

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra agroekologie a rostlinné produkce



Dvoukřídlí parazitoidi pavouků (Diptera)

Bakalářská práce

Adam Votava

Speciální chovy

Doc. Mgr. Stanislav Korenko, Ph.D.

© 2019 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Dvoukřídlí parazitoidi pavouků (Diptera)" jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne _____

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval svému vedoucímu bakalářské práce Mgr. Stanislavu Korenkovi, Ph.D., který mi poskytl řadu cenných informací a zdrojů. Dále bych chtěl poděkovat své rodině a přátelům, kteří mi předali své zkušenosti a byli mi oporou.

Souhrn

Dvoukřídlí parazitoidi pavouků (Diptera)

Tato práce se zabývá parazitismem s hlavním zaměřením na parazitické organismy asociované na pavouky, konkrétně zmiňuje zástupce parazitoidů ze skupiny dvoukřídých (Diptera), dále podrobněji čeleď Acroceridae. Tyto organismy žijí v dospělosti neparaziticky, ale jejich larvální stádia se živí na dalších organismech. Parazitoidi si vyvinuli jedinečné postupy, jak pronikat do hostitele a nadále s ním manipulovat, aby si zvýšili šanci na přežití a pravděpodobnost toho, že dosáhnou úspěšného vývoje.

Řád Dvoukřídých (Diptera) obsahuje několik parazitických skupin mušek, ze kterých je nejzajímavější čeleď Acroceridae, která má velice úzký vztah s pavouky. Práce se zabývá poznatky o biologii, výskytu a samostatných vztahů mezi jednotlivými druhy dvoukřídých a pavouků. Dále práce zmiňuje změnu v chování napadeného pavouka, a to zejména změny ve stavbách pavučin jednotlivých pavouků, které byli vyvolány posledním instarem larvy parazitické mušky. Ta nutí hostitele, aby stavěl ze svých vláken bezpečný úkryt pro budoucí kuklu parazitoida, protože kuklení je nejkritičtější období během celého vývoje mušky. Larva je ve fázi kuklení bezbranná, nepohyblivá a veškerou svoji energii dává do dokončení svého vývoje v dospělce.

Klíčová slova: Diptera, parazitoidi, biodiverzita, hostitelské spektrum, umístění hostitele

Dipteran parasitoids of spiders (Diptera)

Abstract

This work deals with parasitism with a main focus on parasitic organisms associated to spiders, specifically mentions the representatives of parasitoids from the Diptera group, and more specifically the family Acroceridae. These organisms do not live like parasites in adulthood, but their larval stages feed on other organisms. Parasitoids have developed unique ways to penetrate and continue to manipulate the host to increase their chances of survival and the chances of successful development.

The Order of Diptera contains several parasitic groups of flies. The most interesting one is group of Acroceridae, which has a very close relationship with spiders. The thesis deals with knowledge about biology, occurrence and independent relations between the species of Diptera and spiders. Further, the work deals the change in the behavior of the infected spiders, especially the changes in then webs of the spiders, which were caused by the last instar of the parasitic fly larvae. It forces the host to build a safe place for the future parasite, because the pupate is the most critical period throughout the development of larvae. The larva is defenseless, immobile, and all her energy is maturing in her adulthood.

Keywords: Diptera, parasitoid, biodiversity, host range, host location

Cíl práce

Práce je vypracována formou literární rešerše. Literární přehled je zaměřen na poznatky o ekologii dvoukřídlých parazitů a parazitoidů, především z čeledi Acroceridae, asociovaných s jejich pavoučími hostiteli. Předkládá seznam různých čeledí dvoukřídlých parazitů, přiřazuje k nim jejich pavoučí hostitele a zpracovává přehled manipulace chování, které u pavouka vyvolává jeho parazitoid. Práce má za úkol zpracovat poznatky o vztazích mezi parazitoidem a jeho hostitelem.

Obsah

1. Úvod	1
2. Diptera (Dvoukřídlí)	2
2.1 Charakteristické znaky	2
2.2 Rozmnožování dvoukřídлых	3
2.2.1 Larvy	3
2.3 Význam dvoukřídлых	3
3. Parazitismus	4
4. Dvoukřídlí asociování s pavouky	4
4.1 Parazité vajíček a predátoři.....	5
4.1.1 Drosophilidae (octomilkovití)	5
4.1.2 Chloropidae (zelenuškovití)	6
4.1.3 Phoridae (hrbilkovití).....	7
4.1.4 Sarcophagidae (masařkovití)	8
4.1.5 Bombyliidae (dlouhososkovití)	9
4.1.6 Ephydriidae (břežnicovití).....	10
4.2 Endoparazité pavouků	11
4.2.1 Tachinidae (kuklicovití)	11
4.2.2 Acroceridae (kulatěnkovití).....	12
4.2.2.1 Podčeleď Acrocerinae.....	13
4.2.2.2 Podčeleď Panopinae	14
4.2.2.3 Podčeleď Philopotnae.....	15
4.2.2.4 Biologie a životní cykly Acroceridae.....	16
4.2.2.5 Vývoj larev.....	18
4.2.2.6 Hostitelské spektrum	20
5. Manipulace chování pavoučích hostitelů	21
5.1 Manipulace pavoučích hostitelů dvoukřídlo larvou.....	23
6. Diskuze	24
7. Závěr	25
8. Seznam literatury.....	26

1. Úvod

Na světě existuje mnoho způsobů, jakými si organismy zajišťují přežití a pokračování svého druhu. Zdaleka ne všechny organismy o své místo na tomto světě bojují „spravedlivě“, více než polovina všech organismů na Zemi se živí v neprospěch toho druhého. Tento způsob života se nazývá parazitace a organismy, které takto žijí se nazývají paraziti. Paraziti těží ze života a úspěchů svých hostitelů, organismů, na které jsou často velmi úzce vázáni. Pokud zemře hostitel, většinou umírá i parazit. Z toho vyplývá, že by parazit neměl svého hostitele ohrožovat na životě do té doby, kdy nedosáhne určitého stádia vývoje. Ojedinělou skupinou parazitů jsou pak parazitoidi, kteří ve fázi dospělosti žijí neparaziticky a pro úspěšné dokončení svého vývoje potřebují svého hostitele zahubit, ať už z důvodu toho, aby jim posloužil jako potrava, anebo kvůli tomu, že si z hostitele potřebují najít cestu ven. To musí zpravidla proběhnout v prostředí, na které hostitel není přizpůsoben. Parazitoidi často k tomu, aby dosáhli svého cíle, používají určité metody, jako je například manipulace chování hostitele. Někteří manipulují s hostitelem jen pro to, aby se dostali do prostředí, které poskytuje požadované podmínky pro svůj další vývoj, jiní pak manipulují jeho chování pro zajištění co nejlepších podmínek pro své přežití během kritických okamžiků svého vývoje. Především se jedná o přechod mezi larválním stádiem v dospělce neboli tzv. fáze kuklení. Do této skupiny patří i ojedinělý řád Dvoukřídlých, kteří jsou významnými parazitoidy řady jedinců z kmene členovců.

2. Diptera (Dvoukřídli)

Dvoukřídli je velice početný řád. Dvoukřídli obývají celý svět, pouze mimo polární oblasti. Zástup samostatných druhů se odhaduje zhruba na 160 000 (Marshall, 2012). Charakteristickým znakem dvoukřídlych je jeden pár blanitých křídel. Druhý pár zakrněl v paličkovité útvary zvané halterae (kyvadélka) a plní funkci vyvažování těla při letu. Kromě těchto žijících druhů jsou známy i již vyhynulé druhy, které se nejčastěji zachovaly v jantaru (Zahradník a Severa, 2004). Předpokládá se, že většina drobných parazitoidních předků bylo saprofágní a měli mít hostitelé, kteří žili na povrchu půdy nebo blízko ní (Eggleton a Belshaw, 1993). Diptera používají širší spektrum hostitelů než jakákoli jiná skupina parazitoidů, zahrnující 22 řádů (Eggleton a Belshaw, 1992, 1993; Ferrar, 1987). Naproti tomu hostitelé různorodějších parazitů Hymenoptera jsou omezeni na 19 řádů, vše v rámci jediného kmenu Arthropoda (Feener a Brown, 1997).

2.1 Charakteristické znaky

Zadeček dvoukřídleho hmyzu bývá stopkatý nebo je celý spojen rovnoměrně s hrudí a skládá se ze čtyř až devíti dobře viditelných kroužků. Poslední kroužek tvoří proměněné složité pohlavní ústrojí. Hruď tvoří jeden celek, ale i tak lze odlišit tři jednotlivé části. Na každé části vyrůstá jeden pár nohou. Dvě její části jsou předohruď a zadohruď které jsou oproti středohrudí zřetelně zmenšené. Na zadohrudí je umístěn zakrnělý druhý pár křídel, který je proměněn v tzv. kyvadélka (halterae), ta jsou obvykle bílá a mohou být zakryta poloprůsvitnou šupinou. Díky kyvadélkům dvoukřídli získali vysoce vyvinutou manévrovací schopnost během letu (mouchy pomocí nich dokáží vnímat řadu informací, jako jsou např. vzdušné proudy). Středohruď tvoří letací svaly a jediný pár křídel schopných letu. Křídla jsou podlouhlého tvaru a blanitého typu, bývají spíše čirá, někdy mají nahnědlou barvu. Díky dobře viditelným žilkám na křídlech a jejich následném porovnání se často určují jednotlivé rody. V ojedinělých případech se vyskytují křídla se skvrnami nebo pruhy. Dokonce jsou i druhy, kterým křídla chybí.

Nohy dvoukřídleho hmyzu mají stavbu typickou pro hmyz, chodidla jsou složena z pěti článků, přičemž pata (první článek) bývá výrazně prodloužena, na posledním článku zpravidla bývají dva drápky, mezi nimiž je většinou umístěno houbovitě přidržovací ústrojí, které umožňuje lezení po hladkém povrchu (Zahradník a Severa, 2004).

Jasnou složkou hlavy je pár velkých, složených očí. O něco méně výrazná další tři očka, která jsou umístěná mezi nimi, mohou být redukována na dvě a zcela výjimečně mohou i chybět. Ústní ústrojí je zpravidla tvořeno sosákem, který mívá různé podoby a skládá se z horního a spodního pysku. Sosák bývá obvykle značně pohyblivý nebo je i zcela zatažen. Nejvíce se vyskytující je sací ústní ústrojí, občas i bodavě-sací anebo zvlhčovací ústní ústrojí. Jsou i případy, kdy je ústní ústrojí nevyvinuté. Součástí sosáku jsou také dva páry rohových štětin, které byly proměněny v čelisti a bývají velmi ostré (např. čeled' komárovití). Makadla pysková u dvoukřídlych zcela chybí, rozvinuta jsou pouze makadla čelistní, která se skládají z jednoho až pěti článků.

Tykadla rozdělujeme do dvou typů. Krátká, která jsou složená ze tří článků a dlouhá, která jsou složená ze šesti až 36 článků. Dvoukřídla jsou podle typu tykadel rozdělena na krátkorohé (Brachycera) a dlouhorohé (Nematocera).

Anatomie řádu dvoukřídle se shoduje poměrně s anatomii hmyzu. Zvláštností, kterou se řád odlišuje, je složité zažívací ústrojí s velmi vyvinutým savým žaludkem. Za zmínku stojí i nervová soustava, která je na hmyz poměrně vyvinuta. Projevuje se to tak, že nervové uzliny jsou u některých čeledí spojeny v jeden celek (Zahradník a Severa, 2004).

