

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra agroekologie a biometeorologie



**Efektivita manipulace chování pavoučího hostitele
parazitickými lumky při obraně proti predátorům
(Ichneumonidae, Ephialtini, *Polysphincta* genus-group)**

Diplomová práce

Autor práce: Sára Rotterová

Obor studia: AME – Ekologické zemědělství

Vedoucí práce: Mgr. Stanislav Korenko, Ph.D.

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci "Efektivita manipulace chování pavoučího hostitele parazitickými lumky při obraně proti predátorům (Ichneumonidae, Ephialtini, *Polysphincta* genus-group)" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího diplomové práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené diplomové práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 10.4.2018

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala především panu Mgr. Stanislavu Korenkovi, Ph.D. za odbornou pomoc, vstřícné rady a užitečné komentáře při psaní této diplomové práce a dále také své rodině za podporu, kterou mi věnovali po celou dobu studia a při laboratorních pokusech.

Efektivita manipulace chování pavoučího hostitele parazitickými lumky při obraně proti predátorům (Ichneumonidae, Ephialtini, *Polysphincta* genus-group)

Souhrn

Tato diplomová práce se zabývá chováním parazitických lumků *Polysphincta* genus-group z řádu blanokřídlých (Hymenoptera, Ichneumonidae, Ephialtini), a jejich interakcí s pavoučími hostiteli. Výzkum probíhal na podzim, kdy byli zkoumaní pavouci, odchycení na různých lokalitách v blízkosti Prahy, napadeni parazitoidy ze skupiny *Polysphincta* genus-group. Parazitovaní pavouci byli chováni individuálně v laboratorních podmínkách, krmeni octomilkami z laboratorních chovů a standardizováni pro experimenty. Během výzkumu byli pavouci umístěni v experimentálních arénách, kde larva lumka dospěla až do posledního stádia. Následně larva zmanipulovala chování napadeného pavouka, kdy tento pavouk modifikoval architekturu své trojrozměrné sítě a přesunul se do jejího středu, kde byl nakonec larvou usmrcen a zkonsumován. Tato larva v průběhu následujících 24 hodin postavila kokón, kde se zakuklila. Po dobu několika hodin byla pozorována a testována efektivita ochrany kukly lumka poskytnutá pavoukem prostřednictvím modifikované sítě před vybranými predátory. Byly vydefinovány a testovány tři modelové skupiny predátorů: cvrček domácí *Acheta domestica* Linné, 1758, ploštice dvoukřídlá *Pyrhocorrus apterus* Linné, 1758 a mravenec černošedý *Lasius fuliginosus* Latreille, 1798. Výzkum se zaměřil především na pokusy o napadení kukly parazitoidů a její následné konzumaci a to za různých podmínek: (1) nechráněná odhalená kukla (2) kukla byla chráněná pouze kokónem vyprodukovaným larvou vosičky, (3) kukla chráněná navíc pavoučí sítí vytvořenou zmanipulovaným pavoukem. V případě cvrčka domácího bylo testováno ještě zvlášť umístění kukly v pavoučí sítí nad zemí a volně na zemi.

Zjistilo se, že ochranné struktury obou typů, vybudovaných larvou (kokón) a vybudované pavoukem po jeho manipulaci (manipulovaná síť) významně zvyšují ochranu parazitoida v období jeho zakuklení. Sledovaná efektivita manipulace hostitele při ochraně kukly parazitoida byla jednoznačně prokázána. V přirozených podmínkách kukly parazitoida, chráněné nepoškozenou pavoučí strukturou, vybudovanou zmanipulovaným pavoukem, přežily ve 100% případech.

Klíčová slova: Hymenoptera, Pimplinae, interakce hostitel-parazitoid, chování, koevoluce

Efficiency of spider host manipulation induced by ichneumonid parasitoids against predators (Ichneumonidae, Ephialtini, Polysphincta genus-group)

Summary

This diploma thesis deals with the behavior of parasitic wasps *Polysphincta* genus-group (Hymenoptera, Ichneumonidae, Ephialtini), and their interaction on spiders. The research was carried out in autumn, when researched spiders, caught in various locations near Prague, attacked by *Polysphincta* genus-group parasitoids. The parasitic spiders were kept individually under laboratory conditions, fed by laboratory feed and standardized for experiments. During the research, the spiders were placed in experimental arenas, where larva of wasp reached the last stage. The larva then manipulated the behavior of the spider, when the spider modified the architecture of its 3D web and moved it to its center, where it was eventually killed and consumed by the larva. This larva built a cocoon over the next 24 hours, where it snapped. For a few hours, the efficacy of the spider web protection provided by the spider through the modified web before the selected predators was observed and tested. Three model groups of predators were defined and tested: *Acheta domestica* Linné, 1758, *Pyrrhocorpus apterus* Linné, 1758 and *Lasius fuliginosus* Latreille, 1798. The research focused primarily on attempts to attack parasitoids and their subsequent consumption under different conditions. (1) the unprotected revealed pupa (2) the pupa was protected only by the cocoon produced by the larva of the wasp, (3) the pupa protected in addition to the spider web created by the manipulated spider. In the case of the cricket, the pupa in the spider web above ground and free on the ground was tested separately.

