutinu. Následně se ze zárodečné vrstvy stává zárodečný list, který se začíná prodlužovat, segmentovat a diferencuje se mezoderm. Postupně se výrazněji diferencuje hlava, části těla a přívěsky. Po ukončení vývoje zárodečného listu se zárodečný ektoderm prodlouží kolem žloutku a nahradí amnion (Gillott, 2005; Gullan et Cranston, 2014).

Párové segmentované přívěsky se vyvíjejí vychlípěním zárodečného ektodermu. Mohou však zakrtnět nebo se nevyvinout vůbec. Po nahrazení amnionu se ektoderm diferencuje na epidermis a vylučuje kutikulu. Určité epidermální buňky se dále diferencují na oči a senzily. Vchlípením ektodermu se formuje například tracheální systém, slinné žlázy, přilehlá tělíska či exokrinní žlázy. U samic dále pochva a spermatéka, u samců ejakulační vývod a ektadeny. Centrální nervový systém vzniká z neuroektodermu a stomatogastrický nervový systém vychlípěním vrcholu stomodea (primitivní ústní jamky). Z mezodermu vzniká srdce, aorta, přepážky, svalovina, tukové tělísko a pohlavní vývodné cesty. Z prvotních zárodečných buněk uzavřených v mezodermu vznikají gonády (Gillott, 2005).

Kvůli svému vysokému obsahu živin se vajíčka stávají atraktivními pro nejrůznější parazity, parazitoidy a predátory. Hmyz tak musí svá vajíčka chránit různými způsoby. Například vaječná skořápka může být silná a je tak obtížnější přes ní proniknout nebo může mít kryptické zbarvení a detekce vajíčka se tak stává pro predátora náročnější. Dále mohou být vajíčka samičkami kladeny do chráněných a těžce přístupných míst. Vajíčka také mohou být, převážně

samičkami a výjimečně samci, potřena různými chemickými repelenty nebo toxiny, které odrazují případné útoky na vajíčka. Některé druhy dokonce zůstávají v blízkosti svých nakladených vajíček a aktivně je chrání (Wheeler, 2009).

Současně žijící zástupci hmyzu dosahují obrovské rozmanitosti, co se týče velikosti vajíček. Nejmenší vajíčka mohou být pouze 20 – 100 μm dlouhá a většinu z nich kladou parazitické vosy jako je *Trichogramma cacaeciae* Marchal, 1927 (Hymenoptera: Trichogrammatidae) nebo *Aprostocetus procerae* Risbec, 1951 (Hymenoptera: Eulophidae). Ta největší vajíčka dosahují délky 10 – 15 mm a můžeme se s nimi setkat například u včel rodu *Xylocopa* (drvodělka) nebo u strašilek rodu *Haaniella* (Donoughe, 2022). Druhy hmyzu, které jsou v symbióze s bakteriemi nebo protisty, mají již ve vajíčku malé populace mutualistických mikrobů (Wheeler, 2009).

2.1.2 Vývoj larvy

Z vajíčka se může vylihnout pronymfa, nymfa nebo larva. Tím začíná první stádium vývoje neboli první instar. To trvá až do prvního svléknutí, po kterém začíná druhý instar. Poté běžně následují další instary, které vždy předchází svléknutí a období krmení. K dosažení dospělosti podstupují hemimetabolní druhy obvykle svlékání vícekrát než druhy holometabolní (Gullan et Cranston, 2014).

Zatímco u hemimetabolních a ametabolních druhů přijímají dospělci i juvenilní jedinci stejnou potravu, u holometabolních druhů je typ potravy mezi larvami a dospělci odlišný. Díky odlišnosti potravy si tak jednotlivá vývojová stádia nekonkurují. Rozlišujeme tři nejběžnější typy larvy, kterými je larva polypodní, oligopodní a apodní (Gullan et Cranston, 2014).

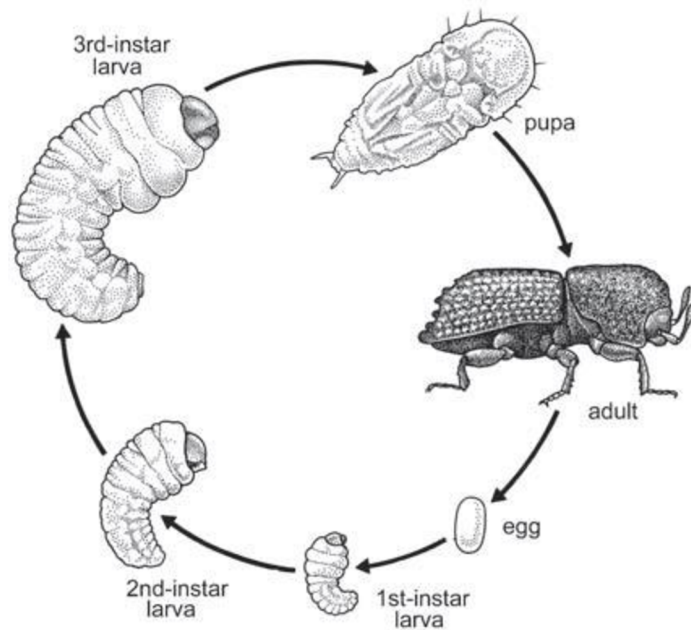
Polypodní larva má tři páry pravých hrudních nohou a dva až pět párů nepravých břišních nohou. Polypodní larvy se vyznačují eruciformním tvarem těla (houseskovitý tvar). Tělo má zřetelně článkované. Polypodní larvy se typicky vyskytují u řádu Lepidoptera (Kaleka et al., 2019). Podřád Symphyta (širopasí), náležící řádu Hymenoptera (blanokřídlí), a většina zástupců řádu Mecoptera (srpice) se také vyvíjí přes polypodní larvu (Gullan et Cranston, 2014).

Oligopodní larva má také tři páry pravých nohou, ale nepravé nohy postrádá. Tělo má zřetelně článkované a hlavu dobře vyvinutou. Hlava nese ústní ústrojí, které je podobné dospělci, a vyvinuté cefalické přívěsky. U některých druhů je na zadečku přítomen pár krátkých štětů. Způsob života oligopodních larev může být velmi rozmanitý a mohou se tak žít například jako aktivní predátoři, detrytofágové v půdě nebo fytofágové. Přestože zástupce s larvami tohoto druhu najdeme u naprosté většiny řádů hmyzu, u řádů Diptera, Lepidoptera, Mecoptera,

Strepsiptera (řásnokřídli) a řádu Siphonaptera (blechy) nejsou přítomné (Kaleka et al., 2019; Gullan et Cranston, 2014).

Oligopodní larvy můžeme dále rozdělit podle typu těla. Prvním je typ campodeiformní, který má dorsoventrálně zploštělé tělo a dobře sklerotizované tělo nesoucí dlouhé hrudní nohy a pár koncových přívěšků. Druhým je typ scarabeiformní, který má masité tělo obvykle zkrouceno do tvaru C. Hrudní a zadečková část těla je slabě sklerotizovaná a koncové přívěsky zcela chybí (Kaleka et al., 2019).

Třetím typem je larva apodní (beznohá). Postrádá pravé i nepravé nohy a její kutikula je velmi slabě vrásněna. Nejčastěji žije v půdě či odumírající živočišné a rostlinné hmotě. Může se však také vyskytovat jako parazit v těle jiného organismu. S apodní larvou se běžně setkáme u řádu Diptera, řádu Siphonaptera a řádu akuleátních Hymenoptera (blanokřídlich s žihadlem). U těchto skupin bývá u larvy dobře vyvinuta hlava (Kaleka, et al. 2019; Gullan a Cranston 2014).



Obr. 1: Životní cyklus holometabolního hmyzu, kůrovce *Ips grandicollis* (Coleoptera: Scolytinae), od vajíčka přes larvu a kuklu až po dospělé (Johnson et Lyon, 1991).

2.1.3 Proces metamorfózy

Kukla je přítomna pouze u holometabolního vývoje a v období přípravy na zakuklení jedince se zastavuje přijímání potravy i růst jedince. U většiny holometabolního hmyzu je při metamorfóze funkčnost větší části larválních orgánů a tkání poupravena. Spadá sem i epidermis (pokožka) a s ní i značná část nervového systému a svalů. Je známo, že orgánové systémy jsou schopné vydržet a nezkolabovat ani při dokonalé proměně hmyzu. Vytrvávají i přes rozsáhlé

přetváření zahrnující smrt buněk a jejich náhradu za pomoci novotvorby kmenových buněk, jako je tomu například ve střevě (Rolff et al., 2019).

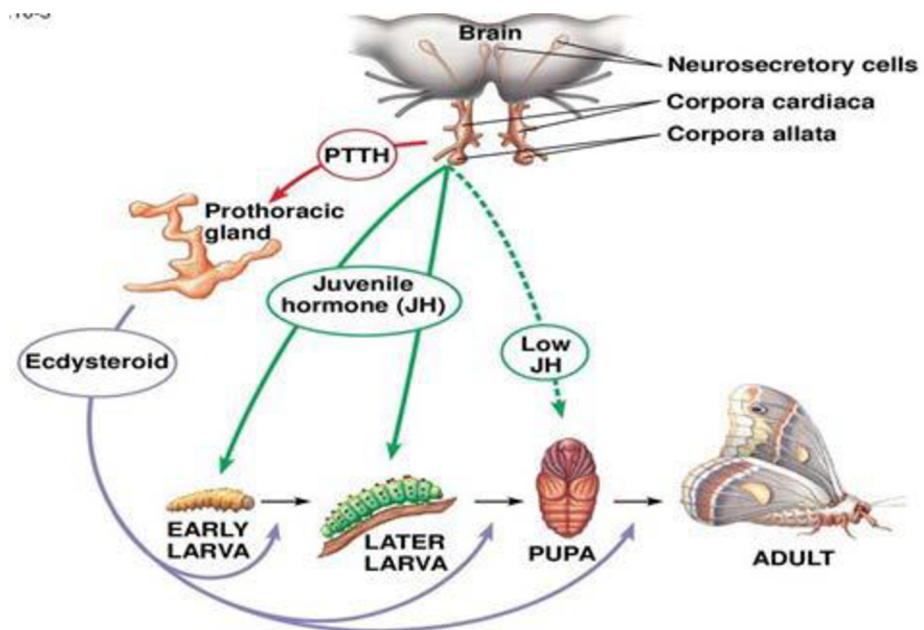
Smrt buněk může být dvojího typu, kterým je buď autofagie nebo apoptóza. Obě začínají uvnitř buňky, která má být zničena. Hlavním rozdílem mezi nimi je, že při apoptóze je zapotřebí účast jiných fagocytů, zatímco při autofagii umírající buňka své součásti recykluje a vyloučí sama. Naprogramovaná smrt buněk má dvě funkce. První je přetvoření buněčného obsahu tkání a orgánů. Druhou je opětovné využití zbylých částí zaniklých tkání. Autofagie má při metamorfóze tendenci se projevovat dříve než apoptóza. Ovšem vzájemná rovnováha mezi těmito procesy se odvíjí od povahy přetvařované tkáně. Vlastnost naprogramované smrti buněk u dokonalé proměny je regulována hlavními vývojovými hormony hmyzu podobně jako u metamorfózy samotné (Rolff et al., 2019).

Metamorfóza hraje zásadní roli při vývoji hmyzu a ukončuje pozárodečné svlékání. U holometabolie i hemimetabolie je proces svlékání regulován dvěma hlavními hormony, kterými jsou ekdyson a juvenilní hormon (Bellés 2019). Juvenilní hormon funguje jako vývojový spínač mezi juvenilními a dospělými jedinci. Podporuje růst larvy a svlékáním se larva dostává do dalšího instaru, dokud je přítomen v dostatečné koncentraci. Na druhou stranu brání vývoji dospěleckých rysů. V posledním larválním instaru potlačují axony sekreci juvenilního hormonu z přilehlého tělíska. Díky snížené hladině hormonu se tak larva dostává následným svlečením do stádia kukly. Při absenci juvenilního hormonu se působením ekdysteroidu (ekdysonu a 20-hydroxyekdysonu) vyvine jedinec z kukly v dospělce (Rolff et al., 2019; Sultana et al., 2021).

Hormon 20-hydroxyekdyson (20E) vyvolává rozdílné události spojené se svlékáním. Reguluje změny v genových expresích a obstarává ekdyssi, tedy metamorfózu. Juvenilní hormon naproti tomu změnám v genových expresích zabraňuje a brání tak vývinu v dospělce. Každé svlečení je vyvoláno jedním nebo více pulsy 20E. U larválního svlékání dochází prvním pulsem hormonu k mírnému zvýšení koncentrace 20E v hemolymfě larvy. Hormon dále zahajuje a stimuluje epidermální buňky k syntéze bílkovin, které jsou schopny strávit a recyklovat části kutikuly (Sultana et al., 2021).