2.2 Rozmnožování Dvoukřídle

Mezi samičkou a samečkem jsou poměrně značné rozdíly. Rozdíly ve zbarvení nejsou tak podstatné jako rozdíly morfologické. U některých druhů bývají rozdíly v sosáku, tykadlech nebo v počtu různých výrostků na nohách. Tento řád si prochází proměnou dokonalou. Samičky dvoukřídle zpravidla kladou vysoký počet vajec na místo, kde se larvy dostanou lehce k potravě. Tyto „výhodná místa“ jsou druhově specifická, nejčastěji se jedná o vodní nebo hnilobné prostředí (např. zdechliny). Některé druhy rodí již živé larvy (např. masařky) a existují i druhy, které rodí zcela vyvinuté larvy, které přechází hned do stádia kuklení (puporodky) (Bellmann, 2006).

2.2.1 Larvy

Larvy jsou zpravidla beznohé se zřetelnou hlavou s tykadly nebo nezřetelnou hlavou, ve výjimečných případech ji nemají vůbec. Larvy dvoukřídle jsou lidmi někdy zaměňovány s červy. Larvy se několikrát svlékají a nakonec se zakuklí. U dvoukřídle se lze setkat se dvěma typy zakuklení. Larvy se zřetelnou hlavou se těsně před zakuklením svlékají a mění se v pohyblivou kuklu, na které jsou vidět všechny části dospělého (taková kukla praská podélně). Na druhou stranu bezhlavé larvy nebo larvy s nezřetelnou hlavou se před zakuklením nesvlékají. Tvoří nepohyblivou kuklu. Tento druh kukly praská v horní části kolem dokola a dospělce horní část nadzdvihne jako pokličku (Bellmann, 2006).

2.3 Význam dvoukřídle

Dvoukřídla jsou jedni z nejvýznamnějších vektorů virových, bakteriálních, protozoárních (prvoci) či helmintických chorob. Komáři jsou například přenašeči malárie, horečky dengue, žluté horečky, zika viru nebo elefantiázy. Mouchy rodu *Glossina* přenášejí spavou nemoc. Mouchy rodu *Phlebotomus* a *Lutzomyia* jsou vektorem leishmaniózy. Jiní dokáží žít většinu svého života jako paraziti či parazitoidi svých hostitelů (např. čelad' Acroceridae, která je úzce spojována s pavouky). Ačkoli jsou významnými přenašeči různých onemocnění a dokáží být i značně zemědělsky škodní, patří i mezi velice významné opylovače (např. Syrphidae neboli pestřenky). Dalším významným

přínosem pro ekosystém je, že se dospělci nebo jejich larvy podílejí na likvidaci hniјících látek. Další druhy kladou vajíčka do těl živých housenek, které je následně usmrcují a tím redukují jejich počet. Dvoukřídli jsou důležitou složkou potravního řetězce díky své hojnosti (Zahradník a Severa, 2004).

3. Parazitismus

Jedna z forem predace může být parazitismus. Jedná se o vztah dvou organismů, kdy parazit využívá něco ze svého hostitele, má z něj určitý zisk, získává živiny, čímž ho následně poškozujе, ale nezpůsobuje okamžitou smrt. Se smrtí hostitele často umírá i jeho parazit. Pro parazita je tedy důležité, aby jeho hostitel zůstal naživu aspoň po dobu, kterou parazit potřebuje pro dosažení dospělosti. Na světě se těžko dá najít živý organismus, který by nebyl hostitelem žádného parazita. Také je zároveň známo, že se mnoho druhů parazitů specializuje na určitého hostitele nebo jejich skupinu. Z toho vyplývá, že více než polovinu všech organismů na Zemi musí tvořit paraziti nebo patogeny (Begon a kol., 1997). Zvláštní skupinou parazitů jsou parazitoidi. Od „běžných“ parazitů se odlišují tím, že dospělci vedou neparazitický způsob života nebo nepotřebují přijímat potravu vůbec, paraziticky žijí naopak pouze nedospělá stádia. Dospělá samice může klást vajíčka na tělo hostitele (hostitel může být i paralyzován) nebo přímo do těla hostitele. Po vylíhnutí se larva živí různými složkami v těle hostitele, čímž ho pomalu usmrcuje (Šálek a kol., 2005). U některých druhů parazitoidů (např. řád Diptera, čeleď Acroceridae) jsou však vajíčka kladeny volně v prostředí, kde se vyskytuje potenciální hostitel a čerstvě vylíhnutá larva si ho musí nejprve najít (Schlinger, 1987). Parazitoidi se dále dělí dle způsobu využití svého hostitele na idiobionty a koinobionty. Idiobiont nenechává hostiteli prostor k vývoji a požírá jej brzy po napadení, zatímco na druhé straně koinobiont ponechává svého hostitele vlastnímu vývoji, živí se na něm a postupně ho odsuzuje na smrt, dokud nedosáhne potřebného stádia vývoje (Kaeslin a kol., 2005). Idiobionti jsou často ektoparazitoidi, kteří si vybírají velikostí přijatelného hostitele, jehož tělo by mohlo poskytovat dostatek potravy pro potomstvo parazitoida. Koinobionti jsou naopak často endoparazitoidi. Idiobionti jsou často generalisté, koinobionti bývají hostitelsky specifictí (Rott a Godfray, 2000).

4. Dvoukřídli asociování s pavouky

Ze třídy hmyzu je vázána celá řada parazitoidů, která využívá pavouky jako své hostitele. Významným řádem kromě Diptera je řád Hymenoptera (Blanokřídli). Hymenoptera se dají dále rozdělit podle způsobu parazitace, kdy se část živí na kokonech obsahujících vajíčka pavouků a část působí jako vnější parazitoidi pavouků. Za zmínku stojí rod *Polysphincta*, přesněji čeleď Ichneumonidae, jejichž larvy se vyvíjí na aktivně žijících pavoucích (Fitton a kol., 1987, 1988.). Diptera, spojená s pavouky, jsou omezena na několik čeledí a značně se liší ve způsobu využití hostitele od predátorů vajíček až po endoparazitoidy (např. Schlinger, 1987), dokonce i ektoparazitoidy (Schlinger a kol., 2013). Několik dalších čeledí z rodu Diptera: Drosophilidae,

Chloropidae, Phoridae a Sarcophagidae jsou známy jako predátoři pavoučích vajíček a pouze Acroceridae a Tachinidae mohou být považovány za pravé parazitoidy pavouků.

4.1 Parazité vajíček a predátoři

Velké množství Diptera napadá vajíčka pavouků buď jako parazitoidi nebo predátoři. Je často obtížné rozlišovat mezi těmito alternativami kvůli omezenému počtu dokumentů a pozorování chovu. Proto jsem se rozhodl nerozlišovat mezi těmito způsoby, aby se předešlo vzniku nesprávného předpokladu týkající se špatně známé interakce mezi Diptera a určitým pavoukem. Každá čeleď Diptera je podrobněji popsána níže.

4.1.1 Drosophilidae (octomilkovití)

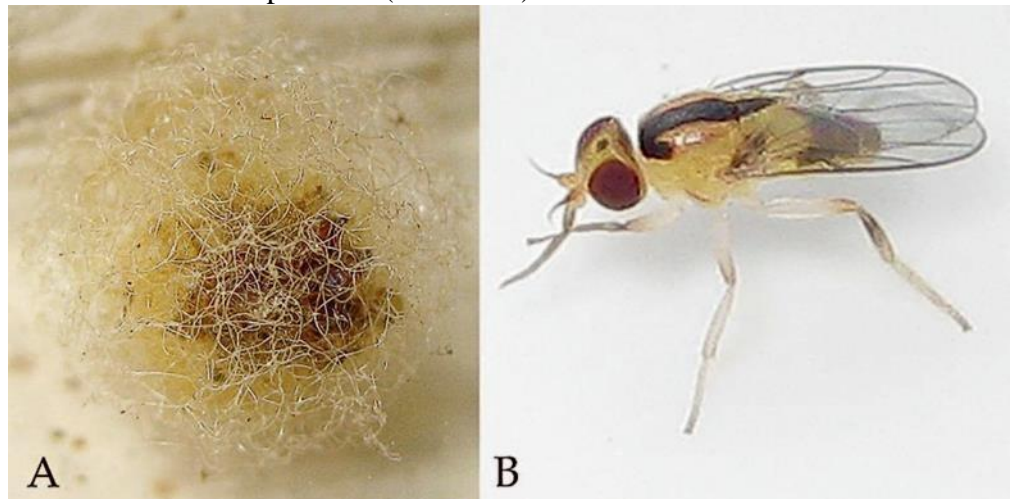
Drosophilidae jsou rozmanitá, kosmopolitní čeleď, která obsahují více než 4 000 druhů zařazených do 75 rodů (Yassin, 2013) a několik z nich je známých, tím že jsou spojeny s pavouky. Larvy z *Titanochaeta ichneumon* (Knab, 1914) a *T. bryani* (Wirth 1952) se živí pavoučími vejci (Wirth 1952; Lapoint a kol., 2013). Hardy (1965) choval mouchy z rodu *Titanochaeta* z kokonů obsahující vajíčka pavouků z čeledi Thomisidae. Nedávná fylogenetická studie Lapoint a kol. (2013) naznačuje, že první napadení pavoučích vajec mouchami rodu *Titanochaeta* proběhlo před 7 až 9 miliony let. Ve stejnou dobu, kdy se pavouci z čeledi Thomisidae rozšiřovali, byla díky skupině pavouků, na kterých se živily larvy *Titanochaeta* odvozena kolonizace havajských ostrovů a následné rozšíření přes havajské souostroví (Garb a Gillespie, 2009). Lapoint a kol. (2013) Na základě daného datu diverzifikace pavoučích hostitelů a vzniku pavoučí predace naznačují, že se *Titanochaeta* rozšiřovala vedle jejich pavoučích hostitelů z čeledi Thomisidae.



Obr. 1 – *Drosophila melanogaster* (Meigen, 1830) je typickým druhem pro čeleď Drosophilidae vyskytující se po celé Evropě. Nejedná se však o parazitující mouchu. (zdroj: biolib.cz)

4.1.2 Chloropidae (zelenuškovití)

Chloropidae zahrnují asi 2000 popsaných druhů, které jsou obvykle velmi malé velikosti. Většina larev je fytofágních, ale jsou známy parazitické a dravé druhy. Chloropidové mušky spojené s pavouky jsou řazeny do rodu *Pseudogaurax* (Hall, 1937; Barnes a kol., 1992; Hieber, 1992). Vejce některých druhů, které patří do rodu *Pseudogaurax*, jsou známy tím, že jsou uloženy na kokonech obsahující vajíčka pavouků. Larvy pronikají do kokonů a krmí se vajíčky a když larvy dospějí, dostávají se z kokonu ven (Hall, 1937). Kokony s vajíčky *Latrodectus mactans* (Fabricius, 1775) (Theridiidae) na jihu Spojených států amerických byly vysoce parazitizovány druhem *Pseudogaurax signatus* (Loew, 1876) (Hall, 1937). Stejný druh byl také chován z kokonů pavouků *Argiope aurantia* (Lucas, 1833) (Hall, 1937; Hieber, 1992). Hieber (1992) pozoroval 36 % mortalitu *A. aurantia* na Floridě. *Pseudogaurax lancifer* (Coquillett, 1900) byl spojován s pavoukem *Gasteracantha cancriformis* (Linnaeus, 1758) (Hall, 1937), *P. higginsii* (Sabrosky, 1992) a *P. mexoculatus* (Sabrosky, 1992) jsou spojováni s *Nephila clavipes* (Linnaeus, 1767) a *Pseudogaurax Unlineatus* (Hall, 1937) z Panamy byli vychováni z kokonu neznámého pavouka (Hall 1937).



Obr. 2 - Vývoj Chloropidae na pavoukově vaječném vaku. **A.** Hmota vejce *Mimetus puritanus* Chamberlin, 1923 obsahující larvy *Pseudogaurax anchora* (Loew, 1866). **B.** Dospělý jedinec *P. anchora*. Foto: John R. Maxwell; (Gillung a Borkent, 2017).

