ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ

Katedra ekologie

Sarah Maršíková

Parazitace slunéček lumčíkem Dinocampus coccinellae v ČR a Estonsku

Prevalence of Dinocampus coccinellae wasp in ladybird populations across the Czech Republic and Estonia

Bakalářská práce

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

Konzultant práce: Ing. Michal Řeřicha

© 2022 ČZU v Praze

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Sarah Maršíková

Aplikovaná ekologie

Název práce

Parazitace sluněček lumčíkem Dinocampus coccinellae v ČR a Estonsku

Název anglicky

Prevalence of Dinocampus coccinellae wasp in ladybird populations across the Czech Republic and Estonia

---

Cíle práce

Cílem práce bude vypracovat literární rešerši popisující míru parazitace různých druhů sluněček lumčíkem Dinocampus coccinellae ve světě. Pozornost bude věnována i obecnému vztahu mezi mírou parazitace a faktory, které ji determinují (napříč různými druhy parazitoidů). Během experimentální části práce budou napříč Českou republikou a Estonskem sbírány populace sluněček (zejména Harmonia axyridis a Coccinella septempunctata) a následně v laboratoři bude stanovena míra úspěšné parazitace lumčíkem D. coccinellae. V terénu budou dále sbírána doprovodná data popisující typ biotopu a populační parametry vzorkovaných populací sluněček (populační hustota, věková struktura), aby jejich vliv na míru úspěšné parazitovanosti mohl být následně analyzován.

Metodika

Literární rešerše bude provedena na základě vědeckých článků dohledaných v databázi Web of Science. Samotná literární rešerše bude tvořit těžiště práce a předpokládá se rozsah textu cca 20 stran a použití minimálně 40 cizojazyčných zdrojů. Terénní práce budou probíhat v rozsahu několika let, přičemž prezentované výsledky budou spíše předběžnou pilotní studií k větší studii realizované v budoucnu. Tomuto charakteru praktické části bude odpovídat i analýza dat za využití pouze těch nejjednodušších metod (např. lineární regrese).

Doporučený rozsah práce

cca 30 stran textu + přílohy dle potřeby

Klíčová slova

Coccinella septempunctata, Dinocampus coccinellae, evoluce, Harmonia axyridis, parazitoid, rozšíření

Doporučené zdroje informací

Balduf WV (1926) The bionomics of Dinocampus coccinellae Schrank. Ann Entomol Soc Am 19: 465–498

Ceryngier P et al (2018) Predators and parasitoids of the harlequin ladybird, Harmonia axyridis, in its native range and invaded areas. Biol Invasions 20: 1009–1031

Firlej A, Girard PA, Brehelin M, Coderre D, Boivin G (2012) Immune response of Harmonia axyridis (Coleoptera: Coccinellidae) supports the enemy release hypothesis in North America. Ann Entomol Soc Am 105: 328–338

Koyama S, Majerus MEN (2008) Interactions between the parasitoid wasp Dinocampus coccinellae and two species of coccinellid from Japan and Britain. Biocontrol 53: 253–264

Předběžný termín obhajoby

2021/22 LS – FZP

Vedoucí práce

Ing. Michal Knapp, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie

Konzultant

Ing. Michal Řeřicha

Elektronicky schváleno dne 24. 2. 2022

prof. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 25. 2. 2022

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 30. 03. 2022

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou/závěrečnou práci na téma: Parazitace slunéček lumčíkem Dinocampus coccinellae v ČR a Estonsku vypracoval/a samostatně a citoval/a jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použil/a a které jsem rovněž uvedl/a na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů.

Jsem si vědom/a, že na moji bakalářskou/závěrečnou 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/a, že odevzdáním bakalářské/závěrečné 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 verzi tištěnou a že s údaji uvedenými v práci bylo nakládáno v souvislosti s GDPR.

V Jičíně dne 30.3.2022

….....….....

(Podpis autora práce)

Poděkování

Ráda bych tímto poděkovala své rodině, která mě odmalička vedla ke studiu a zkoumání života všude okolo a po dlouhá léta mi zajišťovala zázemí a nekonečnou podporu. Dále bych chtěla poděkovat svému milému, Miru Seidlovi, bez jehož podpory a optimismu bych tuto práci možná nikdy nedokončila. Poslední poděkování patří Ing. Michalu Knappovi, Ph.D., který mě do světa slunéček dovedl. Vždy ochotně poradil a pomohl, když jsem v něčem tápala.

Abstrakt

V první části této bakalářské práce byla zpracována formou literární rešerše popisující míru úspěšné parazitace lumčíka Dinocampus coccinellae (Hymenoptera: Broconidae) na broucích z čeledi slunéčkovitých (Coleoptera: Coccinellidae). Rešeršní část obsahuje popis biologie slunéčkovitých, biologie parazitoidů a faktorů, které úspěšnost parazitace ovlivňují.

Rešeršní část byla doplněna o vlastní výzkum stávající z terénní i laboratorní části, který probíhal na území České republiky mezi lety 2016 – 2019 a na území Estonska v roce 2019. V terénu byl realizován sběr desítek populací slunéček doplněný o doprovodná data o prostředí. Sebraná slunéčka byla následně převezena do laboratoře na Fakultě životního prostředí, kde byla po dobu 4 týdnů chována a bylo pozorováno líhnutí parazitoidů.

Invazivní druh slunéčko východní (Harmonia axyridis) byl na našem území poprvé pozorován v roce 2006. Dlouho byl tento druh považován za nevhodného hostitele pro lumčíka Dinocampus coccinellae díky svému dobře fungujícímu imunitnímu systému. Naproti tomu náše původní slunéčko sedmitečné (Coccinella septempunctata) za vhodného hostitele považován byl. Proto bylo překvapující jedno ze zjištění mé bakalářské práce, že lumčík Dinocampus coccinellae nevykazuje výraznou preferenci pro ani jeden ze zmíněných druhů. Na území ČR byla u slunéčka východního i slunéčka sedmitečného zaznamenána nejvyšší míra parazitace přes 40 %. Pro slunéčko východní tento údaj výrazně převyšuje doposud publikované hodnoty z ostatních částí invazního areálu rozšíření.

Porovnání míry parazitace mezi českými a estonskými populacemi (v Estonsku šlo jen o slunéčko sedimtečné neboť slunéčko východní se tam prozatím nevyskytuje) ukazuje, že v Estonsku byla míra parazitovanosti výrazně vyšší. Zajímavým výsledkem bylo i zjištění, že míra úspěšné parazitace je významně ovlivněna populační hustotou hostitelů (slunéček). Ovšem oproti očekáváním, vyšší míra parazitovanosti se vyskytovala v populacích s nižší populační hustotou dospělých slunéček.

Klíčová slova: Dinocampus coccinellae, parazitoid, Coccinella septempunctata, Harmonia axyridis, evoluce, rozšíření

Abstract

The first part of this Bachelor thesis was written in the form of a literature review describing the parasitism rate of parasitoid wasp Dinocampus coccinellae (Hymenoptera: Broconidae) on ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae). The literature review contains a description of the biology of ladybirds, the biology of Dinocampus wasps and the factors that affect the parasitism rate.

The second part of the thesis consist of my own research based on combination of field collection and laboratory part. Field sampling took place in the Czech Republic between 2016 and 2019 and in Estonia in 2019. Dozens of ladybird populations were collected in the field, supplemented by accompanying data on environment characteristics. The collected ladybirds were transported to a laboratory at the Faculty of the Environmental Sciences (CZU in Prague), where they were kept for 4 weeks and hatching of parasitoids was recorded.

The invasive harlequin ladybird (Harmonia axyridis) was first observed in the Czech Republic in 2006. For a long time, this species was considered an unsuitable host for the Dinocampus coccinellae wasps due to its well-functioning immune system. In contrast, our native seven-spot ladybird (Coccinella septempunctata) was considered a suitable host. Therefore, one of the findings of my Bachelor thesis that Dinocampus coccinellae does not show a significant preference for any of the above-mentioned species was surprising. In the Czech Republic, the highest rate of parasitism of over 40% was recorded for both ladybird species. For the harlequin ladybird, this value significantly exceeds already published values from other parts of the invasion area.

A comparison of the parasitism rate between the Czech and Estonian populations (in Estonia only seven-spot ladybirds were investigated as harlequin ladybird does not occur there yet) shows that the parasitism rate was significantly higher in Estonia. An interesting result was the finding that the rate of successful parasitism is significantly affected by the population density of hosts (ladybirds). However, contrary to expectations, higher parasitism occurred in populations with lower population density of adult ladybirds.

Keywords: Dinocampus coccinellae, parasitoid, Coccinella septempunctata, Harmonia axyridis, evolution, dispersion

Obsah

1 Úvod 10
1.1 Slunéčkovití (Coccinellidae) 10
1.1.1 Vývoj a rozmnožování 11
1.1.2 Délka života 15
1.1.3 Rozšíření a typy biotopu 16
1.1.4 Přirození nepřátelé a obrana proti nim 18
1.1.5 Slunéčko sedmitečné (Coccinella septempunctata) 21
1.1.6 Slunéčko východní (*Harmonia axyridis*) 21
1.1.7 Rozšíření slunéčka východního ve světě 22
1.1.8 Rozšíření slunéčka východního v ČR 23
1.2 Parazitismus 24
1.2.1 Paraziti a parazitoidi 24
1.2.2 Parazitoidi slunéčkovitých 25
1.2.3 Hymenopterní parazitoidi fytofágních slunéček 26
1.2.4 Hymenopterní parazitoidi entomofágních slunéček 27
1.2.5 Dipterní parazitoidi fytofágních a entomofágních slunéček 27
1.2.6 Faktory ovlivňující parazitaci 28
1.2.7 Dinocampus coccinellae 29
1.2.8 Životní cyklus Dinocampus coccinellae 30
1.2.9 Preference hostitelů *Dinocampus coccinellae* 33
2 Metodika 36
2.1 Terénní část experimentu 36
2.1.1 Sběr dat 36
2.1.2 Doprovodná data 36
2.1.3 Typ biotopu 36
2.1.4 Populační parametry vzorkovaných populací 37
2.1.5 Lokality sběru 37
2.2 Laboratorní část výzkumu 38
2.2.1 Ubytování slunéček 38
2.2.2 Péče o slunéčka 39
2.2.3 Pozorování slunéček 39
2.2.4 Uchování vzorků a zpracování dat 39

2.3 Statistická analýza dat 39
3 Výsledky 41
3.1 Vliv původu slunéčka 42
3.2 Rozdíl parazitovanosti mezi Coccinella septempunctata a Harmonia axyridis 42
3.3 Vliv populační hustoty 43
4 Diskuze 45
5 Závěr 48
6 Přehled literatury a použitých zdrojů 49
7 Seznam obrázků a příloh 61
8 Přílohy 62

1 Úvod

Naše planeta je úžasné místo hemžící se miliony organismů, z nichž jsme zatím poznali jen menší část. Životní strategie spousty těchto organismů se s neustále probíhající evolucí a všudypřítomnou konkurencí mění a liší a spousta z nich je v našich očích extrémní, je proto naší povinností tyto životní strategie prozkoumat a pochopit je.

Už i malým dětem je znám výraz parazit. Je to někdo nebo něco, co se přiživuje na cizím organismu, aniž by mu službu nějakým způsobem oplácel a je tedy pouze na obtíž. Parazitoid, kterým se tato práce zaobírá, je už méně známým výrazem, přestože se jedná o téměř 10 % doposud popsaného hmyzu. Jedná se o hmyz, jehož larvy se vyvíjejí na nebo přímo v těle daného organismu a zpravidla svého hostitele přímo či nepřímo usmrcují. Nejčastěji se jedná o hmyz z řádu blanokřídlých (Hymenoptera), který dál dělíme na širopasé (Symphyta) a štíhlopasé (Apocrita) a z řádu dvoukřídlých (Diptera), které dále dělíme na krátkorohé (Brachycera) a dlouhorohé (Nematocera). Do hymenopterních parazitoidů patří čeledi hrabalkovitých (Pompilidae), kutilkovitých (Sphecidae), kodulkovitých (Mutillidae), lumkovitých (Ichneumonidae) a lumčíkovitých (Braconidae). U dipterních parazitoidů se jedná o čeledi hrbilkovitých (Phoridae), kuklicovitých (Tachinidae), dlouhososkovitých (Bombyllidae) a hlavěnkovitých (Pipunculidae). Tato životní strategie parazitoidů je ve světě hojně využívaná v zemědělství, neboť svou parazitaci mohou efektivně v relativně krátkém čase snížit populace škůdců plodin, proto je důležité toto rozsáhlé téma velmi důkladně prozkoumat pro budoucí využití prazitoidů, které by mohlo být ekonomicky i ekologicky velmi přínosné pro nás i další generace.

Komplexní výzkum všech výše vyjmenovaných parazitoidů by byl časově, finančně i kvalitativně velice náročný a zdlouhavý, proto je cílem této práce hloubkový průzkum a následné vypracování literární rešerše popisující parazitaci sluněček parazitoidem *Dinocampus coccinellae* z čeledi lumčíkovitých (Braconidae) Jen okrajově se bude zaobírat ostatními druhy parazitoidů, biotickými a abiotickými faktory, které jejich parazitaci ovlivňují. Tato literární rešerše je doplněna o výzkum míry parazitace výše uvedeným parazitoidem, který probíhal napříč Českou republikou a Estonskem v letech 2016-2019.

1.1 Slunéčkovití (Coccinellidae)

Slunéčkovití, lidově známí jako berušky, patří do řádu brouků (Coleoptera) a podřádu všežravých (Polyphaga), spadajících do nadčeledi Cucujoidea. V současné době je v čeledi slunéčkovitých popsáno přibližně 6000 popsaných druhů, rozdělených do 360 rodů a 42 tribů (Hodek et al. 2012). Slunéčkovití patří do takzvaného Cerylonid komplexu, který sestává z dalších deseti čeledí, ve kterých

je jistá morfologická (Slipinski et Pakaluk 1992) a genetická podobnost (Hunt et al. 2007; Robertson et al. 2008). Slunéčkovití mohou být od zbytku těchto čeledí rozlišeni pomocí několika morfologických znaků jak u larev, tak u dospělých jedinců (Hodek et at. 2012). Pro dospělé jedince jsou typickými morfologickými znaky 5 párů abdomenálních průduchů, absence tentoriálního můstku, galea a lacinia jsou rozdělené (součást ústního ústrojí), sifonální struktura penisu, atd. U larev se jedná o přítomnos sét, tykadla mají jeden až tři články, nikdy ne více. Kukly mají veškeré své exuvie přidělané k tělu exuviální tekutinou, k podkladu jsou připevněné špičkou abdomenu (Giorgi et al. 2009).

Pro svou polymorfní bohatost všech možných barev a vzorů na krovkách jsou často vyhledáváni nejen amatérskými i profesionálními entomology, ale jsou vyhledávaným cílem i pro mnohé genetické studie už od počátku 20. století, kde cílem těchto studií bývá mimo jiné i populační a evoluční biologie, vztahy s ostatními čeleďmi a ostatními vlastnostmi, jakými jsou například jedinci bez jakéhokoliv barevného vzoru na krovkách (Hodek et al. 2012). Barevnost krovek dělíme v základu na dva typy, nemelanistické a melanistické. Nemelanistická skupina má zpravidla světlý podklad, na kterém jsou tmavé skvrny a naopak melanistická skupina má tmavý podklad a světlé skvrny. Zdrojem světlého zbarvení jsou karotenoidy a tmavého zbarvení melanin (Cromartie 1959). Prezence, velikost a tvar těchto skvrn se liší a je geneticky předem určená. Rozmanitost barev se ale netýká pouze krovek. U jedinců se setkáváme s rozdílným zbarvením štítu nebo hlavy, která se barevně často liší v závislosti na pohlaví jedince (Majerus 1994).

Pro svou barevnou variabilitu, jednoduchý chov v laboratorních podmínkách a snadný sběr jedinců v terénu jsou slunéčka ideálním modelovým zvířetem pro další genetické a biologické studie. I přes obrovské množství studií ale víme o slunéčkách stále velmi málo informací a bude potřeba dalších výzkumů pro pochopení jejich evoluce a s ní souvisejícím barevným polymorfismem, ekologie i biologie a fenologie (Hodek et al. 2012).

1.1.1 Vývoj a rozmnožování

Slunéčka při svém vývoji prochází proměnou dokonalou a jednotlivými fázemi jejich vývoje jsou tedy vajíčko, larva, kukla a dospělec (Honěk et Kocourek 1990). Vajíčka jsou oválného nebo eliptického prodlouženého tvaru, povrch je hladký a barvy se liší od téměř průhledné, přes světle hnědou, světle šedou, žlutavou až po oranžovou či nazelenalou. Vajíčka jsou kladena buď samostatně, anebo ve snůškách, které jsou organizované například do řad nebo jsou kladena zcela náhodně. Několik hodin nebo dnů před vylíhnutím vajíčka zešednou či ztmavnou. Larvy některých druhů sluněček mají na hlavě jakýsi útvar připomínající zuby, pomocí kterých se líhnou z vajíčka, na kterém následně odpočívají a mnohdy zbylý obal pozřou (Hodek et al. 2012). Samice například u *Harmonia axyridis* také záměrně kladou neoplozená vejce, která slouží jako prvotní zdroj energie pro čerstvě vylíhlé larvy, které by s hledáním první potravy mohly mít problém a jedná se pravděpodobně o součást

jejich životní strategie (Perry et Roitberg 2005). S neoplozenými vejci souvisí ještě jeden fenomén, zvaný "early male-killing", způsobený několika druhy bakterií, například *Wolbachia, Spiroplasma, Rickettsia, Flavobacterium,* které zapříčiňují usmrcení samečků v embryonální fázi, což nahrává samicím, které po vylíhnutí tato vajíčka pozřou (Majerus 1994).

Larvy mají zpravidla prodloužený tvar. Na prvním hrudním článku nalézáme dvě až čtyři sklerotizované destičky, séty a některé druhy na sobě nesou jakési voskové filamenty sloužící jako ochrana proti predátorům (Hodek et al. 2012). Závisle na druhu hlava s kusadly směřuje buď dopředu, anebo dolů. Ústní ústrojí je podobné tomu, které mají dospělci, ale čelistní makadla jsou drobnější a bez rozšíření koncového článku (Nedvěd 2015). Před zakuklením projdou larvy několika svleky. Mezidobí svleků dělíme na jednotlivé instary, které jsou zpravidla čtyři, nehledě na velikost druhu či vývojové podmínky. V posledním, čtvrtém instaru se larva přestává krmit a přichycuje se k podkladu a tvoří takzvanou prepupu, která byla mnohdy zvána pátým instarem (Smith et al. 1999), což z vývojového hlediska není správně, neboť jednotlivé instary musí být oddělený ekdyzí neboli svlékáním. Délka trvání larválního vývoje je vysoce odvislá od druhu, okolní teploty, kvality a množství potravy. Od množství potravy je také odvislá finální velikost dospělého jedince. Honěk (1996) tvrdí, že larvy v jednotlivých instarech jsou v procentuálním poměru 24:17:19:40. U *Adalia bipunctata* jsou v těchto procentuálních poměrech větší výkyvy, než například u *Coleomegilla maculata* (Wright et Laing 1978; Obrycki et Tauber 1981), obecně ale platí, že poslední instar trvá nejdelší dobu (Hodek et al. 2012). Ve čtvrtém instaru se v prepupální fázi larva přichytává špičkou abdomenu a chystá se na zakuklení. Tato prepupa je mnohem zranitelnější, než poslední larvální instar, protože je prakticky imobilní (Ware et Majerus 2008). Prepupa je mnohdy považována za další vývojovou fázi, byť by správně měla být stále ještě označena jako čtvrtý instar (Hodek et al. 2012).

Kukla slunéčkovitých je takzvaná pupa *adectita obtecta*, což znamená, že veškeré končetiny či tykadla (exuvie) jsou k tělu připojena exuviální tekutinou. U některých druhů jsou exuvie přetaženy dopředu k abdomenální části larvy, u některých druhů praská na boku, jiné druhy mají kukly nahé a exuvie mají přidělané k poslednímu abdomenálnímu článku (Lu et al. 2002). Velikost kukly závisí na druhu, předchozí potravě a teplotě během larválního vývoje. Nelze během této fáze rozeznat samce a samice, ale samice mívají zpravidla kuklu větší (Ueno 2003). Larvy, zpravidla kuklí na rostlině, na které se vyvíjely. Některé druhy se kuklí zpod listů, jiné například na větvích či na kůře stromů (Hodek et al. 2012). Jediný pohyb, který je prepupa schopná vykonávat je při vyrušení houpat zadečkem zezadu dopředu. Kvůli imobilitě si larvy vyvinuly několik druhů mechanické sebeobrany, například mají trnitou kutikulu, jiné mají různě dlouhé séty, na jejichž koncích mohou být viskózní kapičky obsahující alkaloidy, které mají odpudit například mravence či jiné predátory, představující potencionální nebezpečí (Lu et al. 2002). Některé druhy kukel mívají kryptická zbarvení, aby co nejlépe splynuly se svým okolím a byly tak co nejméně nápadné. Naopak některé druhy větších slunéček, jako

jsou právě *Harmonia axyridis* nebo *Coccinella septempunctata* mají kukly výrazně vybarvené a mají pravděpodobně potencionálního predátora varovat, že jsou jedovaté, jako to známe u jiných druhů zvířat (Hodek et al. 2012). U těchto dvou druhů platí, že čím vyšší teplota a nižší vlhkost, tím je kukla více světle oranžová a v opačném případě je spíše tmavě hnědá (Hodek 1958).