Ekdyson i juvenilní hormon jsou řízeny neurohormony v mozku hmyzu. Neurosekreční buňky nacházející se v mozku hmyzu vylučují hormon zvaný protoracikotropní hormon (PTTH) v reakci na hormonální, nervové nebo environmentální podněty. PTTH je peptid stimuluje i protorakální žlázy k vyplavení ekdysonu, v kterých se také syntetizuje. Zároveň stimuluje i přilehlá tělíska (corpora allata) k produkci juvenilního hormonu. Ekdyson je v periferních nervech velmi rychle přeměněn na jeho biologicky aktivní formu 20E, která patří mezi steroidy.

Ecdyson a 20E jsou známy jako ekdysteroidy, které se sice liší funkcí, ale jejich působení se navzájem překrývá. Naproti tomu juvenilní hormon patří mezi terpenoidy a může působit různorodě (Sultana et al., 2021; Bellés, 2019).



Obr. 2: Hormonální regulace vývoje hmyzu (Sultana et al., 2021).

2.2 Faktory ovlivňující vývoj a růst hmyzu

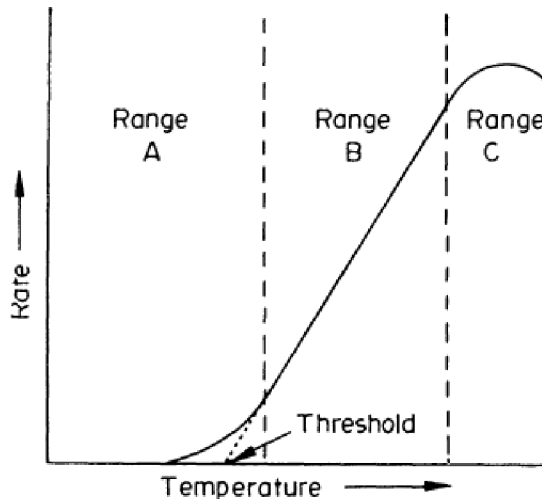
Hmyz patří mezi poikilotermní živočichy. Tělesná teplota poikilotermních živočichů je závislá na teplotě okolního prostředí, protože jejich termoregulační schopnost je minimální. Teplota prostředí je tak pro hmyz jedním ze zásadních abiotických faktorů, které ovlivňují jeho vývoj a růst. Dalšími abiotickými faktory mohou být fotoperioda či vlhkost. Na vývoj a růst hmyzu však mohou mít vliv i faktory biotické, kterými jsou potrava a biotické interakce. Kombinace těchto faktorů dohromady určuje distribuci a abundanci jednotlivých druhů. Často se stává, že působení jednoho faktoru pozměňuje běžnou odezvu jedince na jiný faktor. Například světlo jako faktor, může u hmyzu vyvolat diapauzu (viz. kapitola 3.2.2) a hmyz tak přestane reagovat na fluktuace teploty. Jako výsledek pak není jedinec zraněn extrémně nízkými teplotami ani se nestane aktivním v přechodných teplých obdobích uprostřed zimy (Gillott, 2005; Sönmez, 2021).

2.2.1 Teplota a její působení

Teplota má z uvedených faktorů na hmyz pravděpodobně největší vliv, co se týče metabolismu a tempa růstu. (Bjørge et al., 2018). Se zvyšující se teplotou se zvyšují enzymatické a další chemické reakce a tím se zrychluje i trávení a metabolismus. Při teplotách nižších než 10 °C je

aktivita trávicích enzymů téměř nulová. Naopak při překročení určité vysoké teploty, která se u většiny druhů pohybuje mezi 35 – 45 °C, se enzymy začínají denaturovat a jejich aktivita upadá k nule (Chapman, 2013). Vyšší teploty mají obecně za následek rychlejší vývoj, kratší čas vývoje a menší vzrůst jedinců. Například u rodu *Drosophila* je menší vzrůst těla způsoben zmenšením buněk. Možným vysvětlením menších těl ektotermních organismů vyvíjejících se ve vysokých teplotách je nesoulad mezi přísunem kyslíku a jeho potřebou (Chown et Nicolson, 2004). Další příčinou menšího vzrůstu může být příliš rychlý vývoj a zkrácení doby, po kterou má jedinec možnost přijímat potravu. Spolu s rychlým metabolismem je tak méně dostupných živin pro růst. Využití živin získaných z potravy je při nižších teplotách efektivnější v důsledku pomalejšího metabolismu (Chapman, 2013).

Působení teploty se může mezi jednotlivými druhy lišit, ale nižší teploty obvykle mají za následek zpomalení rychlosti vývoje a prodloužení doby, po kterou se jedinec nachází v jednotlivých stupních vývoje (Ju et al., 2011). V rámci limitů je rychlost metabolismu úměrná teplotě okolí. Zároveň je rychlost vývoje nepřímo úměrná teplotě. V důsledku škodlivých dopadů, které mají extrémní teploty na enzymy regulující metabolismus, přestává mimo dané teplotní limity mít rychlost vývoje přímo úměrný vztah k teplotě. Organismy jsou schopny růst, vyvíjet se a rozmnožovat pouze v určitém rozsahu teplot. Toto rozmezí se nazývá teplotní okno (*Thermal window*) (Dixon et al., 2009). K tomu, aby jedinec pokročil do dalšího vývojového stádia, je zapotřebí určité teploty, která působí po určitou dobu. Při spodním teplotním prahu je vývojová rychlost rovna nule. Se zvyšující se teplotou se zrychluje tempo vývoje, dosahuje maxima při optimální teplotě a prudce klesá po překročení horního teplotního prahu. Tento vztah má tendenci být lineární při mírných teplotách a zakřivený poblíž extrémních teplot (Roy et al., 2002; Damos et Savopoulou-Soultani, 2012).



Obr. 3: Vztah mezi teplotou a rychlostí vývoje. Části A i C jsou nelineární. V části A s nízkou teplotou je vývoj pomalejší. V části B vývoj lineárně zrychluje. V části C po překročení optimální teploty začne rychlost vývoje opět zpomalovat (Campbell et al., 1974).

K charakterizování vztahu mezi vývojem hmyzu a teplotou bylo navrženo několik různých matematických modelů. Ty se nejčastěji využívají pro předvídaní sezónní dynamiky populací a aktivity škůdců, ale také napomáhají k zjištění nejvhodnějších podmínek pro jejich chov (Roy et al., 2002).

Pro svou poměrnou jednoduchost, snadnou zjistitelnost potřebných parametrů pomocí regresní analýzy, výpočet statistických chyb pro základní parametry, rozsáhlou literaturu pro případné komparativní studie a jasným ekologickým významem tepelných konstant je lineární model široce využíván v ekologii hmyzu i přes to, že udává pouze odhadované hodnoty. Navíc se ukazuje, že poskytuje poměrně adekvátní predikce o vývoji hmyzích škůdců. Využití lineárních modelů je obzvláště slibné v komparativních studiích o životním cyklu hmyzu. Zásadní nevýhodou však je, že nelze jednoznačně určit teplotní rozsah, ve kterém je tento model možno použít. Jedinou zásadní výhodou nelineárních modelů je možnost vypočítat přesnou rychlost vývoje při teplotách, které se výrazně liší od teplot optimálních. Nelineární model se tedy dá použít při teplotách extrémních. Nejčastěji na rozmezí spodního a horního teplotního prahu určitého druhu. Optimální teploty jsou takové, při kterých je dosahována nejvyšší rychlost vývoje (Kipyatkov et Lopatina, 2010).

Za předpokladu, že existuje lineární závislost mezi rychlostí vývoje a teplotou, tak platí:

$$R = a + bT, \quad (1)$$

kde R je rychlost vývoje (část vývoje dějící se za jednotku času), a je průsečík s osou Y , b je sklon lineární funkce (a i b jsou koeficienty) a T je teplota ve $^{\circ}\text{C}$, které je hmyz vystaven. Z rovnice (1) můžeme dále odvodit spodní teplotní práh, tedy teplotu, při které se hmyz přestává vyvíjet ($R = 0$), následně:

$$T_0 = -\frac{a}{b}, \quad (2)$$

přičemž T_0 je spodní teplotní práh vyjádřený ve $^{\circ}\text{C}$ a graficky znázorňuje hodnotu, při které tento vztah protíná osu X (Jarošík et al., 2002; Kipyatkov et Lopatina, 2010).

Dále můžeme použitím rovnice (1) vypočítat také termální konstantu druhu K neboli sumu efektivních teplot (denních stupňů nad spodním vývojovým prahem potřebných k dokončení určitého vývojového stádia; $R = 1$, $a = 0$, $T = K$) poikilotermního organismu. Tato termální konstanta představuje převrácenou hodnotu koeficientu regrese b a správně by měla být vypočítána použitím vzorce (Kipyatkov et Lopatina, 2010; Jarošík et al., 2002; Damos et Savopoulou-Soultani, 2012):

$$K = \frac{1}{b}. \quad (3)$$

2.2.1.1 Extrémní teploty

Nejzřejmějšími proměnlivými faktory v prostředí, kterým musí hmyz čelit, jsou sezónní fluktuace teploty a vlhkosti. Ve většině tropických oblastí jsou klimatické podmínky vhodné pro vývoj hmyzu po celý rok. Ovšem v ostatních částech světa tomu tak není a jedinci jsou ve svém vývoji a rozmnožování omežováni. Jedním z důvodů mohou být právě extrémní teploty, buď extrémně vysoké nebo extrémně nízké, které jsou pro lokální druhy nepřívětivé a potenciálně i smrtelné. Pokud je jedinec vystaven hornímu nebo spodnímu teplotnímu prahu, při kterém již není schopen zachovat životní funkce, nastává smrt jedince. Tyto teplotní prahy se mezi jednotlivými druhy mohou lišit (Gillott, 2005; Gullan et Cranston, 2014).

Při extrémně nízkých teplotách může nastat smrt jedince z důvodu zamrznutí tkání v jeho těle. Tělní tekutiny však většinou zamrzají až při teplotách výrazně nižších než 0°C díky proteinům, které zvyšují odolnost proti mrazu. Tyto proteiny jsou schopny se navázat na formující se malé krystaly ledu a inhibovat jejich další růst a krystalizaci. Při dosažení určité extrémně nízké teploty je však funkčnost těchto proteinů nedostatečná a formace ledových krystalů pokračuje. Ty se mohou formovat jak intracelulárně, tak extracelulárně. Intracelulární formace krystalů má však větší dopad na organismus, protože nastává destrukce buňky. Při zničení významného

počtu buněk nastává smrt jedince. Zamrznutí extracelulárních tekutin může v některých případech být prospěšné a omezit intercelulární zamrznutí (Chapman, 2013).

Při krátkodobém vystavení vysokým teplotám, tedy teplotám vyšším než jedinec preferuje, dochází typicky k prudkému nárůstu pohybové aktivity. Při přetrvání této teploty dochází u jedince k šoku a neschopnosti pohybu. Poté následuje nezvratné tepelné poškození a smrt jedince. Smrt v důsledku extrémně vysokých teplot může nastat kvůli různým faktorům. Působením vysokých teplot může dojít k denuraci bílkovin nebo narušení rovnováhy metabolických procesů a tím k akumulaci toxických látek. Dochází také k ztrátě funkce buněčné membrány či poškození DNA denurací nebo termodegradací (rozpadu pevných chemických vazeb) (Chapman, 2013).

Druhy, které obývají oblasti s extrémně nízkými nebo vysokými teplotami, se musí těmto teplotám buď vyhýbat nebo je být schopné tolerovat (Dixon et al., 2009). Aby jedinci předešli škodlivým dopadům těchto podmínek, používají řadu fyziologických a behaviorálních mechanismů. Jedním z nich je u velkého množství druhů adaptace na přečkání nepříznivých teplot v podobě nepohyblivých a potravu nepřijímajících stádií. Druhým způsobem může být aktivní vyhledávání vhodného úkrytu, kde na jedince nepříznivé podmínky působí mírněji a je schopen toto období přežít bez fatálních následků. Dalším způsobem, jak těmto teplotám efektivně odolávat, je diapauza (Gillott, 2005).

2.2.2 Fotoperioda a diapauza

V prostředích, kde jsou jednotlivá roční období výrazně rozdílná, tedy v mírných a polárních oblastech, si mnoho organismů vyvinulo způsob, kterým dokážou reagovat na změny délky dne a fotoperiody. Primárním signálem, díky kterému většina organismů včetně hmyzu dokáže předvídat změny ročních období a připravit se na ně dopředu, je právě fotoperioda. Ta je na rozdíl od proměnlivé teploty či srážek specifický den v roce ve stejné oblasti obdobně dlouhá a hmyz se podle ní snaží orientovat. Působí jako dlouhodobý fyziologický spínač, který dává podnět k zahájení vývoje, reprodukce, dormance či dokonce migrace jedince (Meuti et Denlinger, 2013; Bradshaw et Holzapfel, 2010).

Nejčastější reakcí na změnu fotoperiody je u hmyzu zahájení diapauzy. Diapauza je naprogramovaný stav, při kterém se zastavuje vývoj hmyzu a dostává se do nečinnného stavu neboli dormance. V tomto stavu je hmyz odolný vůči mnoha environmentálním stresům. Poskytuje hmyzu ohromné výhody k přežití v sezónních prostředích a umožňuje synchronizaci životního cyklu s vhodnými podmínkami pro reprodukci, růst i vývoj. Běžně diapauza trvá

několik měsíců, ale u zvláštních případů se tato doba může protáhnout i na několik let. Aby však jedinec úspěšně přežil, musí být schopný správně nakládat se zásobami energie (Meuti et Denlinger, 2013; Hahn et Denlinger, 2011).