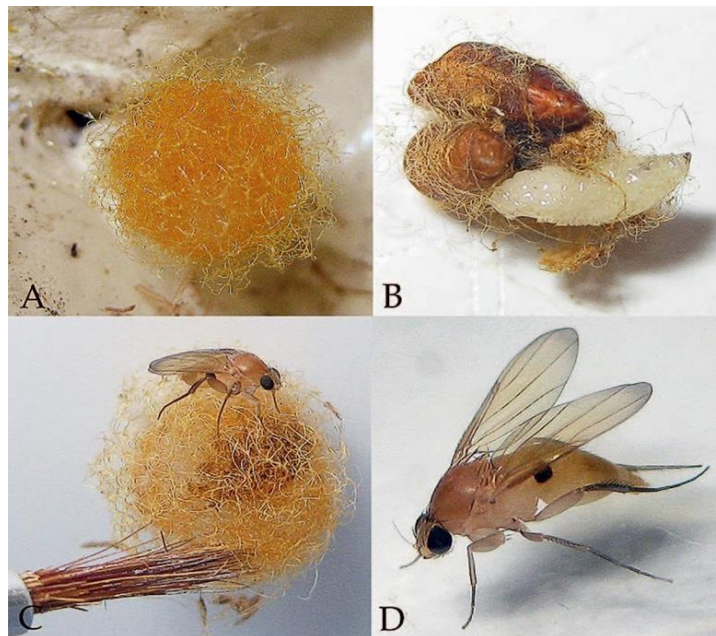


Obr. 3 – Hostiteli nejsou pouze pavouci, zde je příklad samice z řádu Amblypygi nesoucí pupeny *Pseudogauraxu* (Diptera: Chloropidae), které byly vajíčkovými parazitoidy jejího případu vajíčka jako larvy; (Gillung a Borkent, 2017).

4.1.3 Phoridae (hrbilkovití)

Phoridae jsou celosvětově distribuovaná čeleď s největší rozmanitostí v tropech. Existuje více než 4000 popsáných druhů ve 230 rodech (Disney, 1994), o nichž je známo, že jsou většinou mrchožrouti (živí se na rozkládajících se živočišné a rostlinné hmotě) nebo jsou skatofágní(koprofágní), ale mnohé z nich jsou parazitoidy, predátory a dokonce i býložravci (Disney, 1994; Clausen, 1962). Pouze rod *Megaselia* je znám, tím že se vyvíjí na masech vajíček pavouků z čeledi Theraphosidae (Disney a Weinmann, 1998). Larvy z *Megaselia dinwrphica* (Disney, 1997) a *M. praedafura* (Disney 1997) byly pozorovány, jak se procházejí na tělech pavouků z čeledi Theraphosidae v Jižní Americe. Machkour-M'Rabet a kol. (2015) hlásil krmení larvami *Megaselia scalaris* (Loew, 1866) na živém pavoukovi *Brachypelma vagans* (Ausserer, 1875) v Mexiku. *Megaselia scalaris* byla identifikována na základě kódování DNA z tkáně larvy, protože dospělí nebyli chováni. Zamoření pavouka bylo velmi vysoké, obsahoval více než 500 larev a rozmezí velikosti larev indikuje napadení všemi larválními stádii. *M. scalaris* je kosmopolitní phoridová muška, jejíž larvy jsou známy širokým potravním spektrem na rozkládajících se organických látek, což z ní dělá fakultativního predátora, parazita a parazitoida (Costa a kol., 2007; Disney 2008). Je pravděpodobné, že dospělí *M. scalaris* byli přitahováni nahromaděnými pozůstatky (z kořisti pavouka) v pavučině (Machkour-M'Rabet a kol., 2007) a poté se stali parazitoidy živého pavouka. Larvy využívají plicní vaky jako vstupních bod a poté pronikají do opisthosoma a vnitřních orgánů (Pizzi, 2009). Jiné phoridní mušky spojené s pavoučími hostiteli se krmí na hmotě vajíček. Larvy z *Phalacrotophora epeirae* (Brues, 1902) jsou známy tím, že se živí vajíčkovými masami pavouků

z různých čeledí: Linyphiidae; Araneidae, Salticidae a Mimetidae (Muma a Stone 1971; Hieber 1992; Guarisco 2001). Moucha *Megaselia major* (Wood, 1912) byla chována z kokonů s vajíčky pavouků rodu *Araneus* (Araneidae) v Evropě (Finch, 2005), ale jiné druhy rodu *Megaselia* jsou známé jako společníci s čeleděmi Theridiidae a Lycosidae (Rollard 1990).



Obr. 4 - Vývoj Phoridae na kokonu s vajíčky pavouka. **A.** Vejce *Mimetus puritanus* (Chamberlin, 1923). **B.** Kukla a larva *Phalacrotophora epeirae* (Brues, 1902). **C.** Pavoučí hmota s vejci, kukly a dospělí *P. epeirae*. **D.** dospělý *P. epeirae*, šikmý pohled; (Gillung a Borkent, 2017).

4.1.4 Sarcophagidae (masařkovití)

Sarcophagidae jsou celosvětově distribuovaná čeleď zahrnující přibližně 173 rodů a 3000 druhů (Pape a kol., 2011). Jsou to většinou mrchožrouti hmyzu, hlemýžďů nebo menších obratlovců, ale je také známo, že se živí rozkládající se rostlinnou hmotou a exkrementy. Některé mouchy jsou predátory nebo parazitoidy. Spojení s pavoučími hostiteli je známo jen u několika druhů v rámci podčeledi Sarcophaginae. Vybrané rody *Baranovisca* a *Arachnidomyia* jsou známými parazity pavoučích kokonů s vajíčky (Pape 1996; Uetz a kol., 2002). *Baranovisca arachnivora* (Lopes, 1985) byl chován z kokonů (Araneidae) *Ordgarius magnificus* (Rainbow, 1897) (Cantrell, 1986; Lopes, 1985). Moucha *Arachnidomyia sexpunctata* (Fabricius, 1794) byla chována z kokonů *Larinioides cornutus* (Finch 2005). Druhy *Baranovisca cyrtophorae* (Cantrell, 1986) a *Baranovisca reposita* (Lopes, 1959) byly chovány z kokonů *Cyrtophora moluccensis* (Doleschall, 1857) (Cantrell, 1986; Lopes, 1959) a *Baranovisca banksi* (Senior-White, 1924) z pavouka *Argiope pulchella* (Thorell, 1881) (Prakash a Pandian 1978). Dokonce i kokony z *Metepeira incrassata* (F. O. Pickard-Cambridge, 1903) byly napadeny mouchami *Arachnidomyia lindae* (Lopes, 1989) (Uetz a kol., 2002).



Obr. 5 – Typický habitus much z čeledi Sarcophagidae.; zdroj: bugguide.net

4.1.5 Bombyliidae (dlouhososkovití)

Bombyliidae je obsáhlá čeleď Diptera, která je obecně známá jako včelí mušky. Navzdory velkému počtu druhů (více než 5000 platných druhů) je chování většiny druhů zcela nepochopené (Yeates a Greathead, 1997). Známé druhy jsou většinou ekto nebo endoparazitoidy na larvách anebo kokonech jiného hmyzu, zejména u Lepidoptera, Hymenoptera, Coleoptera, Diptera a Neuroptera. Jedinou známou výjimkou je *Petrorossia feti* (Zaitsev a Charykuliev, 1981), který se vyvíjí jako parazitoid nebo predátor na kokonech obsahující vajíčka oecobidních pavouků (Zaitsev a Charykuliev, 1981). Není známo, zda má tento druh nějaké užší hostitelské spojení s těmito pavouky (Zaitsev a Charykuliev, 1981).



Obr. 6 – druh *Bombylius major* (Linnaeus, 1758) jako ukázka typických znaků pro čeleď. Na fotce zachycen vyvinutý sosák.; zdroj: dreamstime.com

4.1.6 Ephydriidae (břežnicovítí)

Drtivá většina druhů Ephydriidae se primárně živí autotrofními mikroorganismy jako jsou řasy (Foote, 1984). Jedinou výjimkou je *Trimerina madizans* (Fallen, 1813), která byla označena jako parazitoid vajíček pavouků žijících v bažinách (Wirth a kol., 1987). Moucha údajně napadá kokony s vajíčky pavouka *Hypselistes florens* (O. Pickard-Cambridge, 1875) (Wirth a kol., 1987). Ukázalo se však, že každá larva mouchy konzumuje během vývoje v průměru šest vajec *H. florens* (Foote 1984). V tomto případě je tento druh považován spíše za predátora než za parazitoida



Obr. 7 -Preparát druhu *Trimerina madizans* (Fallen, 1813). Foceno na Univerzitě Oulu, Finsko. Foto: Marko Mutanen.; zdroj: boldsystems.org

4.2 Endoparazité pavouků

Pod pojmem endoparazit se rozumí takový parazit, který žije uvnitř těla hostitele, a to například v jeho orgánech, dutinách či krvi. U pavouků a jejich dvoukřídlých parazitů jde ve většině případech o končetiny a plicní vaky.

4.2.1 Tachinidae (kuklicovití)

Tachinidae jsou velká čeleď pravých mušek v řádu Diptera s více než 8 200 známými druhy a mnoho dalších, které mají být teprve objeveny. Více než 1300 druhů bylo popsáno pouze v Severní Americe. Hmyz v této rodině se obvykle nazývá tachinové mušky nebo zkráceně tachinidy. Jak je známo, jsou všichni proteleanoví parazitoidi (žijí jako parazitoidi pouze v časných, rostoucích fázích svého života) nebo občas paraziti členovců. Většina hostitelů tachinidů patří k Lepidoptera (Motýli), ale také napadají širokou škálu jiného hmyzu včetně Coleoptera, Diptera, Orthoptera, Hymenoptera, Dermaptera, Embioptera, stonožky a dokonce i pavouky (Wood, 1987). Dvě larvy kuklice z rodu *Lypha* (Robineau-Desvoidy, 1830) se vynořily v laboratoři z břicha nezralých jedinců *Antrodiaetus riversi* (O. Pickard-Cambridge, 1883). Obě larvy se vyklubaly mimo hostitele, ale dospělí se neobjevili. Je pravděpodobné, že dva pavouci mohou být náhodnými hostiteli, kteří nedokázali přežít a stát se dospělými. Vincent (1985) uvedl, že se chovalo přes 340 pavouků, kteří byli pozorováni a vyšetřeni na příznaky parazitismu a pouze dva obsahovali larvy tachinidů. Jako další příklad je záznam o parazitaci na pavoučích vejcích, kdy druh *Tachina sp.* (Meigen, 1803) byl chován z *Larinioides cornutus* (Clerck, 1757) (Bertkau, 1880). U *Spilochaetosoma californicum* (Smith, 1917) bylo zjištěno, že je endoparazitoid dvou škorpiónů, *Anuroctonus phaiodactylus* (Wood, 1863) a *Paravaejovis spinigerus* (Wood, 1863) (Vaejovidae). Mnoho larev *S. californicum* se objevilo u volně žijících jedinců obou druhů. Je pravděpodobné, že tento druh kuklic napadá tyto druhy škorpiónů v jejich zemních norách (Williams a kol., 1994).



Obr. 8 –Typický habitus pro čeleď Tachinidae.; zdroj: bugguide.net

4.2.2 Acroceridae (kulatěnkovití)

Čeleď Acroceridae (Leach, 1815) je dostatečně zdokumentována na to, aby mohla být spojována s pavoučími hostiteli a tato čeleď je považována za jedinou skutečně hostitelsky omezenou skupinu dvoukřídých parazitoidů zaměřenou na pavouky (Schlinger, 1981, 1987, 2003; Schlinger a kol., 2013; Cady a kol., 1993; Larrivé a Borkent, 2009; Kehlmaier, Almeida, 2014).