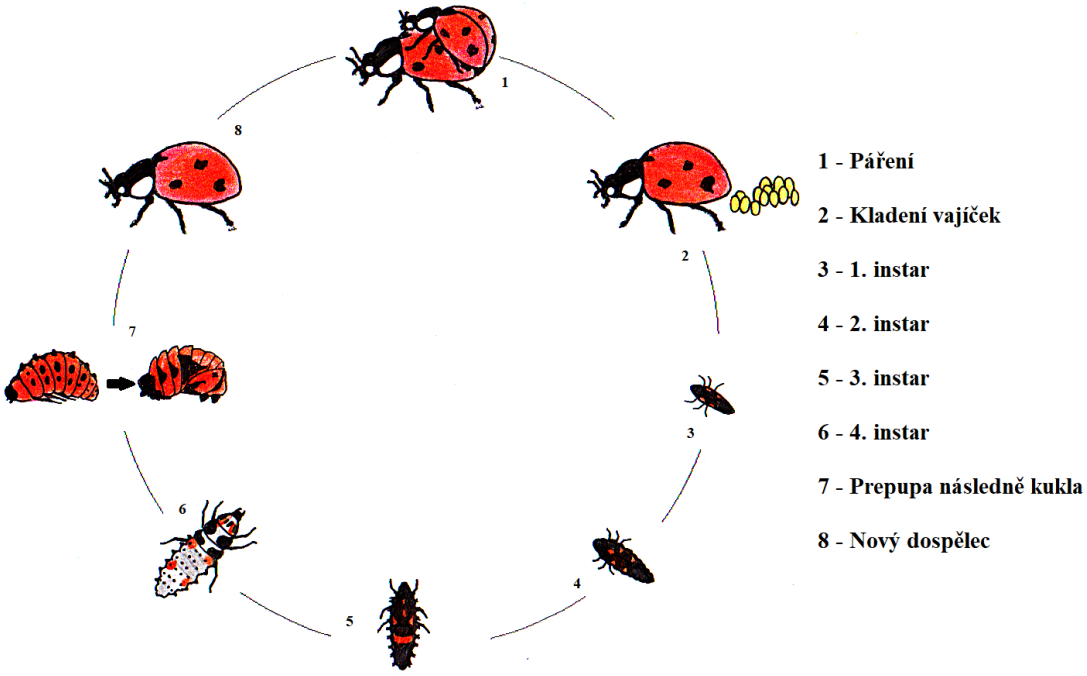
Čerství dospělci jsou bez zbarvení a jsou velmi křehcí. Trvá několik hodin až den, než jim kutikula plně ztvrdne a zabarví se. Pro samce i samice platí, že pohlavní dospělosti dosáhnou až po několika dnech po vylíhnutí, byť se část, jejich rozmnožovacích orgánu, formuje už v larválním stádiu (Hodek 1996). Může se ale stát, že se samice spáří už před dosažením této pohlavní dospělosti, neboť má schopnost reproduktivní diapauzy, kdy si sperma může uchovat na později. Samec se může spářit až po dosažení pohlavní dospělosti (Hodek et al. 2012). Poměr vylíhnutých samců a samic je téměř 50:50 až na případy, kdy snůšky postihlo dříve zmiňované "early male-killing", které zredukovalo samčí část snůšky. U *Harmonia axyridis* bylo pozorováno vyšší procento samečků při vyšší vývojové teplotě, kdy se při 30°C vylíhlo 62-82% samečků (Lombaert et al. 2008). Dospělci jsou schopni poprvé vzlétnout již krátkou dobu po vylíhnutí. Již několikrát byla pozorována apterní (bez křídel) či brachypterní (křídla jsou zredukovaná) slunéčka, která jsou jinak přirozeně plně okřídlená a schopná letu. Tento jev nastává genetickou mutací. Tito jedinci mohou být účinnější biologickou kontrolou, protože čas, který by trávili letem teď, tráví na hostitelské rostlině (Lommen et al. 2008).

Periodu mezi vylíhnutím z kukly a kladením prvních vajec nazýváme preovipozice. U neaktivních samic může trvat několik týdnů až měsíců, díky čemuž jsme schopni změřit délku diapauzy, po kterou jsou samice schopné uchovat samčí sperma. Tato doba může být ovlivněna i okolní teplotou, kdy v chladnějším období trvá kladení vajíček déle, než v počasí teplém (Hodek et al. 2012). Naproti tomu jiné druhy kladou první vejce již po pár dnech od vylíhnutí. To platí například i u *Harmonia axyridis*, která poprvé běžně klade po 6-10 dnech. Některé druhy dokonce kladou první vejce téměř ihned po vylíhnutí, což by napovídalo tomu, že se u nich vajíčka vyvíjí už v pupální fázi, tedy v kukle (Lanzoni et al. 2004).

Slunéčka jsou promiskuitní, mění tedy pářící partnery a jejich páření probíhá často a dlouho a některé druhy jako například *Adalia bipunctata* tráví pářením až pětinu svého života (Haddrill et al. 2007). U *Coccinella septempunctata* páření trvá i více než hodinu. Toto časté páření může mít za následek větší a kvalitnější snůšku a zvýšení líhnivosti vajíček (Rana et Kakker 2000). Na druhou stranu si toto časté páření vybírá i svoji daň. U některých druhů bylo pozorováno, že samice, které se častěji pářily, žily kratší dobu než samice, které se pářily méně často (Omkar et Mishra 2005). Páření začíná tím, že si sameček vyleze na samičí krovky, kde se pomocí nohou pevně drží a následně se na ní vozí a zároveň provádí pohyby podobné rychlému třesu, kdy samici předává spermatofor. Po páření, kdy se samice vstřebá obsah spermatoforu, vyloučí jeho obal ze svého reproduktivního orgánu a

tento obal pro jeho vysokou výživovou hodnotu následně pozře (Obata et Hidaka 1987).

Velikost denní snůšky se během života slunéčka liší. Největší bývá mezi druhým a třetím týdnem po přeměně v dospělce, odkud pak postupně klesá. U *Coccinella septempunctata* bylo prokázáno, že mezi velikostí snůšky a velikostí samice není souvislost (Hodek et al. 2012). Časový úsek mezi první a poslední snůškou nazýváme ovipozitní perioda, která je dobrým identifikátorem jedincova fitnes neboli schopnost daného jedince předat svou genetickou informaci dalším generacím. Tato perioda je pro každý druh specifická, částečně může být ovlivněna kvalitou stravy a obecně platí, že se zkracuje se stoupající teplotou, která je příčinou dřívějšího úmrtí jedince. Doba od poslední snůšky do úmrtí samice nazýváme postovariální perioda, která může být od nuly dnů, kdy samice umírá ve stále ještě reprodukčním období, do několika týdnů (Hodek et al. 2012).



Obrázek č. 1 - Životní cyklus slunéček, který začíná pářením. Z nakladených vajíček se následně vylíhne larva prvního instaru, postupně se vyvíjí a roste a ve čtvrtém instaru tvoří prepupu, následně kuklu a líhne se nový jedinec.

1.1.2 Délka života

Počet generací za rok (voltinismus) a životnost sluněček je vázána na klimatické podmínky daného regionu výskytu, přesto jsou ale druhy sluněček, které přes teplejší klima mají pouze jednu novou generaci ročně. Některé druhy sluněček přezimují a další rok se opět množí a jen výjimečně bylo pozorováno dvojí přezimování (Hodek et al. 2012).

Život sluněček je stejně jako u spousty jiných bezobratlých ovlivněný fotoperiodou, teplotou a vlhkostí. Klíčovým faktorem ovlivňující životnost sluněček je právě teplota. Pokud je teplota příliš nízká, sluněčko přestává být aktivní a po nějaké době umírá, pokud je naopak příliš vysoká, sluněčko umírá na přehřátí. Huang et al. (2008) například uvedli, že v rámci jejich pokusu jedinci *Axinoscymnus cardilobus* chovaní při teplotě 32 °C žili pouhých 34 dní, naproti tomu při teplotě 17 °C žili 163 dní. V obdobném pokusu zaměřeným na vlhkost vzduchu u samic *Chilocorus nigritus* bylo prokázáno, že samice vystavené 40% vlhkosti žily 162 dní a samice, které byly chovány v 80% vlhkosti žily 220 dní a jejich délka života se tedy vyšší vlhkostí prodloužila (Hodek et al. 2012)

S kvalitnější stravou se u některých druhů délka života prodlužuje. Například samice *Harmonia axyridis* žily v průměru déle, když byly krmeny mšicemi *Aphis glycines*, které se živily třemi náchylnějšími odrůdami sóji, než když byly krmeny tím samým druhem mšic odchovaných na třech rezistentních druzích sóji. Naproti tomu u *Coccinella septempunctata* nebyl prokázán rozdíl v délce života, když se krmily mšicemi *Aphis fabae*, které byly ocdhovány buď na citlivějším kultivaru bobu obecného (*Vicia faba*) nebo na rezistentnějším druhu (Lundgren et al. 2009).

I četnost páření mnohdy ovlivňuje délku života sluněček. U *Harmonia axyridis* bylo prokázáno, že samice, které prošly zimováním spolu se samci, se kterými se pravidelně pářily, žily kratší dobu, než samice, které se sice před zimováním spářily, ale dále se nacházely bez samců a žily také mnohem kratší dobu, než samice, které se ještě nepářily (Hodek et al. 2012).

Důležitou částí života sluněček je zimní hibernace. Dříve se tato přezimující slunéčka sbírala a používala pro biologickou kontrolu, nyní se už ale od této metody téměř upustilo, protože slunéčka relativně rychle z místa vypuštění zmizela. Přezimování sluněček, jakožto adaptace na mrznoucí teploty, bylo velmi hojně studováno, kdežto estivaci (letní období klidu) nebylo až donedávna přisuzováno mnoho důležitosti (Hodek et al. 2012). Přestože je hibernace ovlivněna nižšími teplotami a kratší fotoperiodou, dochází k ní i spontánně bez změny podmínek, zatímco letní estivace je terminována delší fotoperiodou a zvyšující se teplotou (Masaki 1980). Ovšem nejen měnící se světlo a teplo jsou inhibitory dormance (přechodné pozastavení fyziologických procesů), ale mohou ji spouštět i různé disturbance, či zranění jedince (Hodek et al. 2012). Hibernace s sebou přináší i jisté behaviorální změny, jakými jsou migrace a tvorba zimovacích agregací, které tvoří i *Harmonia axyridis*, kterou v těchto agregacích můžeme na podzim vidět například na budovách (Koch et Galvan 2008). Některé druhy v těchto agregacích drží i více

než půl roku. Příprava na zimní hibernaci se liší od druhu. Většina slunéček, včetně *Coccinella semptempunctata* si tvoří zásoby živin ještě před migrací, zatímco některé druhy pokračují v krmení i po hlavní části migrace. Není ještě zcela jasné, zda na konkrétní zimoviště míří slunéčka cíleně, či se jedná o náhodný let ovlivněný například větrem a jinými přírodními vlivy (Hodek et al. 1977). *Coccinella septempunctata* na rozdíl od *Harmonia axyridis* nikdy nezimuje pod kůrou nebo v budovách, ale pouze na zemi, například pod kameny, v puklinách půdy. Její agregace jsou spíše malé, pouze o několika málo desítkách jedinců. Po příletu na zimoviště se zdržují u rostlin v blízkosti vybraného zimoviště, kam se s chladnějšími dny postupně více a více stahují (Hodek 1960). Hibernace *Harmonia* axyridis byla několikrát studována. Primárně z důvodu obrovských agregací o několika tisících jedincích, kteří si jako svá zimoviště často vybírají obydlené budovy (Koch et Galvan 2008), kde jejich nájemníky svým počtem obtěžují a často spouštějí i alergické reakce. Proti těmto agregacím zkoušeli lidé různé typy repelentů, většinou na bázi mentolu a kafru, které se zdály býti účinné, ale relativně rychle jejich efekt vyprchal (Riddick et al. 2000).

1.1.3 Rozšíření a typy biotopu

Areál jejich rozšíření je poměrně veliký, jsou proto považování za eurytopní čeleď brouků, obývající bohatou škálu stanovišť. Můžeme je nalézt od Aljašky po Argentinu a od Skandinávie po jižní Afriku, Dálný východ, Asii a Austrálii. Jejich početnost a schopnost šíření je ovlivněna hned několika faktory, které přirozeně regulují jejich populace. Jako velice významný faktor jejich výskytu patří přítomnost přirozených nepřátel, jakými jsou predátoři, parazitoidi, roztoči a nejrůznější patogeny, mezi které řadíme bakterie, viry, prvoky a některé druhy hub (Riddick et al. 2009).

V určitém geografickém území mohou jejich počty v čase klesat či stoupat vlivem extinkce a imigrace. Doposud nebyla popsána žádná globální extinkce, narozdíl od ostrovních biotopů, kde může docházet k lokálnímu vymírání určitého druhu (Majerus 1994). Nově introdukované druhy slunéček pravděpodobně nejsou náhodným jevem, ale souvisí to s lidskou aktivitou a od toho odvozeným zemědělstvím. Od konce 19. století bylo do Severní Ameriky ať už úmyslně či neúmyslně introdukováno téměř 180 nepůvodních druhů slunéček, z nichž se téměř šestina usadila (Harmon et al. 2007). Tyto nepůvodní druhy postupně vytlačují druhy původní a například *Harmonia axyridis* a *Coccinella septempunctata* tam už tvoří 60-80 % adultních slunéček (Hodek et al. 2012).

Slunéčka jsou postupně ovlivňována i globálními změnami. Simulace užívající data z Velké Británie ukázala, že vlivem globálního oteplování v období roku, kdy je populace slunéček největší se sníží přítomnost mšic až o 40-60 %, což by mohlo mít za následek změnu v kompozici slunéčkovitých v daném období (Skirvin et al. 1997). S návazností na klima byla provedena studie, zda změna klimatu ovlivnila či neovlivnila rozšíření *Harmonia axyridis* ve světě a výsledkem

bylo, že klima není pro rozšíření *Harmonia axyridis* limitujícím faktorem rozšíření (Poutsma et al. 2008).

Klíčovým faktorem rozšíření slunéček je potrava. Entomofágní slunéčka jsou hnána pudem nalézt dostatečné množství potravy pro sebe i své budoucí potomky a jsou pro to schopná uletět velikou vzdálenost. Jakmile takové místo najdou, sníží svou aktivitu, začnou se pářit a klást vajíčka (Hodek et al. 2012). Doposud není prokázáno, zda je pro výskyt slunéček podstatnější hojnost kořisti nebo její druh, ale u *Coccinella septempunctata* bylo prokázáno, že vejce klade až v případě, kdy hustota mšic dosáhne jednoho jedince na 300 cm2 listové plochy napříč různými druhy plodin. Pokud takové místo nemůže najít, zadržuje snůšku do doby, kdy najde vhodné místo a je tím pádem připravená ihned začít klást (Honěk 1980).

Klíčem k výskytu kořisti je vhodná hostitelská rostlina, která umí buď sama, anebo po interakci se škůdcem vylučovat jisté chemické atraktanty, které jsou slunéčka schopná cítit a jsou tak rychle navedena ke kořisti (Pettersson et al. 2008). Významným atraktantem (mimo jiné) slunéček je medovice, mšicemi produkovaná nasládlá substance (Carter et Dixon 1984). V několika terénních experimentech bylo za pomocí postřiku uměle vytvořené medovice přilákáno veliké množství různých druhů slunéček (Evans et Richards 1997). Tyto atraktanty ale necítí pouze dospělci, ale přitahují i larvy, kterým tyto pachy mají napodobovat jakýsi kompas, který je nejrychlejší cestou zavede k potravě (Hodek et al. 2012). Různé druhy slunéček mají jiné preference hostitelských rostlin. Důležitým aspektem se zdá být vzrůst a rozložení rostliny. Některé druhy slunéček nalezneme pouze v bylinném porostu, zatímco jiné preferují stromy či keře, byť může na všech těchto rostlinách být ten samý zdroj potravy (Iperti 1966). Tato rostlinná preference může souviset i s možným výskytem pylu a nektaru, který by mohl přilákat i potencionální predátory. Tato preference se v čase může měnit závisle na přítomnosti kořisti. Byť se slunéčka jednoho druhu vyskytovat ve všech rostlinných patrech, ukazatelem preferované rostliny je přítomnost larev (Hodek et al. 2012).

Rostlin mohou larvám i dospělcům poskytnout i doplňky stravy. Hodují na pylu, nektaru i na poškozených plodech. Například pyl je důležitým doplňkem pro některé druhy larev, například *Coleomegilla maculata.* Spellman et al. (2006) v terénním experimentu prokázal snížení predace *Harmonia axyridi*s na mšicích *Aphis spiraecola* vyskytujících se na výhoncích jabloně, když v blízkosti kvetly broskvoně, produkující nektar. Poškozené, či kvasící plody jsou pro slunéčka výborným zdrojem cukrů a vody. Koch et al. (2004) uvedli, že *Harmonia axyridis* preferuje poškozené dýně, jablka či maliny a hrozny, před těmi v perfektním stavu.

Mikroklima, úzce související i s hustotou a druhovým složením rostlin, je dalším zajímavým faktorem ovlivňující přítomnost slunéček. Během dne se v mikroklimatu mění teplota i vlhkost a závisle na druhu se pak slunéčka podle toho přeskupují (Honěk 1979). Například *Coccinella septempunctata* se během ranních hodin ráda sluní, ať už na rostlině, či na holé půdě a postupem dne se začíná vyskytovat nehledě na výšku rostlin v horním patře, kde má pravděpodobně lepší

možnost termoregulace. I pro kladení vajíček si vybírá slunci exponovaná místa, často nepřírodního charakteru, jako jsou železné objekty nebo dřevěné stavby, které mají během slunných letních dní mnohem vyšší teplotu (Honěk 1985).

Charakter okolní krajiny a druhové složení rostlin má vliv na množství přítomných sluněček. Fragmentovaná krajina je pro slunéčka atraktivnější z důvodu větší nabídky hostitelských rostlin pro kořist (Andow et Risch 1985). U zemědělských ploch se slunéčka často nachází v polním ekotonu mezi pěstovanou plodinou a okolním porostem (Ries et al. 2004). Druhové složení sluněček v krajině je dáno množstvím dostupné potravy a druhovým složením rostlin. V každém biotopu se nachází dva až čtyři dominantní druhy, které společně tvoří až 90 % přítomných jedinců (Hodek et al. 2012).

Slunéčka jsou dobře známá jako biologická kontrola díky požírání celých kolonií mšic, jejich stravování ale není takto stereotypní, naopak je velice komplexní (Obrycki et al. 2009), byť veliká část z nich jsou vskutku velice schopnými predátory jak v larválním stádiu, tak i jako dospělci (Hodek et Honěk 2009). Tato skupina se původně vyvinula z coccidofágních předků a část v tom nadále pokračuje. Další druhy se živí molicemi (Aleyrodoidea) (Hodek et Honěk 2009), houbami (fungi) (Sutherland and Parrella 2009), roztoči (Acari) (Biddinger et al. 2009) nebo třeba pylem (Hodek et al. 2012). Entomofágní slunéčka pro obživu ne vždy loví. I mezi nimi nalezneme druhy, které si občas přilepší požíráním částí rostlin, hub i pylu. *Harmonia axyridis* i *Coccinella septempunctata* jsou potravními generalisty, nejsou tedy vyhraněni vůči úzkému kruhu potravy, mohou se živit bohatou škálou mšic po celém světě (Okamoto 1961; Hodek 1996). Naproti tomu specialisté jsou závislí na malém množství druhů potravy, v nejkrajnějším případě i pouze na jediném druhu. Mezi entomofágními slunéčky není ani kanibalismus výjimečnou událostí. Dělíme ho na sourozenecký a nesourozenecký (Fox 1975). V sourozeneckém, jak bylo popsáno výše, jde o požírání nevylíhlých vajíček v rámci jedné snůšky (Michaud et Grant 2004). V rámci sourozeneckého kanibalismu čerstvé larvy rychle dostávají první výživné látky, které urychlují jejich vývoj a zvyšují šance na přežití (Roy et al. 2007). K nesourozeneckému kanibalismu dochází nejčastěji u coccidofágních sluněček, které s chutí požírají vajíčka, kukly i čerstvě vylíhlé dospělce, kterým ještě zcela neztvrdla kutikula (Wright et Laing 1982). I fytofágní slunéčka mají svoje preference. Například slunéčka podřádu Epilechnae se živí primárně na lilkovitých a tykvovitých rostlinách. Mezi tyto slunéčka patří i *Epilachna varivestis*, světově rozšířený druh škůdce, na jehož likvidaci se v rámci biologické kontroly používá právě *Harmonia axyridis* (Hodek et al. 2012).

1.1.4 Přirození nepřátelé a obrana proti nim

Potravní řetězec je velice komplexní síť mezi organismy, ovlivňující ekologii a biodiverzitu organismů, jejich fungování a úlohu v ekosystému. Potravní řetězec od nejvyšších predátorů skokovitě klesá až k nejmenším organismům, které nemají o nic menší roli v ekosystému, než největší savci, kteří na naší planetě žijí (Alessina

et Pascual 2007). Pro zjednodušení těchto nadmíru složitých cyklů dělíme živočichy na masožravé, býložravé, mrchožrouty a parazity, které dále v rámci uspořádání můžeme dělit na několik dalších skupin (May 1974). Označením přirozený nepřítel je myšlen organismus čerpající živiny z jiného organismu, kam můžeme řadit patogeny, parazity i parazitoidy a predátory (DeBach et Rosen 1991).

Slunéčka mají i přes svoji toxicitu a malou chutnost přirozené nepřátele ve všech taxonomických třídách obratlovců (Ceryngier 2018; Cicek et Mermer 2007; Gomiero et al. 2008), ale beze sporu nejčastějším predátorem jsou ptáci. Mizer (1970) udělal analýzu potravních zbytků 234 druhů ptáků, z nichž téměř 20 % obsahovalo zbytky slunéčkovitých. Téměř polovinu tvořily *Coccinella septempunctata* a *Hippodamia variegata*.

Z bezobratlých můžeme mluvit o častém hlášení predace od sítě stavících pavouků (Sloggett 2010) a hmyzu z řádů blanokřídlých (Hymenoptera), dvoukřídlých (Diptera), síťokřídlých (Neuroptera), vážek (Odonata), brouků (Coleoptera) a polokřídlých (Hemiptera) (Conrad 2005). U pavouků nicméně bylo prokázáno, že i přesto, že se slunéčko do sítě chytí, pavouk ho zřídka kdy pozře (Nentwig 1983) a u aktivně lovících pavouků též můžeme mluvit o nízké predaci (Nentwig 1986). Fytofágní slunéčka jsou častým cílem brouků z čeledí slunéčkovitých (Coccinelidae), střevlíkovitých (Carabidae), páteřičkovitých (Cantharidae) a mravenců (Formicidae), kteří na ně útočí hlavně v rámci ochrany mšic, od kterých získávají medovici, jako obnovitelnou součást jejich potravy (Majerus et al. 2007) a příležitostně loví i entomofágní slunéčka (Howard et Landis 1936).

Největší hrozbou z řad bezobratlých jsou pro slunéčka bezesporu parazitoidi, jejichž larvy se vyvíjí v nebo na těle slunéčka. Napadají všechna vývojová stádia slunéček a jejich parazitace zpravidla končí úmrtím slunéčka (Hodek et al. 2012). Téměř 10% nám známých druhů hmyzu tvoří parazitoidi. Největší množství jich nalezneme v řádech blanokřídlých (Hymenoptera) a dvoukřídlých (Diptera). (Eggleton et Belshaw 1992).

Slunéčka si kromě útěku proti predátorům vyvinula celou škálu adaptací. Nejviditelnější obranou proti predaci je jejich aposematické zbarvení (Moore et al. 1990), které ve světě zvířat predátory varuje před toxicitou, malou nutriční hodnotou či přímo nevábnou chutí kořisti (Blount et al. 2009). Slunéčka se tímto chrání před predátory, jakými jsou například různé druhy ptáků, kteří svou kořist volí hlavně vizuálně. Přirozenou ochranou proti predátorům slouží dospělcům pevný exoskeleton a kuklám poměrně pevná kutikula, mnohdy obohacena o exuvie. Larvám a kuklám některých druhů v obraně napomáhají i séty, ostny nebo voskové filamenty (Hodek et al. 2012).