Hmyz používá dvě různé strategie, jak mírnit energetické náklady diapauzy. A to nahromaděním dostatečných zásob před zahájením diapauzy a redukcí metabolických procesů při diapauze. Jedinci, kterým se nepovedlo akumulovat dostatečné zásoby pro přežití této doby dormance, mají několik možností. Usoudit, že je výhodnější diapauzu vůbec nepodstoupit a místo toho se pokusit o zplození ještě jedné generace na úkor smrti. Ukončit diapauzu předčasně pokud zásoby energie klesnou na příliš nízkou hodnotu a pokusit se tento deficit kompenzovat krmením. Poslední možností je, že jedinci dojdou veškeré zásoby a zahyne buď při diapauze nebo při vývoji po jejím skončení (Meuti et Denlinger, 2013; Hahn et Denlinger, 2011). Nejběžněji je diapauza zaznamenávána při krátkých dnech (dlouhých nocích) a nejméně při dlouhých dnech (krátkých nocích). Krátké dny se pojí se zimou, kterou většina jedinců přezimuje (Meuti et Denlinger, 2013).

Fotoperioda může ovlivňovat teplotní reakce u různých druhů různým způsobem. Každý druh i vývojové stádium může mít odlišnou citlivost vůči fotoperiodě (Lopatina et al., 2011; Aksit et al., 2007). Například druh *Gastrophysa viridula* DeGeer, 1775 (Coleoptera: Chrysomelidae) není fotoperiodou téměř nijak ovlivňován (Kucherov et Kipyatkov, 2011) a u druhu *Stethorus gilvifrons* Mulsant, 1850 (Coleoptera: Coccinellidae) má fotoperioda mírný vliv na rychlost vývoje (Aksit et al., 2007). Naproti tomu u druhu *Coleophora saucia* Mulsant, 1850 (Coleoptera: Coccinellidae) má fotoperioda významný vliv na rychlost vývoje všech larválních stádií a každé stádium je ovlivňováno odlišně (Omkar et Pathak, 2006).

2.2.3 Vlhkost

Vlhkost vzduchu bývá úzce spojena s teplotou. Při vyšších teplotách je vlhkost vzduchu díky výparům přirozeně vyšší než při teplotách nižších. Relativní vlhkost neboli *relative humidity* (RH) je poměrem mezi skutečným obsahem vodních výparů a maximálně možným obsahem vodních výparů ve vzduchu při dané teplotě. Udává se v procentech, přičemž suchý vzduch má RH 0 % a nasycený vzduch má RH 100 %. Při nízké vlhkosti vzduchu mohou být negativně ovlivněny fyziologické procesy většiny hmyzu, jako je zpomalení rychlosti vývoje a růstu či zkrácení dlouhověkosti. Naopak při vysokých RH mohou jedinci i vajíčka utonout. Při sběru dat o rychlosti vývoje by tyto informace měly být brány v úvahu, jelikož nepříznivá vlhkost může vývoj výrazně ovlivnit (Gullan et Cranston, 2014).

Negativní efekt extrémní vlhkosti je daleko více patrný při extrémních teplotách. Tento vztah je vzájemný, takže i extrémní teploty mají na jedince větší vliv při extrémnějším vlhkostech. Například u druhu *Tenebrio molitor* extrémní vlhkosti jako jsou RH 12 % a 98 % nemají při optimálních teplotách (22 – 28°C) na starší larvální stádia, kukly ani dospělé žádné škodlivé účinky. Pouze u mladých larev byla prokázána minimální úmrtnost (2 – 5%). S extrémními vlhkostmi při extrémních teplotách jako jsou 10 a 35 °C úmrtnost jedinců výrazně roste, a ještě se zvyšuje s dobou vystavení těmto extrémním teplotám. Naproti tomu i když jsou jedinci vystaveni extrémním teplotám, ale vlhkost se pohybuje v optimálním rozmezí (52 – 75%), poměr úmrtnosti není významný (Punzo et Mutchmor, 1980).

2.2.4 Potrava

Hlavním důvodem příjmu potravy je u každého zvířete zisk živin potřebných k pokrytí energetických nároků spojených s životem jedince. Množství a kvalita přijímané potravy může ovlivňovat růst, vývoj, reprodukci, délku života i imunitní reakce hmyzu. Se snížením množství přijímané potravy nebo zhoršením nutriční rovnováhy se prodlužuje délka vývoje a jedinec dorůstá menší velikosti a nižší hmotnosti. V některých případech jedinec dokonce prochází larválními stádii navíc. Ovšem ani nadbytek živin není výhodný, protože se jedinec se zbytky musí vypořádat a vynaložit energii na trávení navíc. Hmyz má schopnost si některé živiny biosyntetizovat. Ty, které biosyntetizovat neumí, se nazývají esenciální a jsou potřeba získávat z potravy (Behmer, 2008; Chapman, 2013).

Množství bílkovin a aminokyselin je důležité pro správný růst a reprodukci jedince. Aminokyseliny jsou stavebním základem bílkovin, které slouží například pro vznik enzymů, transport látek nebo receptorové proteiny. Nedostatek některé z esenciálních aminokyselin v potravě omezují růst jedince. Většinou je ale zapotřebí i pestré rozmanitosti neesenciálních aminokyselin, jinak je růst negativně ovlivněn. Děje se tak kvůli metabolické náročnosti neesenciální aminokyseliny syntetizovat a eliminovat zbytky jejich syntézy. (Chapman, 2013; Behmer, 2008).

Sacharidy jsou většinou hlavním zdrojem energie pro veškeré metabolické procesy. Dá se říci, že sacharidy jsou neesenciální, protože hmyz je schopen sacharidy získat přeměnou tuků. Ovšem pro správný růst je v potravě pro většinu hmyzu zapotřebí. Například rod *Tenebrio* vykazuje optimální růst při 70 % sacharidů ve složení potravy, ale špatně se vyvíjí, pokud poměr sacharidů klesne pod 40 % (Behmer, 2008).

Další složkou jsou lipidy. Působí jako přenašeče elektronů, přenašeče substrátů v enzymatických reakcích, komponenty biologických membrán a jako zdroj i zásoby energie. Důležitými lipidy pro hmyz jsou steroly, mastné kyseliny, karotenoidy a vitamíny rozpustné v tucích. Steroly jsou strukturálními komponentami v buněčných membránách a fungují jako prekurzory pro steroidní hormony (např. ekdyson). Pro hmyz jsou esenciální, protože na rozdíl od obratlovců a rostlin není schopen biosyntetizovat sterolové tetracyklické jádro. Hlavním tkáňovým steroidem většiny živočichů je cholesterol. Rostliny ho obsahují ve velmi malém množství a fytofágní hmyz je tak nucen použít formy sterolu, které rostliny obsahují, nebo je být schopen přeměnit na cholesterol. Nejběžnějším steroidem rostlin je sitosterol, který je přeměněn na cholesterol odebráním alkylové skupiny vhodným enzymem. Většina fytofágních druhů je schopna sitosterol využít (Behmer, 2008).

Vitamíny jsou organické sloučeniny pro hmyz potřebné většinou v malých množstvích pro správný chod metabolických funkcí. Při jejich nedostatku je správné fungování narušeno a může se zvýšit i náchylnost k onemocněním. Ve vodě rozpustné vitamíny jsou vitamíny B a C. Vitamíny B fungují jako kofaktory enzymů katalyzujících metabolické přeměny. Vitamin C působí hlavně jako antioxidant a umožňuje syntézu kolagenu. Deficit těchto vitamínů může zapříčinit růstové vady. Z vitamínů rozpustných v tucích jsou důležité β -karoten (provitamin A) a vitamin E (α -tokoferol). β -Karoten je zodpovědný za barevnost jedinců a pravděpodobně je esenciální. Nedostatek vitamínu E může mít za následek snížení produkce spermií a zhoršení dozrávání vajíčka (Behmer, 2008; Chapman, 2013).

Z minerálů jsou pro hmyz důležitými sodík, draslík, vápník, magnézium, chlorid a fosfát, co se týče metabolických procesů. Z toho sodík, draslík, fosfát a chlorid jsou potřebné pro buněčnou iontovou rovnováhu. Zinek a mangan se podílejí na zpevnování kutikuly kusadel. Tyto minerály jsou však běžně součástí umělé výživy v chovech. Při výrazném nadbytku těžkých kovů se projevuje snížení růstu a vysoká míra úmrtnosti jedinců (Behmer, 2008; Chapman, 2013).

3 Zkoumaný druh

Experiment byl prováděn na jedincích druhu *Tenebrio molitor* Linnaeus, 1758 (Coleoptera: Tenebrionidae), jehož larvy se také nazývají mouční červi (Mariod et al. 2017). Taxonomicky se tento druh řadí do podčeledi Tenebrioninae, čeledi Tenebrionidae, nadčeledi Tenebrionoidea, podřádu Polyphaga, řádu Coleoptera, třídy Insecta, podkmenu Hexapoda, kmenu Arthropoda, říše Animalia (Fritz, 2011; Bouchard, 2014). Tento druh je známý jako potravinový škůdce. Nejčastěji škodí na pšenici, pšeničných produktech a mouce. Je ale schopen konzumovat i maso, peří a další živočišnou i rostlinnou stravu (Ramos-Elorduy et al., 2002).

3.1 Čeleď Tenebrionidae

Čeleď potěmnickovitých (Tenebrionidae) patří mezi nejpočetnější čeledi brouků (Coleoptera). Celosvětově tato čeleď čítá 2 300 rodů a přes 30 000 popsáných druhů. Zástupce této čeledi najdeme hlavně v tropických a mírných oblastech (Matthews et al., 2010; Bouchard et al., 2021). Dospělci bývají v zásadě zbarvení do černé nebo tmavě hnědé barvy a délka jejich těla se pohybuje od 1,5 do 30 mm. Jako společný znak mají stříškovitý kryt základů krátkých tykadél (Hanel, 2018). Tvarem a podobou těla dosahují pozoruhodné rozdílnosti. Larvy však bývají velmi uniformní. Obecně mají dlouhé a štíhlé tělo s krátkými nohama a pevným exoskeletem (Gillott, 2005; Evans, 2023). V České republice je známo celkem 91 druhů z této čeledi (Hanel, 2018).

Vývojový cyklus je mezi jednotlivými druhy čeledi Tenebrionidae velmi variabilní v závislosti na přírodních faktorech, kterým jsou vystavovány, a může v průměru trvat 2 měsíce až 2 roky. Mezi takové faktory patří klima, prostředí, množství potravy a okolní teplota (Stebnicka, 1991). Většinu druhů můžeme najít pod kameny a kusy dřeva, ale je možné je nalézt také v tlejícím dřevě, houbách, hnízdech ptáků, a dokonce i ve skladovaných produktech, kde se mohou vyskytovat ve vysokých počtech a působit značné škody. Jedinci jsou aktivní zejména večer a v noci a žijí skrytým způsobem života. Některé druhy jsou schopny snést delší období sucha a dokážou v případě potřeby absorbovat vlhkost ze vzduchu (Gillott, 2005; Stebnicka, 1991).

Druhy můžeme také rozdělit podle svých ekologických nároků, způsobu vývoje a páření, či prostředí, ve kterém žijí, do tří ekologických skupin. Druhy synantropní se často dovážejí z teplejších oblastí spolu s rostlinnými produkty. V teplých skladech a místnostech s potravinami prosperují a jsou významnými škůdci zejména obilných produktů. Půdní druhy

se nejčastěji vyskytují v teplých oblastech s písčitými a hlinitými půdami, polích, případně na xerothermních loukách a trávnicích. Larvy některých druhů jsou škůdci polních i zahradních druhů. Třetí skupinou jsou druhy vázané na mrtvé dřevo a dřevokazné houby. Živí se rozkládajícími se živočišnými i rostlinnými materiály, jako jsou plodnice stromů, listy, plesnivé dřevo kmenů i pařezů či mycelium rostoucí v dlažbách (Stebnicka, 1991).

Mnoho druhů je skvěle adaptováno na život v poušti a tropických oblastech. Typicky černí, silně obrnění, nelétaví a nokturnální jedinci se vyhýbají horkým letním teplotám tím, že přes den zůstávají zahrabaní v písku nebo norách, kde jsou teploty výrazně nižší a relativní vlhkost vyšší než na povrchu. Jejich silný exoskeleton a srostlé krovky napomáhají k snížení výparu vody z těla. V zimě naopak jejich černé zbarvení napomáhá k rychlejší absorpci energie ze slunce a zahřátí svalů, aby byli schopni hledat potravu. Denní druhy, které mají dlouhé štíhlé nohy, bývají někdy pokryti bělavou, nažloutlou či namodralou vrstvou vosku, která odráží ultrafialové záření a zabraňuje tak přehřátí těla jedince (Evans, 2023).