Acroceridae jsou charakteristickou parazitoidní skupinou brachycerních mušek charakterizovaných neobvyklým tvarem těla dospělých a vysoce specializovanou larvální biologii. Druhy jsou velmi různorodé velikostí, tvarem a zbarvením, ale typicky představují malou hlavu, výrazně zvětšenou dolní část a zduřené břicho (Schlinger, 1981, 1987). Vyskytují se buď samostatně nebo ve větších počtech (Schlinger a Jefferies, 2012).

Acroceridae zahrnují více než 530 druhů rozdělené do 55 rodů (Pape a kol., 2011; Gillung a Winterton, 2011; Winterton, 2012; Winterton a Gillung, 2012; Barneche a kol., 2013; Schlinger a kol., 2013; Kehlmaier, Almeida, 2014) rozšířených na většině plochy Země, ačkoli většina druhů je málokdy shromážděna. Rozmanitost se liší ve světě. V evropských acroceridech se vyskytuje pouze 34 druhů a 8 rodů (Fauna Europea, 2013), ale rozšíření v Novém světě nebo v australské oblasti je velmi bohaté (Schlinger a kol., 2013; Winterton, 2012). Čeleď je rozdělena do tří existujících podčeledí (Acrocerinae, Panopinae a Philopotinae) na základě morfologie dospělých a hostitelské preference. Podčeleď Panopinae napadají převážně pavouky z podřádu Mygalomorphae (sklípkani) a podčeledě Acrocerinae a Philopotinae pavouky z podřádu Aranoomorphae (dvouplicní). Jeden z hlavních rozdílů mezi těmito podřády pavouků je tvar klepítek. Nicméně nedávné fylogenetické analýzy používající data sekvence DNA nesouhlasí s tímto podskupinovým

uspořádáním a naznačují, že Acrocerinae jsou polyfyletické (taxony, které nezahrnují společného předka) a členství v této podskupině by mělo být přezkoumáno (Winterton a kol., 2007).

Dospělí jsou označováni jako důležití opylovači s prodlouženými sosáky (často se rovnají délce těla), ačkoli některé druhy mají menší nebo dokonce zakrnělé ústní ústrojí (Schlinger, 1981, 1987). Druhy se známými nezralými návyky jsou výlučně parazitoidy pavouků (Schlinger, 1981, 1987; Cady a kol., 1993; Larrivé a Borkent, 2009). Kerr a Winterton (2008) nedávno zpochybnili tuto exkluzivitu parazitizmu pavouků, popisující akroceridní planidium na roztoči v Baltském jantaru. Navíc, Sferra (1986) našel larvy prvního instaru *Pterodontia flavipes* (Gray, 1832) uvnitř těl několika druhů roztočů, ale pravděpodobně kvůli malé velikosti těla hostitele se parazitoid nemohl vyvinout v dospělce (Schlinger, 1987).

4.2.2.1 Podčeleď Acrocerinae

Mouchy z podčeledi Acrocerinae zahrnují 17 existujících a 5 vyhynulých popsáných rodů nalezených ve všech biografických oblastech. Podčeleď se liší od Panopinae a Philopotinae např. podle tvaru tykadel. Acrocerinae napadají pouze araneomorfní pavouky (Schlinger, 1987, 2003). Většina záznamů je z chovu acroceriních rodů *Ogcodes*, *Acrocera* a *Pterodontia*, které mají obzvláště široké hostitelské spektrum mezi různými pavoučími čeleděmi v rámci Entelegynae (Schlinger, 2003). Pouze rody *Acrocera* a *Sphaerops* byly chovány z pavouků Haplogynae; *Acrocera* z Plectreuridae a *Sphaerops* ze Segestriidae (Schlinger, 1987). Nejrozsáhlejší hostitelské spektrum bylo zdokumentováno u rodu *Ogcodes* s asi 40 známými hostitelsko-parazitními vztahy z nejméně 15 rodů Araneomorphae, většinou patřících do Lycosidae (Schlinger, 1987; Barraclough a Croucamp, 1997; Cady a kol., 1993; Eason a kol., 1967; Langer 2005; Larrivé a Borkent 2009; Kehlmaier a kol., 2012; Kehlmaier a Almeida, 2014). Pro rod *Acrocera* je známo téměř 20 hostitelských parazitoidních vztahů ze sedmi čeledí Araneomorphae, většinou patřící do Lycosidae a Agelenidae (Cady a kol., 1993; Larrivé a Borkent 2009; Nielsen a kol., 1999; Schlinger 1987; Toft a kol., 2012; Kehlmaier a Almeida, 2014). Larvy acroceridů jsou endoparazitoidy, dokud se nedostanou ven z hostitele a nezakuklí se, ale jedinečný typ vývoje je známý v endemickém chilském druhu *Sphaerops appendiculata* (Philippi, 1865), kde se krmí zralé larvy na vnějším povrchu pavouka *Ariadna maxima* (Nicolet, 1849) z čeledi Segestriidae (Schlinger a kol., 2013). Další výjimkou je nalezení Sferra (1986) a Kerr a Winterton (2008), kteří našli první instar acroceriní larvy na roztočích. Příkladem foslních rodů jsou dva nedávno popsáné rody. A to *Schlingeromyia* (Grimaldi a Hauser, 2011) a *Burmacyrtus* (Grimaldi a Hauser, 2011) z žlutého jantaru (Grimaldi a kol., 2011). V Acrocerinae jsou zařazeny z důvodu podobnosti tykadel, oddělenými postpronatálními laloky.



Obr. 9 – Dospělý jedinec druhu *Ogcodes borealis*.; Zdroj: bugguide.net

4.2.2.2 Podčeleď Panopinae

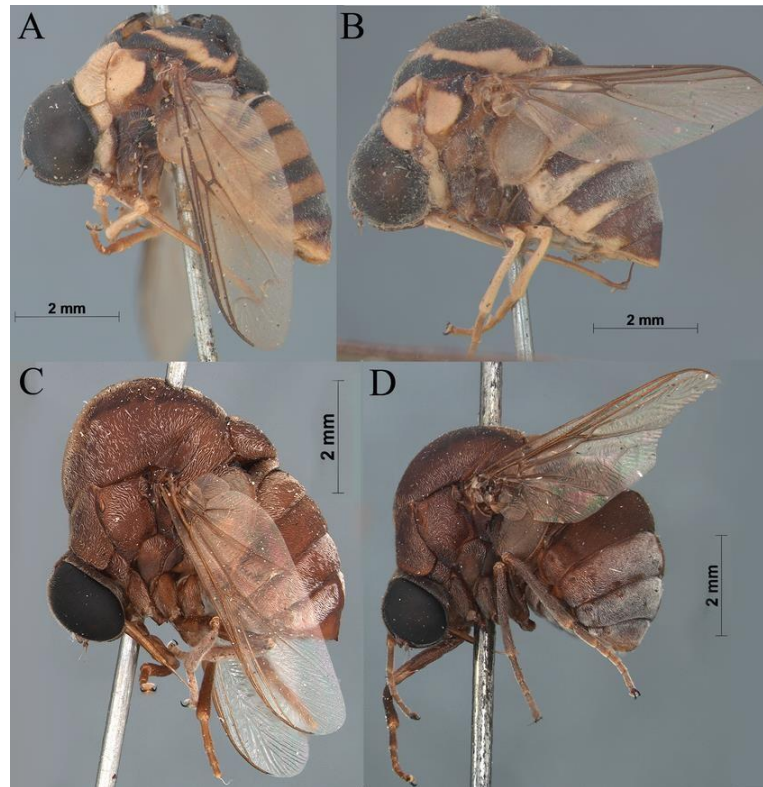
Podčeleď Panopinae je nejrozmanitější v novém světě (Schlinger a kol., 2013). Čeleď je dobře zastoupena v Australoasijském regionu (Winterton, 2012). Panopinae byli považováni za nejprimitivnější acroceridní mušky a jako sesterská skupina zbývajících Acroceridae (Schlinger, 1987), ale nedávné fylogenetické analýzy od Winterton a kol. (2007) na základě získaných molekulárních dat podčeledi Acrocerinae označují jako polyphyletické a Panopinae označují jako odvozenou třídu. Panopinae napadají pavouky mygalomorfní. Záznamy jsou známe z čeledí Ctenizidae, Antrodiaetidae, Migidae, Dipluridae a Theraphosidae (např. Schlinger, 1987; Barraclough, 1991). Některé rody Panopinae napadají dvě nebo jen zřídka tři rodiny např. rod *Astomella* je zaznamenán z Ctenizidae, Migidae a Theraphosidae (Barraclough, 1984; Schlinger, 1987).



Obr. 10 – Dospělci Acroceridae mohou být významnými opylovači. Např. *Panops baudini* (Lamarck, 1804) krmící se na *Daviesia croniniana* (F.Muell). Foceno během září v Národním parku Boorabbin v západní Austrálii. Foto: Dan Schoknecht; (Schlinger a kol., 2013)

4.2.2.3 Podčeleď Philopotinae

Podčeleď Philopotinae je zastoupena přibližně 52 druhy a 14 rody. Obojí, živé i fosilní druhy byly nalezeny ve všech hlavních biogeografických oblastech (Gillung a Winterton, 2011). Pět rodů Philopotinae spojovaných s pavouky je zaznamenáno v neotropické oblasti: *Megalybus* (Philippi, 1865) (Chile); *Terphis* (Erichson, 1840) (Brazílie); *Quasi* (Gillung a Winterton, 2011) (Mexiko); *Philopota* (Wiedemann, 1830) a nově objevený rod *Neophilopota*. *Neophilopota* jsou zaznamenány z Mexika a zdá se, že mají úzký vztah s *Philopota*. Velmi málo je známo jejich hostitelské spektrum, ale u Philopotinae je známo, že je spojeno s různými pavouky Entelegynae v rámci Araneomorpha, které byly chovány z pavouků Amaurobiidae, Miturgidae, Phyxelididae a Salticidae (Schlinger, 2003; Winterton, 2012).