Snad každý, kdo někdy držel slunéčko v ruce, byl svědkem velice účinného obranného mechanismu slunéček, kterému říkáme reflexní krvácení. Při podráždění či vyrušení slunéčka vylučují žlutavou hemolymfu, kterou nazýváme reflexní krev

(Holloway et al. 1991). Hemocyty, buňky obsažené v této hemolymfě zprostředkovávají imunitní ochranu například před patogeny či parazity. Řeřicha et al. (2018) zkoumali koncentraci těchto hemocytů u *Harmonia axyridis* a prokázali, že se jejich obsah během vývoje mění. Nejmenší hodnoty byly naměřeny v larválních stádiích, s postupujícím vývojem se jejich koncentrace zvyšovala, stejně jako koncentrace proteinů, které napomáhají těmto obranným imunitním reakcím, které jsou stejně jako hemocyty obsažené v hemolymfě. Ta obsahuje alkaloidy, které mohou mít nahořklou chuť a nevábný zápach. V hemolymfě slunéček bylo popsáno více jak 50 druhů alkaloidů (Laurent et al. 2005). Tuto hemolymfu vylučují jak dospělci, tak i larvy některých druhů. U některých druhů slunéček byly prokázány škodlivé dopady na predátory po pozření některých těchto alkaloidů. Marples et al. (1989) uvedli, že v rámci jejich experimentu se sýkorou modřinkou (*Cyanistes caeruleus*) zemřelo několik ptáčat po podání většího množství jedinců *Coccinella septempunctata*. U dospělců modřinek pak byly pozorovány patologické změny jater, které byly pravděpodobně způsobeny alkaloidem zvaným *coccinelline*, hlavním alkaloidem *Coccinella septempunctata.* U slunéček rodu *Adalia* je hlavním alkaloidem *adaline* a u slunéček rodu *Harmonia* se jedná o alkaloid *harmonine.* U *Harmonia axyridis* byla prokázána pozitivní korelace mezi poměrem světlých a tmavých částí krovek a obsahem *harmoninu* a můžeme tedy mluvit o skutečně aposematickém zbarvení (Hodek et al. 2012).

Slunéčka mají své nepřátele i napříč různými parazity. Mezi nejčastější parazity patří roztoči, ale ne každý roztoč, nalezený na slunéčku nutně znamená, že je jeho parazitem (Hodek et al. 2012). Některé druhy roztočů slunéčka využívají pouze jako dopravní prostředek, který jim zajistí transport k dalším hostitelům, jako například juvenilní stádia roztočů z čeledí Winterschmidtiidae, Acaridae nebo Hemisarcoptidae (Gerson et al. 1990). Mezi nejznámější roztoče slunéčkovitých patří rod *Coccipolipus,* konktrétně pak například *Coccipolipus hippodamiae*, kterého můžeme nalézt od Severní Ameriky, přes Rusko, Evropu i severní Afriku. Tento roztoč se nachází pod krovkami slunéček, kde vysává hemolymfu a je přenašečem pohlavních chorob (Hurst et al. 1995).

Přirozený nepřítel nemusí být nutně živočich. Slunéčka trápí i nejrůznější druhy patogenů. Takovým dobře zdokumentovaným patogenem je například *Hesperomyces virescens* (Ascomycota: Laboulbeniales), ektoparazitická houba, která napadá jak hmyzí, tak i nehmyzí hostitele (Weir et Beakes 1996). Většina hub z tohoto řádu nepenetruje hostitelovu kutikulu, u *Hesperomyces virescens* tomu tak není, pomocí rhizoidních pletiv kutikulou úspěšně prochází. U samic se nachází nejčastěji na konci krovek, u samců na spodním konci abdomenu, což značí přenos během páření (Weir et Beakes 1996). Tato houba své hostitele nemusí nutně zabít, ale velmi často dochází k negativním dopadům na jedincovo fitnes. Při vysokém stupni napadení může docházet k omezení schopnosti letu, zkrácení délky života i páření (Nalepa et Weir 2007). Knapp et al. (2022) zkoumali vliv této houby na úspěšnost přezimování slunéček *Harmonia axyridis* a prokázali, že tato houba

skutečně ovlivňuje míru přeživších jedinců. Z infikovaných jedinců přežilo zimování 60 %, naproti tomu neinfikovaní jedinci měli úspěšnost přezimování 79,8 %.

1.1.5 Slunéčko sedmitečné (Coccinella septempunctata)

Slunéčko sedmitečné (Coccinella septempunctata)(Linnaeus 1758) je druhem původním z Evropy a Asie a postupně bylo introdukováno na Střední východ a do Severní Ameriky, kde se od poloviny 20. století stalo nástrojem biologické kontroly. Jedná se o polyfágní druh, požírající primárně mšice a jiné malé bezobratlé. Pokud je potravy málo, může se dočasně živit pylem. Larvy se také živí mšicemi, ale nepohrdnou ani ostatními larvami či nevylíhnutými vajíčky, která jsou nutričně velmi výživná (Honěk et Martínková 2005).

Coccinella septempunctata je slunéčko středního vzrůstu, dorůstá 9-11 mm, krovky má zbarvené do červena či oranžova a nacházíme na nich černé tečky, kterých může být až 9 nebo i žádná (Gordon 1985). Nemá žádný typický habitat. Nalézt ho můžeme jak na stromech a keřích, tak i v bylinném patře, v poli, parcích i sadech. Jeho přítomnost a početnost je odvislá od dostatečného množství potravy (Honěk et Martínková 2005). Před zimováním vytváří malé agregace, které společně přezimují v puklinách v zemi, v důlku, poblíž rostlin či pod kameny (Hodek et al. 2012). V závislosti na úspěšném zimování žije slunéčko jeden či dva roky.

V České republice je *Coccinella septempunctata* dominantním druhem. Od začátku 90. se ale její populace začala pomalu zmenšovat. Příčinou toho mohl být pokles množství mšic, kterými se toto slunéčko živí. Pokles mšic může souviset s omezením pěstování pšenice po roce 1989, na které se hojně vyskytovaly (Honěk et Martínková 2005).

1.1.6 Slunéčko východní (*Harmonia axyridis*)

Slunéčko východní **(***Harmonia axyridis)* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) je polymorfní druh slunéčka původem z Asie o velikosti 5-8 mm. Jeho variabilita barevných mutací byla předmětem mnoha komplexních genetických studií (Komai et al. 1950). Bylo popsáno více než 100 různých elytrálních vzorů různých barev (Tan 1946) a několik různých tvarů a velikostí těla (Soares et al. 2001). Barevně tato slunéčka dělíme na dvě skupiny. První skupinou jsou takzvaná *succinea,* která na našem území tvoří přibližně 85 % jedinců. Charakteristické je pro ně červené až hnědavé podloží krovek s až devatenácti černými oválnými znaky. Druhým typem zbarvení je takzvané melanistické neboli černavé. Obsahuje ho mnoho podskupin, například *spectabilis* se 4 červenými skvrnami nebo *conspicua* se dvěma červenými skvrnami (Komai 1956). Tyto barevné variace jsou primárně vázány na výskyt a sezónní faktory (Hodek et al. 2012).

Jeho potravní nenáročnost z něj činí velmi přizpůsobivý druh (Roy et Brown 2015). Neživí se pouze lovem mšic, jak jsme u slunéček zvyklí (Roy et al. 2016),

ale s chutí požírá i jiné fytofágní druhy hmyzu (Qureshi et Stansly 2009) a mimo jiné je i úspěšným predátorem jiných druhů z čeledi slunéčkovitých (Ingels et al. 2013), čímž se stává ještě větší hrozbou pro naše druhy slunéček.

Počet generací slunéčka *Coccinella septempunctata* za rok málokdy přesáhne jednu, zatímco *Harmonia axyridis* vyvádí ročně dvě až tři nové generace, v závislosti na abiotických faktorech, které se v rámci různých geografických poloh a klimatu mění (Roy et al. 2016). Její invaze nezřídka doprovází pokles biodiverzity původních druhů slunéček, na které vytváří konkurenční tlak a neméně efektivně likviduje i rostliny ve vinicích, sadech a plantážích různých druhů plodin (Koch et al., 2004).

Harmonia axyridis před zimováním vytváří ohromné agregace, které se na zimu často stěhují do obytných budov, kde mohou poškodit nábytek i koberce a mohou spouštět i velice nepříjemné alergické reakce (Koch et Galvan, 2008).

1.1.7 Rozšíření slunéčka východního ve světě

Harmonia axyridis má za sebou dlouhou historii jako hojně využívaná forma biologické ochrany proti mšicím, jakožto škůdcům polních plodin (Brown et al. 2008). Díky jeho velikosti (podobné našemu slunéčku sedmitečnému) a potravnímu generalismu se z něj stal nástroj biologické kontroly v Americe už na začátku dvacátých let (Gordon 1985). Pomocí genetické analýzy bylo zjištěno, že v původním areálu rozšíření se nachází dva poddruhy, které se po dovozu do Louisiany USA v roce 1988 postupně zkřížily, a tak vznikla nová invazivní populace. Bohužel díky své schopnosti se adaptovat novým podmínkám a slabé kontrole jeho populací přirozenými nepřáteli jeho počet raketově stoupl a jeho rozšíření se dalo považovat v relativně krátkém čase za globální (Brown et al. 2011; Ceryngier 2018). V návaznosti na tyto události začalo mnoho výzkumů v lokálním i globálním měřítku, zaměřené na biologii a ekologii tohoto slunéčka (Koch et Galvan 2008). Některé z těchto studií prokázaly, že *Harmonia axyridis* má lepší imunitu vůči pategoenům, než například naše slunéčko Coccinella septempunctata, což mohlo jeho rychlou úspěšnou expanzi velmi ovlivnit (Firlej 2012).

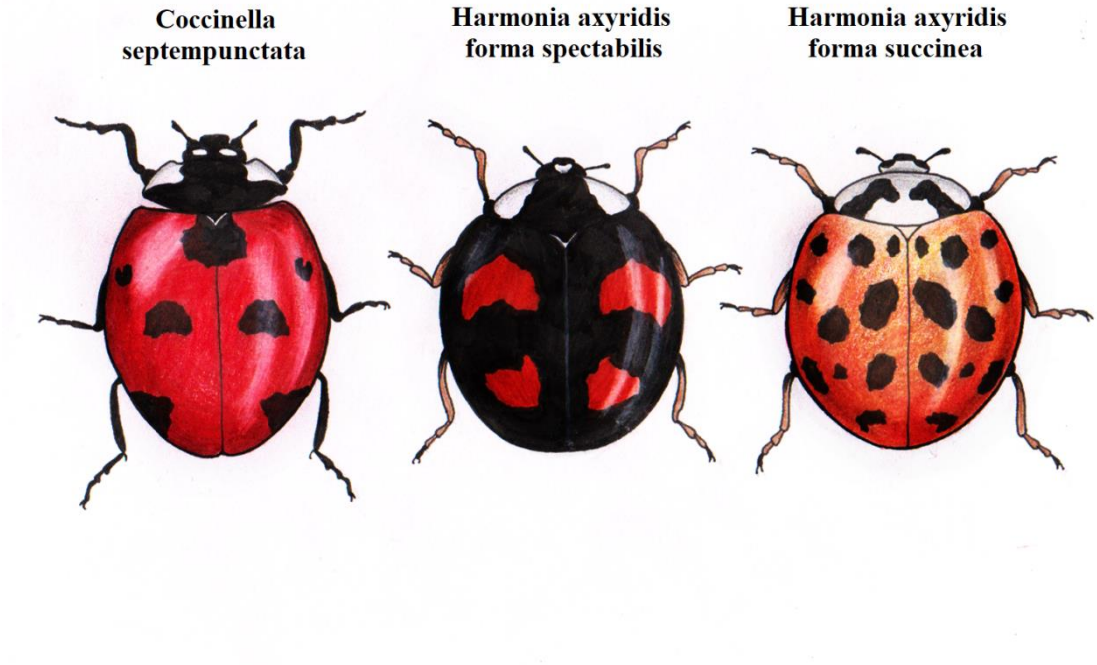
Původním areálem rozšíření slunéčka východního se považuje Čína, Japonsko, Korea, Mongolsko a východní Rusko, ale jeho celkový původní výskyt nikdy nebyl kompletně zdokumentován (Poutsma et al. 2008). Do Ameriky bylo slunéčko introdukováno v roce 1916, kde jej vypustili v Kalifornii a na Hawaii, jako nástroj biologické ochrany. Dále bylo mezi lety 1964-1982 introdukováno do dalších 14 amerických států. Roku 1994 bylo jeho rozšíření potvrzeno od východního po západní pobřeží napříč 24 státy (Koch et al. 2006). Jako biologická kontrola bylo uvedeno i do několika mexických a jihoamerických států, odkud se postupně rozšířilo po celém kontinentu (Koch et al 2006; Grez et al. 2010).

V Africe bylo slunéčko východní poprvé introdukováno nejdříve v Tunisu a Egyptě (Ferran et al. 2000), taktéž využíváno jako biologická kontrola. Zbytek severní Afriky není doposud podrobně popsán. V jižní části bylo slunéčko

pozorováno v roce 2001 v Kapském městě (Stals 2010). Nedvěd et al. (2015) v tisku uvedli, že na východním pobřeží Keni bylo slunéčko východní pozorováno v roce 2010. Je tedy možné, že je rozšířeno po celém kontinentu, jen nebylo oficiálně zaznamenán jeho výskyt. V Austrálii je situace poněkud pozitivnější. Slunéčka východní tu sice zaznamenána byla, ale jednalo se pouze o několik desítek mrtvých jedinců. Do západní Evropy byla slunéčka přivezena do Francie v roce 1988 a poté se od roku 1995 se začalo komerčně prodávat jako pomocník v boji proti mšicím. Okolo roku 2010 bylo slunéčko východní známo téměř celé Evropě (Coutanceau 2006).

1.1.8 Rozšíření slunéčka východního v ČR

Slunéčko východní *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) je v České republice nepůvodní invazivní druh, který u nás byl poprvé pozorován v roce 2006 (Sprynar 2008). Během následujících tří let byl tento druh schopný se rozmnožit natolik, že se stal dominantním druhem slunéčka, vyskytující se nejčastěji na stromech, ale i v bylinném patře či na zemědělských plodinách (Roy et al. 2016).



Obrázek č. 2 - Porovnání jedinců našeho slunéčka sedmitečného (*Coccinella septempunctata*), melanistické formy "spectabilis" slunéčka východního (*Harmonia axyridis*) a nemelanistické nejběžnější formy "succinea" slunéčka východního (*Harmonia axyridis*). Z obrázku je patrný rozdíl mezi oběma druhy, jak ve tvaru těla, tak i v počtu skvrn a barvě, která je u *Harmonia axyridis* více naoranžovělá.

1.2 Parazitismus

Parazitismus je jednou z nejrozšířenějších životních strategií a hraje v evoluci obrovskou roli (Volf et Horák 2007). Jedná se o způsob soužití, kdy parazit žije uvnitř či vně svého hostitele a živí se jeho tkáněmi. Přestože je parazitismus jednou z nečastějších životních strategií, až donedávna mu nebylo přisuzováno mnoho důležitosti a až relativně nedávno bylo potvrzeno, že parazitismus hraje obrovskou roli v potravním řetězci a dost možná ovlivňuje i jeho stabilitu a tok energií (Lafferty et al. 2008).

1.2.1 Paraziti a parazitoidi

Parazit a parazitoid se v mnohém liší. Podstatným rozdílem je vývoj. Parazit se vyvíjí na nebo v hostitelově těle, na němž se živí, kdežto u parazitoidů se takto paraziticky živí pouze larvy, které se v nebo na hostitelově těle vyvíjejí. Není výjimkou, že parazit napadá více hostitelů, naproti tomu parazitoid napadá pouze jediného hostitele. Významným rozdílem je skutečnost, že parazit svého hostitele neusmrcuje, kdežto po ukončení vývoje parazitoida hostitel zpravidla umírá nebo je ve svém dalším životě vysoce omezen, například se stává sterilním (Poulin et al. 2015). Parazit narozdíl od parazitoida také bývá zpravidla mnohonásobně menší, než jeho hostitel a vůči svému hostiteli se reprodukuje mnohonásobně rychleji, než parazitoid vůči svému hostiteli.

Okolo 10 % dosud popsaných druhů hmyzu jsou parazitoidi. Nejvíce parazitoidů je v řádu blanokřídlých (Hymenoptera) a dvoukřídlých (Diptera), kteří tvoří až 75 % popsaných parazitoidů a další můžeme nalézt mezi brouky (Coleoptera), motýly (Lepidoptera), chrostíky (Trichoptera), síťokřídlými (Neuroptera) a řásnokřídlými (Strepsiptera) (Eggleton et Belshaw 1992).

Blanokřídlí jsou jednou z nejbohatějších skupin hmyzu, jen v České republice čítající téměř 7000 druhů. Typické jsou pro ně dva páry blanitých křídel. Dělíme je dále na dva podřády, štíhlopasé a širopasé. Řád Hymenoptera celkově obsahuje přibližně 150 000 druhů, ze kterých do parazitoidů řadíme téměř třetinu. Mezi ty nejznámější hymenopterní parazitoidy patří hrabalkovití (Pompilidae), kteří se specializují primárně na různé druhy pavouků, kutilkovití (Sphecidae), bez zjevné specializace, kodulkovití (Mutillidae), kteří parazitují nejčastěji na larvách a kuklách jiných soliterních druhů blanokřídlých, lumkovití (Ichneumonidae), kteří s oblibou parazitují na larvách dřevokazného hmyzu a lumčíkovití (Braconidae), kteří své hostitele hledají mezi motýly, brouky či různými druhy dvoukřídlého hmyzu (Zahradník 1987; Sharkey et al. 2011).

Řád Diptera obsahuje přibližně 16 000 druhů, z nichž přibližně 20% jsou parazitoidi. Z dipterních parazitoidů jsou nejznámější hrbilkovití (Phoridae), napadající primárně čmeláky, včely a vosy, kuklicovití (Tachinidae), kteří napadají housenky různých druhů motýlů, dlouhososkovití (Bombyllidae), parazitující

na broucích či soliterních vosách a hlavěnkovití (Pipunculidae), kteří parazitují téměř výhradně pouze na křísích (Auchenorrhyncha) (Feener et Brown 1997).

Parazitoidi, stejně jako slunéčka, prochází proměnou dokonalou, tedy od vajíčka, přes několik stádií larev, kuklu a poté dospělce, který bývá plně okřídlený a živí se například nekarem nebo pylem (Heimpel 2019). Samice parazitoidů kladou pomocí ovipozitorů vajíčka do hostitelů buď jednotlivě, či naopak u sociálních druhů větší množství vajíček najednou, což nazýváme superparasitismem. Jeho výsledkem může být několik přeživších jedinců, kteří v jednom hostiteli dokončí svůj vývoj, anebo mezi larvami nastává boj a zůstává pouze jediná larva, která zde svůj vývoj dokončí (Fisher 1961).

Parazitoidi představují obrovský potenciál pro budoucnost zemědělství. Jejich schopnost této ekosystémové služby efektivně redukovat populace škůdců na zemědělských plodinách by mohla nahradit nebo alespoň velmi snížit využívání pesticidních látek na zemědělských plochách, které mohou například škodit cenným opylovačům. Jednalo by se o velmi udržitelnou a ekologickou metodu ochrany zemědělských plodin, spočívající v umělém vypouštění těchto parazitoidů (Scheiner et Martin 2020). V současné době je už tato metoda využívána například v Severní Americe, kde je hojně využíván například parazitoid *Pediobius foveolatus* (Crawford, 1912). Parazitoidi, stejně jako jiná ochrana zemědělských plodin musí být uvedení v seznamu registrovaných přípravků (Gaigher et al. 2015).

Přítomnost parazitoida může vést k přímé (za pomocí určitých symbiotických virů) či nepřímé (v reakci na parazitoida) změně hostitelova chování ať už v rámci ochrany například kukly parazitoida či pro další propagaci parazitoida (Eggleton et Belshaw 1992). Tato schopnost ovlivňovat svého hostitele se nezávisle na sobě postupně vyvinula u velkého množství parazitoidů napříč všemi výše zmíněnými řády (Poulin et al. 2015).

1.2.2 Parazitoidi slunéčkovitých

Kromě predátorů, parazitů a hub život čeledi slunéčkovitých komplikuje i celá řada parazitoidů. Slunéčka jsou napadána ve všech svých vývojových fázích nejrůznějšími druhy parazitoidů pocházejících nejčastěji z řádu blanokřídlých (Hymenoptera) a dvoukřídlých (Diptera) (Ceryngier et Hodek 1996).

U slunéčkovitých bylo popsáno téměř 160 druhů parazitoidů, z nichž přibližně 40 je označováno jako hyperparazitoidi, tedy jsou sami hostitelem pro jiného parazita/parazitoida. Zbylé parazitoidy rozdělujeme do osmi čeledí blanokřídlých (Hymenoptera) a tří čeledí řádu dvoukřídlých (Diptera) a považujeme je za primární parazitoidy. V současné době za paraziotidy pouze čeledi slunéčkovitých považujeme 46 druhů ze 6 rodů, 39 druhů za typické pro slunéčkovité a 36 za netypické pro slunéčkovité, ale jejich parazitace u slunéčkovitých byla zaznamenána. Hostitelská slunéčka pochází z celkem osmi podčeledí, naprostá většina z nich je ale pouze ve čtyřech podčeledích. Konkrétně se jedná

o Chilocorinae, Epilachninae, Scymninae a samozřejmě Coccinellidae a jsou parazitoidy také nejvíce napadána (Ceryngier et al. 2012).

Jak už bylo zmíněno, slunéčka jsou napadána ve všech svých vývojových stádiích, byť u vajíček je to velmi vzácné, nejspíše i z toho důvodu, že larvy požírají nevylíhlá vajíčka a nejeví se tudíž tato životní strategie parazitoida jako velmi účinná, protože parazitovaná vajíčka se zpravidla vylíhnou později, než ta neparazitovaná a parazitoidi napadající vajíčka jsou tedy omezeni pouze na fytofágní slunéčka podčeledi Epilachninae (Nakamura 1976). Parazitace dospělců také není častá a týká se jen pouze několika málo druhů parazitoidů. Nejznámějším druhem parazitoida dospělců je přávě *Dinocampus coccinellae*, kterému je připisována největší míra pozornosti (Ceryngier et al. 2012).

Největší část parazitoidů parazituje zbylá vývojová stádia, tedy larvy a kukly slunéček, přesto nejsou moc probádanou skupinou, až na vyjímky, které tvoří *Phalacrotophora fasciata*, *Pediobius foveolatus*, *Oomyzus scaposus* a *Phalacrotophora berolinensis*, parazitoidi fytofágních slunéček, jemž důležitost připisuje biokontrola a jsou tedy ekonomicky zajímaví.

Riddick et al. (2009) výše uvedený hmyz pro zjednodušení rozdělil do tří kategorií, kterými jsou hymenopterní parazitoidi fytofágních slunéček, hymenopterní parazitoidi entomofágních slunéček a dipterní parazitoidi fytofágních a entomofágních slunéček. Parazitoidi hlavně fytofágních druhů slunéček mohou být (a někde již dlouhou dobu aktivně jsou) účinnou biologickou kontrolou proti těm slunéčkům, které likvidují zemědělské plodiny a jsou považovány za škůdce.