Čeleď Tenebrionidae nalezneme ve všech zoogeografických oblastech světa. Většina druhů, které jsou zvláštější svojí stavbou těla a přizpůsobením, žije v teplých oblastech jižní části holarktické oblasti. Mnoho rodů a druhů má malé a omezené areály, ve kterých se vyskytují. Zejména druhy žijící v přírodních biotopech se vyznačují nízkou mírou výskytu. Výskyt mimo hranice hustého rozšíření některých druhů se objevuje pouze v letech se zvláště příznivými klimatickými podmínkami (Stebnicka, 1991).

Člení se celkem do 11 podčeledí. Podčeleď Pimeliinae je nejpočetnější s 578 rody. Následují podčeleď Stenochiinae s 394 rody, podčeleď Tenebrioninae s 349 rody, podčeleď Blaptinae s 300 rody, podčeleď Lagriinae s 273 rody, podčeleď Alleculinae s 231 rody a podčeleď Diaperinae se 128 rody. Zbývající podčeledi obsahují velmi málo rodů, a to podčeleď Phrenapatinae obsahuje 28 rodů, podčeleď Zolodininae 3 rody, podčeleď Kuhitangiinae 2 rody a podčeleď Nilioninae pouze 1 rod (Bouchard et al., 2021).

Zástupci podčeledi Pimeliinae obývají suché a polosuché části palearktické, nearktické, neotropické a afrotropické oblasti. Larvy žijí v lehké písčité půdě nebo písku. Běžně se živí rostlinnými zbytky, některé druhy i kořeny nebo semeny. Dospělci jsou diurnální a v úkrytu pobývají pouze v nejteplejší části dne. Život dospělců je dlouhý a larvy mají velmi rychlý vývoj. Larvy mají nohy modifikované výhradně k hrabání a přední nohy jsou výrazně tlustší než ostatní. Dospělci pouze vyjimečně mají křídla (Watt, 1974).

Podčeleď *Stenochiinae* můžeme nalézt v neotropické oblasti od Mexika po Bolívii, v nearktické a palearktické oblasti, ale i v částech afrotropické oblasti. Je velmi rozmanitá i co se týče barevnosti. Dospělci mohou být zbarveni do černé, hnědé až do duhově zelenočervené barvy. Žijí v lesích, larvy pod kůrou stromů a dospělci na jejím povrchu. Převážně se živí tlejícím dřevem a kůrou (Bouchard, 2014).

O podčeleď *Tenebrioninae* můžeme říci, že je kosmopolitní. Zástupci této podčeleďi se nachází téměř po celém světě kromě vyjímek v některých severních oblastech. Zbarvením jsou dospělci od černé, přes hnědou až po šedou barvu. Většina druhů má zvrásněné krovky. Nemají na nich však více než 9 rýh. Spektrum potravy je velmi rozmanité. Tělo larev je většinou středně až silně sklerotizované a tykadla se dělí na 3 články, které jsou lysé nebo s několika štětkami. Některé druhy se živí rostlinnými zbytky, mrtvou organickou hmotou, houbami nebo lišejníky, ale někteří zástupci preferují dokonce vlhké, uhnívající obilí a obilné produkty (Bouchard, 2014; Watt, 1974).

Druhy z podčeleďi *Blaptinae* byly ještě donedávna řazeny do podčeleďi *Tenebrioninae*. Roku 2021 se zhruba polovina druhů na základě studie (Kamiński et al., 2021) přesunula do nově vzniklé podčeleďi *Blaptinae*. Z tohoto důvodu jsou zástupci zmíněných podčeleďi velmi podobní svou ekologií i morfologií. Zástupce podčeleďi *Blaptinae* nalezneme v nearktické, neotropické a palearktické oblasti. Dospělci mají tykadla bez složených či hvězdicovitých senzoríí. Končetiny u larvy jsou zvětšené a uzpůsobené k hrabání (Kamiński et al., 2021; Bouchard et al., 2021).

Podčeleď *Lagriinae* lze potkat především v tropických oblastech Afriky, ale v zásadě se vyskytují na všech kontinentech. Dospělci mají nitkovitá tykadla rozdělena na 11 článků. Epistomální šev bývá velmi slabý nebo zcela chybí a klypeus je poměrně krátký. Larvy mívají tykadla chlupatá a dvoučláneková do tvaru paličky. Druhý článek podstatně delší než první. Dospělci žijí pod kůrou stromů, pod kládami, kameny, na rostlinách či běžně v trávě. Larvy se běžně vykytují pod spadáním listů, v tlejícím dřevě a pod kůrou mrtvých stromů. Živí se suchým listím, rostlinnými zbytky nebo dokonce mořskými řasami (Bouchard, 2014; Watt, 1974).

Podčeleď *Alleculinae* je rozšířena po celém světě včetně některých oceánických ostrovů. Nejpočetnější je však v tropických oblastech. Od ostatních příbuzných skupin se liší tím, že na vnitřním okraji tarzálních drápů nese řadu hřebenovitých zoubků. Nalezneme je na větvích s houbami, na rostlinách a různých stromech. Živí se rostlinami a živočišnými zbytky (Bouchard, 2014; Watt, 1974).

Podčeleď Diaperinae je kosmopolitní kromě Nového Zélandu a oceánických ostrovů. Nejpočetnější zastoupení druhů se nachází v indomalajské oblasti. Larva je kromě hlavy poněkud slabě sklerotizovaná a má cylindrický tvar sužující se dozadu. Tykadla mají 3 články a několik štětin. Dospělci mají často rohy na hlavě nebo hrudní části těla. Tělo mají poměrně pevné a středně nebo silně vypouklé s různými hrbolky a žlábkami. Všechny známé druhy se rozmnožují v chorošovitých houbách (Bouchard, 2014; Watt, 1974).

Zástupce z podčeledi Phrenapatinae najdeme zejména v neotropické oblasti a jižní Africe. Obývají především tropické lesy. Larvy mají tykadla rozdělena na 3 články. Na druhém článku se nachází jedna nebo více jemných, krátkých štětin. Na třetím článku jsou 3 vrcholové štětky. Nohy mají poměrně krátké a úzké. Dospělci i larvy žijí pod kůrou tlejících stromů a živí se tlejícím dřevem (Bouchard, 2014; Watt, 1974).

Druhy podčeledi Zolodininae se vyskytují pouze na Novém Zélandu a v Tasmánii. Jedinými zřetelnými odlišnostmi od jiných podčeledí z čeledi Tenebrionidae je převrácený reprodukční orgán samce a absence lamel na metendosternitu. Viditelná část svrchního pysku u dospělců je 3krát širší než dlouhá. U larev je to 1,7krát. Dospělci i larvy žijí pod kůrou tlejících stromů nebo v tlejících kládách. Larvy se živí převážně dřevem (Watt, 1974).

Podčeleď Kuhitangiinae lze najít v částech palearktické oblasti. V roce 2017 byl v jižním Zagrosu v Íránu objeven a přiřazen druhý rod do této podčeledi, kterým je rod *Foranotum*. Zástupci tohoto rodu žijí pravděpodobně převážně v jeskyních, v které byl tento rod také objeven, a jsou na tento život adaptováni například absencí křídel a očí. Naproti tomu zástupci druhého rodu *Kuhitangia* se nachází v aridních oblastech. Od ostatních podčeledí čeledi Tenebrionidae se morfologicky liší vnitřně i zevně otevřenými prokoxálními jamkami (stejný znak má pouze podčeleď Zolonidinae). Dalším znakem jsou široké proděravělé otvory na laterálních stranách prothoraxu. (Nabozhenko et Sadeghi, 2017).

Zástupci podčeledi Nilioninae se vyskytují v neotropické oblasti. Jsou silnými specialisty a vzhledově se výrazně liší od ostatních podčeledí z čeledi Tenebrionidae. Někdy se jim také přezdívá nepravá sluněčka (*false ladybird beetles*). Dospělec má tykadla rozdělena na 11 článků a tvar těla téměř polokulovitý, nesoucí štíhlé nohy. Larva má širokou hlavu, krátká kusadla a palpy a krátká tykadla s malým množstvím štětin. Žijí na kmenech stromů a větvích. Nejčastěji se živí houbami a lišejníky. (Bouchard, 2014; Watt, 1974).

3.1.1 *Tenebrio molitor* Linnaeus, 1758

Tenebrio molitor patří mezi hmyz s holometabolním vývojem, tedy proměnou dokonalou (Park et al. 2014). Stejně jako ostatní holometabolní hmyz prochází stádií vajíčka, larvy, kukly a dospělé. Larva tohoto druhu je oligopodní a má tedy dobře vyvinutou hlavu s ústním ústrojím a dobře vyvinutá tykadla. Nese 3 páry kratších hrudních nohou, pár krátkých přívěsků na konci zadečku a kutikulu má silně sklerotizovanou (Richards et Davies, 1978).

Hlava larvy je v pronační pozici (ústní ústrojí směřuje dopředu v ose těla) a nese dobře vyvinuté kousací ústrojí. To se skládá ze zřetelně viditelného horního pysku (labrum) tvořící stříšku horní části úst, páru silně sklerotizovaných kusadel trojhranného tvaru a velkého maxilo-labiálního komplexu, který je uložen ventrálně a uzavírá spodní část úst. Maxilo-labiální komplex nese čelistní a labiální palpy, které jsou uloženy na velkém celku vnější a vnitřní části čelisti (galea-lacinia komplex) a vyvinutém spodním pysku (prementum) (Loreto, 2019).

Čelistní makadla (maxilární palpy) larválních jedinců se skládají celkem ze tří segmentů. Na druhém segmentu se nachází dvě senzily plnící funkci mechanoreceptorů. Jedna umístěna dorzálně a druhá na vnější straně. Na třetím segmentu je sensorický komplex složený ze čtyř senzorů umístěných na špičce, které pravděpodobně slouží jako orgány chuti a čichu. Dále se zde nachází až čtyři senzory pravděpodobně sloužící jako chemoreceptor a jeden senzor sloužící nejspíše jako mechanoreceptor, které jsou umístěny na vnitřní straně segmentu. Jako poslední můžeme na vnější straně segmentu najít jednu senzilu sloužící jako hygrometeor pro vnímání vlhkosti (Loreto, 2019).

Labiální palpy se skládají ze dvou segmentů. Na latero-ventrální straně druhého segmentu se nachází chuťová senzila, která by měla plnit chuťovou funkci. Na špičce segmentu je sensorický komplex podobný tomu na špičce maxilárních palp. Funkce většiny senzily je odvozena od morfologických podobností blízkého příbuzného hmyzu a je tak potřeba bližšího studia a porozumění fungování každé senzily *T. molitor* (Loreto, 2019).

Délka těla dospělé se pohybuje od 12 do 18 mm. Tělo je tmavě červenohnědé až černé barvy, zatímco nohy a tykadla bývají obvykle načervenalé. Krovky bývají často světlejší než pronotum (štíť, který kryje předohruď). Předek a temeno hlavy často tečkované, většinou výraznější než na pronotu. Pronotum může být po stranách silně zaoblené a rozšířené do šířky krovek, jindy naopak užší než krovky a více hranaté. Hřbety krovek jsou víceméně klenuté s jemnými rýhami a hustě rozmístěnými tečkami. Křídla jsou plně vyvinuta a schopna letu. Stehna a holeně jsou tečkované podobně jako pronotum. Délka prvního článku zadní končetiny je stejně dlouhá nebo

mírně větší než další dva články dohromady. U samce jsou přední holeně o něco více zakřivené a delší než u samice (Stebnicka, 1991). Velmi podobným druhem je *Tenebrio obscurus* Fabricius, 1792 (Coleoptera: Tenebrionidae) jak vzhledem, tak svými stanovištními preferencemi. *T. molitor* je však méně tečkovaný na hlavě a pronotu a také je o něco lesklejší (Evans, 2023).

Samička klade vejčitá, podlouhlá a zářivě bílá vajíčka pokryta lepkavou látkou, díky které se vajíčka připevňují k podkladu. Samičky kladou vajíčka do potravy, substrátu nebo na stěny nádoby, v které jsou chovány, 4 – 17 dnů po kopulaci. Jedna samička je schopna naklást až 500 vajíček. Optimální teplotou pro jejich inkubaci je 25 až 27 °C, při které trvá vývoj embrya 4 – 6 dnů. Čerstvě vylíhnuté larvy jsou zhruba 3 mm dlouhé a bílé barvy. Od druhého instaru začínají hnědnout či žloutnout a tvoří pevný chitinový exoskelet. Vypělá larva dosahuje délky 25 – 35 mm a váží okolo 200 mg. Zbarvena je do žlutohnědých odstínů. Kukla je zbarvena do krémově bílé a je dlouhá 12 – 18 mm. Tedy obdobně jako dospělý jedinec (Siemianowska et al., 2013). Kukla je také měkká, imobilní, poměrně nechráněná a stává se tak snadnou kořistí (Ghaly et Alkoaik, 2009). Ve fázi kukly stráví při optimální teplotě pouhých 5 – 6 dnů (Siemianowska et al., 2013). Larvální vývoj trvá za optimálních podmínek 4 - 5 měsíců (Eberle et al., 2022). Při nepříznivých podmínkách se však vývoj může prodloužit až na 2 roky (Ghaly et Alkoaik, 2009).