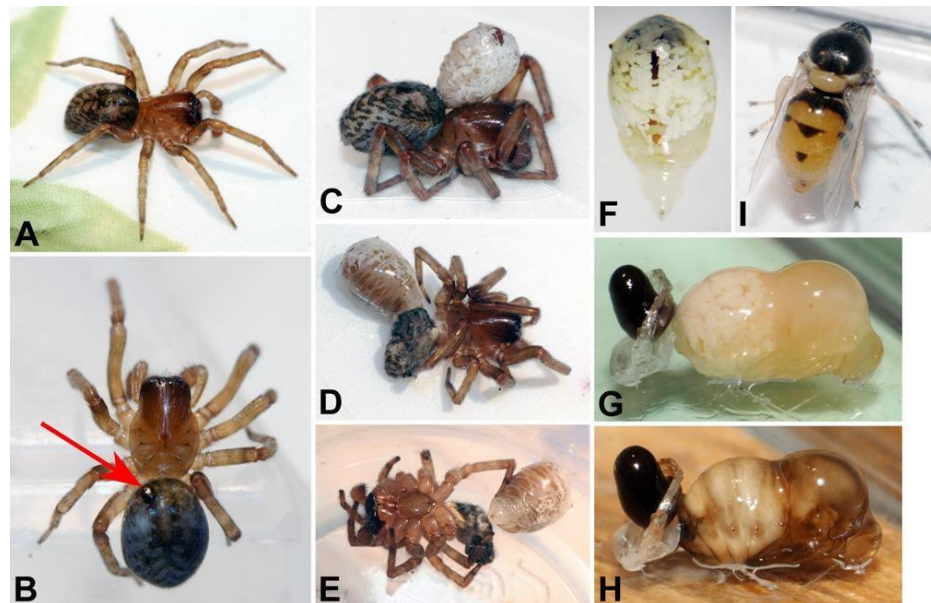


Obr. 11 – Preparáty druhů z čeledi Philopotinae. **A.** sameček druhu *Philopota amazonensis*. **B.** samička druhu *P. amazonensis*. **C.** sameček druhu *Philopota castanea*. **D.** samička druhu *P. castanea*.; (Gillung and Nihei 2016)

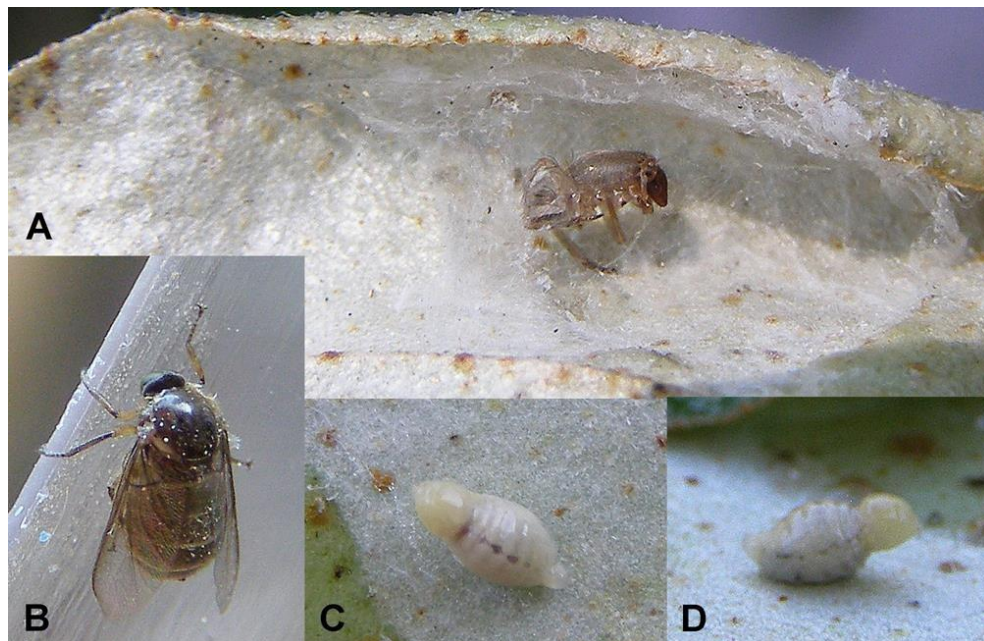
4.2.2.4 Biologie a životní cykly Acroceridae

Jedinečná strategie larev z čeledi Acroceridae v jeho hostitelích (endoparazitismus) není běžná pouze u Diptera (např. Schlinger, 1987; Cady a kol., 1993). Toto chování umožní, aby larva vstoupila do malého a nezralého pavouka, kde zůstává dokud pavouk nepovyraje. Tímto dodává parazitoidovi více potravy před jeho odchodem (Cady a kol., 1993). Všechny Acroceridae se známými larválními návyky jsou endoparazitoidy, dokud se neobjeví na povrchu (Schlinger, 1987), kromě jednoho endemického chilského druhu *Sphaerops appendiculata* (Philippi, 1865), který má jedinečné chování jeho zralých larev, které se živí externě na hostiteli pavouka (Schlinger a kol., 2013). Acroceridae se značně liší v délce vývoje. Jedna generace ročně je známa u podčeledí Acrocerinae (*Acrocera*, *Ogcodes* a *Turbopsebius*) u jejich araneomorfních hostitelů, ale mnoho panopinů (*Eulonchus*, *Lasia*, *Ocnaea* a *Pterodontia*) může být pouze jednou generací každých 5 až 10 let, pravděpodobně kvůli delším nezralým stádiím jejich mygalomorfních hostitelů (Schlinger, 1987). Předpokládá se, že nejlépe zdokumentovaný životní cyklus acroceridů je u *Acrocera orbiculus* (Fabricius, 1787). Dospělé acroceridové mušky jsou uznávány za důležité opylovače (Schlinger, 1981, 1987). Dospělci *Leucopsina*, *Mesophysa*, *Panops* a *Helle* jsou aktivní sběrači nektaru. Ostatní, jako jsou *Ogcodes*, *Pterodontia* a *Neopanops* mají malá nebo většinou nefunkční ústní ústrojí (Schlinger a Jefferies, 2012). Životnost

dospělých je obvykle krátká, trvá od 3 dnů do 1 měsíce. Páření se vyskytuje v letu nebo na mrtvých větvičkách (*Ogcodes*) nebo u květů (*Eulonchus*), obvykle 1-2 dny po vzniku. Samičky acrocerid nakladou vajíčka v prostředí a po vylíhnutí larvy začnou lokalizovat hostitele pavouka. Samičky začnou klást až 5 000 vajec brzy po páření a mohou pokračovat během následujících 2 až 10 dnů. Malé, ve tvaru hrušky, černé, mikroprotektivní vajíčka jsou uložena buď v letu na zemi (*Eulonchus*, *Opsebius*), na mrtvých větvích (*Ogcodes*), na stromových kmenech (*Pterodontia*) nebo na stoncích trávy (*Acrocera*) (Cady a kol., 1993).



Obr. 12 - Larva posledního instaru *Acrocera orbiculus* (Fabricius, 1787) dostávající se z nedospělého druhu pavouka *Amaurobius erberi* a následná přeměna v dospělce. **A-B.** Pavouk nevykazuje žádné změny v chování, i přes bílé značení, kde se larva přichytila (červená šipka). **C.** Poslední instar larvy zcela pronikl z hostitele, ale stále je přichycena. **D.** Larva posledního instaru pohlcuje zbytek ophistosoma. **E.** Larva posledního instaru se oddělila od svého hostitele. **F.** Kukla *A. orbiculus*. **G-H.** líhnutí dospělého jedince *A. orbiculus*. **I.** Vylíhnutý dospělý samec *A. orbiculus*; (Kehlmaier, Almeida, 2014).



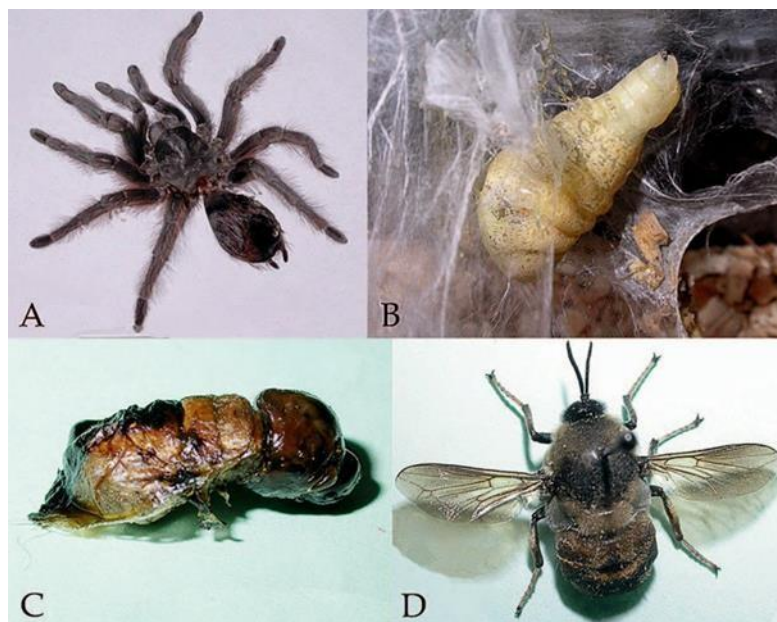
Obr. 13 - Kukla a dospělý jedinec chovaného *Ogcodes reginae* z nedospělého druhu pavouka *Clubiona leucaspis*. **A.** Pozůstatky z pavouka. **B.** Dospělec *O. reginae*. **C.** dorzální pohled na kuklu *O. reginae* **D.** laterální pohled na kuklu *O. reginae*; (Kehlmaier, Almeida, 2014).

4.2.2.5 Vývoj larev

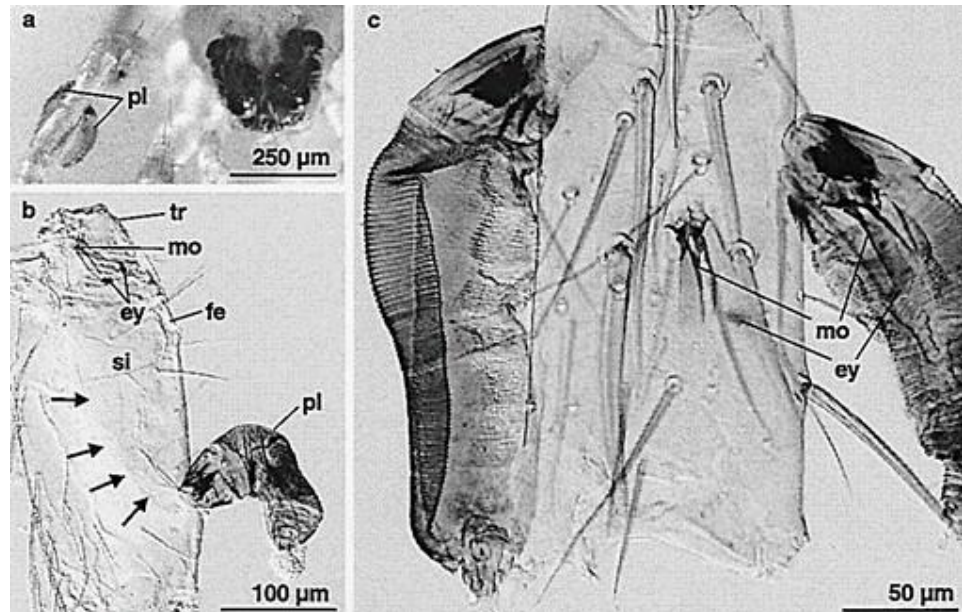
Acroceridové vejce jsou malé (mikroprotektivní) a obvykle se ukládají ve velkých počtech (až 5 000 na samici). Vejce mohou být položeny v letu (jako v *Eulonchus*), uloženy na mrtvých větvičkách (*Ogcodes*), na stoncích trávy (*Acrocera*) nebo na stromových kmenech (někteří *Pterodontia*) (Schlinger a Jefferies, 2012). Vajíčka čeledi Acroceridae se vylíhnou po 3 až 6 týdnech, což vede k vzniku malých planidiálních larev. Dále, larvy musí projít další tři larvální instary a dosáhnout dospělosti. Larvy jsou vnitřní parazitoidi pavouků s hypermetamorfním životním cyklem sestávajícím ze čtyř instarů (Schlinger, 1981, 1987).