1.2.3 Hymenopterní parazitoidi fytofágních slunéček

Fytofágní slunéčka jsou slunéčka živící se rostlinnou stravou a mnohdy jsou považována za škůdce. Byť jsou parazitoidi fytofágních slunéček účinným pomocníkem při redukci populací slunéček, ne vždy je jejich parazitace natolik účinná, aby dokázala slunéčka zredukovat na ekonomicky únosnou hranici (Beyene et al. 2007).

Mezi nejznámější zástupce této kategorie parazitoidů patří *Pediobius foveolatus* (Crawford, 1912), který je například na východě Severní Ameriky hojně používán pro redukci populace introdukovaného slunéčka *Epilachna viginsexpunctata* (Boisduval), které drancuje sojové plantáže a úspěšně redukuje i slunéčka *Henosepilachna viginitioctopunctata* (Fabricius, 1775). Jedná se o velmi úspěšného parazitoida, jež dokáže počty vajíček zredukovat až o 38% a larvy o 68% (Hussain et al. 2006). Tento parazitoid infikuje zpravidla kukly a zřídka i vajíčka těchto slunéček a je velice oblíbený jak mezi biofarmáři, tak velikými společnostmi (Stevens et al. 1975). Původně se tento druh však vyskytoval v Orientu, Austrálii či tropické části Afriky. Byť je v Severní Americe skutečně užitečným pomocníkem, není schopný přežít tamní zimy, proto je odchováván v laboratoři a je pak uměle vypouštěn každý rok (Hodek et al. 2012). Brzy po vylíhnutí těchto parazitoidů

dochází k páření, poté samice klade vajíčka do larev sluněček. Zpravidla vyhledává starší instary či čerstvé kukly, do kterých nejprve ovipozitorem několikrát píchne, aniž by došlo k zavedení vajíčka. Nejspíše tak vpravuje do hostitelova těla paralyzující toxin. Celkový vývoj trvá přibližně dva týdny, během kterých larva projde třemi instary a poté se kuklí po dobu pěti dní uvnitř hostitelova těla (Bledsoe et al. 1983).

1.2.4 Hymenopterní parazitoidi entomofágních sluněček

Entomofágní sluněčka jsou tou známější a zemědělcům milejší skupinou, která pomáhá redukovat škůdce rostlin. Mezi tyto parazitoidy řadíme i *Dinocampus coccinellae*, jehož život je ze všech druhů parazitoidů sluněček ten nejlépe pospaný a zdokumentovaný (Ceryngier et Hodek 1996).

Dalším dobře zdokumentovaným parazitoidem zapadajícím do této kategorie je *Oomyzus scaposus* (Thomson, 1878) (Hymenoptera: Eulophidae), který je nejvíce rozšířeným a nejběžnějším druhem, který napadá larvy a kukly slunéčkovitých. Nejčastěji napadá slunéčka z podčeledí Coccinellinae a Chilocorinae, mimo jiné právě i *Harmonia axyridis,* u kterého byla zaznamenána 44% úspěšnost parazitace. Samice klade ovipozitorem vajíčka mezi thorax a abdomen, do jednoho hostitele může naklást až třikrát a po dokladení dočerpá síly pozřením kapaliny vycházející z ran po kladení. Pokud jsou vajíčka nakladena do nižších instarů, dospělci se klubou ještě před zakuklením slunéčka. Pokud naklade už do starších instarů, tak se dospělci líhnou zpravidla z kukly, která během jejich larválního vývoje umírá, odkud se prokousávají přes kutikulu na dorzální straně kukly (Hodek et al. 2012).

1.2.5 Dipterní parazitoidi fytofágních a entomofágních sluněček

Nejčastěji popisovaným parazitoidem v této kategorii je *Strongygaster triangulifer* (Loew) (Diptera: Tachinidae), u kterého byla popsána parazitace jak na fytofágních (například *Epilachna varivestis*), tak na entomofágních druzích sluněček (například *H. axyridis*) (Nalepa et Kidd 2002). Předpokládá se ale, že slunéčka nebudou jeho klíčovým hostitelem, neboť v rámci jedné populace infikují necelých 10 % (Ceryngier et Hodek 1996).

Pupální dipterní parazitoidi, kteří jsou popisováni nejvíce, jsou *Phalacrotophora berolinensis* (Schmitz, 1920) a *Phalacrotophora fasciata* (Fallén, 1823), kteří napadají až 80 % populace několika druhů sluněček (Ceryngier et Hodek 1996). V sousedním Polsku je nejčastějším parazitoidem (a zřejmě i specialistou) velikého slunéčka *Anatis ocellata* (Linnaeus,1758) *Phalacrotophora beuki* (Disney, 1997), kde od roku 1998 do roku 2000 byly sbírány vzorky populací, ze kterých bylo mezi 35-40% kukel infikovaných právě tímto parazitoidem (Durska et al. 2003).

Obecně pro většinu parazitoidů z rodu *Phalacrotophora* platí, že dospělé samičky najdou vhodného hostitele ve stádiu prepupy a začnou pomocí feromonů, které vylučují pomocí žláz na abdomenu, lákat samečky. Zpravidla pak přiletí více samečků, samička mezi nimi vybere vhodného samečka a začne několikaminutová kopulace. Samice pak obvykle s kladením čeká, až se prepupa začne kuklit. Poté klade vajíčka buď na povrch, anebo do těla slunéčka. Počet vajíček závisí na velikosti hostitele. Po 24 hodinách se líhnou larvy a ty, které byly nakladeny na povrch, vstupují do hostitelova těla. Plně dorostlé larvy si pak najdou cestu ven mezi tělem a thoraxem, odkud dopadají na zem, kde se kuklí. Dospělci se pak líhnou během dvou nebo tří týdnů nebo přezimují a líhnou se napřesrok (Disney et al. 1994).

1.2.6 Faktory ovlivňující parazitaci

Dříve bylo předpokládáno, že si parazitoidi vyvinuli primitivní a efektivní mechanismy, pomáhající jim se rychle orientovat a hledat nové hostitele v měnící se ekologické situaci, tedy například v daném prostorovém rozprostření hostitelů v rámci jejich migrace a podobně. Ve skutečnosti to ale nebude tak prosté, hostitelé se totiž nevyskytují staticky na jednom místě, dynamicky se v rámci klimatických a ekologických změn přesouvají, mění se se jejich distribuce i agregace napříč několika generacemi i v rámci jedné generace (Andrade et al. 2013), což velmi ovlivňuje samotnou parazitaci.

Pro fitness samice parazitoida, tedy její schopnost předat svojí genetickou informaci dál, je primárním úkolem najít vhodné hostitele, ve kterých bude její potomstvo vyrůstat. V tomhle jí pomáhá celá řada komplexních vnitřních procesů, které jí pomáhají ať už vizuálně, či jinými smysly lokalizovat vhodné hostitele a jejich počet maximalizovat, čímž maximalizuje i předání své genetické informace. Tuto skutečnost ovlivňuje mnoho ekologických, biologických i antropogenních faktorů (van Alphen et al., 2003). Důležité je pro parazitoidy i schopnost rozeznat předchozí parazitaci, v takovém případě většinou dochází k disktriminaci hostitele a hledání vhodného hostitele pokračuje dál. Předchozí parazitace by mohla zapříčiňovat usmrcení či omezení kvalit nově nakladeného parazitoida (van Alphen et al. 2003).

Dostatečná velikost populace vhodných hostitelů je klíčová pro úspěšné množení parazitoidů. V případě, že je populace malá, zvýší se mezi parazitoidy konkurence, stejně jako konkurence mezi samotnými larvami parazitoidů, hlavně tedy v případě soliterních druhů, které v rámci jednoho hostitelského těla bojují, dokud v něm nezůstane poslední larva. Jinak řečeno, čím je populace hostitelů větší, tím větší je míra úspěšné parazitace (Anderson 1982).

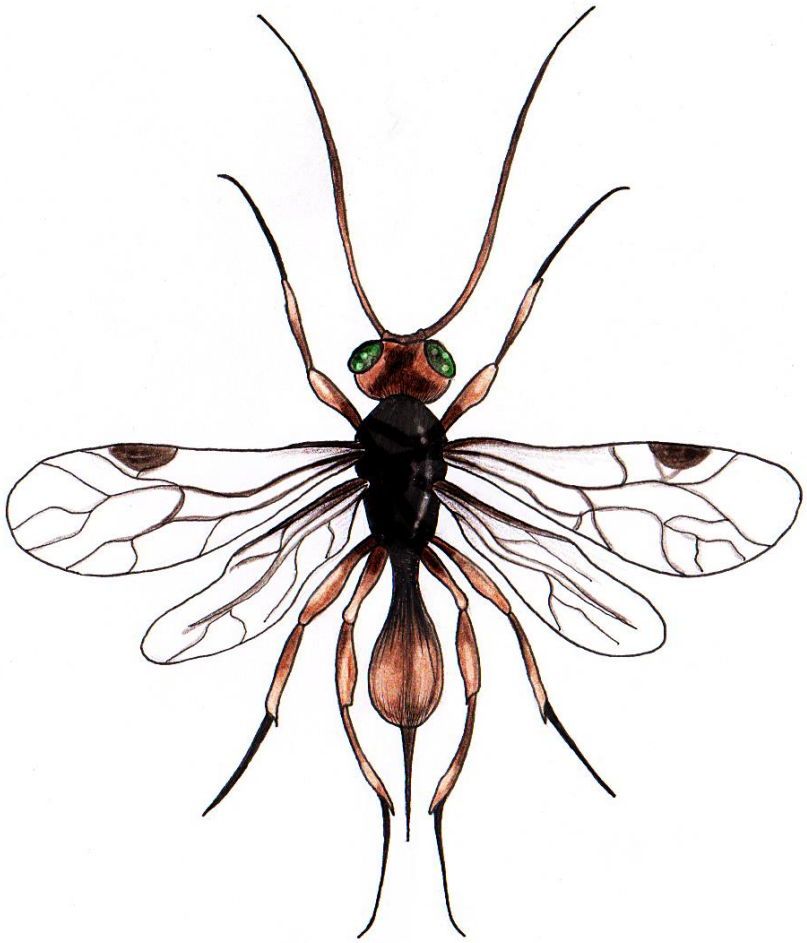
I klimat (Andrade et al. 2013), od kterého je odvozena struktura a kvantita hostitelských rostlin a roční období, v rámci kterého se slunéčka stěhují buď za potravou, anebo do svých zimovišť, ovlivňuje parazitaci. Entomofágní slunéčka

vyhedávají kolonie mšic, aby poskytly dostatek potravy sobě i svým budoucím potomkům. Mšice, množící se partenogenezně, při dostatku potravy mnohonásobně zvýší svůj počet, což samozřejmě slunéčka láká. Pokud je tato generace mšic apterní, tedy bez vyvinutých křídel, zůstává na hostitelské rostlině, kde s nimi samozřejmě zůstávají i slunéčka. V případě, že je populace okřídlená a odlétá, stěhují se tím pádem se i slunéčka (Ben-Ari et al. 2015). Slunéčka jako jsou *Coccinella septempunctata* či *Harmonia axyridis* před zimou agregují a vyráží do svých stanovišť. V rámci zimování a období dormance parazitoid pozastaví svůj vývoj. V rámci přezimování ale nemusí všechna slunéčka přežít. Pokud je takové slunéčko infikováno, nevylíhne se z něj zpravidla ani parazitoid (Hodek et al. 2012).

Míru úspěšné parazitace také velmi ovlivňuje úroveň mezidruhové a vnitrodruhové predace mezi hostiteli. Paralyzovaná, či "mumifikovaná" slunéčka, nesoucí v sobě larvy či kokony parazitoidů, jsou snadným cílem pro predátory, například z řad ptáků, či jiných bezobratlých, včetně slunéček. Tato predace velmi snižuje míru úspěšné parazitace, ovlivňuje množství a distribuci parazitoidů a snižuje se efekt biologické kontroly pomocí parazitoidů (Wheeler et al. 1968).

1.2.7 Dinocampus coccinellae

Dinocampus coccinellae (Schrank, 1802), brakonická vosička z řádu blanokřídlých (Hymenoptera) je kosmopolitním druhem endoparazitoida, kterého kromě Antarktidy a některých ostrovů nalezneme po celém světě. Nejčastěji je hlášen z temperátních zón holarktických oblastí, výjímkou ale nejsou ani arktické oblasti, či tropy (Hodek et al. 2012). Původní oblast výskytu není úplně známá. Balduf (1926) tvrdil, že *Dinocampus coccinellae* byl introdukován z Evropy do Severní Ameriky v rámci transportu slunéček využívaných pro biologickou kontrolu či byl původním druhem jak v Eurasii i Severní Americe, odkud se postupně rozšířil po celém světě.



Obrázek č. 3 – *Dinocampus coccinellae* je malá hymenopterní brakonická vosička. Typickým znakem pro hymenopterní hmyz jsou dva páry blanitých křídel připojených k hrudi. Na hlavě je jeden pár tykadel a jeden pár složených očí. Mají hnědočernou barvu, samečci bývají tmavší a štíhlejší, nemají na rozdíl od samičky kladélko (ovipozitor), který je vyobrazený na obrázku.

1.2.8 Životní cyklus Dinocampus coccinellae

Nová generace začíná nakladením jediného vajíčka pomocí ovipozitorů (reprodukční trubicovitý orgán o délce zhruba 1.5 mm) do hostujícího slunéčka, kde pak v hemocoelu probíhá larvální vývoj nového parazitoida. Samice parazitoida nemusí provést úspěšnou ovipozici hned napoprvé, proto může svůj pokus hned několikrát opakovat. Adultní jedinci slunéček jsou primárním cílem *Dinocampus coccinellidae*, pokud jich je ale nedostatek, neváhá infikovat i larvy a kukly (Smith 1960). *Dinocampus coccinellae* se rozmnožuje primárně partenogenezně (Ceryngier et al. 2012), což není ve světě zvířat ani rostlin neobvyklým jevem. Napomáhá to organismům uvést na svět další generaci, pokud se samice se samcem nestihnou potkat a dává jim to tak naději na přenesení samičí genetické informace. Samci *Dinocampus coccinellae* se nevyskytují příliš často. Wright (1978) provedl sérii pokusů se samci *Dinocampus coccinellae*, jedním získaným z Kanady,

který se vylíhl z *Coleomegilla maculata* a čtyřmi ze Skotska, kteří se vylíhli z *Coccinella septempunctata*. Všichni tito samci předváděli jakýsi zásnubní tanec, při kterém vibrovali křídly a v těsné blízkosti kroužili okolo samice. Všichni samci ze Skotska byli samicemi odmítnuti a jediný samec z Kanady se pářil po dvaceti minutách se čtyřmi samicemi. Následně těmto napářeným samicím nabídli 74 jedinců sluněček, z nichž parazitovali pouze na 24 jedincích. Posléze se vylíhlo pouze 11 nových parazitoidů, z nichž všechny byly samice.

Dinocampus coccinellae klade vajíčka převážně do dospělých jedinců sluněček, pokud je ale dospělých jedinců nedostatek, může naklást vejce i do larvy či kukly (Smith 1960). Než dojde k samotnému nakladení vajíček, *Dinocampus coccinellae* si potencionálního hostitele nejdříve prohlédne a zjistí, zda je právě on vhodným hostitelem, při této činnosti má opivozitor schovaný. Při tomto zkoumání se *Dinocampus coccinellae* orientuje vizuálně, kdy zkoumá barvu, velikost či samotný pohyb slunéčka a vybírá i pomocí substancí, které slunéčko vylučuje (Richerson et DeLoach 1972). Pokud je tento hostitel vhodný, *Dinocampus coccinellae* vytrčí ovipozitor a pokud potencionální hostitel není mobilní, tedy v pohybu, kdy by měl abdomen a krovky lehce nadzvednuté, snaží se ho *Dinocampus coccinellae* vyrušit a do pohybu uvést pomocí klepání tykadel do hostitelova těla (Balduf 1926). Jakmile k tomuto dojde, přichází samotná ovipozice, kdy se *Dinocampus coccinellae* snaží ovipozitor zavést mezi poslední pár nohou hostitele, poté už jen ovipozitorem zavede vejce do hostitelova těla, kde probíhá další vývoj (Richerson et DeLoach 1972).

Při nakladení je vejce spíše podlouhlého tvaru a měří přibližně 250 na 30 μm, jak ale rostle, nabývá více a více oblejších tvarů a před vylíhnutím měří okolo 1010 μm na délku a 570 μm na šířku (Sluss 1968). Larvy se zploštělým tělem a výraznou poté prochází vývojem o třech instarech, přičemž v prvním instaru má jakási uchopovací kusadla, která mají nejspíše sloužit odstranění jiných parazitoidů (Ogloblin 1924; Balduf 1926) *Dinocampus coccinellae* je soliterním parazitoidem, pokud by tedy do hostitelova tělo bylo nakladeno více samicemi, přežije a vývoj ukončí pouze jediný parazitoid (Balduf 1926).

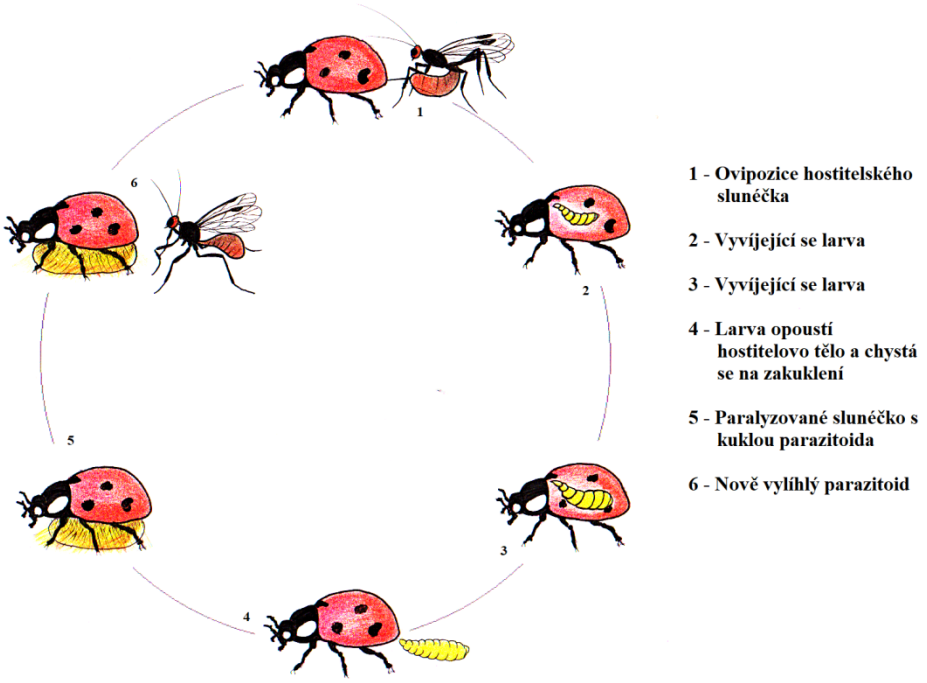
Vývoj *Dinocampus coccinellae* trvá mezi 2-3 týdny, ze kterých embryonální vývoj může trvat až 10 dní (Balduf 1926; Obrycki 1989). Délka vývoje je závislá na výběru hostitele. Pokud parazitoid nenalezne vhodného hostitele nebo parazituje larvu, či kuklu, trvá vývoj parazitoida o něco déle. Pokud je hostitel napadnut během larválního vývoje nebo už ve fázi kukly, setrvává parazitoid v prvním larválním instaru do vylíhnutí adultního hostitele (Wright et Laing 1982). Pokud je hostitel v diapauze, setrvává parazitoid opět jako první larvální instar, popřípadě i jako vajíčko do ukončení diapauzy (Kadono - Okuda et al. 1995).

Sluss (1968) uvedl, že larvy se neživí přímo hostitelovými tkáněmi. Pouze v prvním instaru mohou larvy požírat tělní tuk sluněček, poté se živí hematocelem, do kterého se vstřebaly zbytky vaječného obalu, obsahující teratocyty, buňky specifické pro vaječnou membránu blanokřídlých parazitoidů. Počet těchto teratocytů

díky syntéze v hostitelově těle roste a larva má tedy dostatek těchto látek, důležitých pro vývoj (Ogloblin 1924). Pokud je slunéčko v diapauze či se ještě jedná o nedospělého jedince, je syntéza těchto teratocytů pozastavena, stejně jako vývoj parazitoida (Kadono - Okuda et al. 1995). Díky tomuto způsobu výživy zůstávají orgány slunéček nedostačené. Jediné orgány, které mohou být postihnuté, jsou gonády, tedy pohlavní orgány, přes které se larva před zakuklením prokousává k zadní části těla. U samic slunéček může docházet k pozastavení vývoje vaječníků a u samců dochází k zastavení spermatogeneze (Sluss 1968).

Zhruba půl hodiny, před přesunutím larvy parazitoida ven slunéčko ztuhne a zůstává paralyzované. Paralyzace je způsobena RNA virem zvaným DcPV, který se vyvíjí nejdřív v samotné larvě, poté se vstřebává i do těla hostitele. Larva se pak dostává ven buď mezi pátým a šestým, popřípadě mezi šestým a sedmým abdomenálním segmentem a pak se mezi nohama svého hostitele zakuklí (Maeta 1969). Vzhledem k malé deformaci vnitřních orgánů slunéčko tento samotný akt zpravidla přežije a zpravidla umírá až po několika dnech, kdy dospělý parazitoid opouští svůj kokon a paralýza ustává (Walker 1961). Vzhledem k relativně krátkému vývoji a schopnosti se rozmnožovat téměř neprodleně po vylíhnutí z kukly, vládá *Dinocampus coccinellae* více generací za rok, zpravidla 2 nebo 3 a zimuje spolu se slunéčky v podobě larvy prvního instaru a ve vývoji pokračuje až následující rok po přezimování (Majerus 1977).

V kapitole o parazitoidech slunéčkovitých je zmíněný i hyperparasitismus, jedná se o parazitoida, který parazituje na parazitoidovi. V případě *Dinocampus coccinellae* můžeme jako o hyperparazitoidovi mluvit o *Gelis agilis*, jehož samice klade vajíčka do kokonů *Dinocampus coccinellae*, kde se z vajíčka ihned líhne larva, která usmrtí a sežere zakukleného *Dinocampus coccinellae* (Henri et al. 2011).



Obrázek č. 4 - Životní cyklus parazitoida *Dinocampus coccinellae,* který začíná ovipozicí (nakladením vajíček), v těle slunéčka se pak vyvíjí larva, která postupně prochází třemi instary. Před zakuklením larva hostitele paralyzuje a opouští jeho tělo, pomocí vyprodukovaných vláken se pak přichytává na spodní stranu hostitelova těla, odkud se v rámci několika dní vylíhne.

1.2.9 Preference hostitelů *Dinocampus coccinellae*

Předpokládá se, že *Dinocampus coccinellae* preferuje určité typy biotopů v souvislosti s druhy slunéček, které se v daném biotopu nachází. Jako faktory ovlivnujici typ biotopu vyskytu parazitoidu se ukázaly být teplota, vlhkost, intenzita světla i větru i zdroje potravy pro dospělce. U dipterních parazitoidů bylo prokázáno, že preferují habitaty, kde se nachází fermentované ovoce, či rozkládající se houby, které mohou tvořit potencionální mikrohabitat (van Alphen et al. 2003).