Co se týče ekologie *T. molitor*, tak je nokturnální, negativně fototropní a částečně synantropní. Za světla se dospělci a starší larvální stádia schovávají pod povrchem substrátu a v temných místech a za tmy vylézají na povrch (Cloudsley-Thompson, 1953; Stebnicka, 1991). Svoji ekologií se výrazně liší od většiny zástupců z čeledě Tenebrionidae (Howard, 1955). Žije především v lidských sídlech, skladech, drůbežárnách či holubnicích. Méně často pak v přírodních biotopech pod ztrouchnivělou kůrou listnatých stromů. Larvy se používají jako potrava v chovech malých zvířat, jako jsou například ptáci, ryby či želvy (Stebnicka, 1991). Původně byl tento druh rozšířen pouze v západní Evropě. V současné době je však téměř kosmopolitní, neboť neobývá pouze severní oblasti (Evans, 2023). Patří mezi polyfágní druhy a dospělci i larvy se tedy živí zbytky larev jiných druhů, jejich exkrementy a mrtvými jedinci. Dále jako škůdce často konzumuje pšenici či pšeničné výrobky. Může se však živit i organickými zbytky domestikovaných zvířat (Stebnicka, 1991).

3.1.1.1 Využití *Tenebrio molitor*

Hmyz se jako potrava používá po světě již tisíciletí. Jsou důležitým zdrojem sacharidů, bílkovin, tuků, minerálů a vitamínů. V západních kulturách, zejména v Evropě a Severní Americe, není konzumace hmyzu příliš zvykem. Se zvyšujícími se cenami spojených s produkcí živočišných bílkovin a zvyšujícím se zájmem o udržitelné hospodaření je využití hmyzu jako potrava atraktivnější než kdy dříve. Více než 300 druhů brouků nebo jejich larev se po světě konzumuje a larvy druhu *T. molitor* patří mezi ně. Řadí se mezi živinově nejbohatší požitelné druhy brouků (Evans, 2023). Larvy se v současnosti využívají hlavně kvůli jejich vysokému obsahu bílkovin a schopnosti transformovat nízkovýživové organické zbytky na bílkoviny. Potenciálně tedy můžeme jejich konzumaci nahrazovat ve stravě lidí a zvířat bílkoviny jinak získávané z masa hospodářských zvířat nebo pěstovaných plodin. Bílkoviny z moučných červů se svojí kvalitou podobají bílkovinám získávaných ze sóji (Ramos-Elorduy et al., 2002). V sušené formě larev se obsah bílkovin pohybuje mezi 40,2 - 66,8 % a obsah tuků mezi 17 - 42,48 % v závislosti na podmínkách, v kterých jsou chovány. Zároveň obsahují téměř všechny esenciální aminokyseliny důležité pro člověka. Z minerálů však obsahují poměrně málo vápníku. (Ribeiro et al., 2018).

Larvy se běžně konzumují upečené, smažené či pražené a různě okořeněné, méně často pak nijak neupravené, čerstvé, a dokonce i živé. Sušení mouční červi bývají rozemletí na mouku bohatou na bílkoviny, která se používá k pečení, ve snaze učinit konzumaci hmyzu o něco přívětivější pro kultury Evropy a Severní Ameriky. Tato mouka obsahuje zhruba dvakrát více bílkovin než hovězí maso. Navíc je na její produkci zapotřebí pouze zlomek množství vody a prakticky nejsou produkovány žádné skleníkové plyny (Evans, 2023).

Larvy se také používají jako potrava při dokrmování mláďat a v chovech malých zvířat, jako jsou například ptáci nebo želvy chované v zajetí (Stebnicka, 1991; Martin et al., 1976). S jejich využitím se setkáme i v akvakultuře, kde se využívají jako krmivo v chovech ryb (Henry et al., 2015). Mouka z nich se přidává jako doplněk stravy do krmení prasat a drůbeže (Ribeiro et al., 2018). Podle nedávných studií by mohl být i potenciálním rozkladačem plastových zbytků (Evans, 2023). Oproti jiným zdrojům bílkovin a dalších živin jsou nároky pro chov moučných červů minimální, co se týče potřebného množství vody, energie a velikosti prostor a zanechává výrazně nižší ekologickou stopu (Henry et al., 2015; Syahrulawal et al., 2023).

3.1.1.2 Podmínky chovu

Pro efektivní chov moučných červů je zapotřebí znát optimální podmínky pro jejich růst a vývoj. Optimálními podmínkami lze snížit i jejich mortalitu (Gillott, 2005) a je možno zvýšit jejich výživové hodnoty (Syahrulawal et al., 2023). Mezi ovlivňující faktory patří teplota, fotoperioda, vlhkost, složení potravy, a hustota populace. Je nutno brát v potaz, že tyto faktory jen málokdy působí nezávisle na ostatních (Gillott, 2005).

S teplotou bývá úzce spojována relativní vlhkost (RH), jak již bylo uvedeno v kapitole 3.2.3. Při velmi nízké RH, jako je 12 % a nižší, nejsou vajíčka schopna dokončit vývoj za žádné teploty a během 11 - 14 dnů zcela vysychají. Ostatní vývojová stádia jsou však při této RH schopna za optimálních teplot v rozmezí 22 – 28 °C přežít i s 0 % mortalitou. S extrémním snížením teploty na 10 °C a níže nebo jejím navýšením na 35 °C a více mortalita při RH 12 % prudce stoupá (Punzo et Mutchmor, 1980). Dále se při RH 20 % a méně výrazně snižuje schopnost ovipozice samic a při RH 13 % a nižší se téměř zastavuje vývoj larev. Naopak při RH v rozmezí 90 – 100 % bývá aktivita dospělých samic a růst larev nejvyšší (Hardouin et Mahoux, 2003). Vysoké hodnoty RH nejsou pro chov doporučeny, neboť prospívají různým škůdcům kolonií, jako jsou roztoči, plísňe nebo jiné mikroorganismy (Fraenkel, 1950). Optimální hodnoty RH pro chov moučných červů se pohybují mezi 60 – 75 % (Punzo et Mutchmor, 1980; Ribeiro et al., 2018).

Teplota výrazně ovlivňuje mortalitu, dobu vývoje a růst *T. molitor* (Eberle et al., 2022; Bjerge et al., 2018). Všechna vývojová stádia jsou ovlivňována obdobně (Ribeiro et al., 2018). Teploty pod 17 °C inhibují vývoj embrya a teploty nad 30 °C zvyšují mortalitu (Koo et al., 2013). Zároveň teplota 20 °C a nižší zásadně prodlužuje dobu vývoje a snižuje růst jedinců (Eberle et al., 2022; Bjerge et al., 2018). Spodní teplotou, která se pro jedince stává smrtelnou při vystavení po dobu 24 hodin je 7 – 8 °C (Mutchmor et al., 1961) a horní 40 – 44 °C (Martin et al., 1976). Nejčastěji se udává optimální teplota pro chov moučných červů v rozmezí 25 – 28 °C (Ribeiro et al., 2018).

Ačkoliv nejvyšší růst larev za den je zaznamenán kolem 31 °C, kvůli zvýšené mortalitě nebývá takto vysoká teplota doporučena. Teplota ovlivňuje i živinové složení jedince. Při chovu v teplotě 39 °C byl zaznamenán 65,5 % podíl bílkovin a pouze 16 % podíl lipidů v těle jedince. Při teplotě 25,4 °C se tento podíl drasticky liší a to složením 41,9 % bílkovin a 36,1 % lipidů. Naopak při teplotě 15,2 °C byl podíl bílkovin 57,8 % a lipidů 27,2 %. Jako nejvhodnější teplotní podmínky pro maximalizaci podílu bílkovin se tedy jeví extrémní teploty, jako je 39 nebo 15,2

°C (Bjørge et al., 2018). Z důvodu vysoké úmrtnosti jedinců a velmi nízkého přírůstku hmotnosti však není tento teplotní režim vhodný (Eberle et al., 2022).

Fotoperioda ovlivňuje zejména rychlost vývoje a růst. Nejčastěji bývají fotoperiody rozděleny na dlouhý den (DD; 16h světlo, 8h tma), krátký den (KD; 8h světlo, 16h tma), neustálou tmou (24h tma) anebo 12h světlo a 12h tma (Ribeiro et al., 2018; Eberle et al., 2022). Na mortalitu jedinců nebyl mezi jednotlivými fotoperiodami zjištěn signifikantní vliv. Na délku vývoje a růst jedinců byl zjištěn signifikantní vliv (Eberle et al., 2022). Výsledky týkající se délky vývoje larev jsou však poněkud sporné. Ačkoliv se autoři obou studií shodují, že nejkratší doba vývoje je zaznamenána při teplotě 25 °C, odporují si fotoperiodou, při které bylo nejkratšího vývoje dosaženo. Autoři (Kim et al., 2015) uvádějí, že nejkratší doby vývoje (157,35 dnů) je dosaženo při režimu 14h světlo, 10h tma. Naproti tomu autorům (Eberle et al., 2022) se podařilo nejkratší doby vývoje (125,6 dnů) dosáhnout při režimu 24h tma, tedy za neustálé tmy.

Nárůst hmotnosti larev je fotoperiodou ovlivňován. Stejně tak interakce mezi fotoperiodou a teplotou má na růst larev značný vliv. Autoři (Eberle et al., 2022) dosáhli nejvyššího růstu při teplotě 25 a 30 °C s režimem neustálé tmy. Růst v režimu neustálé tmy byl signifikantně nižší mezi teplotou 20 °C a teplotami 25 a 30 °C. Při teplotě 20 °C byl nejvyšší růst zaznamenán při fotoperiodě KD. Naproti tomu nesignifikantní rozdíl mezi fotoperiodou KD a neustálé tmy při teplotě 28 °C byl zjištěn ve studii (Zim et al., 2022). Tato neshoda výsledků může být zapříčiněna dalšími faktory, jako je potrava, vlhkost prostředí nebo hustotou jedinců v chovu (Eberle et al., 2022).

Denzita populace v chovu ovlivňuje zejména počet a dobu vývoje larválních stádií. Vyšší hustoty jedinců v chovu vedou k snížení počtu larválních instarů jedince a k menší velikosti předposledního instaru larvy. Důvodem může být snížený příjem potravy jedinců a zhoršení efektivity přeměny přijaté a strávené potravy. Zároveň je v přeplněných populacích u samic tendence ke snížení reprodukce a méně potomstva. Někdy může docházet i k inhibici zakuklení nebo dokonce ke kanibalismu mezi jedinci (Ribeiro et al., 2018). Optimální denzitou v chovu pro nejvyšší nárůst hmotnosti larev je 2,5 - 4 larev na cm². Ovšem zvýšení denzity populace až do 10 larev na cm² navýší celkový výnos na úkor minimálních negativních efektů. Naopak při velmi nízké denzitě jedinců (např. 0.03 larev na cm²) bývá růst také zpomalen a nárůst hmotnosti snížen (Deruytter et Coudron, 2022).

Ačkoliv je *T. molitor* schopný poměrně dobře přežít pouze na otrubové dietě, která obsahuje všechny potřebné živiny, nejsou živiny v optimálním zastoupení a jejich optimalizací lze výrazně navýšit růst, potomstvo, zkrátit dobu vývoje a snížit mortalitu. Nejčastější dietou

v laboratorních a průmyslových chovech je otrubová dieta se zdrojem vody. Jako zdroj vody slouží čerstvá zelenina, jako jsou odřezky mrkve, jablka, brambory nebo kusy salátu a hlávkového zelí (Morales-Ramos et al., 2010). Množství a poměr přijímaných živin ovlivňuje dobu vývoje, počet instarů, mortalitu (Morales-Ramos et al., 2010; Qubaiová et al., 2021), intenzitu a periodu ovipozice, plodnost a produkci potomstva (Ribeiro et al., 2018). Při nedostatku vody může docházet k zastavení vývoje, neboť larvy požívají méně potravy a míra přeměny konzumované potravy na tělesnou hmotu se snižuje (Murray, 1968).

Množství bílkovin v potravě výrazně ovlivňuje larvální dobu vývoje, mortalitu a nárůst hmotnosti. Obohacení stravy o bílkoviny zvyšuje rychlost vývoje larev. Strava, ve které je obsaženo 33 – 39 % bílkovin snižuje oproti stravě s 12 % bílkovin dobu od narození larvy do zakuklení ze 191 – 227 dnů na 116 – 144 dnů, při teplotě 28 °C a RH 70 %. Zároveň se zvyšuje i míra přežití z 19 – 52 % na 67 – 79 % podle studie autorů (Oonincx et al., 2015). Nárůst hmotnosti larev na stravě bez bílkovin je možno z pouhých 2,3 – 2,9 mg za dobu 4 týdnů zvýšit až na 45,5 – 55,6 mg doplňkem stravy pšeničnými pivovarskými kvasnicemi (John et al., 1979). Jako nejlepší zdroj bílkovin se jeví kvasnice o koncentraci 5 – 10 %, zároveň působící jako krmný stimulant (Fraenkel, 1950; Ribeiro et al., 2018).