První instar larvy (planidium) s malou délkou těla (např. 300 a 400 μm v rodu *Acrocera*) vyhledávají aktivně své pavouky a mohou na ně vylézt nebo skočit (Cady a kol., 1993; Nielsen a kol., 1999). Jakmile se planidium dotkne pavouka, larva leze po těle pavouka a proniká dovnitř, nasměruje se k plicním vakům, kde zůstává až do dokončení vývoje (Schlinger, 1987). Nielsen a kol. (1999) pozoroval planidium *Acrocera orbicula* (Fabricius, 1787), který se ústy pevně připoutal na pavouka *Pardosa prativaga* (L. Koch, 1870). Planidium řezalo drobnou díru přes mezikruží, ale neproniklo do těla hostitele. Invaze larvy do těla pavouka byla o týden později, kdy se planidium rozpadlo a malá, pružná a lysá larva druhého instaru pronikla dovnitř těla pavouka přes otvor již vytvořený larvy planidium. Schránka planidia zůstala připevněna na povrchu pavoučího těla, která se později rozpadla. Tento jedinečný způsob hostitelské invaze může snížit fyzické poškození hostitele v počáteční fázi endoparazitizmu a značně zvyšuje přežití parazitoidů (Nielsen a kol., 1999). Jakmile je larva druhého instaru uvnitř pavouka, migruje do hostitelské hlavy, kde se první larvy objevují přibližně po jednom týdnu od přichycení

planidia. Když se larva druhého instaru dostane do plicních vaků, svléká se a připojí ke stěně, tím vstoupí do klidové fáze jako larva třetího instaru. Po dalším svlékání, se larvy dostanou do čtvrtého instaru, což je destruktivní stupeň, protože larvy se aktivně živí tkání pavouka z nohou, cefalotoraxem a břichem. Pavoučí hostitelé z různých čeledí: např. *Lasiadora Klugi* (C.L. Koch, 1841), *Coras montanus* (Emerton, 1890), *Pardosa lapidicina* (Emerton, 1885) a *Philodromus cespitum* (Walckenaer, 1802) jsou známé, tím že před výskytem akroceridů vyrábí atypické tlusté hedvábné kusy vláken na svoji ochranu (Cady a kol., 1993; Eason a kol., 1967; Kehlmaier a kol., 2012). Pavoučí hostitelé zemrou obvykle dvanáct hodin před parazitoidním výskytem. Larvy se obvykle vynořují z hostitele a vyhledávají jeho vlákno, aby se na něho přichytili a začaly se kuklit. (Schlinger, 1993). Doba kuklení se mění a zdá se, že souvisí s okolní teplotou (Cady a kol., 1993). Acroceridní larvy normálně (ale ne vždy) opouštějí své hostitele předtím, než pavouk dosáhne dospělosti, a morfologická identifikace hostitelského druhu není často možná. V tomto ohledu je kódování DNA potenciálně silným nástrojem pro překonání těchto taxonomických problémů (Kehlmaier a Almeida, 2014).



Obr. 14 - Vývoj Acroceridae v hostiteli pavouka. **A.** Pavoučí hostitel *Aphonopelma duplex* (Chamberlin, 1925). **B.** larvy *Ocnaea* sp. **C.** Kukla z *Ocnaea* sp. **D.** dospělý jedinec *Ocnaea* sp.; (Gillung a Borkent, 201).



Obr. 15 – Larva z podčeledi Acroceridae *Acrocer orbiculus* (Fabricius, 1787) napadá svého pavoučího hostitele. **a)** Dvě planidia (pl) na holeni druhé pravé nohy pavouka. **b)** Světelná mikroskopie přichycené schránky planidia (pl) na stehni (fe) pavouka. Druhý instar larvy (si) opouští schránku z prvního instaru a dostává se do nohy pavouka (šipky poukazují průchod larvy druhého instaru). Dále v noze jsou vidět larvální ústa (mo) a oční skvrny (ey). **c)** Světelná mikroskopie dvou přichycených larev prvního instaru (planidel) na holeni pavouka. Schránka na pravé straně ještě obsahuje larvu druhého instaru, zatímco na levé už larva druhého instaru opouští schránku a dostává se dál to nohy pavouka. Pozorováno na katedře zoologie, Ústav biologických věd, Univerzita v Aarhusu; (Nielsen a kol., 1999).

4.2.2.6 Hostitelské spektrum

Acroceridové mouchy nemají přímo jednoho specifického hostitele, což je běžné u mnoha parazitů (Cady a kol., 1993). Existuje však nějaká obecná souvislost konkrétních akroceridních mušek (rod/druh/poddruh) s ojedinělými pavoučími čeleděmi/druhy (Schlinger, 1987). Dle uskutečněných pozorování se předpokládá, že vztah mezi hostitelem a parazitoidy záleží na způsobu života pavouků (tzn. hostitelé pozemních / povrchových obydlí nebo ti, které jsou v těsném kontaktu s povrchy). Na základě posledních poznatků je známo, že acroceridy obecně preferují pavouky žijící na povrchu či v půdě (např. Antrodiaetidae, Ctenizidae, Dipluridae, Migidae, Theraphosidae z Mygalomorpha a Anyphaenidae, Clubionidae, Gnaphosidae, Lycosidae, Miturgidae, Oxyopidae, Plecteuridae, Philodromidae, Psecridae, Salticidae, Thomisidae z Araneomorpha) nebo ty, které žijí na nízké vegetaci či nějakých předmětech umístěných v blízkosti země a dochází tím ke kontaktu s povrchem, k návštěvě okolní vegetace nebo substrátu během své činnosti (Dipluridae, Agelenidae, Amaurobidae, Segestriidae dokonce i někteří letečtí tkalcovští z Therididae, a Araneidae (např. Schilger, 1987; Rollard, 1990; Cady a kol., 1993; Barraclough a Croucamp, 1997; Larrivé a Borkent 2009; Kehlmaier a kol., 2012). Chování pavouků, typy pavučin a klidová poloha jsou

jedním z hlavních aspektů, které definují spektrum vhodných hostitelů (Cady a kol., 1993). Většina síťových pavouků stráví většinu života na svých pavučinách relativně izolovanými k okolí, a proto jsou pro larvy planidium nepřístupné. Zdá se, že lepkavé hedvábné je účinnou ochranou proti planidiovým larvám, které aktivně vyhledávají pavouky (Cady a kol., 1993). Naproti tomu, např. *Coras montanus* (Emerton, 1890) z čeledi Agelenidae vytváří horizontálně orientovanou nelepivou plošnou strukturu spojenou s nálevkou, která se rozprostírá do trhlín a štěrbin. Tyto pásy jsou v těsném kontaktu s podkladem a okolní vegetací. Horizontální orientace tkaniny může také sloužit jako přistávací plošina, kde mohou Acroceridae přímo snášet.

5. Manipulace chování

Pod pojmem manipulace chování se rozumí snahu jednoho organismu působit a nějakým způsobem ovlivňovat myšlení jiného organismu. V případě parazitů či parazitoidů jde o vědomou manipulaci ve svůj prospěch. Parazit ovlivňuje chování hostitele (citlivost na světlo – „phototaxis“, pohyb, potravní chování, reprodukci, sociální interakce atd.) dostatečně na to, aby tak zvýšil šanci na dokončení svého životního cyklu (Biron a kol., 2005; Libersat a kol., 2009). Vliv parazitů na chování hostitele se odvíjí od místa působení. Může být přímý (manipulace jeho nervového systému) nebo nepřímý (manipulace jeho imunitního či endokrinního systému nebo metabolismu) (Libersat a kol., 2009).

Dopad působení parazita na chování, které vykazují hostitelé jsou extrémně rozmanité – od malých změn ve frekvenci, či trvání dané aktivity až po ukázkou nových a někdy neobyčejných změn v chování, fyziologii či morfologii (Maure a kol., 2011). Níže uvádím několik příkladů manipulace chování: Parazitická houba rodu *Cordyceps* produkuje chemikálie, které mají vliv na orientační smysl mravenců. Do těla mravence se dostávají spóry skrz jeho průdušnice. Podhoubí (mycelium) se pak živí na mravenčích orgánech, ale nijak nezasahuje do životně důležitých. V určitou dobu, začne houba produkovat specifické (dosud neznámé) chemikálie, které nutí mravence vylézt na vyvýšené stanoviště (strom, případně trs trávy), tam se zachytí pomocí kusadel a zůstávají nehybně stát. Pak houba připravená ke sporulaci pozře zbytek mravenčích orgánů včetně mozku, plodnice se pak dostává skrz jeho kutikulu a dochází k vypuštění kapslí se spory, které se při pádu k zemi rozpadají pro lepší rozšíření spór (Libersat a kol., 2009).



Obr. 16 – Mravenec napadený houbou *Ophiocordyceps unilateralis*. Foceno na Sumatře v Indonésii. Foto: Michel Kesl; zdroj: biolib.cz

Housenka motýla druhu *Maculinea rebeli* (Hirschke, 1904) parazituje na mravencích tak, že vylučuje chemikálie, kvůli kterým se o ni mravenci starají jako o svého potomka. To znamená, že ji krmí, vychovávají a chrání ji. Sama housenka se může stát obětí parazitoida. Vosičky druhu *Ichneumon eumerus* (Wesmael, 1857), která, aby se k housence bezpečně dostala, vypustí mezi mravence chemikálie, přičemž mravenci na ní reagují tím, že mezi sebou začnou mravenci bojovat. Housenka tak zůstane bez ochrany.



Obr. 17 – parazitující vosička *Ichneumon eumerus*. (Foto: J. Thomas / přírodní pozorování); zdroj: wordpress.com

Manipulaci chování hostitele využívají i dvoukřídlí parazitoidi pavouků. Dobře zdokumentován je příklad *Ogcodes adaptatus* (Schlinger, 1960), který parazituje pavouky rodu *Pardosa*. Planidium se uchytí na nohu pavouka a pohybuje se nahoru, směrem ke hlavohrudi, kde se nakonec uchytí na vrchní stranu zadečku mimo dosah nohou pavouka. Poté, co se larva prokouše dovnitř svého hostitele se usazuje a prochází určitými stádii vývoje. Zhruba 24 hodin před útokem posledního instaru larvy je jí pavouk manipulován k vytvoření stejné ochranné pavučiny, jakou běžně vyrábí pro účely své ekdyze. Tuto pavučinu pak dospělá larva po pozření hostitele využívá pro své vlastní kuklení (Schlinger, 1987).

5.1 Manipulace pavoučích hostitelů dvoukřídlou larvou

Manipulace chování hostitele acroceridovou larvou vedoucí ke zvýšení pravděpodobnosti parazitoidního přežití (Schlinger, 1987; Cady a kol., 1993), jak je známo i u jiných parazitoidů, např. rod *Polysphincata* (např. Eberhard 2000; Korenko a Pekár, 2011). Změny v chování pavouka indukované larvy acrocerid jsou částečně známe (Schlinger 1987; Cady a kol. 1993; Kehlmaier a kol., 2012). Existuje několik pozorování neobvyklého chování parazitovaných pavouků larvami acroceridů v laboratoři. Pavouk z čeledi Theraphosidae *Lasiadora klugi* (CL Koch, 1942), postižený konečnou instarovou larvou hmyzu *Exetasis eickstedtae* (Schlinger, 1972) se pohyboval kolem svého obydlí, kde narážel do stěn a nemohl chodit po přímce a poškrábal si boky břicha společně se zadními nohami, nebo produkoval husté, šedé vlákna před vznikem larvy acroceridu, která se odlišuje od normální konstrukce zajatých theraphosidů (Cady a kol., 1993). Schlinger (1952) pozoroval chování pavouka *Hollena curta* (McCook, 1894), na kterém parazitoval *Opsebius diligens* (Osten Sacken, 1877), kde hostitel dělal cukavé pohyby následované neschopností vypouštění vlákna. Parazitovaný pavouk *Coras montanus* (Emerton, 1890) byl pomalejší, když reagoval na vibrace působící na jeho nálevkovitou strukturu pavučiny, a vypadal obecně slabší a méně agresivní než nedotčený jedinci a vytvořil jedinečnou pavučinu, která nejprve vypadala jako síť, kterou si tvoří před svlékáním, ale mnohem hustší a téměř zanedbanou. Tato silná podložka z vlákna vytvořila kotvu, na kterou by se larva mouchy připevnila (Cady a kol., 1993). Podobná hedvábná podložka pro výskyt parazitoidů byla pozorována také u bloudících pavouků, např. *Philodromus cespitum* produkoval trojrozměrnou strukturu blízko dna skleněné lahvičky předtím, než se objevila larva čtvrtého instaru (Kehlmaier a kol., 2012). Toft a kol. (2012) u laboratorních infekcí čerstvých potomků pavouků *Pardosa prativaga* (L. Koch, 1870) (Lycosidae) s larvami *Acrocera orbiculus* (Fabricius, 1787) pozoroval, že většina pavouků byla nakažena jedinou parazitoidní larvou, ale jiní trpěli mnohonásobnými infekcemi. Zjistili, že většina pavouků infikovaných pouze jednou larvou dokázala potlačit infekci, zatímco většina infekcí pokračovala ve vývoji a infikovaní pavouci měli vyšší rychlost růstu než neinfikovaná. Růstová stimulace byla úměrná počtu původně infikujících larev, nezávisle na to, zda byla larva potlačena nebo ne. Toft a kol. (2012) naznačuje, že zvýšení růstu je důsledkem mobilizace extra prostředků pro boj s infekcí spíše než parazitoidní manipulací růstu pavouků. Početná

infekce je důležitá pro úspěch parazitoidů a snášecí návyky mušek, které snášejí vejce ve velkých shlucích, aby se zvýšila šance na úspěch prostřednictvím několika infekcí. (Toft a kol., 2012).