Belnavis (1988) v rámci své dizertační práce v Oregonu zkoumal mimo jiné i možné preference *Dinocampus coccinellae*. V rámci několika typů biotopů odchytával několik druhů slunéček a stanovoval pak míru jejich úspěšné parazitace. Slunéčka byla sbírána na polích vojtěšky, jetele a máty, dále na lískách, v zalesněném porostu a na pobřeží. Uvedl, že největší proparazitovanost byla na populacích z máty a jetele, nejmenší naopak na lískách. V těchto polích proparazitovanost v jednotlivých týdnech odchytu (od dubna do srpna) klesala a stoupala v závislosti na sklizni, postřicích či managementu (například vypalování) a také v závislosti na vylíhnutí nových generací *Dinocampus coccinellae*. Proparazitovanost se nikdy nedostala pod 15% a v posledním týdnu června stoupla na 66% a a konci srpna na 49%, což by mohlo naznačovat právě nově vylíhlé prazitoidy.

Dinocampus coccinellae se orientuje pomocí chemických signálů. V rámci pokusu Semyanov (1979) prokázal, že vnímání těchto chemických signálů je pro *Dinocampus coccinellae* stejně klíčové, jako vizuální vjemy. Pokud parazitoida oslepil a odstranil jedno tykladlo, parazitoid byl i nadále schopný nalézt hostitele. Jakmile ale byla odstraněna obě dvě tykadla, parazitoid nenalezl nic, čímž dokázal důležitost těchto chemických signálů, které *Dinocampus coccinellae* přijímá skrze svá tykadla. Vizuální vjemy jsou pro *Dinocampus coccinellae* v rámci parazitace klíčové. *Dinocampus coccinellae* je přitahován barvou, vzorem na krovkách i velikostí a pohybem hostitele. Sluss (1968) prokázal, že pohybující se sluněčko upoutá pozornost *Dinocampus coccinellae* z mnohem větší vzdálenosti (4 palce), než nepohyblivý jedinec či kukla, kterou rozeznal až ze tří čtvrtin palce.

Byť *Dinocampus coccinellae* primárně parazituje na slunéčkách z podčeledi Coccinellinae, je schopný parazitovat i na jiných podčeledích, či dokonce na jiných čeledích. Bylo potvrzeno více než 50 druhů slunéček, na kterých parazitoval. Jednalo se primárně o podčeleď Coccinellini, méně často pak o podčeleď Chilocorini (Ceryngier et al. 2012, 2018; Maqbool et al. 2018). Po celém světě proběhlo několik na sobě nezávislých studií, jestli a jaké preference hostitelů *Dinocampus coccinellae* má (Koyama et Majerus 2008).

Belnavis (1988) ve své práci posuzoval i jednotlivé druhy slunéček a míru jejich proparazitovanosti. Uvedl, že průměrná proparazitovanost u jednotlivých druhů byla: *Adalia bipunctata* - 0%, *Coccinella californica* - 4%, *Cycloneda polita* - 23%, *Coccinella trifasciata* - 25%, *Coccinella undecimpunctata* - 42%, *Hippodamia convergens* - 52%, *Hippodamia sinuata* - 56%, což naznačuje, že *Dinocampus coccinellae* má skutečně jistou druhovou preferenci.

Richerson et DeLoach (1972) zmínili, že *Dinocampus coccinellae* preferuje infikovat spíše větší než menší druhy slunéček. V Severní Americe jde o druhy *Coleomegilla maculata* (DeGeer) a *Hippodamia convergens* (Guérin) (Balduf 1926; Obrycki 1989), *Coccinella septempunctata* v Evropě (Iperti 1964) a Japonsku (Koide 1961; Maeta 1969) a *Coccinella transversalis* (Mulsant) v Austrálii (Anderson et al. 1986).

Obsah tělního tuku by taky mohl být rozhodujícím faktorem, protože první strava, kterou larva parazitoida po vylíhnutí přijímá je právě tělní tuk. S čímž by mohl zároveň souviset i druhová preference, protože každý druh má jiný poměr tělního tuku a zároveň by to mohlo souviset i s preferencí větších jedinců, kteří mají logicky tělního tuku více (Richerson a DeLoach 1972).

Davis et al. (2006) v laboratorních testech prokázali, že *Dinocampus coccinellae* preferuje u *Coccinella septempuncata* naklást vejce spíše do samice, nežli do samce, což částečně dokazuje domněnku Richersona a DeLoache (1972), že samice *Dinocampus coccinellae* skutečně preferují větší kořist, protože samice slunéček jsou zpravidla větší, než samci (Hodek 1996; Dixon 2000). Koyama

et Majerus (2008) naopak tvrdí, že z výsledků jejich pokusu nevyplívá žádný preferenční rozdíl hostitele mezi samcemi a samicemi.

Dinocampus coccinellae také preferuje naklást vejce spíše do adultního jedince, než do larvy druhého, třetího a čtvrtého instaru nebo do zakukleného jedince. To prokázal během testů Geoghegan et al. (1998), kde několika samicím nabídl infikovat jak adultní, tak neadultní jedince. Majerus et al. (2000) zjistili, že *Dinocampus coccinellae* také preferuje mladší dospělé jedince, kteří ještě neprošli zimováním, než dospělé jedince stejného pohlaví a druhu, kteří už přezimovali, neboť u mladého jedince je vyšší šance na úspěšné dokončení larválního vývoje *Dinocampus coccinellae*.

2 Metodika

2.1 Terénní část experimentu

Podstatná část této práce se odehrávala v terénu, kde byly sbírány populace brouků z čeledi slunéčkovitých (Coccinellidae). Primárně se jednalo o 2 druhy, kterými jsou slunéčko sedmitečné (Coccinella semptempunctata) a slunéčko východní (Harmonia axyridis), s nimiž se po odchytu dále pracovalo v laboratoři po dobu 4 týdnů.

2.1.1 Sběr dat

Data byla v terénu postupně sbírána od roku 2016 do roku 2019. Sběr jedinců probíhal dvojím způsobem. Prvním je smýkání pomocí smýkačky, což je ruční nástroj podobající se síťce na motýly, obalený ochrannou vrstvou pevné látky zabraňující protržení, pomocí níž se smýká na vegetaci. Výhodou této metody je sběr dat i na rukou nedostupných místech, jakými jsou koruny stromů či vzdálenější keře a sebrání i těch jedinců, kteří nebyli na první pohled zcela patrní. Nevýhodou této metody je nevyhnutelný sběr i jiných bezobratlých živočichů a zbytků smýkané vegetace, tudíž se po smýkání musela slunéčka ručně vybrat či vysát exhaustorem z obsahu smýkačky. Druhým způsobem sběru jedinců bylo použití exhaustoru. Jedná se o zařízení o třech částech. Kvůli přehlednosti zpravidla plastové průhledné nádoby a z ní vedoucí dvě hadičky o průměru takovém, aby jím slunéčko bez problému prošlo. První hadičkou se nasává vzduch, konec druhé hadičky se přiloží ke slunéčku sedícímu například na listu rostliny, které se podtlakem dostává hadičkou do nádrže. Nespornou výhodou této metody je čistý vzorek neobsahující jiné bezobratlé či části rostlin. Nevýhodou naopak je nedosažitelnost vzdálenějších míst. Ze smýkačky i exhaustoru byla slunéčka na místě přemístěna do plastové či skleněné nádoby s otvory pro pravidelný přísun vzduchu, při zapaření by došlo k rychlému úhynu jedinců.

2.1.2 Doprovodná data

V rámci sběru slunéček byla sbírána i doprovodná data, která poslouží k popisu celkového výskytu slunéček a k popisu faktorů ovlivňující parazitaci lumčíkem Dinocampus coccinellae. Jednalo se o typ biotopu, populační hustotu a věkovou strukturu sbírané populace.

2.1.3 Typ biotopu

Z předchozích zkušeností se dalo předpokládat, v jakém typu biotopu se slunéčka v danou roční dobu nejhojněji nachází, což velmi zefektivnilo a urychlilo sběr dat. Při sběru se vždy poznamenalo, kde byla která populace odchycena. Dále se obecně popisovala charakteristika lokality, tudíž jestli se jednalo o louku, pole, ruderál, sad,

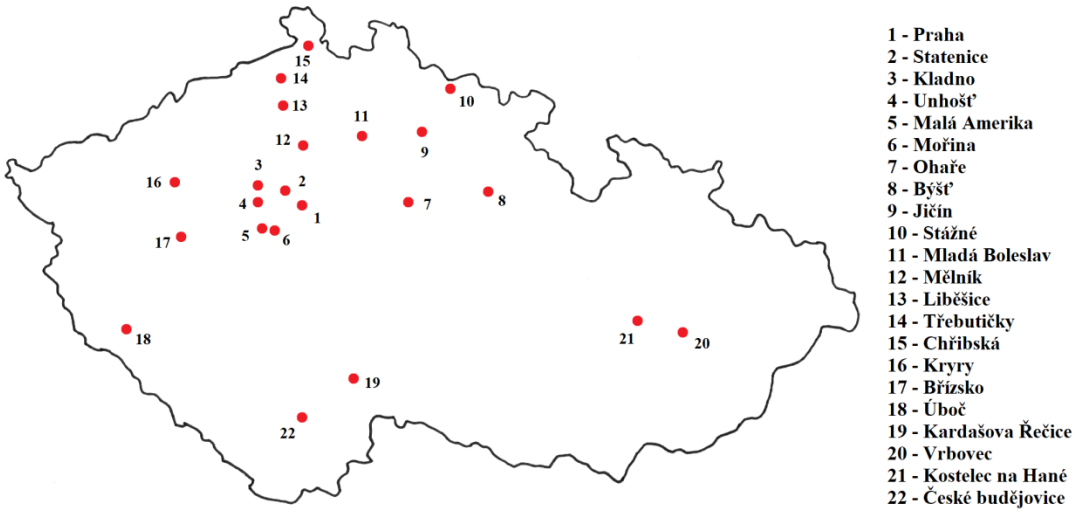
les či lesní mýtinu, rákosinu, pobřeží nebo v rámci zimních agregací o budovu. Pokud se jednalo o pole, zapsala se pěstovaná plodina (nejčastěji se jednalo o pšenici a kukuřici) pokud byl odchyt na stromech, keřích či rostlinách, uváděl se druh, mezi nimiž byla nejčastěji lípa, růže a kopřivy.

2.1.4 Populační parametry vzorkovaných populací

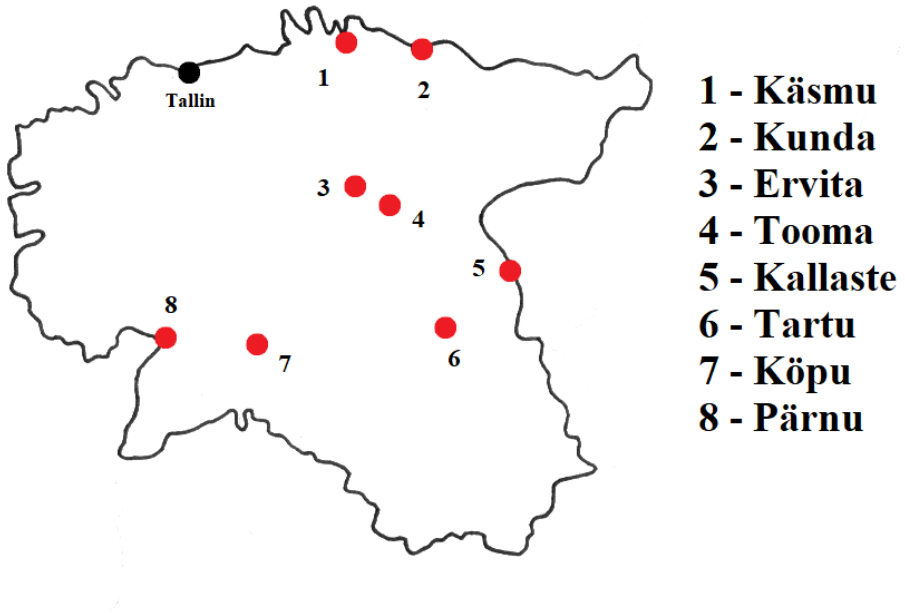
Dalšími doprovodnými daty byly věková struktura a populační hustota. Při popisu věkové struktury populace se sledovala disperze dalších vývojových fází slunéček, konkrétně tedy vajíčka, larvy (včetně určení instaru) či kukly. Populační hustota byla vypočítána dle počtu jedinců odchycených za 15 minut.

2.1.5 Lokality sběru

Sběr dat proběhl na několika na sobě nezávislých lokalitách napříč Českou republikou a Estonskem. Lokality v České republice byly vybírány náhodně dle preferencí sběračů vzhledem k místu jejich bydliště, popřípadě v rámci cesty a následném objevení lokality vhodné ke sběru. V České republice se jednalo konkrétně o lokality v okolí lomu Malá Amerika, v obcích Břízsko, Býšť, Liběšice, Mořina, Ohaře, Statenice, Strážné, Třebutičky, Úboč a Vrbovec, dále ve městech České Budějovice, Chřibská, Jičín, Kardašova Řečice, Kladno, Kostelec na Hané, Mělník, Mladá Boleslav a Unhošť a v městských částech Hlavního města Prahy. Konkrétně se jednalo o městskou část Farkáň, Řeporyje, Slatina, Suchdol, Petřín, Radlice a Strahov. V Estonsku se jednalo o lokality měst Ervita, Kallaste, Köpu, Käsmu, Kunda, Pärnu, Tartu a Tooma. Jednalo se tedy konkrétně o 27 lokalit v České republice a o 8 lokalit v Estonsku, z nichž se některé opakovaly. V České republice bylo sebráno 19 populací *Coccinella septempunctata* a 31 populací *Harmonia axyridis* a na 12 z těchto lokalit byly posbírány v jeden den populace obou druhů. V Estonsku bylo celkově sebráno 9 populací *Coccinella septempunctata*, výskyt *Harmonia axyridis* zde zatím nebyl zdokumentován.



Obrázek č. 5 – Lokality sběru dat v ČR



Obrázek č. 6 – Lokality sběru dat v Estonsku

2.2 Laboratorní část výzkumu

Další a delší část experimentu probíhala v laboratoři na Fakultě životního prostředí, kde byla slunéčka v rámci 4 týdnů pozorována pro možný výskyt parazitoidů, kde o ně bylo po celou dobu řádně pečováno. K veškeré manipulaci v rámci laboratoře byla používána měkká entomologická pinzeta, aby se předešlo ublížení či poškození daného jedince.

2.2.1 Ubytování slunéček

Slunéčka byla po přenesení do laboratoře o stálé teplotě 23 °C a přibližně 60% vlhkosti rozdělena po 8-10 jedincích do petriho misek o průměru 9 cm. Petriho miska se skládá z průhledné spodní a svrchní části, zpravidla z plastu, které na sebe naléhají, což neumožnilo slunéčkům utéct, ale zároveň mezi nimi byl prostor pro průchod vzduchu, nebylo potřeba se tedy bát o udušení či přílišnou vlhkost. Každá petriho miska byla popsána datem a lokalitou sběru, pro přehlednost

a dodržení limitu 4 týdnů pozorování. Slunéčka nebyla rozdělena dle pohlaví, nadále se tedy úspěšně množila v laboratorních podmínkách.

2.2.2 Péče o slunéčka

Do každé petriho misky byla vložena navlhčená kulička z papírové utěrky či vatového tamponu pro stálý přísun tekutin bez rizika utopení jedinců a papírová harmonika o velikosti přibližně 4x3 centimetry, kam se sypalo krmení, aby se zpomalilo plesnivění potravy a usnadnilo čištění. Jako krmení se sloužila mražená vajíčka zavíječe moučného (*Ephestia kuehniella*) (Zeller, 1879). Slunéčkům bylo potřeba obden, včetně víkendů, dávat novou vodu a dostatek krmení. Při přílišném znečištění se vyměnila celá petriho miska za novou, aby se předešlo úhynům z důvodu nevhodných životních podmínek, jako jsou plíseň a přílišná vlhkost, aby se zamezilo zmanipulování výchozích dat.

2.2.3 Pozorování sluněček

Slunéčka se v laboratoři ponechávala po dobu 4 týdnů, jak už bylo výše zmíněno, z toho důvodu, že vývoj lumčíka *Dinocpamus coccinellae* trvá přibližně 20 dní a bylo potřeba mít jistotu, že byl podchycený i případný opožděný vývoj uvnitř slunéčka. V rámci těchto 4 týdnů se veškerá slunéčka vždy při krmení kontrolovala, jestli není přítomna larva či kukla na ventrální části slunéčka.

2.2.4 Uchování vzorků a zpracování dat

Pokud se na některém slunéčku objevila larva či kukla parazitoida, bylo toto slunéčko přemístěno do plastové zkumavky typu eppendorf, kde následoval její vývoj až do vylíhnutí. Do zkumavky byl jehlou udělán malý otvor pro přísun vzduchu, aby nedošlo k úhynu slunéčka, larvy, či jemu vylíhlému dospělci. Míra parazitace byla uváděna pro každou populaci zvlášť. Vylíhlí parazitoidi byli použiti pro další výzkum.

2.3 Statistická analýza dat

Analýza byla provedena ve statistickém programu R 4.0.3 (R Core team 2020). Byly vytvořeny celkem tři modely, které vždy obsahovaly podíl parazitovaných jedinců jako závislou proměnnou. První model porovnával míru parazitovanosti mezi porovnávanými druhy sluněček (C7 = Coccinella semptempunctata vs. Haxy = Harmonia axyridis). Druhý model porovnával mezi sebou geografické oblasti (CZE = Česká republika vs. EST = Estonsko). Poslední model se zaměřil na vztah mezi mírou parazitace a populační hustotou sluněček, protože teoreticky by vyšší hustota populace hostitele měla napomáhat v efektivnějším šíření parazitoidů v populaci. Všechny tři modely byly analyzovány pomocí zobecněného

lineárního modelu (GLM) s binomickým rozdělením. Průkaznost dané testované proměnné byla stanovena na hladině významnosti $\alpha = 0,05$.

3 Výsledky

Mezi lety 2016-2019 bylo odchyceno v České republice a Estonsku celkem 4939 jedinců slunéček. V České republice šlo o 19 populací druhu Coccinella septempunctata, ve kterých bylo odchyceno celkem 1184 jedinců, z nichž bylo 81 parazitovaných vosičkou Dinocampus coccinellae. Zkoumáno bylo i dalších 31 populací druhu Harmonia axridis, ve kterých bylo odchyceno 2841 jedinců, z nichž bylo 330 parazitovaných vosičkou Dinocampus coccinellae. Sběr v České republice proběhl na 27 lokalitách, z nichž na 12 došlo současně ke sběru obou druhů. V Estonsku bylo v roce 2019 na 8 lokalitách sebráno celkem 9 populací druhu Coccinella septempunctata, ve kterých bylo odchyceno 914 jedinců, z nichž 80 bylo parazitovaných vosičkou Dinocampus coccinellae. Jednotlivé populace a kompletní zaznamenaná data jsou k nahlédnutí v příloze č. 1.

Tabulka č. 1 - Přehled jedinců odchycených v České republice a Estonsku. Data z České republiky jsou pak rozepsána do jednotlivých let.

Přehled ochycených jedinců Coccinella septempunctata v ČR a Estonsku					
Coccinella semptempunctata	Odchycených	Nakažených	Míra parazitovanosti	Jiná úmrtí	Populační hustota
ČR dohromady	1184	81	0,068	91	27
Estonsko dohromady	914	80	0,088	399	26
Dohromady	2098	161	0.077	490	27

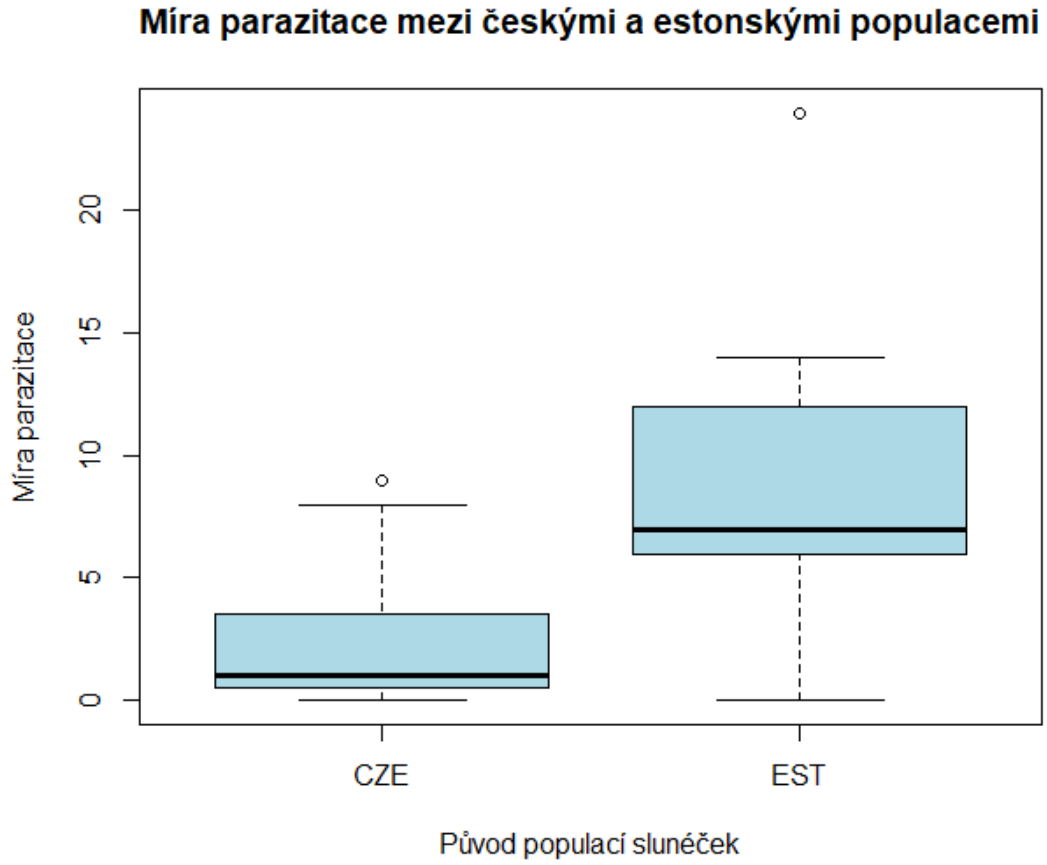
Přehled odchycených jedinců Harmonia axyridis v ČR					
Harmonia axyridis	Odchycených	Nakažených	Míra parazitovanosti	Jiná úmrtí	Populační hustota
ČR dohromady	2841	330	0,117	218	33

Přehled odchycených jedinců Harmoni axyridis v ČR v jednotlivých letech					
Harmonia axyridis	Odchycených	Nakažených	Míra parazitovanosti	Jiná úmrtí	Populační hustota
2016	46	12	0,261		
2017	712	156	0,219		
2018	1257	120	0,095		
2019	826	42	0.062	218	33

Přehled odchycených jedinců Coccinella septempunctata v ČR v jednotlivých letech					
Coccinella semptempunctata	Odchycených	Nakažených	Míra parazitovanosti	Jiná úmrtí	Populační hustota
2017	143	38	0,266		
2018	462	36	0,078		
2019	579	7	0,012	91	27