Ačkoliv jsou bílkoviny nutností pro růst larev, při nevyváženosti nebo nedostatku ostatních živin může být růst, míra přežití a rychlost vývoje určitého chovu nižší i přesto, že obsah bílkovin v jeho stravě je vyšší než obsah bílkovin ve stravě jiného chovu. Ve studii autorů (Riaz et al., 2023) bylo zjištěno, že při konzumaci pouze kvasnic dorůstají larvy signifikantně nižších hmotností než při konzumaci pšeničných otrub. S podobným jevem se setkali i autoři (Qubaiová et al., 2021) ve studii druhu *Thanatophilus rugosus* (Fabricius, 1775) (Coleoptera: Silphidae), kdy se larvy vyvíjely rychleji a měly nižší úmrtnost při stravě vepřovými játry než při kuřecí stravě. Ačkoliv kuřecí strava obsahovala více bílkovin, vepřová játra obsahovala více než čtyřikrát cholesterolu než kuře. Rychlejší vývoj a nižší mortalita byla tedy pravděpodobně zapříčiněna vyšším obsahem cholesterolu ve vepřových játrech (Qubaiová et al., 2021).

Lipidy jsou ve stravě potřebné pouze ve velmi malém množství. Naopak vyšší koncentrace bývají škodlivé. Ačkoliv je cholesterol nezbytnou součástí stravy, tuky v koncentraci vyšší než 1 % nejsou pro životní cyklus larev prospěšné a při koncentraci nad 3 % se stávají dokonce inhibujícím faktorem (Fraenkel, 1950; Ribeiro et al., 2018). Při absenci vitamínů B-komplexu dochází k velmi pomalému nebo žádnému růstu (Martin et Hare, 1942). Jejich suplementací je podporován růst i reprodukce (Ribeiro et al., 2018). Naopak s přidáním vitamínů A, C, D, E nebo K do stravy se neprojevují žádné pozitivní efekty (Martin et Hare, 1942; Fraenkel, 1950).

Bez sacharidů v potravě je růst jedinců téměř nulový. Optimální rozmezí podílu sacharidů ve stravě se pohybuje mezi 80 – 85 % (Fraenkel, 1950). Důležitý je pro růst larev také poměr bílkovin ku sacharidům ve stravě, přičemž nejvyššího růstu je dosahováno při minimálně 50 % nebo více sacharidů a 15 % nebo více bílkovin (Martin et Hare, 1942).

4 Materiál a metodika

4.1 Metodika chovu

Kolonie druhu *Tenebrio molitor*, zapůjčena z ČZU FŽP, byla před zahájením experimentu nejdříve několik měsíců rozšiřována v plastovém chovném boxu při nekontrolovaných pokojových podmínkách. Tedy teplota, vlhkost i fotoperioda nebyly konstantní. Box byl z 1/3 naplněn ovesnými vločkami, které potěmnikům umožňovaly pohyb za potravou a poskytovaly prostředí pro úkryt. Na vrch ovesných vloček byl umístěn kus kartonu z plata vajec, který sloužil larvám i dospělcům jako místo k shlukování. Jako potrava jim byly podávány staré odřezky mrkve, brambor a kusy salátu.

4.2 Metodika experimentu

Následně byla kolonie potěmniků převezena do univerzitní laboratoře, kde se vyselektovaly skupiny larev pro experiment. Larvy byly před začátkem experimentu selektovány podle hmotnosti s maximálním rozdílem 10 mg (mezi jedinci ve skupině) do skupin po 5 jedincích. Tyto skupinky byly rozděleny do otevřených plastových krabiček očíslovaných 1 až 48 o rozměrech 9 x 6 x 5 cm z části vyplněných ovesnými vločkami. Do každé krabičky byla přidána jedna polovina psí granule a jako zdroj vody odřezek mrkve. Počáteční hmotnosti experimentálních skupin byly zapsány a vypočítala se průměrná počáteční hmotnost jedince v každé skupince vydělením hmotnosti skupinky počtem jedinců ve skupince. Hmotnost jedinců se pohybovala mezi 10 – 155 mg a hmotnost experimentálních skupin mezi 65 – 760 mg. Sledovány byly 3 rozdílné teploty, a to 26, 28 a 30 °C. Pro každou z teplot byly připraveny 2 klimaboxy nastavením na požadovanou teplotu a vypnutím vnitřního světla, každý po 8 experimentálních skupinách. Celkem tedy 6 klimaboxů, 48 skupin a 240 jedinců. Poté byly krabičky umístěny do jednotlivých kontrolovaných klimaboxů. Teploty v klimaboxech byly nastaveny na konstantní hodnoty 26, 28 a 30 °C. Dále byla v klimaboxech permanentní tma kromě času potřebného k manipulaci s jedinci.

Jedinci byli v klimaboxech ponecháni po dobu 1 týdnu. Klimaboxy byly kontrolovány čtvrtý a sedmý den. Čtvrtý den byly skupiny z jednotlivých klimaboxů zkontrolovány, zda v některé nedošlo k úhynu či zakuklení. Následně byla do každé krabičky doplněna potrava a jedinci vráceni zpět do klimaboxu. Sedmý den, tedy na konci experimentu, byly jednotlivé experimentální skupiny opět zkontrolovány, zda nedošlo k zakuklení nebo úhynu. Zakuklení a uhynutí jedinci byli ze skupinek odebráni a byl zapsán konečný počet jedinců ve skupinkách.

Následně byly skupinky zváženy a zapsána jejich konečná hmotnost. Poté byla vypočítána průměrná konečná hmotnost jedince v každé skupince vydělením hmotnosti skupinky konečným počtem jedinců ve skupince. Následoval výpočet průměrného přírůstku hmotnosti rozdílem mezi průměrnou konečnou a průměrnou počáteční hmotností jedince a byl tak získán průměrný konečný přírůstek hmotnosti jedince.

4.3 Zpracování dat

Sledován byl průměrný nárůst hmotnosti jedinců v jednotlivých experimentálních skupinkách. Tedy rozdíl mezi počáteční a konečnou hmotností jedince. Zjištěné hodnoty byly zapisovány do tabulek programu Microsoft Excel, ve kterém byly provedeny výpočty průměrných přírůstků na jedince a vytvořena tabulka Tab. 1. K posouzení růstu zkoumaného druhu v rozdílných teplotách byly přírůstky hmotnosti porovnány pomocí statistického programu R (R Core Team, 2024).

Ve statistickém programu R byl použit lineární model s normálním rozdělením chyb. Jako závislá proměnná byl použit přírůstek hmotnosti [mg]. Nezávislá vysvětlující je teplota, která byla v modelu uvedena jako diskrétní faktor. Jako diskrétní faktor byla teplota uvedena z důvodu předpokládané nelinearity závislosti mezi přírůstkem a teplotou. Dále byla pro hodnoty přírůstku, které by vycházely negativně, nastavena jejich hodnota jako nepoužitelná „N/A“ a do výsledků nebyla započítána. Pro porovnání, zda je mezi průměrnými přírůstky v rozdílných teplotách rozdíl významný, byla použita jednofaktorová ANOVA. Bylo zjištěno, že rozdíl průměrného přírůstku mezi teplotami je významný (p -hodnota = $9.85e-05$)

Pro zjištění, mezi kterými teplotami je rozdíl významný, bylo použito Tukeyho vícenásobné párové porovnání, kde p -hodnota < 0.05 značí, že rozdíl mezi párovanými teplotami je signifikantní a naopak rozdíl párovaných teplot s p -hodnotou > 0.05 signifikantní není. Pro ověření, zda chyby mají normální rozdělení byl použit test normality neboli Shapiro-Wilkův test kde pokud p -hodnota > 0.05 , normalita rozdělení se nezamítá. Bylo zjištěno, že rozdělení je normální (p -hodnota = 0.13) a použití ANOVA testu je tak validní.

5 Získané výsledky

K provedení experimentu bylo celkem vybráno 240 jedinců v larválním stádiu. Pro každou teplotu bylo zpočátku celkem 80 jedinců. Z celkového počtu 240 zůstalo na konci experimentu 226 jedinců, kteří se nezakuklili nebo nezahynuli. Analýza získaných přírůstků hmotností byla prováděna pouze na jedincích v larválním stádiu.

Kvůli redukování počtu jedinců v larválním stádiu z důvodu zakuklení nebo uhynutí některého z nich byl v jedné experimentální skupině, sledované při teplotě 30 °C, zaznamenán úbytek průměrné hmotnosti jedince, nikoliv jeho nárůst. Proto byla hodnota této experimentální skupiny hodnocena jako „N/A“ a do výsledného přírůstku průměrné hmotnosti nebyla započítána.

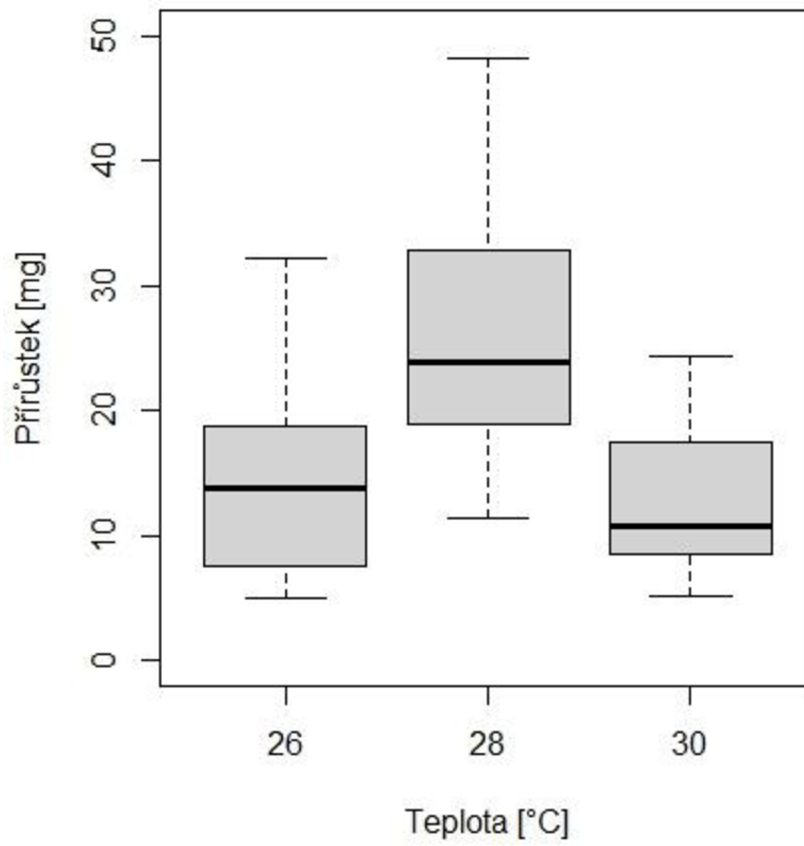
Stanovení průměrného přírůstku hmotnosti na jedince bylo provedeno jednoduchými matematickými operacemi. Průměrné přírůstky hmotnosti jedince v jednotlivých sledovaných teplotách (26, 28 a 30 °C) společně s průměrnými počátečními a konečnými hmotnostmi je možno vidět v Tab. 1. Hodnoty přírůstků jsou uváděny v miligramech [mg]. Porovnání mediánu přírůstku hmotnosti mezi jednotlivými teplotami je pak graficky znázorněno na krabicovém grafu na Obr. 4.

Tab. 1: Průměrné hmotnosti sledovaných jedinců v jednotlivých teplotách.

Průměrná hmotnost jedince v dané teplotě			
Teplota	26 °C	28 °C	30 °C
Průměrný nárůst hmotnosti [mg]	14,50	26,29	13,26
Průměrná počáteční hmotnost [mg]	101,05	88,24	60,97
Průměrná konečná hmotnost [mg]	115,55	114,53	74,23

Významnost rozdílu průměrného přírůstku mezi sledovanými teplotami byla ověřena pomocí Tukeyho vícenásobného párového porovnání. Signifikantní rozdíl byl zaznamenán při porovnání teplot 28 a 26 °C, kde p-hodnota = 7,938e-05 a rozdíl mezi přírůstkem je 11,79 mg ve prospěch teploty 28 °C. Podobný signifikantní rozdíl byl zaznamenán i při porovnání teplot 28 a 30 °C, kde p-hodnota = 2,738e-05 a rozdíl mezi přírůstkem činí 13,03 mg ve prospěch teploty 28 °C. Naopak nevýznamný rozdíl byl pozorován při porovnání teplot 30 a 26 °C, kde p-hodnota = 0,91 a rozdíl mezi přírůstkem je pouhých 1,24 mg ve prospěch 26 °C.

Přírůstky hmotnosti



Obr.4: Krabicový graf závislosti přírůstku hmotnosti larválního stádia na teplotě.