6. Diskuze

Z uvedených příkladů parazitace pavouků mouchami z řádu Diptera vyplývá, že manipulace chování hostitele larvou určitého parazitoida je nezbytná prakticky ve všech případech k tomu, aby mohla larva úspěšně dokončit svůj vývoj v dospělce.

Výskyt

V Evropě je známo pouze 34 druhů z čeledi Acroceridae (Nartshuk 2007). Pouze 7 druhů se vyskytuje v České republice (šest v Čechách a tři na Moravě) a na Slovensku je známo šest druhů. Velice bohaté na druhy jsou regiony jako je Asie, Austrálie či nový svět, kde najdeme většinu druhů zastupující nejen čeleď Acroceridae, ale i samotný řád Diptera

Výběr hostitele

Mušky ze řádu Diptera preferují jen takové hostitele, kteří vyhovují určitému rozpětí rozměrů. U většiny zkoumaných parazitoidů bylo zjištěno, že si larvy vybírají za hostitele převážně menší nedospělé jedince. Malí pavouci v ranných stádiích vývoje jsou pro parazitoida výhodnější strategií nejen z důvodu delší životnosti pavouka, ale i proto, že by vyzrálší pavouk mohl infekci odolat a parazitoid by nemusel přežít a tím pádem dokončit svůj vývoj (Korenko a kol., 2011).

Vliv na kokony larev parazitoidů

Z provedených pozorování vyplývá, že síla stěny kokonu, který si plete larva v posledním instaru po pozření svého hostitele, a jeho celková odolnost se odvíjí od tvaru a struktury indukované sítě (Korenko a kol., 2014).

Změny struktury sítí

Výsledný tvar sítí, silně neovlivňuje pouze druh pavouka snovajícího svoji síť nebo jeho parazitoid, který ho manipuluje ke tvorbě bezpečné a odolné kokonové sítě, ale i prostor, ve kterém se nachází, a nejrůznější náhodně se vyskytující části, jako je vegetace, úlomky listů apod. Pavouk svoji síť dokáže částečně přizpůsobit podmínkám a zmíněné součásti prostředí využít pro svůj prospěch, případně prospěch parazitoida. To se odráží ve variabilitě vyrobených sítí (např. Korenko a kol., 2014).

Pozorování v laboratorních podmínkách

Pro úspěšné rozšiřování poznatků o parazitaci pavouků je nutné provádět sledování a experimenty ve stálých laboratorních podmínkách. Bohužel se vyskytuje řada určitých problémů, které jsou příčinou vyšší úmrtnosti parazitoidů nebo i jejich pavoučích hostitelů oproti podmínkám, které jim poskytuje příroda (Fitton a kol., 1987).

Někdy také samotné vytržení pozorovaných jedinců z jejich přirozeného prostředí a následné přemístění do laboratoře nechtíc ovlivní jejich přirozené chování a vyrušení pavouci tak staví sítě velmi rozmanitých tvarů. Pavučiny, které vznikají v laboratoři, mají často velice obsáhlou škálu tvarů a neodpovídají sítím z přírodního prostředí (Korenko, S., 2014)

Korenko (unpub.) zjistil, že vyšší mortalita larev parazitoidů je dána příliš jednotvárným jídelníčkem (tvořeným octomilkami *Drosophila*), nevhodnou vlhkostí prostředí a různými plísňovými infekcemi. Vedle pestřejšího jídelníčku je tedy nutné v laboratoři zajistit dostatečnou vzdušnou vlhkost a cirkulaci vzduchu.

7. Závěr

V této práci jsou zmiňované případy parazitace pavouků a na ně asociované dvoukřídlé organismy popisující velmi komplexní vztahy, kterými se zabývá mnoho autorů. Ti ve svých studiích většinou popisují známé či nově objevené rody či samostatné druhy a zmiňují změny v chování pavouků a v architektuře jejich sítí. V této souvislosti by bylo vhodné se do budoucna zabývat nejen efektivitou obrany samostatných pavouků proti útokům vysoce specializovaných parazitoidů z řádu Diptera jakožto ochrany před hyperparazitací, ale i samostatným pozorováním obou organismů, v jejich přirozeném prostředí kvůli objevování a pochopení celé ekologické sítě organismů, které pokrývají naši planetu. V problematice manipulací chování pavouků jejich parazity a parazitoidy je tedy stále mnoho neprozkoumaných skutečností a o životních cyklech samotných parazitoidů a příčinách změn v chování jejich hostitelů se stále ví poměrně málo.

8. Seznam literatury

Barneche, J.A., Gillung, J.P., González, A. 2013. Description and host interactions of a new species of *Exetasis* Walker (Diptera: Acroceridae), with a key to species of the genus. *Zootaxa*. 525–536.

Barnes, J.K., Higgins, L.E., Saborsky, C.W. 1992. Life histories of *Pseudogaurax* species (Diptera: Chloropidae), descriptions of two new species, and ecology of *Nephila clavipes* (Linnaeus) (Araneae: Tetragnathidae) egg predation. *Journal of Natural History*. 823-834.

Barraclough, D.A. 1984. Review of some Afrotropical Acroceridae, with descriptions of eight new species from South Africa (Diptera: Brachycera). *J. Entomol. Soc. South Africa*. 45–66.

Barraclough, D.A. 1991. A review of the genus *Astomella* Lamarck in southern Africa, with the description of two new species (Diptera: Acroceridae: Panopinae). *J. Entomol. Soc. South Africa*. 163–172.

Barraclough, D.A., Croucamp, W. 1997. A new South African species of *Ogcodes* Latreille (Diptera: Acroceridae) reared from a sac spider of the genus *Cheiracanthium* Koch (Miturgidae). *Ann. Natal Museum*. 55–60.

Begon, M., Harper, J. L. a Townsend, C. R. 1997. *Ekologie - jedinci populace a společenstva*. Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc.

Bellmann, H. 2006. *Encyklopedie hmyzu*. Ševčík. Praha. [ISBN 80-7306-256-9](#).

Bertkau, F. 1880. Verzeichniss der bisher bei Bonn beobachteten Spinnen. *Verhandlungen des Naturhistorischen Vereines der preussischen Rheinlande und Westfalens* 37. Kommission bei M. Cohen, Bonn.

Biron, D. G., Marché L., Ponton, F., Loxdale, H. D., Galéotti, N., Renault, L., Joly, C. a Thomas, F. 2005. Behavioral manipulation in a grasshopper harbouring hairworm: a proteomics approach. *Proceedings of The Royal Society. B* 272: 2117-2126.

Cady, A, Leech, R, Sorkin, L, Stratton, G, Caldwell, M. 1993. Acrocerid (Insecta, Diptera) life-histories, behaviors, host spiders (Arachnida, Araneida), and distribution records. *Canadian Entomologist*. 125(5).

Cantrell, B.K. 1986. Notes on the taxonomy and biology of species of *Parasarcophaga* Johnston & Tieggs and *Baranovisca* Lopes (Diptera: Sarcophagidae) associated with spiders in eastern Australia. *Australian Entomological Magazine*. 1-10.

Clausen, C.P. 1962. *Entomophagous insects*. New York, Hafner Pub. Co.
Costa, J., Almeida C.E., Esperança, G.M., Morales, N., Mallet, J.R.S., Gonçalves, T.C.M. 2007. First Record of *Megaselia scalaris* (Loew) (Diptera:

Phoridae) Infesting Laboratory Colonies of *Triatoma brasiliensis* Neiva (Hemiptera: Reduviidae). *Neotropical Entomology*. 36(6):987-989.

Deml, M., biolib.cz [online]. [cit. 17.4.2018]. Dostupný na z : <<https://www.biolib.cz/cz/taxonimage/id101953/?taxonid=116555>>

Disney, R.H.L. 1994. *Scuttle Flies: The Phoridae*. Chapman & Hall. London.

Disney, R.H.L., Weinmann, D. 1998. A further new species of Phoridae (Diptera) whose larvae associate with large spiders (Araneae: Theraphosidae). *Ent. Scand.* 29(1) 19-23.

Disney, R.H.L. 2008. Natural history of the Scuttle fly, *Megaselia scalaris*. *Annual Review of Entomology*. 39-60.

Eason, R.R., Peck, W.B., Whitcomb, W.H. 1967. Notes on spider parasites, including a reference list. *Journal of Kansas entomological Society*. 40, 422-434.

Eberhard, W.G. 2000. Spider manipulation by a wasp larva. *Nature*. 406, 255–256.

Edwards, M. 1984. A further observation of swarming behaviour in *Acrocera orbicula* (F.) (Dipt., Acroceridae). *The Entomologist's Monthly Magazine*, 120, 236.

Eggleton, P., Belshaw, R. 1992. Insect parasitoids: an evolutionary overview. *Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B* 337, 1–20.

Eggleton, P., Belshaw, R. 1993. Comparisons of dipteran, hymenopteran and coleopteran parasitoids: provisional phylogenetic explanations. *Biol. J. Linn. Soc.* 48, 213–26.

Fauna Europaea Consortium, Fauna Europaea. 2013. Online: <http://www.gbif.org/dataset/90d9e8a6-0ce1-472d-b682-3451095dbc5a> on 2013-12-18,

Ferrar, P. 1987. *A guide to the breeding habits and immature stages of Diptera Cyclorrhapha*. Leiden, The Netherlands. Brill/Scand. Sci.

Finch, O.D. 2005. The parasitoid complex and parasitoid-induced mortality of spiders (Araneae) in a Central European woodland. *Journal of Natural History* 39(25). p. 2339-2354.

Fitton, M. G., Shaw, M. R. a Austin A. D. 1987. The Hymenoptera associated with spiders in Europe. *Zoological Journal of the Linnean Society*. p. 65 – 93.

Fitton, M. G., Shaw, M. R. a Gauld, I. D. 1988. *Pimpline ichneumon-flies*. *Handbooks for the Identification of British Insects*. p. 1–110.

Garb, J.E., Gillespie, R.G. 2009. Diversity despite dispersal: colonization history and phylogeography of Hawaiian crab spiders inferred from multilocus genetic data. *Mol. Ecol.* 18, p. 1746–1764.

Gillung, J.P. a Borkent, CH.J. 2017. Death comes on two wings: a review of dipteran natural enemies of arachnids. American Arachnological Society. p. 1-19. ISBN:

Gillung, J.P. a Nihei, S.S. 2016. Evolution of Philopotinae, with a revision and phylogeny of the New World spider fly genus *Philopota* Wiedemann (Diptera, Acroceridae). Oxford University Press. p. 707-780. ISBN:

Gillung, J.P., Winterton, S. 2011. New genera of philopotine spider flies (Diptera, Acroceridae) with a key to living and fossil genera. *ZooKeys* 127, 15-27. doi: 10.3897/zookeys.127.1824

Guarisco, H. 2001. Description of the egg sac of *Mimetus notius* (Araneae, Mimetidae) and a case of egg predation by *Phalacrotophora epeira* (Diptera, Phoridae). *Journal of Arachnology* 29(2), 267-269.