3.1 Vliv původu slunéčka

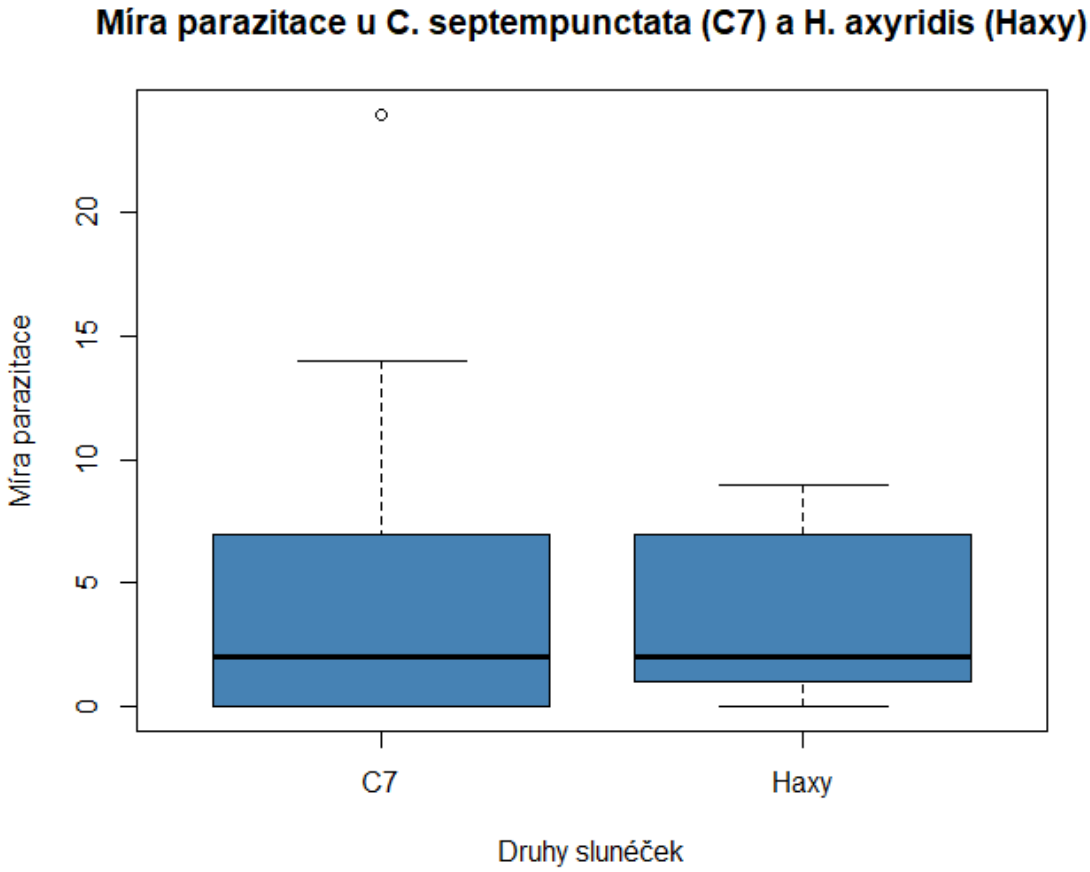
Z výsledků statistické analýzy dat plyne, že geografický původ populace slunéček hrál významnou roli pro míru parazitovanosti vosičkou Dinocampus coccinellae ($P < 0{,}001$). Vyšší míra parazitovanosti byla pozorována u Estonských populací slunéček (Obrázek 8).



Obrázek č. 7 – Graf znázorňuje rozdílnou míru parazitace mezi českými a estonskými populacemi slunéček. Míra parazitace je zde udávána v procentech.

3.2 Rozdíl parazitovanosti mezi Coccinella septempunctata a Harmonia axyridis

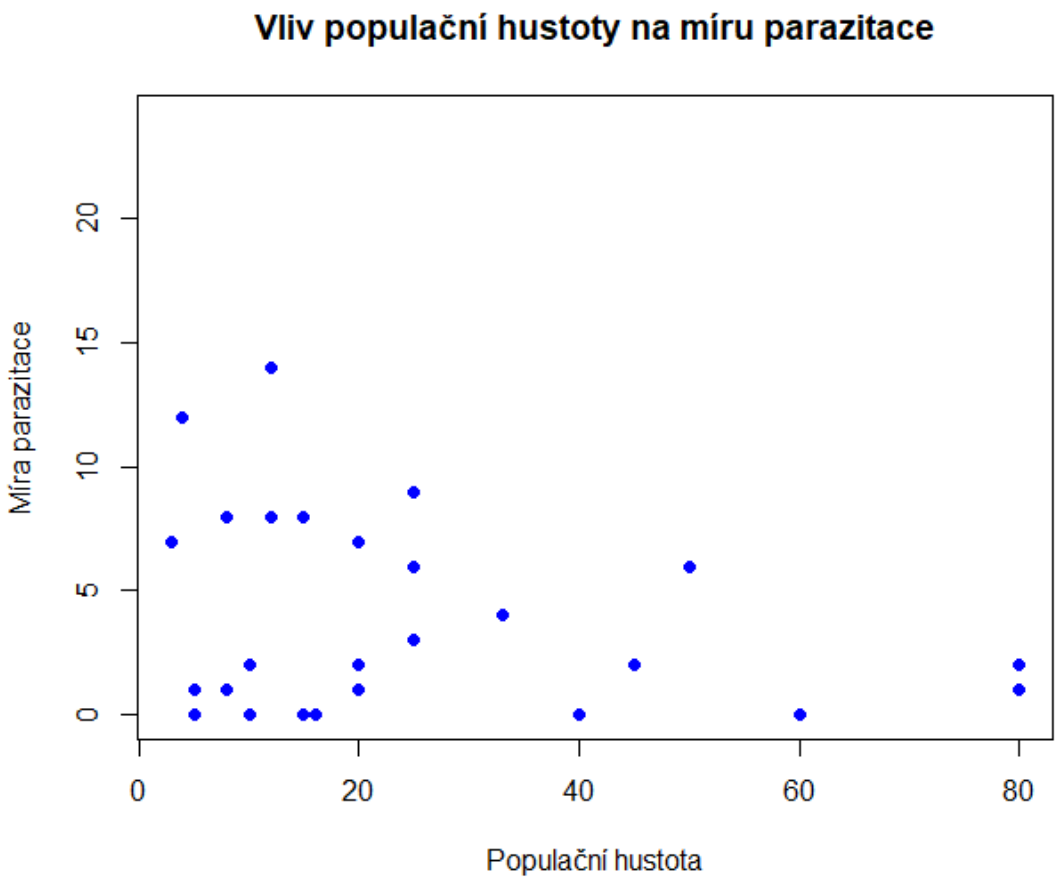
Z výsledku statistické analýzy dat je patrné, že vosička Dinocampus coccinellae zřejmě nepreferovala ani jeden ze zkoumaných druhů slunéček ($P = 0{,}452$; Obrázek 9). Detailnější rozbor tohoto výsledku naleznete v diskuzi.



Obrázek č. 8 – Graf znázorňující míru parazitace mezi oběma druhy sluněček – Coccinella septempunctata (C7) a Harmonia axyridis (Haxy). Míra parazitace je zde udávána v procentech.

3.3 Vliv populační hustoty

Na základě analýzy dat, při které byla vynechána jedna velmi odlehlá hodnota, jsem prokázala, že míra parazitace byla průkazně ovlivněna populační hustotou hostitelů ($P < 0{,}001$). Kupodivu však míra parazitovanosti vosičkou Dinocampus coccinellae klesala se zvyšující se populační hustotou sluněček (Obrázek 10).



Obrázek č. 9 – Graf znázorňující vztah mezi populační hustotou hostitelů a míru parazitace vosičkou Dinocampus coccinellae. Míra parazitace je zde udávána v procentech.

4 Diskuze

Přestože z analýzy porovnávající míru úspěšné parazitace mezi Českou republikou a Estonskem (viz obrázek č. 7 a obrázek č. 8) vychází jako více parazitované Estonsko, tak se vyšší míry parazitovnosti vyskytovaly v českých populacích, u kterých ve dvou případech byly naměřeny hodnoty přesahující 40 % u obou druhů sluněčeк (viz příloha č. 1). Mimo Českou republiku doposud nebyla popsána míra úspěšné parazitace u *Harmonia axyridis* vyšší než 30 %, kdežto v České republice byla naměřena rekordní hodnota míry úspěšné parazitace 46,3 % (Knapp et al. 2019). Toto zkreslení dle mého názoru je dané hlavně malým datasetem z Estonska, kde bylo sebráno pouze 9 populací, z nichž pouze u jediné populace z pobřežní lokality Kallaste (s nejmenším počtem sebraných jedinců - 46) se následně v laboratoři nevylíhl žádný parazitoid. Kdežto populací, kde se nevylíhl žádný parazitoid, bylo v České republice 8 a vzorky byly zpravidla větší, než z oné estonské populace (80, 134, 88, 53, 59, 97, 120, 64) a ze spousty velkých populací se vylíhlo jen pár jedinců. Například na lokalitě Malá Amerika bylo v březnu 2018 sebráno 132 jedinců, z nichž se vylíhli pouze 3 parazitoidi. Z těchto dat tedy vychází, že průměrná parazitace je v Estonsku 8,8 % (za rok 2019) a v České republice je průměrná míra parazitace 6,8 %, kdy v České republice postupně u obou pozorovaných druhů klesala, proto by bylo ideální se do Estonska vrátit a sběr opakovat, ideálně sebrat více populací o více jedincích a zjistit, jestli se v estonských populacích míra úspěšné parazitace také snižuje, či nikoliv.

Pokud porovnáme míru parazitace u českých a estonských populací pouze sluněčka sedmitečného (sluněčko východní v Estonsku zatím nebylo zaznamenáno), zjistíme, že byť na začátku sběru dat, tedy v roce 2017 byla průměrná míra parazitace v České republice 26,6 %, v roce 2019 byla míra úspěšné parazitace pouhých 1,2 % a v Estonsku v témže roce dosahovala 8,8 %. V tomto porovnání už nemůžeme mluvit o neporovnatelném datasetu, neboť v Estonsku bylo odchyceno 914 jedinců o průměrné populační hodnotě 26 jedinců na 15 minut sběru a v České republice bylo odchyceno 579 jedinců o populační hustotě 27 jedinců na 15 minut sběru.

Nejpravděpodobnější příčinou takhle drastického snížení míry úspěšné parazitace Coccinella septempunctata je možná adaptace na Dinocampus coccinellae. Základem parazitace je úspěšná ovipozice parazitoida, tedy nakladení vajíček do těla hostitele (Balduf 1926). K tomu ale parazitoid potřebuje, aby bylo sluněčko v pohybu, neboť jeho ovipozitor přes krovky neprojde a potřebuje se tedy dostat ke spodní části hostitelova těla. Pokud se sluněčko nehýbe, snaží se ho parazitoid klepáním tykadel vyrušit a uvést do pohybu (Silva et al. 2012). Pokud by u sluněčka sedmitečného proběhla adaptace na tuto parazitoidovu provokaci, mohlo by to razantně snížit míru úspěšné parazitace.

Knapp et al. (2019) uvedli, že Dinocampus coccinellae nepreferuje ani jeden z uvedených druhů (jak je patné z obrázku č. 9), ale Harmonia axyridis může být

pro Dinocampus coccinellae více atraktivní, neboť je obecně více aktivní, než Coccinella septempunctata (Roy et al. 2016), což by mohlo souviset s tvrzením, že se mohla slunéčka sedmitečná adaptovat na Dinocampus Coccinellae a v jeho přítomnosti snížit pohybovou aktivitu. Takové tvrzení by se mohlo potvrdit laboratorními pokusy, kdy by se spolu s parazitoidem zavřely do petriho misky jedinci obou druhů, ideálně podobně veliké samice a do jiné misky podobně velcí samci. Popřípadě nepářené samce dát do petriho misek, kde předtím pobývaly samice. Pach přítomnosti samiček by mohl samce obou druhů vyprovokovat k pohybu a hledaní samic, kde by se pak mohla sledovat preference parazitace Dinocampus coccinellae. Následně by se mohla provést série podobných pokusů, kde by byly vybráni větší samice i větší samci Coccinella septempunctata a znatelně menší samice a samci Harmonia axyridis a bylo by sledováno, zda Dinocampus coccinellae preferuje naklást vajíčka do větších jedinců, kteří představují více tukových zásob jako zdroj potravy pro čerstvě vylíhlé larvy nebo do jedinců, kteří mají vyšší pohybovou aktivitu a jsou pro lumčíka snadnějším cílem a ušetřenou energií, kterou může vynaložit na ovipozici dalších hostitelů. Ze současných dat vychází, že Dinocampus coccinellae nepreferuje ani jeden z uvedených druhů. Pro porovnání preference mezi Harmonia axyridis a Coccinella septempunctata byly použity primárně data z českých populací, neboť Harmonia axyridis v Estonsku prozatím nebyla evidována. Míra úspěšné parazitace ale nemusí nutně vypovídat o preferenci parazitoida, ale je z veliké části také dána úspěšností larválního vývoje v hostiteli. Je proto potřeba dalších podrobnějších studií, které se na úspěšnost larválního vývoje v různých druzích hostitele zaměří.

Snížení úspěšné míry parazitace u Coccinella septempunctata by mohlo souviset i s možnou adaptací Dinocampus coccinellae na slunéčka Harmonia axyridis, která se dříve jevila jako suboptimální hostitel, jehož imunitní systém byl schopný velmi efektivně zlikvidovat velikou část vajíček (Firlej et al. 2012). I pro tuto teorii by bylo potřeba dalšího laboratorního výzkumu. Byť se od roku 2016, kdy byla míra úspěšné parazitace u Harmonia axyridis 26,1 % také postupně snížila, nebyl tento rozdíl tak drastický jako u Coccinella septempunctata, neboť v roce 2019 byla míra úspěšné parazitace 6,2 %. Tyto výsledky mohly být ovlivněny několika faktory. Samozřejmě musíme brát v úvahu, že slunéčka se nenachází stabilně na jednom místě, ale cestují za potravou (mšicemi), které se vyskytují sporadicky dle aktuálních klimatických a ekologických podmínek i v závislosti na aktuálně rostoucích hostitelských rostlinách. Pokud je tedy populace sebrána na místě, kde se nachází čerstvě a nejsou zrovna žádní nově vylíhlí dospělci parazitoidů přítomni, nebude pravděpodobně infikovaná ani daná populace (pokud nebyla infikovaná na předchozí lokalitě). Na takovém místě pak bývá vyšší populační hustota a nižší míra parazitace (viz obrázek č. 10), takže je nachytaná veliká populace, ze které se nevylíhne žádný parazitoid, což je v datech velmi znát. Výsledek vlivu populační hustoty na míru parazitace mohl být částečně i zkreslený daty z Estonska, kde na většině lokalit byla relativně nízká populační hustota a populace zároveň byly velmi proparazitované.

Vosička Dinocampus coccinnellae má několik nových generací do roka a nejvyšší míra parazitace je naměřena po vylíhnutí nové generace v rámci jedné populace slunéček (Belnavis 1988). Bylo by tedy vhodné do budoucna sbírat populace v určitých časových intervalech na téměř stejných lokalitách. Z těchto dat by se následně mohla statisticky udat průměrná míra úspěšné parazitace daného roku, neboť by sběr dat už nebyl zcela náhodný. Z našeho náhodného sběru dat vyšlo, že čím nižší populační hustota, tím vyšší míra parazitace, což opět může souviset s migrací slunéček a nově vylíhlými generacemi parazitoidů, sběr dalších dat je pro potvrzení tohoto výsledku tedy nevyhnutelný.

Slunéčka byla v laboratoři po dobu 4 týdnů, během této doby i přes kvalitní péči některá slunéčka zahynula. Tato úmrtí jsme zaznamenávali až v roce 2019. Z českých 1405 jedinců jich zahynulo 309 jedinců a z estonských 914 jedinců jich zahynulo 399. Tato úmrtnost by také měla být prozkoumána, neboť studii, která by se zaobírala čistě úmrtností slunéček během parazitace jsem nenalezla a předpokládám tedy, že prozatím napsána není. Je jistá pravděpodobnost, že by slunéčka mohla zemřít "stářím", ale osobně si myslím, že by část mohla být infikovaná a mohla zemřít, když je parazitoid stále v larválním stádiu uvnitř svého hostitele. Například chybou parazitoida, který poškodil některý z životně důležitých orgánů nebo v rámci boje larev (Ceryngier et al. 2017).

5 Závěr

Cílem této práce bylo zdokumentovat vztah mezi parazitoidem *Dinocampus coccinellae* a slunéčky *Coccinella septempunctata* a *Harmonia axyridis* a popsat míru úspěšné parazitace, která je ovlivněna jak biologickými, tak abiotickými faktory a může se v rámci krátkých vzdáleností v řádu jednotek až desítek kilometrů velmi lišit.

V rámci experimentální části bylo sebráno 4939 jedinců druhů *Coccinella septempunctata* a *Harmonia axyridis* z České republiky a Estonska, z nichž úspěšná parazitace proběhla u 491 jedinců. V rámci statistické analýzy dat bylo prokázáno, že míra úspěšné parazitace je podmíněna populační hustotou (kupodivu čím menší hustota, tím vyšší míra parazitace) a byl prokázán i vliv geografického původu populací slunéček (v Estonsku byla míra úspěšné parazitace vyšší, než v České republice), naopak nebyla prokázána preference vosiček *Dinocampus coccinellae* k jednomu či druhému druhu zkoumaných slunéček. V sebraných datech byl také pozorován procentuální pokles míry úspěšné parazitace v rámci České republiky. Výsledky své práce hodnotím jako velmi zajímavé a cíle považuji za splněné.

Nemalá část jedinců během laboratorní péče zemřela, dle mého názoru částečně i vlivem neúspěšné parazitace. Tímto směrem bych chtěla pokračovat ve své diplomové práci a letos sebrané populace slunéček bych ráda podrobila po úmrtí pitvě, zdali v nich objevím stopy parazitace či samotnou larvu *Dinocampus coccinellae*. A pro lepší stanovení faktorů, které ovlivňují míru úspěšné parazitace bych ráda další výzkum doplnila o co největší množství doplňující informací jak ze sběru populací slunéček, tak i z laboratorních pokusů. Výsledky své bakalářské práce i budoucí diplomové práce bych ráda v budoucnu prezentovala na některé odborné konferenci, či publikovala v odborném časopise.

6 Přehled literatury a použitých zdrojů

Alessina, S., Pascual, M., 2007: Network structure, predator–prey modules, and stability in large food webs pages. Theoretical Ecology. 1: 55–64.

Anderson, R. M., 1982: The population dynamics of infectious diseases: theory and applications, Population and Community Biology Series. Springer-Science + Business Media, B.V, Dordrecht. 368s.

Anderson, J.M.E., Hales, D.F., van Brunschot, K.A., 1986: Parasitisation of coccinellids in Australia. In: Hodek, I. (eds): Ecology of aphidophaga. Academia, Prague. 562 s.

Andow, D.A., Risch, S.J., 1985: Predation in diversified agroecosystems: relations between a coccinellid predator Coleomegilla maculata and its food. Journal of applied ecology. 22: 357–372.

Andrade, T.O., Hervé, M., Outreman, Y., Krespi, L., van Baaren, J. 2013: Winter host exploitation influences fitness traits in a parasitoid. Entomologia Experimentalis et Applicata. 147: 167– 174.

Balduf, W.V., 1926: The bionomics of Dinocampus coccinellae Schrank. Annals of the entomological society of America. 19: 465–489.

Belnavis, D.L. 1988: Host exploitation by Dinocampus coccinellae (Schrank) (Hymenoptera: Braconidae). Oregon State University, Entomology, Oregon. 108 s. (Diplomová práce). "Nepublikováno". Dep. Oregon State University Libraries & Press.

Ben-Ari, M., Gish, M., Inbar, M. 2015: Walking aphids can partake in within-field dispersal to distant plants. Basic and Applied Ecology. 16: 162– 171.

Beyene , Y., Hofsvang, T., Azerefegne, F., 2007: Population dynamics of tef epilachna (Chnootriba similis Thunberg) (Coleoptera, Coccinellidae) in Ethiopia . Crop Protection. 26: 1634–1643.

Biddinger, D.J., Weber, D.C., Hull L.A., 2009: Coccinellidae as predators of mites: Stethorini in biological control. Biological Control. 51: 268-283.

Blount , J. D., Speed M.P., Ruxton, G.D., Stephens, P.A., 2009: Warning displays may function as honest signals of toxicity. Proceedings of the Royal Socociety B. 276: 871–877.

Bledsoe, L.W., Flanders, R.V., Edwards, R.C., 1983: Morphology and development of the immature stages of Pediobius foveolatus (Hymenoptera: Eulophidae). Annals of the entomological society of America. 76: 953–957.

Brown, P.M.J., Adriaens, T., Bathon, H., Cuppen, J., Goldarazena, A., Hägg, T., Kenis, M., Klausnitzer, B.E.M., Kovář, I., Loomans, J.M., Majerus, M.E.N.,

Nedvěd, O., Pedersen, J., Rabitsch, W., Roy, H.E., Ternois, V., Zakharov, I.A., Roy, B.D., 2008: Harmonia axyridis in Europe: spread and distribution of a non-native coccinellid. Biocontrol. 53: 5–21.

Brown, P.M.J., Thomas, C.E., Lombaert, E., Jeffries, D.L., Estoup, A., Lawson Handley, L.J., 2011: The global spread of Harmonia axyridis (Coleoptera: Coccinellidae): distribution, dispersal and routes of invasion. Biocontrol. 56: 623-641.

Carter, N., Dixon, A.F.G., 1984: Honeydew: an arrestant stimulus for coccinellids. Ecological entomology. 9: 383–387.

Cicek, K., Mermer, A., 2007: Food composition of the marsh frog, Rana ridibunda Pallas, 1771, in Thrace. Turkish Journal of Zoology. 31: 83–90.

Ceryngier, P., Roy, H.E., Poland, R.L., 2012: Natural enemies of ladybird beetles. In: Hodek I, van Emden HF, Honěk A (eds) Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae). Wiley, Oxford. 375–443.

Ceryngier, P., Nedvěd, O., Grez, A.A., Riddick, E.W., Roy, H.E., Martin, G.S., Steenberg, T., Veselý, P., Zaviezo, T., Zuniga-Revioso, A., Haelewaters, D., 2018: Predators and parasitoids of the harlequin ladybird, Harmonia axyridis, in its native range and invaded areas. Biological Invasions. 20: 1009–1031.

Conrad, A., 2005: Adalia bipunctata als Beute von Gomphus fl avipes (Coleoptera: Coccinellidae; Odonata: Gomphidae). Libellula. 24 : 237–239.

Coutanceau, J., 2006: Harmonia axyridis (Pallas, 1773): une coccinelle asiatique introduite, acclimatée et en extension en France. Bulletin de la Societé entomologique de France. 111: 395–401.

Cromartie, R. I. T., 1959: Insect pigments . Annual Review of Entomology. 4: 59-73.