6 Diskuze

Pro hmyz, jakožto poikilotermní organismus, je teplota okolí jedním z hlavních faktorů ovlivňujících jeho růst a vývoj (Gillott, 2005). Ve výzkumu provedeném v rámci mé práce se v růstu dařilo signifikantně nejlépe jedincům při teplotě 28 °C, kdy jejich přírůstek hmotnosti byl téměř dvakrát větší než ve zbylých dvou teplotách. Naopak nejhůře se dařilo jedincům, kteří byli vystaveni teplotě 30 °C, což odpovídá zmíněným optimálním podmínkám. Rozdíl růstu jedinců mezi teplotami 26 a 30 °C zkoumaných v mé práci však signifikantní nebyl.

Možným vysvětlením, proč při teplotě 26 °C docházelo k menšímu přírůstku hmotnosti než při teplotě 28 °C přesto, že se obě teploty nachází v optimálním rozmezí pro vývoj, by mohl být tzv. *post-feeding*. *Post-feeding* je fáze, kdy starší larva přestane přijímat potravu a připravuje se k zakuklení (Mai et Amendt, 2012). Jelikož jedinci sledovaní při teplotě 26 °C měli v průměru o 13 mg vyšší počáteční hmotnost než jedinci sledovaní při teplotě 28 °C, možnost, že bylo menšího přírůstku dosaženo z důvodu *post-feedingu*, by odpovídala podle studie autorů (Kim et al. 2016). Ti zaznamenali zakuklení jedinců již při hmotnosti kolem 130 mg. Na druhou stranu autoři (Bjørge et al., 2018) zaregistrovali signifikantně vyšší přírůstky jedinců při teplotě 31 °C než při teplotě 25,4 °C, ačkoliv počáteční hmotnosti larev se významně nelišily. Vysvětlení menšího přírůstku při 26 °C z důvodu *post-feedingu* v mém výzkumu tedy odporuje výsledkům studie (Bjørge et al., 2018).

V rámci literární rešerše byla zjištěna určitá optimální rozmezí abiotických a biotických faktorů. Nejčastěji udávanými optimálními teplotami pro chov *T. molitor* je rozmezí 25 – 28 °C (Kim et al., 2015; Koo et al., 2013; Murray, 1968; Punzo et Mutchmor., 1980; Ribeiro et al., 2018). Optimální RH se liší v závislosti na teplotě, ale nejčastěji udávaným rozmezím je 60 – 75 % (Fraenkel, 1950; Murray, 1968; Punzo et Mutchmor, 1980, Ribeiro et al., 2018). Co se týče optimální fotoperiody pro vývoj larev, tak není zatím jasně stanovena. Z biotických faktorů bylo zjištěno, že optimální složení potravy pro růst larev se skládá z 80 – 85 % sacharidů (Fraenkel, 1950), 15 % a více bílkovin (Martin et Hare, 1942) a pouze velmi malého množství tuků do 1 % (Fraenkel, 1950). Dále bylo zjištěno, že s vysokou denzitou jedinců v chovu bývá obvykle snížen růst larev a optimální denzitou pro chov je tak rozmezí 2,5 – 4 larev na cm². Pro navýšení celkového výnosu lze denzitu zvýšit až na 10 larev na cm² s pouze minimálními negativními efekty (Deruytter et Coudron, 2022).

Ve studiích se však můžeme setkat i s některými neshodami. Jednou z nich je například právě zmíněná optimální fotoperioda. Při teplotě 25 °C byl podle studie autorů (Eberle et al., 2022)

nejrychlejší vývoj sledován při režimu 24h tmy, tedy za neustálé tmy. Podle studie (Kim et al., 2015) byl nejrychlejší vývoj zaznamenán při režimu 14h světlo a 10h tmy. Tato studie ovšem nezařadila do svého výzkumu režim 24h tmy.

Určitých neshod ohledně optimální teploty se můžeme setkat ve studiích autorů (Eberle et al., 2022) a autorů (Bjørge et al., 2018). Ve studii (Eberle et al., 2022) dosahovali jedinci největších, a téměř shodných, přírůstků hmotnosti při teplotě 25 a 30 °C a za permanentní tmy. Tyto výsledky se významně liší od výsledků studie (Bjørge et al., 2018), kde při teplotě 25,4 °C byl růst jedinců zaznamenán signifikantně nižší, než při teplotě 31 °C. Obě tyto studie se však liší použitou potravou pro studované jedince, denzitou jedinců v experimentálních skupinkách, použitou fotoperiodou a vlhkost v obou studiích nebyla kontrolována. Jedinci v obou studiích byli také před zahájením experimentu udržováni v rozdílných podmínkách.

Všechny zmíněné faktory mohou být důvodem, proč za velmi podobných sledovaných teplot byly u jedinců zaznamenány rozdílné přírůstky hmotnosti. Rozdílnost těchto faktorů je tedy pravděpodobně důvodem, proč se i v mém experimentu setkáváme s rozdílnými výsledky. Pro další případné studie by tedy bylo vhodné se zaměřit na kombinaci teploty s dalšími různými faktory, jako je vlhkost, potrava a fotoperioda, případně na kombinaci 3 a více faktorů. Vlhkost bývá s teplotou úzce spojována a při nízké vlhkosti vzduchu bývají zpomaleny fyziologické procesy hmyzu, jako je právě jeho růst. Složení potravy a rovnováha živin v ní je pro optimální vývoj zapotřebí sama o sobě. S vyššími teplotami se ale zrychluje metabolismus a trávení jedince a nároky na optimální složení potravy se tak mohou lišit. Co se týče fotoperiody, tak její změnou může být ovlivněna zejména aktivita jedince a intervaly konzumace potravy. Právě působení kombinací více než 2 faktorů není zatím téměř vůbec probádáno.

V mém experimentu jsem se setkal s úmrtím pouze 2 jedinců, kteří byli sledováni při teplotě 30 °C. V ostatních teplotách byla mortalita nulová. U jedinců sledovaných v teplotách 26 a 28 °C jsem se však setkal s malým množstvím jedinců, kteří se v průběhu experimentu zakuklili. V teplotě 30 °C se zakuklil pouze jeden jedinec. Tito jedinci byli z experimentálních skupinek odstraněni a průměrný přírůstek na jedince přepočítán podle počtu jedinců v experimentální skupince na konci experimentu. To samé bylo provedeno i u experimentálních skupinek, ve kterých došlo k úhynu. Tento postup výpočtu průměrného konečného přírůstku na jedince může být zatížen chybou například z důvodu odebrání nejtěžšího nebo nejlehčího jedince z experimentální skupinky. Ve výsledku pak může být hodnota konečného přírůstku na jedince zkreslena.

Pro co nejpřesnější výsledky mé studie byla snaha o použití co největšího počtu dostupných jedinců. Z tohoto důvodu byli použiti i jedinci, jejichž hmotnost se pohybovala okolo 150 mg. Autoři (Liu et al., 2020), kteří udržovali jedince na stravě z pšeničných otrub a odřezků mrkve, se s vyšší mírou zakuklenosti setkávali až při hmotnosti larev nad 175 mg. Z tohoto důvodu bylo předpokládáno, že zakuklenost jedinců v rámci mé práce bude nulová nebo minimální. Ovšem zakuklenost mohla být ovlivněna zejména menší denzitou jedinců v experimentálních skupinách a odlišnou teplotou.

I když teplota hraje ve vývoji hmyzu pravděpodobně nejdůležitější roli, jen výjimečně působí samostatně bez vlivu ostatních faktorů (Bjørge et al., 2018; Gillott, 2005). Tyto poznatky jsou důležité pro efektivní chov tohoto druhu. Čím dál větší množství producentů potravin si uvědomuje ekonomické výhody využití hmyzu jako zdroj bílkovin pro člověka a zvířata oproti narůstajícím nákladům na produkci potravin ze sóji, ryb nebo masa (Riaz et al., 2023). Výsledky této práce by tak měly pomoci optimalizovat chovné podmínky druhu *T. molitor*.

7 Závěr

V mé bakalářské práci na téma Vývojová biologie potěmnikovitých brouků (Coleoptera: Tenebrionidae) byla popsána problematika abiotických a biotických faktorů ovlivňujících vývoj a růst hmyzu. Kláden byl důraz především na abiotické faktory, kterými jsou teplota, relativní vlhkost a fotoperioda. Dále byla popsána čeleď Tenebrionidae a stručně charakterizované její podčeledi. Shrnuj jsem také morfologii a ekologii druhu *Tenebrio molitor* a poznatky o optimálních podmínkách pro jeho chov.

Pro experiment byly použity jedinci zmiňovaného druhu, jejichž kolonie mi byla zapůjčena z ČZU Fakulty životního prostředí. Kolonie byla následně několik měsíců rozšiřována v pokojových podmínkách. Poté byla přesunuta do laboratorních podmínek, kde byly z jedinců v larválním stádiu vytvořeny experimentální skupiny a ty byly pozorovány v různých konstantních teplotách. Cílem tohoto experimentu bylo ověřit, při jaké teplotě dosahují jedinci největšího přírůstku hmotnosti.

Hlavním cílem bakalářské práce bylo naplánovat a provést laboratorní experiment měřící přírůstky hmotnosti u potěmniká moučného (*Tenebrio molitor*) za různých teplotních režimů. V rámci experimentu bylo prokázáno, že rozdílné teplotní podmínky mají vliv na růst zkoumaného druhu. Výsledky experimentu mohou pomoci optimalizovat chovné podmínky pro tento druh.

Chov zkoumaného druhu má oproti jiným zdrojům bílkovin, jako jsou běžně chovaná hospodářská zvířata a pěstované plodiny, minimální požadavky na velikost prostor a množství energií a zanechává menší ekologickou stopu. Mouční červi jsou tak potenciálně méně nákladným a efektivnějším zdrojem bílkovin a dalších živin, což by mohlo být o to žádanější z důvodu růstu lidské populace.

8 Seznam použité literatury

Aguiar A. P., Deans A. R., Engel M. S., Forshage M., Huber J. T., Jennings J. T., Johnson N. F., Lelej A. S., Longino J. T., Lohrmann V., Mikó I., Ohl M., Rasmussen C., Taeger A., Yu. D. S. K., 2013: Order Hymenoptera. *Zootaxa*. 3703(1), 51–62.

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

Behmer S. T., 2008: Nutrition in Insects. In: Capinera J. L. (ed.): *Encyclopedia of Entomology*. Springer, Dordrecht. 2646–2654.

Bellés X., 2019: The metamorphosis of insects and their regulation. *Comptes Rendus Biologies*. 342(7–8), 254–256.

Bjørge J. D., Overgaard J., Malte H., Gianotten N., Heckmann L. H., 2018: Role of temperature on growth and metabolic rate in the tenebrionid beetles *Alphitobius diaperinus* and *Tenebrio molitor*. *Journal of Insect Physiology*. 107, 89–96.

Bouchard P. [ed.], 2014: *The Book of Beetles*. University of Chicago Press, Chicago.

Bouchard P., Bousquet Y., Aalbu R. L., Alonso-Zarazaga, M. A., Merkl O., Davies A. E., 2021: Review of genus-group names in the family tenebrionidae (Insecta, Coleoptera). *ZooKeys*. 1050, 1–633.

Bradshaw W. E., Holzapfel Ch. M., 2010: What season is it anyway? Circadian tracking vs. photoperiodic anticipation in insects. *Journal of Biological Rhythms*. 25(3), 155-165.

Campbell A., Frazer B. D., Gilbert N., Gutierrez A. P., Mackauer M., 1974: Temperature Requirements of Some Aphids and Their Parasites. *Journal of Applied Ecology*. 11(2), 431-438.

Cloudsley-Thompson, J. L., 1953: Studies in diurnal rhythms. IV. Photoperiodism and geotaxis in *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera: Tenebrionidae). Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series A, General Entomology. 28(10–12), 117–132.

Damos P., Savopoulou-Soultani M., 2012: Temperature-driven models for insect development and vital thermal requirements. *Psyche: A Journal of Entomology*, 2012. 1-13.

Deruytter D., Coudron C. L., 2022: The effects of density on the growth, survival and feed conversion of *Tenebrio molitor* larvae. *Journal of Insects as Food and Feed*. 8(2), 141–146.

Dixon A. F. G., Honěk A., Keil P., Kotela M. A. A., Šizling A. L., Jarošík V., 2009: Relationship between the minimum and maximum temperature thresholds for development in insects. *Functional Ecology*. 23(2), 257–264.

Donoughe S., 2022: Insect egg morphology: evolution, development, and ecology. *Current Opinion in Insect Science*. 50, 100868.

Eberle S., Schaden L. M., Tintner J., Stauffer Ch., Schebeck M., 2022: Effect of Temperature and Photoperiod on Development, Survival, and Growth Rate of Mealworms, *Tenebrio molitor*. *Insects*. 13(4), 321.

Evans A. V., 2023: *The Lives of Beetles: A natural history of Coleoptera*. Princeton University Press.

Fraenkel, G, 1950. The nutrition of the mealworm, *Tenebrio molitor* L. (Tenebrionidae, Coleoptera). *Physiological Zoology*. 23, 92-108.

Fritz U. 2011: Order Testudines Batsch, 1788. In: Zhang, Z.-Q. (ed.) *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. *Zootaxa*. 3148(1), 61.