Hall, D.G. 1937. The North and Central American spider parasites of the genus *Pseudogaurax* (Diptera: Chloropidae). *Journal of Washington Academy of Sciences.* 27, 255-261.

Hardy, D.E. 1965. Diptera: Cyclorrhapha II, Series Schizophora, Section Acalypterae I, Family Drosophilidae. *Insect. Hawaii.* 12, 1–814.

Hieber, C.S. 1992. Spider cocoons and their suspension systems as barriers to generalist and specialist predators. *Oecologia.* 91, 530-535.

Justis, S., bugguide.net [online]. [cit. 17.4.2018]. Dostupný z: <<https://bugguide.net/node/view/403033>>

Kaeslin, M., Pfister-Wilhelm, R. a Lanzrein, B., 2005. Influence of the parasitoid *Chelonus inanitus* and its polydnavirus on host nutritional physiology and implications for parasitoid development. *Journal of Insect Physiology* 51: 1330-1339.

Kehlmaier, Ch., Almeida, J.M. 2014. New host records for European Acroceridae (Diptera), with discussion of species limits of *Acrocera orbiculus* (Fabricius) based on DNA-barcoding. *Zootaxa* 3780 (1): 135–152

Kehlmaier, Ch., Michalko, R., Korenko, S. 2012. *Ogcodes fumatus* (Diptera: Acroceridae) reared from *Philodromus cespitum* (Araneae: Philodromidae), and first evidence of *Wolbachia* in Acroceridae. *Ann Zool* 62(2), 281-286.

Kerr, P.H., Winterton, S.L. 2008. Do parasitic flies attack mites. Evidence in Baltic amber. *Biological Journal of the Linnaean Society* 93, 9–13.

Kesl, M., biolib.cz [online]. [cit. 17.4.2018]. Dostupné z:
<<https://www.biolib.cz/cz/image/id310384/>>

Korenko, S., Pekár, S. 2011. A parasitoid wasp induces overwintering behaviour in its spider host. *PLoS ONE* 6(9), e24628.

Korenko S., Isaia, M., Satrapová, J. a Pekár, S., 2014. Parasitoid genus-specific manipulation of orb-web host spiders (Araneae, Araneidae). *Ecological Entomology*, 39(1):30-38.

Langer, G. 2005. Ein seltener Parasitoid der Wolfspinne *Pardosa alacris* (Araneae: Lycosidae): *Ogcodes gibbosus* (Diptera: Acroceridae). *Arachnologische Mitteilungen*. 29, 45–48.

Lapoint, R.T., O'Grady, P.M., Whiteman, N.K. 2013. Diversification and dispersal of the Hawaiian *Drosophilidae*: The evolution of *Scaptomyza*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 69, 95–108.

Larrivéé, M., Borkent, Ch.J. 2009. New spider host associations for three acrocerid fly species (Diptera, Acroceridae). *Journal of Arachnology* 37, 241–242.

Libersat, F., Delago, A. a Gal, R., 2009. Manipulation of Host Behavior by Parasitic Insects and Insect Parasites. *Annual Review of Entomology* 54: 189-207.

Lopes, H.S. 1959. A revision of Australian *Sarcophagidae* (Diptera). *Studies of Entomology*. 2, 33-67.

Lopes, H.S. 1985. A new genus of *Sarcophagidae* (Diptera) based on an Australian species living on spider egg cases. *Australian Entomological Magazine*. 12, 51-53.

Machkour-M'Rabet, S., Hénaut, Y., Sépulveda, A., Rojo, R., Calmé, S. a Geissen, V. 2007. Soil preference and burrow structure of an endangered tarantula, *Brachypelma vagans* (Mygalomorphae: Theraphosidae). *Journal of Natural History* 41:1025-1033.

Machkour-M'Rabet, S., Dor A., Hénaut Y. 2015. *Megaselia scalaris* (Diptera: Phoridae): an opportunistic endoparasitoid of the endangered Mexican redrump tarantula, *Brachypelma vagans* (Araneae: Theraphosidae). *Journal of Arachnology* 43(1):115-119

Marshall, S.A. 2012. *Flies: The Natural History and Diversity of Diptera*. Firefly Books. Ontario. pp. 616.

Maure, F., Brodeur, J., Ponla, N., Doyon, J., Firllej, A., Elguero, E. a Thomas, F., 2011. *The cost of a bodyguard*. The Royal Society.

- Muma, M.H., Stone, K.J. 1971. Predation of *Gasteracantha cancriformis* (Arachnidae [sic]: Araneidae) eggs in Florida citrus groves by *Phalacrotophora epeirae* (Insecta: Phoridae) and *Arachnophaga ferruginea* (Insecta: Eupelmidae). *Florida Entomologist*. 54(4), 305–310.
- Mutamem, M., boldsystems [online]. [cit. 17.4.2018]. Dostupný z: <http://v3.boldsystems.org/index.php/Taxbrowser_Taxonpage?taxid=406521>
- Nartshuk, E.P. 2007. Fauna Europaea: Acroceridae. In Pape T. Fauna Europaea: Diptera, Brachycera. Fauna Europaea
- Neuveden. bugguide.net [online]. [cit. 17.4.2018]. Dostupný z: <<https://bugguide.net/node/view/1495799>>
- Neuveden., dreamstime.com [online]. [cit. 17.4.2018]. Dostupný z : <<https://www.dreamstime.com/stock-photo-bee-fly-bombylius-major-isolated-white-image24013450>>
- Nielsen, B.O., Funch, P., Toft, S. 1999. Self-injection of a dipteran parasitoid into a spider. *Naturwissenschaften*. 86(11), 530–532.
- Pape, T. 1996. Catalogue of the Sarcophagidae of the world (Insecta: Diptera). *Memoirs of Entomology International*. 8, 1-558.
- Pape, T., Blagodervo, V., Mostovski, M.B. 2011. 'Order DIPTERA Linneaus, 1758'. In *Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. *Zootaxa*. 3148, 222-229.
- Pizzi, R. 2009. Parasites of tarantulas (Theraphosidae). *Journal of Exotic Pets Medicine* 18(4):283-288.
- Prakash, R.N., Pandian, T.J. 1978. Energy flow from spider eggs through dipteran parasite and hymenopteran hyperparasite populations. *Oecologia* 33(2), 209-219.
- Rollard, Ch. 1990. Révision des insectes ecto- et endoparasites d, Aranéides. *Bulletin de la société entomologique de mulhouse*. September, 33-44.
- Rott A. S. et Godfray H. C. J., 2000: The structure of a leafminer-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*. 69: 274-289.
- Sferra, N.J. 1986. The first recored of *Pterodontia flavipes* (Diptera, Acroceridae) larvae in the mites *Podothrombium* (Acari, Trombidiidae) and *Abrolophus* (Acari, Erythraeidae). *Entomological News*. 97, 121-123.
- Schlinger, E.I. 1952. The emergence, feeding habits, and host of *Opsebius diligens* Osten Sacken. *Pan-Pac Entomol* 28, 7-12.

Schlinger, E.I. 1981. Acroceridae. In *Manual of Nearctic Diptera* (JF McAlpine, BV Peterson, GE Shewell, HJ Teskey, JR Vockeroth, DEM Wood, eds). Vol. I. Research Branch, Agriculture Canada. Monograph. 27, 575–584.

Schlinger, E.I. 1987. The biology of Acroceridae (Diptera): True endoparasitoids of spiders. In *Ecophysiology of Spiders* (W Nentwig, Ed). Springer-Verlag, Berlin, 319–327. doi: 10.1007/978-3-642-71552-5_24

Schlinger, E.I. 2003. Acroceridae, spider-fly endoparasitoids. In *The Natural History of Madagascar*. (SM Goodman & JP Benstead, eds). University of Chicago Press, Chicago, pp. 734–740.

Schlinger, E.I., Jefferies, M.G. 2012. Family Acroceridae. In *Catalog of Diptera of the Australasian and Oceanian regions* (Evenhuis NL, ed). (online version). Available at: <http://hbs.bishopmuseum.org/aocat/hybotidae.html> (Last accessed: 14.1.2014).

Schlinger, E.I., Gillung, J.P., Borkent, Ch.J. 2013. New spider flies from the neotropical region (Diptera, Acroceridae) with a key to New World genera. *ZooKeys* 270: 59–93.

Šálek, M., Růžička, J. a Mandák, B., 2005. skripta Ekologie. Česká Zemědělská Univerzita v Praze, Praha.

Thomas, J. wordpress.com [online]. [cit. 17.4.2018]. Dostupný z: <<https://ferrebeekeeper.wordpress.com/tag/ichneumon-eumerus/>>

Toft, S., Nielsen, B.O. a Funch, P. 2012. Parasitoid suppression and life-history modifications in a wolf spider following infection by larvae of an acrocerid fly. *The Journal of Arachnology*, 40, 13–17.

Uetz, G.W., Boyle, J., Hieber, C.S., Wilcox, R.S. 2002. Antipredator benefits of group living in colonial web-building spiders the early warning effect. *Animal Behaviour*, 63, 445–452.

Vincent, L.S. 1985. The first record of a tachinid fly as an internal parasitoid of a spider (Diptera: Tachinidae; Araneae: Antrodiaetidae). *Pan-Pacific Entomologist* 61, 224-225.

Weinmann, D., Disney, R.H.L. 1997. Two new species of Phoridae (Diptera) whose larvae associate with large spiders (Araneae: Theraphosidae). *Journal of Zoology*. 243(2), 319–328.

Winterton, S.L. 2012. Review of Australasian spider flies (Diptera: Acroceridae) with a revision of *Panops* Lamarck. *Zookeys* 172, 7–75.

Winterton, S.L., Gillung, J.P. 2012. A new species of spider fly in the genus *Sabroskya* Schlinger from Malawi, with a key to Acrocerinae world genera (Diptera, Acroceridae). *ZooKeys*, 171, 1–15.

- Winterton, S.L., Wiegmann, B.M., Schlinger, E.I. 2007. Phylogeny and Bayesian divergence time estimations of small-headed flies (Diptera: Acroceridae) using multiple molecular markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43, 808–832.
- Wirth, W.W. 1952. Two new spider egg predators from the Hawaiian Islands (Diptera: Drosophilidae). *Proceedings, Hawaiian Entomological Society*. 14(3), 415-417
- Wirth, W.W., Mathis W.M. a Vockeroth, J.R. 1987. Ephydriidae. Pp. 1027–1048. In *Manual of Nearctic Diptera. Volume I.* (J.F. McAlpine, B.V. Peterson, G.E. Shewell, H.J. Teskey, J.R. Vockeroth, D.E.M. Wood, eds.). Research Branch, Agriculture Canada, Ottawa.
- Wood, D.M. 1987. Tachinidae. In *Manual of Nearctic Diptera Volume 2.* (JF McAlpine, ed). Research Branch, Agriculture Canada. Monograph 28, 1193-1269.
- Yeates, D.K. a Greathead, D. 1997. The evolutionary pattern of host use in the Bombyliidae (Diptera): a diverse family of parasitoid flies. *Biological Journal of the Linnean Society* 60:149–185.
- Yassin, A. 2013. Phylogenetic classification of the Drosophilidae Rondani (Diptera): the role of morphology in the post-genomic era. *Systematic Entomology* 38(2), 349-364.
- Zahradník, J., Severa, F. 2004. *Hmyz.* [Praha]: Aventinum. ISBN 80-86858-01-4.
- Zaitsev, V.F. a Charykuliev, D. 1981. On the biology of bee-flies of the genus *Petrorossia* Bezzi (Diptera, Bombyliidae) with description of a new species from Turkmenia. *Entomological Review* 60:158–160.