Davis, D.S., Stewart, S.L., Manica, A., Majerus, M.E.N., 2006: Adaptive preferential selection of female coccinellid hosts by the parasitoid wasp Dinocampus coccinellae (Hymenoptera: Braconidae). European Journal of Entomology. 103: 41–45.

DeBach, P., Rosen, D., 1991: Biological Control by Natural Enemies, 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge. 456 s.

Dixon, A.G.F., 2000: Insect predator-prey dynamics: ladybird beetles and biological control. Cambridge University Press, Cambridge. 268 s.

Disney, R.H.L., Majerus, M.E.N., Walpole, M.J., 1994: Phoridae (Diptera) parasitising Coccinellidae (Coleoptera). Entomologist. 113: 28–42.

Durska, E., Ceryngier, P., Disney, R.H.L., 2003: Phalacrotophora beuki (Diptera: Phoridae), a parasitoid of ladybird pupae (Coleoptera: Coccinellidae). European Journal of Entomology. 100: 627–630.

Eggleton,P., Belshaw, R., 1992: Insect parasitoids: an evolutionary overview. Philosophical Transactions of the Royal Society B. 337 (1279): 1–20.

Evans, E.W., Richards, D.R., 1997: Managing the dispersal of ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae): use of artificial honeydew to manipulate spatial distributions. Entomophaga. 42: 93–102.

Feener Jr, D.H., Brown, B., 1997: Diptera as parasitoid. Annual review of entomology. 42: 73-97.

Ferran, A,, El-Arnaouty, S.A., Beyssat-Arnaouty, V., Galal, H., 2000: Introduction and release of the coccinellid Harmonia axyridis Pallas for controlling Aphis craccivora Koch on faba beans in Egypt. Egyptian Journal of Biol Pest Control. 10: 129–136.

Firlej, ., Girard, P.A., Brehélin, M., Coderre, D., Boivin, G., 2012: Immune Response of Harmonia axyridis (Coleoptera: Coccinellidae) Supports the Enemy Release Hypothesis in North America. Annals of the Entomological Society of America 105: 328-338.

Fisher, R.C., 1961: A study in insect multiparasitism: I. host selection and oviposition. Journal of Experimental Biology. 38 (2): 267–275.

Fox , L.R., 1975: Cannibalism in natural populations. Annual Review of Ecology and Systematics. 6: 87 – 106.

Gaigher, R., Pryke, J.S., Samways, M.J., 2015: High parasitoid diversity in remnant natural vegetation, but limited spillover into the agricultural matrix in South African vineyard agroecosystems. Biological Conservation. 1: 69-74.

Geoghegan, I.E., Majerus, T.M.O., Majerus, M.E.N., 1998: Differential parasitisation of adult and pre-imaginal Coccinella septempunctata (Coleoptera: Coccinellidae) by Dinocampus coccinellae (Hymenoptera: Braconidae). European Journal of Entomology. 95: 571–579

Gerson , U., O ' Connor, B.A., Houck, M.A., 1990: Acari . In D. Rosen (ed.). Armored Scale Insects: Their Biology, Natural Enemies and Control . Elsevier, Amsterdam. 77 – 97.

Giorgi, J.A., Vandenberg, N.J., McHugh, J.V, Forrester, J.A., Slipinski, A., Miller, K.B., Shapiro, L.R., Whiting, M.F., 2009: The evolution of food preferences in Coccinellidae . Biological Control. 51: 215–231.

Gomiero, L.M., Manzatto, A.G., Braga, F.M.S., 2008: The role of riverine forest for food supply for the omnivorous fish Brycon opalinus Cuvier, 1819 (Characidae) in the Serra do Mar, Southeast Brazil . Brazilian Journal of Biology. 68: 321–328.

Gordon, R.D., 1985: The Coccinellidae (Coleoptera) of America North of Mexico. Journal of the New York Entomological Society. 93: 1–912.

Grez, A., Zaviezo, T., Gonzalez, G., Rothmann, S., 2010: Harmonia axyridis in Chile: a new threat. Ciencia e Investigación Agraria. 37: 145–149.

Haddrill, P.R., Shuker, D.M., Mayes, S., Majerus, M.E.N., 2007: Temporal effects of multiple mating on components of fi tness in the two - spot ladybird, Adalia bipunctata (Coleoptera: Coccinellidae) . European Journal of Entomology. 104: 393–398.

Harmon, J.P., Stephens, E., Losey, J., 2007: The decline of native coccinellids (Coleoptera: Coccinellidae) in the United States and Canada. Journal of Insect Conservation. 11: 85–94.

Heimpel, G. E., 2019: Linking parasitoid nectar feeding and dispersal in conservation biological control. Biological Control. 1: 36-41.

Henri, D.C., van Veen, F.J.F., 2011: Body size, life history and the structure of host-parasitoid networks. Advances in Ecological Research. 45: 135– 180.

Hodek, I., 1958: Influence of temperature, relative humidity and photoperiodicity on the speed of development of Coccinella septempunctata L. Časopis Československé společnosti entomologické. 55: 121–141.

Hodek , I., 1960: The influence of various aphid species as food for two lady - birds Coccinella 7 - punctata L. and Adalia bipunctata L . In The Ontogeny of Insects.(Proceedings of a Symposium, Praha 1959). Academia: Prague. 314 – 316.

Hodek, I., 1996: : Diapause development, diapause termination and the end of diapause (Point of view). European Journal of Entomology. 93: 519-523.

Hodek, I., Honěk, A., 2009: Scale insects, mealybugs, whiteflies and psyllids (Hemiptera, Sternorrhyncha) as prey of ladybirds. Biological Control. 51: 232–243.

Hodek, I., Van Emden, H.F., Honěk, A., 2012: Ecology and Behaviour of the Ladybird Beetles (Coccinellidae). Willey-Blackwell, Chichester. 561 s.

Holloway, G.J., de Jong, P.W., Brakefi, P.M., de Vos, H., 1991: Chemical defence in ladybird beetles (Coccinellidae). I. Distribution of coccinelline and individual variation in defence in 7-spot ladybird (Coccinella septempunctata). Chemoecology. 2 : 7–14.

Honěk, A., 1979: Plant density and occurrence of Coccinella septempunctata and Propylea quatuordecimpunctata (Coleoptera, Coccinellidae) in cereals. Acta Entomologica Bohemoslovaca. 76: 308–312.

Honěk, A,. 1980: Population density of aphids at the time of settling and ovariole maturation in Coccinella septempunctata (Coleoptera: Coccinellidae). Entomophaga 25: 427–430.

Honěk, A., 1985: Activity and predation of Coccinella septempunctata adults in the field (Coleoptera: Coccinellidae). Zeitschrift für Angewandte Entomologie. 100: 399–409.

Honěk, A., 1996: Life history and development . In Hodek, I. and Honěk, A. (eds). Ecology of Coccinellidae . Kluwer Academic Publishers, Dordrecht . 61–93.

Honěk, A., Kocourek, F., 1990: Temperature and development time in insects: a general relationship between thermal constants . Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie. 117: 401–439.

Honěk, A., Martínková, Z., Pekař, S., 2005: Temporal stability of morph frequency in central European populations of Adalia bipunctata and A . decempunctata (Coleoptera, Coccinellidae) . European Journal of Entomology. 102: 437–442.

Howard, N.F., Landis, B.J., 1936: Parasites and predators of the Mexican bean beetle in the United States . U. S. Department of Agriculture. 418 : 12

Huang, Z., Ren, S., Musa, P.D., 2008: Effects of temperature on development, survival, longevity, and fecundity of the Bemisia tabaci Gennadius (Homoptera: Aleyrodidae) predator, Axinoscymnus cardilobus (Coleoptera: Coccinellidae). Biological Control. 46: 209–215.

Hunt, T., Bergsten, J., Levkanicova, Z., Papadopoulou, A., John, O.S., Wild, R., Hammond, P.M., Ahrens, D., Balke, M., Caterino, M.S., Gomez-Zurita, J., Ribera, I., Barraclough, T.G., Bočáková, M., Bočák, L., Vogler, A.P., 2007: A comprehensive phylogeny of beetles reveals the evolutionary origins of a superradiation. Science. 318: 1913–1916.

Hurst, G.D.D., Sharpe, R.G., Broomfield, A.H., Walker, L.E., Majerus, T.M.O., Zakharov, I.A., Majerus, M.E.N., 1995: Sexually transmitted disease in a promiscuous insect, Adalia bipunctata. Ecological Entomology. 20: 230–236.

Hussain, K.J., Shanthi, R., Sanjayan, K.P., Muralirangan, M.C., 2006: Influence of weeds, natural enemy complex and abiotic factors on the population of Hennosepilachna vigintioctopunctata F. in a brinjal agroecosystem of Tamil Nadu. In: Ignacimuthu, S., Jayaraj, S. (Eds.), Biodiversity and Insect Pest Management. Narosa, New Delhi. 346–353.

Ingels, B., Aebi, A., Hautier, L., van Leeuwen, T., De Clercq, P. 2013: Molecular analysis of the gut contents of Harmonia axyridis (Coleoptera: Coccinellidae) as a method for detecting intra-guild predation by this species on aphidophagous predators other than coccinellids. European Journal of Entomology. 110: 567–576.

Iperti, G., 1964: Les parasites des Coccinelles aphidiphages dans les Basses-Alpes et les Alpes-Maritimes. Entomophaga. 9 :153–180.

Iperti, G., 1966: Comportement naturel des Coccinelles aphidiphages du Sud-Est de la France. Leur type de spécificité, leur action prédatrice sur Aphis fabae L. Entomophaga. 11: 203–210.

Kadono - Okuda, K., Sakurai, H., Takeda, S., Okuda, T., 1995: Synchronous growth of a parasitoid, Perilitus coccinellae , and teratocytes with the development of the host, Coccinella septempunctata . Entomologia Experimentalis et Applicata. 75: 145–149.

Knapp, M., Řeřicha, M., Maršíková, S., Harabiš, F., Kadlec, T. Nedvěd, O., Teder, T., 2019: Invasive host caught up with a native parasitoid: field data reveal high parasitism of Harmonia axyridis by Dinocampus coccinellae in Central Europe. Biological Invasions 9: 2795–2802.

Knapp, M., Řeřicha, M., Haelewaters, D., González, E., 2022: Fungal ectoparasites increase winter mortality of ladybird hosts despite limited effects on their immune system. Proceedings of Royal Socociety B. 289: 20212538.

Koide, T., 1961: Observations on Perilitus coccinellae (Schrank). Gensei.11:¨1–5.

Koch , R.L., Burkness, E.C., Wold Burkness, S.J., Hutchinson, W.D., 2004 : Phytophagous preferences of the multicolored Asian lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae) for autumn - ripening fruit . Journal of Economic Entomology. 97: 539–544.

Koch, R.L., Galvan, T.L., 2008: Bad side of a good beetle: the North American experience with Harmonia axyridis. Biocontrol 53:23–35

Koch, R.L., Venette, R.C., Hutchison, W.D., 2006: Invasions by Harmonia axyridis (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) in the Western Hemisphere: implications for South America. Neotropical Entomology. 35: 421–434.

Komai, T., Chino, M., Hosino, Y. 1950: Contributions to the evolutionary genetics of the lady-beetle, Harmonia. I. Geographic and temporal variations in the relative frequencies of the elytral pattern types and in the frequency of elytral ridge. Genetics. 35: 589–601.

Komai ,T., 1956: Genetics of ladybeetles. Advances in Genetics. 8: 155–189.

Koyama, S., Majerus, M.E.N., 2008: Interactions between the parasitoid wasp Dinocampus coccinellae and two species of coccinellid from Japan and Britain. Biocontrol. 53: 253–264.

Lafferty, K.D., Allesina, S., Arim, M., Briggs, C.J., De Leo, G., Dobson, A.P., Dunne, J.A., Johnson, P.T.J., Kuris, A.M., Marcogliese, D.J., Martinez, N.D., Memmott, J., Marquet, P.A., McLaughlin, J.P., Mordecai, E.A., Pascual, M., Poulin, R., Thieltges, D.W., 2008: Parasites in food webs: the ultimate missing links. Ecology Letters. 11: 533-546.

Lanzoni , A., Accinelli, G., Bazzocchi, G.G., Burgio, G., 2004: Biological traits and life table of the exotic Harmonia axyridis compared with Hippodamia variegata , and Adalia bipunctata (Coleoptera: Coccinellidae). Journal of Applied Entomology. 128: 298-306.

Laurent, P., Braekman, J.P., Daloze, D., 2005: Insect chemical defense. Topics in Current Chemistry. 240: 167–229.

Lombaert, E., Malausa, T., Devred, R., Estoup, A., 2008: Phenotypic variation in invasive and biocontrol populations of the harlequin ladybird, Harmonia axyridis. Biocontrol. 53: 89–102.

Lommen, S.T.E., Middendorp, C.W., Luijten, C.A., van Schelt, J., Brakefiled, P.M., de Jong, P.W., 2008: Natural flightless morphs of the ladybird beetle Adalia bipunctata improve biological control of aphids on single plants. Biological Control. 47: 340 – 346.

Lu, W.H., Souphanya, P., Montgomery, M.E., 2002: Descriptions of immature stages of Scymnus (Neopullus) sinuanodulus Yu and Yao (Coleoptera: Coccinellidae) with notes on life history. The Coleopterist Bulletine. 56: 127–141.

Lundgren, J. G., Hesler, S., Tilmon, K., Dashiel, K., Scott, R., 2009: Direct effects of soybean varietal selection and Aphis glycines-resistant soybeans on natural enemies. Arthropod-Plant Interactions. 3: 9-16.

Maeta, Y., 1969: Biological studies on the natural enemies of some coccinellid beetles. I. On Perilitus coccinellae (Schrank). Kontyu. 37: 147–166.

Majerus, M.E.N., 1994: Ladybirds (New Naturalist Series). HarperCollins, London. 367 s.

Majerus, M.E.N., 1997: Parasitization of British ladybirds by Dinocampus coccinellae. British journal of entomology and natural history. 10: 15-24.

Majerus, M.E.N., Geoghegan, I.E., Majerus, T.M.O., 2000: Adaptive preferential selection of young coccinelid hosts by the parasitoid wasp Dinocampus coccinellae (Hymnoptera: Braconidae). European Journal of Entomology 97:161–164.

Majerus, M.E.N., Sloggett, J.J., Godeau, J.F., Hemptinne, J.L., 2007: Interactions between ants and aphidophagous and coccidophagous ladybirds. Population Ecology. 49: 15–27.

Maqbool, A., Ahmed, I., Kieltyk, P., Ceryngier, P., 2018: Dinocampus coccinellae (Hymenoptera: Braconidae) utilizes both Coccinellini and Chilocorini (Coleoptera: Coccinellidae: Coccinellinae) as hosts in Kashmir Himalayas. European Journal of Entomology. 115: 332–338.

Marples, N.M., Brakefield, P.M., Cowie, R.J., 1989: Differences between the 7 - spot and 2 - spot ladybird beetles (Coccinellidae) in their toxic effects on a bird predator. Ecological Entomoly. 14: 79–84.

Masaki, S., 1980: Summer diapause . Annual Review of Entomology. 25: 1–25.

May, R.M., 1974: Stability and complexity in model ecosystems: monographs in population biology. Princeton University Press. 247 s.

Michaud, J.P., Grant, A.K., 2004: Adaptive significance of sibling egg cannibalism in Coccinellidae: comparative evidence from three species. Annals of the Entomological Society of America. 97: 710–719.

Mizer, A.V., 1970: On eating of beetles from Coccinellidae family by birds. Vestnik Zoologii. 6: 21–24.

Moore, B.L., Brown, W.V., Rothschild, M., 1990: Methylalkylpyrazines in aposematic insects, their hostplants and mimics . Chemoecology. 1: 43–51.

Nakamura, K., 1976: Studies on the population dynamics of the 28 - spotted lady beetle, Henosepilachna vigintioctopunctata F. I. Analysis of life tables and mortality process in the field population . Japanese Journal of Ecology. 26: 49–59.

Nalepa, C.A., Kidd, K.A., 2002: Parasitism of the multicolored Asian lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae) by Strongygaster triangulifer (Diptera: Tachinidae) in North Carolina. Journal of Entomological Science. 37: 124–127.

Nalepa, C.A., Weir, A., 2007: Infection of Harmonia axyridis (Coleoptera: Coccinellidae) by Hesperomyces virescens (Ascomycetes: Laboulbeniales): role of mating status and aggregation behavior . Journal of Invertebrate Pathology. 94: 196–203.

Nedvěd, O., Háva, J., Kulíková, D. 2015: Record of the invasive alien ladybird Harmonia axyridis (Coleoptera, Coccinellidae) from Kenya. ZooKeys. 106: 77-81.

Nentwig, W., 1983: The prey of web-building spiders compared with feeding experiments (Araneae: Aranelidae, Linyphiidae, Pholcidae, Agelenidae). Oecologia. 56: 132–139.

Nentwig, W., 1986: Non-webbuilding spiders: prey specialists or generalists? Oecologia. 69: 571–576.

Obata, S., Hidaka, T., 1987: Ejection and ingestion of the spermatophore by the female ladybird beetle, Harmonia axyridis Pallas (Coleoptera: Coccinellidae). The Canadian Entomologist. 119: 603–604.

Obryck,i J.J., 1989: Parasitization of native and exotic coccinellids by Dinocampus coccinellae (Schrank) (Hymenoptera: Braconidae). Journal of Kansas Entomological Society. 62: 211–218.

Obryck,i J.J., Harwood, J.D., Kring, T.J., O'Neil, R.J., 2009: Aphidophagy by Coccinellidae: application of biological control in agroecosystems Biological Control, 51: 244-254.

Obryck,i J.J., Tauber, M.J., 1981: Phenology of three coccinellid species: thermal requirements for development. Annals of the Entomological Society of America. 74: 31–36.

Ogloblin, A., 1924: Le role du blastoderme extraembryonnaire du Dinocampus terminatus Nees pendant l' etat larvaire. Věstník Královské české společnosti nauk. 2: 1–27.

Okamoto, H., 1961: Comparison of ecological characters of the predatory ladybird Coccinella septempunctata bruckii fed on the apple grain aphids, Rhopalosiphum prunifoliae and the cabbage aphids, Brevicoryne brassicae. Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology. 5: 277–278.

Omkar, O., Mishra, G., 2005: Evolutionary signifi cance of promiscuity in an aphidophagous ladybird, Propylea dissecta (Coleoptera: Coccinellidae). Bulletin of Entomological Research. 95: 527–533.

Perry, J.C., Roitberg, B.D., 2005: Ladybird mothers mitigate offspring starvation risk by laying trophic eggs. Behavioral Ecology and Sociobiology. 58: 578–586.

Pettersson, J., Ninkovic, V., Glinwood, R., Al Abassi, S., Birkett, M.A., Pickett, J., 2008: Chemical stimuli supporting foraging behaviour of Coccinella septempunctata L.. Coleoptera: Coccinellidae): volatiles and allelobiosis. Applied Entomology and Zoology. 43: 315–321.

Poulin, R., Randhawa, L., Haseeb, S., 2015: Evolution of parasitism along convergent lines: from ecology to genomics. Parasitology. 142: 1-15.

Poutsma, J., Loomans, A.J.M., Aukema, B., Heijerman, T., 2008: Predicting the potential geographical distribution of the harlequin ladybird, Harmonia axyridis, using the CLIMEX model. Biocontrol. 53: 103–125.

Qureshi, J.A., Stansly, P.A., 2009: Exclusion techniques reveal significant biotic mortality suffered by Asian citrus psyllid Diaphorina citri (Hemiptera: Psyllidae) populations in Florida citrus. Biological Control, 50: 129–136.

Rana, J.S., Kakker, J., 2000: Biological studies on 7 - spot ladybird beetle, Coccinella septempunctata L. with cereal aphid, Sitobion avenae (F.) as prey. Cereal Research Communications. 28: 449–454.

Riddick, E.W., Dively, G., Barbosa, P., 2000: Season - long abundance of generalist predators in transgenic versus nontransgenic potato fields. Journal of Entomological Science. 35: 349–359.

Riddick, E.W., Cottrell, T.E., Kidd, K.A., 2009: Natural enemies of the Coccinellidae: parasites, pathogens, and parasitoids. Biological Control. 51: 306-312.

Richerson, J.V., DeLoach, C.J., 1972: Some aspects of host selection by Perilitus coccinellae. Annals of the Entomological Society of America. 65: 834–839.

Ries, L., Fletcher, R.J., Battin, J., Sisk, T.D., 2004: Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics. 35: 491–522.

Robertson , J.A., Whiting, M.F., McHugh, J.V., 2008: Searching for natural lineages within the Cerylonid Series (Coleoptera: Cucujoidea). Molecular Phylogenetics and Evolution. 46: 193–205.

Roy, H.E., Rudge, H., Goldrick, L., Hawkins, D., 2007: Eat or be eaten: prevalence and impact of egg cannibalism on two - spot ladybirds, Adalia bipunctata. Entomologia Experimentalis et Applicata. 125: 33–38.

Roy, H.E., Brown, P.M.J., 2015: Ten years of invasion: Harmonia axyridis (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) in Britain. Ecological Entomoly. 40: 336–348.

Roy, H.E., Brown, P.M.J., Adriaens, T., Berkvens, N., Borges, I., Clusella Trullas, S., Comont, R., De Clercq, P., Eschen, R., Estoup, A., Evans, E.W., Facon, B., Gardiner, M.M., Gil, A., Grez, A.A., Guillemaud, T., Haelewaters, D., Herz, A., Honěk, A., Howe, A.G., Hui, C., Hutchinson, W.D., Kenis, M., Koch, R.L., Kulfan, J., Lawson Handley, L., Lombaert, E., Loomans, A., Losey, J., Lukashuk, A.O., Maes, D., Magro, A., Murray, K.M., San Martin, G., Martínková, Z., Minnaar, I.A., Nedvěd, O., Orlova-Bienkowskaja, M.J., Osawa, N., Rabitsch, W., Ravn, H.P., Rondoni, G., Rorke, S.L., Ryndevich, S.K., Saethre, M.G., Sloggett, J.J., Soares, A.O., Stals, R., Tinsley, M.C., Vandereycken, A., van Wielink, P., Viglasova, S., Zach, P., Zakharov, I.A., Zaviezo, T., Zhao, Z. 2016: The harlequin ladybird, Harmonia axyridis: global perspectives on invasion history and ecology. Biological Invasions. 18: 997–1044.

Řeřicha, M., Dobeš P., Hyršl P., Knapp, M., 2018: Ontogeny of protein concentration, haemocyte concentration and antimicrobial activity against Escherichia coli in haemolymph of the invasive harlequin ladybird Harmonia axyridis (Coleoptera: Coccinellidae). Physiological Entomology. 1: 51-59.

Semyanov, V.P., 1979: An usual instance of parasitism in Dinocampus coccinellae (Hymenoptera: Braconidae). Entomological Review. 57: 351-352.

Scheiner, Ch., Martin, E.A., 2020: Spatiotemporal changes in landscape crop composition differently affect density and seasonal variability of pests, parasitoids and biological pest control in cabbage. Agriculture, Ecosystems and Environment. 301: 107051.