Ghaly A. E., Alkoaik F. N., 2009: The yellow mealworm as a novel source of protein. *American Journal of Agricultural and Biological Science*. 4(4), 319–331.

Gillott C., 2005: *Entomology*. Springer, Dordrecht.

- Gullan P. J., Cranston P. S., 2014: *The Insects: An Outline of Entomology*. John Willey & Sons, Oxford.
- Hahn D. A., Denlinger D. L., 2011: Energetics of insect diapause. *Annual Review of Entomology*. 56, 103–121.
- Hall, M. J.R., Martín-Vega D., 2019: Visualization of insect metamorphosis. *Philosophical Transactions of the Royal Society Publishing*. 374(1783).
- Hanel L., 2018: Stručný obrazový klíč k určování hlavních skupin suchozemských šestinožců (Hexapoda). Univerzita Karlova, Pedagogická fakulta.
- Hardouin J., Mahoux G., 2003: Zootechnie d'insectes – Elevage et utilisation au bénéfice de l'homme et de certains animaux. Bureau pour l'Echange et la Distribution de l'Information sur le Mini-élevage (BEDIM).
- Henry M., Gasco L., Piccolo G., Fountoulaki E., 2015: Review on the use of insects in the diet of farmed fish: Past and future. *Animal Feed Science and Technology*. 203, 1-22.
- Howard R. S., 1955: The Biology of the Grain Beetle *Tenebrio Molitor* with Particular Reference to Its Behavior. *Ecology*. 36(2), 319–411.
- Chapman R. F., Simpson S. J., Douglas A. E., 2013: *The Insects: Structure and Function*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Chown S. L., Nicolson S. W., 2004: *Insect Physiological Ecology: Mechanisms and Patterns*. Oxford University Press, New York.
- Jarošík V., Honěk A., Dixon A. F. G., 2002: Developmental rate isomorphy in insects and mites. *American Naturalist*. 160(4), 497–510.

John, A. M., Davis G. R. F., Sosulski F. W., 1979: PROTEIN NUTRITION OF *Tenebrio molitor* L. XX. Growth response of larvae to graded levels of amino acids. Archives Internationales de Physiologie et de Biochimie. 87, 997–1004.

Johnson W. T., Lyon H. H., 1991: Insects that Feed on Trees and Shrubs. Comstock Publishing Associates of Cornell University Press, Ithaca.

Ju R. T., Wang F., Li B., 2011: Effects of temperature on the development and population growth of the sycamore lace bug, *Corythucha ciliata*. Journal of Insect Science. 11(16), 1-12.

Kaleka A. S., Kaur N., Bali G. K., 2019: Larval Development and Molting. In: Mikkola H. (ed.): Edible Insects.

Kamiński M. J., Lumen R., Kanda K., Iwan D., Johnston M. A., Kergoat G. J., Bouchard P., Bai X. L., Li X. M., Ren G. D., Smith A. D., 2021: Reevaluation of Blapimorpha and Opatrinae: addressing a major phylogeny-classification gap in darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae: Blaptinae). Systematic Entomology. 46(1), 140–156.

Kawahara A. Y., Plotkin D., Espeland M., Meusemann K., Toussaint E. F. A., Donath A., France Gimnich, Frandsen P. B., Zwick A., Reis M. D., Barber J. R., Ralph S Peters, Liu S., Zhou X., Mayer Ch., Podsiadlowski L., Storer C., Yack J. E., Misof B., Breinholt J. W., 2019: Phylogenomics reveals the evolutionary timing and pattern of butterflies and moths. Proceedings of the National Academy of Sciences. 116(45), 22657-22663.

Kim S. Y., Park J. B., Lee Y. B., Yoon H. J., Lee K. Y., Kim N. J., 2015: Growth characteristics of mealworm *Tenebrio molitor*. Journal of Sericultural and Entomological Science. 53(1), 1–5.

Kim S. Y., Kim H. G., Lee K. Y., Yoon H. J., Kim N. J., 2016: Effects of Brewer's spent grain (BSG) on larval growth of mealworms, *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae). International Journal of Industrial Entomology. 32(1), 41–48.

Kipyatkov V. E., Lopatina E. B., 2010: Intraspecific variation of thermal reaction norms for development in insects: New approaches and prospects. Entomological Review. 90(2), 163–184.

- Kollmann M., Schmidt R., Heuer C. M., Schachtner J., 2016: Variations on a theme: Antennal Lobe Architecture across Coleoptera. PLoS ONE. 11(12).
- Koo H. Y., Kim S. G., Oh H. K., Kim J. E., Choi D. S., Kim D. I., Kim I., 2013: Temperature-dependent Development Model of Larvae of Mealworm beetle, *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera: Tenebrionidae). Korean Journal of Applied Entomology. 52(4), 387–394.
- Kucherov D. A., Kipyatkov V. E., 2011: Control of preimaginal development by photoperiod and temperature in the dock leaf beetle *Gastrophysa viridula* (De Geer) (Coleoptera, Chrysomelidae). Entomological Review. 91(6), 692–708.
- Liu Ch., Masri J., Perez V., Maya C., Zhao J., 2020: Growth Performance and Nutrient Composition of Mealworms (*Tenebrio molitor*) Fed on Fresh Plant Materials-Supplemented Diets. Foods. 9(2), 151.
- Lopatina E. B., Kipyatkov V. E., Balashov S. V., Kutcherov D. A., 2011: Photoperiod-temperature interaction-a new form of seasonal control of growth and development in insects and in particular a Carabid Beetle, *Amara communis* (Coleoptera: Carabidae). Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology. 47(6), 578–592.
- Loreto N., 2019: Larval performance, morphological, behavioural and electrophysiological studies on *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera: Tenebrionidae). Università Politecnica delle Marche, Ancona.
- Mai M., Amendt J., 2012. Effect of different post-feeding intervals on the total time of development of the blowfly *Lucilia sericata* (Diptera: Calliphoridae). Forensic Science International. 221(1–3), 65–69.
- Mariod A. A., Mirghani M. E. S., Hussein I., 2017: *Tenebrio molitor* Mealworm. In: Unconventional Oilseeds and Oil Sources. 331–336.
- Martin H. E., Hare L., 1942: The Nutritive Requirements of *Tenebrio Molitor* Larvae. Biological Bulletin. 83(3), 428-437.

Martin R. D., Rivers J. P. W., Cowgill U. M., 1976: Culturing mealworms as food for animals in captivity. *International Zoo Yearbook*. 16(1), 63-70.

Matthews E. G., Lawrence J. F., Patrice B., Steiner W. E., Ślipiński A., Ślipiński A. Jr., 2010: Tenebrionidae Latreille, 1802. In: Kühental W., Leschen R. A. B., Beutel R. G., Lawrence J. F., (eds.): *Morphology and Systematics (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partim)*. De Gruyter, Berlin. 574-659.

Meuti M. E., Denlinger D. L., 2013: Evolutionary Links Between Circadian Clocks And Photoperiodic Diapause In Insects. *Integrative and Comparative Biology*. 53(1), 131–143.

Morales-Ramos J. A., Rojas M. G., D. I. Shapiro-Ilan D. I., Tedders W. L., 2010: Developmental plasticity in *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae): Analysis of instar variation in number and development time under different diets. *Journal of Entomological Science*. 45(2), 75–90.

Murray D. R. P., 1968: The importance of water in the normal growth of larvae of *Tenebrio molitor*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 11(2), 149–168.

Mutchmor J. A., Richards A. G., 1961: Low temperature tolerance of insects in relation to the influence of temperature on muscle apyrase activity. *Journal of Insect Physiology*. 7(2), 141-158.

Nabozhenko M., Sadeghi S., 2017: *Foranotum perforatum* gen. et sp. nov. - a new troglobitic darkling beetle (Coleoptera: Tenebrionidae: Kuhitangiinae: Foranotini trib. nov.) from a cave in Southern Zagros, Iran. *Zootaxa*. 4338(1), 163–172.

Omkar, Pathak S., 2006: Effects of different photoperiods and wavelengths of light on the life-history traits of an aphidophagous ladybird, *Coelophora saucia* (Mulsant). *Journal of Applied Entomology*. 130(1), 45–50.

Ooninx D. G. A. B., Van Broekhoven S., Van Huis A., Van Loon J. J. A., 2015: Feed Conversion, Survival and Development, and Composition of Four Insect Species on Diets Composed of Food By-Products. PLoS ONE. 10(12).

Park J. B., Choi W. H., Kim S. H., Jin H. J., Han Y. S., Lee Y. S., Kim N. J., 2014: Developmental Characteristics of *Tenebrio molitor* larvae (Coleoptera: Tenebrionidae) in different instars. International Journal of Industrial Entomology. 28(1), 5–9.

Perveen F. Khan A., 2021: Introductory Chapter: Diptera. In: The Wonders of Diptera – Characteristics, Diversity, and Significance for the World's Ecosystems.

Punzo F., Mutchmor J. A., 1980: Effects of Temperature, Relative Humidity and Period of Exposure on the Survival Capacity of *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae). Journal of the Kansas Entomological Society. 53(2), 260-270.

Qubaiová J., Jakubec P., Montoya-Molina S., Novák M., Šuláková H., 2021: Influence of Diet on Development and Survival of *Thanatophilus rugosus* (Coleoptera: Silphidae). Journal of Medical Entomology. 58(6), 2124–2129.

R Core Team, 2024: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. (online). [cit. 2024-03-11], dostupné z: <<https://www.R-project.org/>>.

Ramos-Elorduy Julieta., González E. A., Hernández A. R., Pino J. M., 2002: Use of *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae) to Recycle Organic Wastes and as Feed for Broiler Chickens. Journal of Economic Entomology. 95(1), 214-220.

Riaz K., Iqbal T., Khan S., Usman A., Al-Ghamdi M. S., Shami A., El Hadi Mohamed R. A., Almadiy A. A., Al Galil F. M. A., Alfuhaid N. A., Ahmed N., Alam P., 2023: Growth Optimization and Rearing of Mealworm (*Tenebrio molitor* L.) as a Sustainable Food Source. Foods. 12(9), 1891.

Ribeiro N., Abelho M. Costa R., 2018: A Review of ohe Scientific Literature for Optimal Conditions for Mass Rearing *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae). Journal of Entomological Science. 53(4), 434–454.

Richards O. W., Davies R. G., 1978: Imms' Outlines of Entomology. John Wiley & Sons, New York.

Rolff J., Johnston P. R., Reynolds S., 2019: Complete metamorphosis of insects. Philosophical Transactions of the Royal Society B. 374(1783).

Roy M., Brodeur J., Cloutier C., 2002: Relationship Between Temperature and Developmental Rate of *Stethorus punctillum* (Coleoptera: Coccinellidae) and Its Prey *Tetranychus mcdanieli* (Acarina: Tetranychidae). Environmental Entomology. 31(1), 177-187.

Siemianowska E., Kosewska A., Aljewicz M., Skibniewska K. A., Polak-Juszczak L., Jarocki A., Jędras M., 2013: Larvae of mealworm (*Tenebrio molitor* L.) as European novel food. *Agricultural Sciences*. 4(6), 287–291.

Sönmez E., 2021: Effects of cold storage on the developmental biology of *Tenebrio molitor* L., 1758 (Coleoptera: Tenebrionidae) at different larval stages. *Turkiye Entomoloji Dergisi*. 45(2), 269–278.

Stebnicka Z., 1991: Klucze do oznaczania owadów Polski. Cz.19: Chrząszcze - Coleoptera. Z.91: Czarnuchowate - Tenebrionidae, Boridae. Polskie Towarzystwo Entomologiczne. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.

Sultana J., Rahman M. M., Haque M. A., 2021: Hormonal regulations in insect metamorphosis: A review. *Journal of Entomology and Zoology Studies*. 9(4), 371–379.

Syahrulawal L., Torske M. O., Sapkota R., Næss G., Khanal P., 2023: Improving the nutritional values of yellow mealworm *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae) larvae as an animal feed ingredient: a review. *Journal of Animal Science and Biotechnology*. 14(146).

Watt J. C., 1974: A revised subfamily classification of Tenebrionidae (Coleoptera). *New Zealand Journal of Zoology*. 1(4), 381–452.

Wheeler D. E., 2009: Eggs. In: Resh V. H., Cardé R. T. (eds.): *Encyclopedia of Insects*. Elsevier/Academic Press, Amsterdam. 311–312.

Yang A. S., 2001. Modularity, evolvability, and adaptive radiations: A comparison of the hemi- and holometabolous insects. *Evolution and Development*. 3(2), 59–72.

Zhao Ch., Ang Y., Wang M., Gao C., Zhang K., Tang Ch., Liu X., Li M., Yang D., Meier R., 2020: Contribution to understanding the evolution of holometaboly: Transformation of internal head structures during the metamorphosis in the green lacewing *Chrysopa pallens* (Neuroptera: Chrysopidae). *BMC Evolutionary Biology*. 20(79).

Zim J., Sarehane M., Mazih A., Lhomme P., Elaini R., Bouharroud R., 2022: Effect of population density and photoperiod on larval growth and reproduction of *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae). *International Journal of Tropical Insect Science*. 42(2), 1795-1801.