Sharkey, M.J., Carpenter, J.M., Vilhelmsen, L., Heraty, J., Liljeblad, J., Dowling, A.P.G., Schulmeister, S., Murray, D., Deans, A.R., Ronquist, F., Krogmann, L., Wheeler, W.C., 2011: Phylogenetic relationships among superfamilies of Hymenoptera. Cladistics. 27: 1–33.

Silva, R. B., Cruz, I., Figueiredo, M. L. C., Pereira, A. G., Penteado-Dias, A. M., 2012: Occurrence and biology of Dinocampus coccinellae parasitising different

species of Coccinellidae (Coleoptera) in Neotropical region. Brazilian Journal of biology. 1: 215-219.

Skirvin , D.J., Perry, J.N., Harrington, R., 1997: The effect of climate change on an aphid – coccinellid interaction . Global Change Biology. 3: 1–11.

Slipinski, S.A., Pakaluk, J., 1992: Problems in the classsifi cation of the Cerylonid series of Cucujoidea (Coleoptera) . In M. Zunino , X. Belles and M. Blas (eds). Advances in Coleopterology . European Association of Coleopterology, Barcelona. 79 – 88.

Sloggett, J.J., 2010: Predation of ladybird beetles by the orb - web spider Araneus diadematus. Biocontrol. 55: 631–638.

Sluss, R., 1968: Behavioral and anatomical responses of the convergent lady beetle to parasitism by Perilitus coccinellae (schrank) [Hym: Braconidae]. Journal od Invertebrate Pathology. 10: 9-27.

Smith , B.C., 1960: Note on parasitism of two coccinellids, Coccinella trifasciata perplexa Muls. and Coleomegilla maculata lengi Timb. (Coleoptera: Coccinellidae) in Ontario. The Canadian Entomoogist. 92 : 652 .

Smith, K.M., Smith, D., Lisle, A.T., 1999: Effect of fi eld - weathered residues of pyriproxyfen on the predatory coccinellids Chilocorus circumdatus Gyllenhal and Cryptolaemus montrouzieri Mulsant. Australian Journal of Experimental Agriculture. 39: 995–1000.

Soares, A.O., Coderre, D., Schanderl, H., 2001: Influence of phenotype on fitnessparametersof Harmonia axyridis Pallas(Coleoptera: Coccinellidae). European Journal of Entomology. 98: 287–293.

Spellman, B., Brown, M.W., Mathews, C.R., 2006: Effect of fl oral and extrafl oral resources on predation of Aphis spiraecola by Harmonia axyridis on apple. Biocontrol. 51: 715–724.

Sprynar, P., 2008: Faunistic records from the Czech Republic—252. Coleoptera: Coccinellidae. Klapalekiana. 44 :77–79.

Stals, R., 2010: The establishment and rapid spread of an alien invasive lady beetle: Harmonia axyridis (Coleoptera: Coccinellidae) in southern Africa, 2001–2009. IOBC/WPRS Bulletin. 58: 125–132.

Stevens, L.M., Steinhauer, A.L., Coulson, J.R., 1975: Suppression of Mexican bean beetle on soybeans with annual inoculative releases of Pediobius foveolatus . Environtal Entomology. 4: 947–952.

Sutherland, A.M., Parrella, M.P., 2009: Mycophagy in Coccinellidae: review and synthesis. Biological Control. 51: 284-293.

Tan, C.C., 1946: Mosaic dominance in the inheritance of color patternsin the lady-birdsbeetle, Harmonia axyridis.Genetics. 31: 195–210.

Ueno, H., 2003: Genetic variation in larval period and pupal mass in an aphidophagous ladybird beetle (Harmonia axyridis) reared in different environments . Entomologia Experimentalis et Applicata. 106: 211–218.

van Alphen, J.J.M., Bernstein, C., Driessen, G., 2003: Information acquisition and time allocation in insect parasitoids. Trends in Ecology and Evolution. 18: 81– 87.

Volf, P., Horák, P,. 2007: Paraziti a jejich biologie. Nakladatelství Triton, Praha. 318 s. ISBN 978-80-7387-008-9.

Walker, M.F., 1961: Some observations on the biology of the ladybird parasite Perilitus coccinellae (Schrank) (Hym., Braconidae), with special reference to host selection and recognition. The Entomologists monthly magazine. 97: 240–244.

Ware, R.L., Majerus, M.E.N., 2008: Intraguild predation of immature stages of British and Japanese coccinellids by the invasive ladybird Harmonia axyridis . Biocontrol. 53: 169–188.

Weir, A., Beakes, G.W., 1996: Correlative light - and scanning electron microscope studies on the developmental morphology of Hersperomyces virescens. Mycologia. 88: 677–693.

Wheeler, A.G., Hayes, J.T., Stephens, J.L., 1968: Insect predators of mummified pea aphids. The Canadian Entomologist. 100: 221–222.

Wright, J.E,. 1978: Observations on the copulatory behaviour of Perilitus coccinellae (Hymenoptera: Braconidae). Proceedings of the Entomological Society of Ontario. 109 : 22.

Wright, J.E., Laing, J.E., 1978: The effects on temperature on development, adult longevity and fecundity of Coleomegilla maculata lengi and its parasite, Perilitus coccinellae . Proceeding of the Entomological Society of Ontario. 109 : 33 – 47.

Wright, J.E., Laing, J.E., 1982: Stage - specifi c mortality of Coleomegilla maculata lengi Timberlake on corn in southern Ontario. Environtal Entomology. 11: 32 – 37.

Zahradník, J., 1987: Blanokřídlí. Nakladatelství Artia, Praha. 182 s.

7 Seznam obrázků a příloh

Obrázek č. 1 - Životní cyklus sluněčeк

Obrázek č. 2 - Porovnání jedinců slunéčka sedmitečného a slunéčka východního

Obrázek č. 3 - *Dinocampus coccinellae*

Obrázek č. 4 - Životní cyklus parazitoida *Dinocampus coccinellae*

Obrázek č. 5 - Lokality sběru dat v ČR

Obrázek č. 6 - Lokality sběru dat v Estonsku

Obrázek č. 7 - Graf znázorňující míru parazitace mezi českými a estonskými populacemi slunéček.

Obrázek č. 8 - Graf znázorňující míru parazitace mezi oběma druhy slunéček

Obrázek č. 9 - Graf znázorňující vliv populační hustoty na míru parazitace

Tabulka č. 1 - Přehled jedinců odchycených v ČR a Estonsku

Příloha č. 1 - Přehled veškerých sebraných dat

Příloha č. 2 - Exhaustor

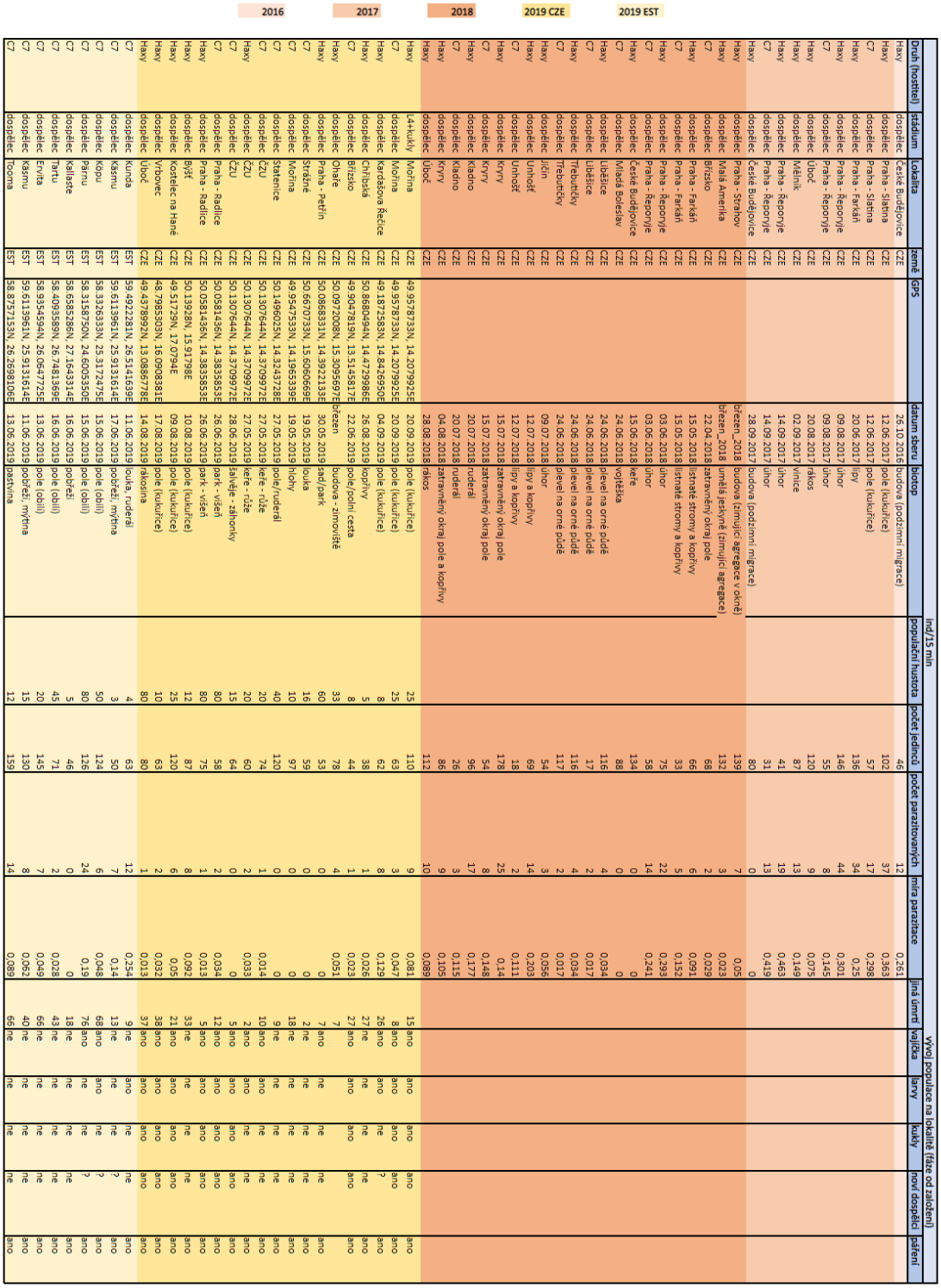
Příloha č. 3 - Jedna z pobřežních lokalit sběru v Estonsku se zbytkem výzkumného týmu

Příloha č. 4 - Čerstvý dospělec *Dinocampus coccinellae*, který se pokouší o ovipozici na slunéčku *Harmonia axyridis*

Příloha č. 5 - Článek

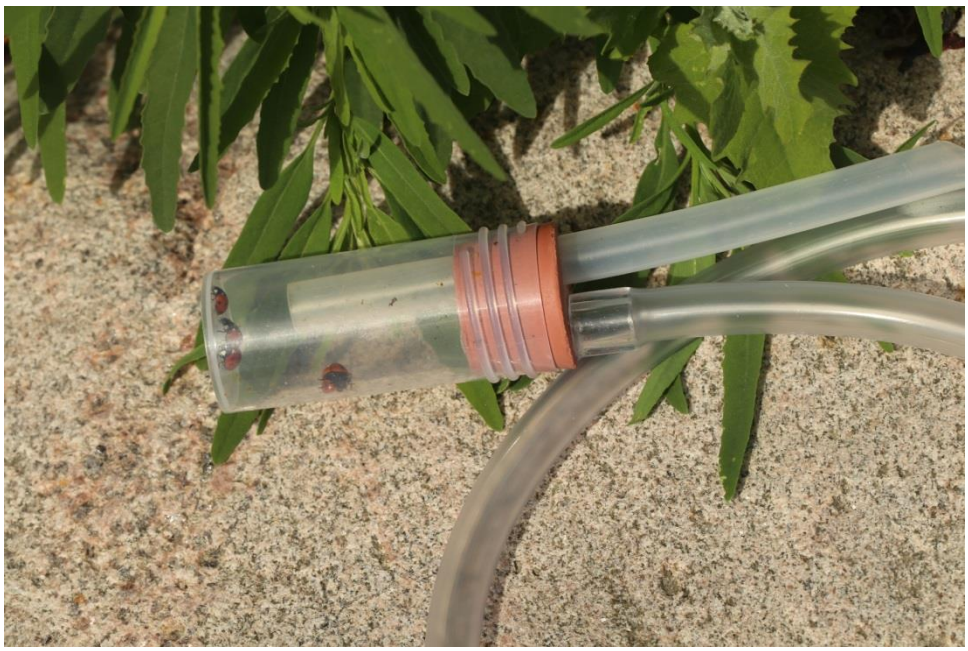
8 Přílohy

Příloha č. 1 - Přehled veškerých sebraných dat obsahující druh hostitele, stádium hostitele, lokalitu sběru, zemi původu, GPS souřadnice, datum sběru, typ biotopu, populační hustotu slunéček, počet jedinců sebraných na dané lokalitě, počet vylíhlých parazitoidů, míru parazitace, počet jiných úmrtí slunéček, přítomnost vajíček, larev, kukel, nových dospělců a pářících slunéček v místě sběru.



Druh (hostitel)	stádium	Lokalita	země	GPS	datum sběru	biotop	ind/15 min populační hustota	počet jedinců	počet parazitovaných	míra parazitace	jiná úmrtí	vývoj populace na lokalitě (fáze od založení) vajíčka	larvy	kukly	noví dospělci	páření
Haxy	dospělec	České Budějovice	CZE		26.10.2016	budova (podzimní migrace)		46	12	0,261						
Haxy	dospělec	Praha - Slatina	CZE		12.06.2017	pole (kukuřice)		102	37	0,363						
C7	dospělec	Praha - Slatina	CZE		12.06.2017	pole (kukuřice)		57	17	0,298						
Haxy	dospělec	Praha - Řeporyje	CZE		20.06.2017	lípy		136	34	0,25						
Haxy	dospělec	Praha - Řeporyje	CZE		09.08.2017	únor		146	44	0,301						
C7	dospělec	Praha - Řeporyje	CZE		09.08.2017	únor		55	8	0,145						
Haxy	dospělec	Úbočí	CZE		20.08.2017	rákos		120	9	0,075						
Haxy	dospělec	Mělník	CZE		02.09.2017	vinice		87	13	0,149						
Haxy	dospělec	Praha - Řeporyje	CZE		14.09.2017	únor		41	19	0,463						
C7	dospělec	Praha - Řeporyje	CZE		14.09.2017	únor		31	13	0,419						
Haxy	dospělec	České Budějovice	CZE		28.09.2017	budova (podzimní migrace)		80	0	0						
Haxy	dospělec	Praha - Strahov	CZE		březen_2018	budova (zimující agregace v okně)		139	7	0,05						
Haxy	dospělec	Malá Amerika	CZE		březen_2018	umělá jeskyně (zimující agregace)		132	3	0,023						
C7	dospělec	Břízsko	CZE		22.04.2018	zatravněný okraj pole		68	2	0,029						
Haxy	dospělec	Praha - Fariáň	CZE		15.05.2018	listnaté stromy a kopřivy		66	6	0,091						
C7	dospělec	Praha - Fariáň	CZE		15.05.2018	listnaté stromy a kopřivy		33	5	0,152						
Haxy	dospělec	Praha - Řeporyje	CZE		03.06.2018	únor		75	22	0,293						
C7	dospělec	Praha - Řeporyje	CZE		03.06.2018	únor		58	14	0,241						
Haxy	dospělec	České Budějovice	CZE		15.06.2018	keře		134	0	0						
C7	dospělec	Mladá Boleslav	CZE		24.06.2018	vojtěška		88	4	0,034						
Haxy	dospělec	Libějice	CZE		24.06.2018	plevel na orné půdě		116	2	0,017						
C7	dospělec	Libějice	CZE		24.06.2018	plevel na orné půdě		17	2	0,034						
Haxy	dospělec	Třeburtiky	CZE		24.06.2018	plevel na orné půdě		116	4	0,017						
C7	dospělec	Třeburtiky	CZE		24.06.2018	plevel na orné půdě		117	2	0,017						
Haxy	dospělec	Jičín	CZE		09.07.2018	únor		54	3	0,056						
Haxy	dospělec	Unhošť	CZE		12.07.2018	lípy a kopřivy		69	14	0,203						
C7	dospělec	Unhošť	CZE		12.07.2018	lípy a kopřivy		18	2	0,111						
Haxy	dospělec	Kvrdy	CZE		15.07.2018	zatravněný okraj pole		178	25	0,14						
C7	dospělec	Kvrdy	CZE		15.07.2018	zatravněný okraj pole		54	8	0,148						
Haxy	dospělec	Kladno	CZE		20.07.2018	ruderál		96	17	0,177						
C7	dospělec	Kladno	CZE		20.07.2018	ruderál		26	3	0,115						
Haxy	dospělec	Kvrdy	CZE		04.08.2018	zatravněný okraj pole a kopřivy		86	9	0,105						
Haxy	dospělec	Úbočí	CZE		28.08.2018	rákos		112	10	0,089						
Haxy	L4+kukly	Mořina	CZE	49.9578733N, 14.2079925E	20.09.2019	pole (kukuřice)	25	110	9	0,081	15	ano	ano	ano	ano	ano
C7	dospělec	Mořina	CZE	49.9578733N, 14.2079925E	20.09.2019	pole (kukuřice)	25	63	3	0,047	8	ano	ano	ano	ano	ano
Haxy	dospělec	Karcašova Řečice	CZE	49.1872583N, 14.8426950E	04.09.2019	pole (kukuřice)	8	62	8	0,129	26	ano	ano	?	ano	ano
C7	dospělec	Chlístská	CZE	50.8680494N, 14.4729986E	26.08.2019	kopřivy	5	38	1	0,026	27	ne	ne	ne	ne	ano
Haxy	dospělec	Břízsko	CZE	49.9047819N, 13.5145817E	22.06.2019	pole/polní cesta	8	44	1	0,023	27	ano	ano	ne	ano	ano
C7	dospělec	Ohaře	CZE	50.0972008N, 15.3095697E	březen	budova - zimoviště	33	78	4	0,051	7	ano	ne	ne	ne	ano
Haxy	dospělec	Praha - Petřín	CZE	50.0868831N, 14.3922133E	30.05.2019	sad/park	60	53	0	0	7	ano	ne	ne	ne	ano
C7	dospělec	Stržiné	CZE	50.6670733N, 15.5060669E	19.05.2019	louka	16	59	0	0	2	ne	ne	ne	ne	ano
C7	dospělec	Mořina	CZE	49.9547533N, 14.1965339E	19.05.2019	hrůhy	10	97	0	0	18	ne	ne	ne	ne	ano
C7	dospělec	Statenice	CZE	50.1496025N, 14.3243728E	27.05.2019	pole/ruderál	40	120	0	0	9	ne	ne	ne	ne	ano
C7	dospělec	ČZU	CZE	50.1307644N, 14.3709972E	27.05.2019	keře - růže	20	74	1	0,014	10	ano	ano	ne	ne	ano
Haxy	dospělec	ČZU	CZE	50.1307644N, 14.3709972E	27.05.2019	keře - růže	20	60	2	0,033	2	ano	ano	ne	ano	ano
C7	dospělec	ČZU	CZE	50.1307644N, 14.3709972E	28.06.2019	šalvěje - záhonky	15	64	0	0	5	ano	ano	ano	ano	ano
Haxy	dospělec	Praha - Radlice	CZE	50.0581436N, 14.3835853E	26.06.2019	park - vřesoviště	80	58	2	0,034	12	ano	ano	ano	ano	ano
C7	dospělec	Praha - Radlice	CZE	50.0581436N, 14.3835853E	26.06.2019	park - vřesoviště	80	75	1	0,013	5	ano	ano	ano	ano	ano
Haxy	dospělec	Býšť	CZE	50.1392RN, 15.9179RE	10.08.2019	pole (kukuřice)	12	87	8	0,092	33	ne	ne	ne	ne	ano
Haxy	dospělec	Kostelec na Hané	CZE	49.5172RN, 17.0794E	09.08.2019	pole (kukuřice)	25	120	6	0,05	21	ano	ano	ano	ano	ano
Haxy	dospělec	Vrbovec	CZE	48.7985300N, 16.0908381E	17.08.2019	pole (kukuřice)	10	63	2	0,032	38	ano	ano	ano	ano	ano
Haxy	dospělec	Úbočí	CZE	49.4378892N, 13.0886778E	14.08.2019	rákosina	80	1	1	0,013	37	ano	ano	ano	ano	ano
C7	dospělec	Kunda	EST	59.4922281N, 26.5141639E	11.06.2019	louka, ruderál	4	63	12	0,254	9	ne	ne	ne	ne	ano
C7	dospělec	Käsmu	EST	59.6113961N, 25.9131614E	17.06.2019	pobřeží, mýtina	3	50	7	0,14	13	ne	ne	ne	ne	ano
C7	dospělec	Kõpu	EST	58.3326333N, 23.3172475E	15.06.2019	pole (obilí)	50	124	6	0,048	68	ano	ano	?	?	ano
C7	dospělec	Pärnu	EST	58.3158750N, 24.6005350E	15.06.2019	pole (obilí)	80	126	24	0,19	76	ano	ano	ne	?	ano
C7	dospělec	Kallaste	EST	58.6585286N, 27.1643314E	16.06.2019	pobřeží	5	46	0	0	18	ne	ne	ne	ne	ano
C7	dospělec	Tartu	EST	58.4093589N, 26.7481369E	16.06.2019	pole (obilí)	45	71	2	0,028	43	ne	ne	ne	ne	ano
C7	dospělec	Ervita	EST	58.9354594N, 26.0647725E	13.06.2019	pole (obilí)	20	145	7	0,049	66	ne	ne	ne	ne	ano
C7	dospělec	Käsmu	EST	59.6113961N, 25.9131614E	11.06.2019	pobřeží, mýtina	15	130	8	0,062	40	ne	ne	ne	ne	ano
C7	dospělec	Tooma	EST	58.8757153N, 26.2698106E	13.06.2019	pastvina	12	159	14	0,089	66	ne	ne	ne	ne	ano

Příloha č. 2 – Exhaustor - jedná se o nástroj, který se používá při sběru bezobratlých živočichů.



Příloha č. 3 – Jedna z pobřežních lokalit sběru v Estonsku se zbytkem výzkumného týmu.

Příloha č. 4 - Čerstvý dospělec *Dinocampus coccinellae*, který se pokouší o ovipozici na slunéčku *Harmonia axyridis*, fotografie byla pořízena v laboratoři na Fakultě životního prostředí ČZU v roce 2019.

Příloha č. 5 - Slunéčka ubytovaná v petriho miskách vybavených navlhčeným kouskem buničiny či papírového ubrousku, papírovou harmonikou na sypání potravy a s popisem lokality a data sběru.

Příloha č. 6 - Článek

Knapp, M., Řeřicha, M., Maršíková, S., Harabiš, F., Kadlec, T., Nedved, O., & **Teder, T.**, 2019. Invasive host caught up with a native parasitoid: field data reveal high parasitism of *Harmonia axyridis* by *Dinocampus coccinellae* in Central Europe. **Biological Invasions** 21, 2795-2802.