Research has shown that the protective structures of both types (the cocoon built by the larva and the 3D web made by the manipulated spider) significantly increase the protection of the parasitoid during the period of its curling form. Effectiveness of host manipulation was proved. In natural conditions, the parasitoids protected by the undamaged spider structure of web built by the manipulated spider, survived in 100% of cases.

Keywords: Hymenoptera, Pimplinae, host-parasitoid interactions, behavior, coevolution

Obsah

1	Úvod	8
2	Cíl práce	9
3	Parazitismus	10
4	Manipulace chování hostitele parazitoidem	10
5	Blanokřídli (Hymenoptera)	12
6	Ephialtini	14
7	Lumci ze skupiny <i>Polysphincta</i> genus-group	15
8	Pavouci, jejich kořist a přirození nepřátelé	16
9	Využití pavouků v biologickém boji	17
10	Metodika	18
10.1	Popis lokality odchycených pavouků napadených lumky	18
10.2	Odchyt napadených pavouků	18
10.3	Experimentální chov	18
10.4	Manipulace larvou lumka	19
10.5	Vybraní predátoři	19
10.5.1	Testovaný predátor cvrček domácí- <i>Acheta domestica</i> (Linné, 1758)	20
10.5.2	Testovaný predátor ploštica dvoukřídla- <i>Pyrrhocoris apterus</i> (Linné, 1758)	20
10.5.3	Testovaný predátor mravenec černolesklý- <i>Lasius fuliginosus</i> (Latreille, 1798)	20
11	Výsledky práce a pokusy v laboratoři	23
11.1	Predační úspěšnost <i>Acheta domestica</i>	24
11.1.1	Predační schopnost, pokud kukla byla odhalená:	24
11.1.2	Predační schopnost, pokud kukla byla chráněna kokónem:	25
11.1.3	Predační schopnost, pokud kukla byla chráněna kokónem a sítí(umístěna nad zemí)	25
11.1.4	Predační schopnost, pokud kukla byla chráněna kokónem a sítí(umístěna na zemi):	25
11.2	Predační úspěšnost <i>Pyrrhocoris apterus</i>	26
11.2.1	Predační schopnost, pokud kukla byla odhalená:	26
11.2.2	Predační schopnost, pokud byla kukla chráněna kokónem:	27
11.2.3	Predační schopnost, pokud byla kukla chráněna kokónem a pavoučí sítí:	27
11.3	Predační úspěšnost <i>Lasius fuliginosus</i>	27
11.3.1	Predační schopnost, pokud byla odhalená kukla:	27
11.3.2	Predační schopnost, pokud byla kukla chráněná kokónem:	28

11.3.3	Predační schopnost, pokud byla kukla chráněná kokónem a sítí: _____	28
12	Diskuze _____	29
12.1	Jak si parazitoid volí svého hostitele ? _____	30
12.2	Výběr predátorů určených k testu efektivity ochranné sítě _____	30
12.2.1	Cvrček domácí- <i>Acheta domestica</i> _____	30
12.2.2	Ploštice dvoukřídla- <i>Pyrrhocoris apterus</i> _____	31
12.2.3	Mravenec černošedý- <i>Lasius fuliginosus</i> _____	31
13	Závěr _____	32
14	Seznam literatury _____	33

1 Úvod

Na Zemi existují tisíce a tisíce různých druhů organismů, z nichž některé zanikají a nové vznikají. V přírodě všechny živé organismy, rostliny i živočichové, nalézají svůj specifický prostor pro svůj vývoj a přežití. Speciálním z nich je i parazitismus, který představuje jeden z nejsložitějších úrovní vzájemných vztahů a koexistence dvou druhů v přírodě, z nichž první (parazit) využívá druhého (hostitele) pro zajištění svých cílů. Tímto cílem může být využití hostitele jako zdroje potravy, jako prostoru pro své přežití či různé druhy ovládnutí jeho chování, které parazit následně využívá ve svůj prospěch na úkor hostitele, kterého tím téměř vždy určitým způsobem poškozuje. Jedním z modelových případů takového využívání je i metoda manipulace, kterou jeden živý jedinec účelově změní chování druhého jedince. Manipulace je v přírodě často jediný způsob, jak slabší přemůže silnějšího, jak parazit donutí hostitele chovat se a dělat věci jinak, než by sám dělal, pokud by nebyl manipulován. Některé druhy organismů manipulují chování hostitele jen z toho důvodu, aby se dostaly do takového prostředí, které jim zajistí další a bezpečnější přežití, jiní pak manipulují chováním hostitele pro dosažení co nejlepších podmínek pro vývoj sebe sama a svého druhu.

Velice sofistikovaný způsob manipulace v přírodě využívají lumci ze skupiny *Polysphincta* genus-group na svých pavoučích hostitelích. Efekt manipulace pavoučího hostitele tímto parazitoidem se zřetelně projevuje především ve změně architektury pavoučí sítě, která mění prostorové uspořádání například z dvourozměrné struktury 2D na trojrozměrnou 3D. Tato síť pak chrání vývojová stádia larvy lumka před napadením a likvidací predátory. Změny architektury pavoučích sítí vlivem manipulace se mohou dobře pozorovat, i proto se jedná o jeden z nejznámějších efektů a důsledků manipulativního chování hostitelů při jejich ovládnutí parazitoidy.

Příroda využívá celou řadu vnitřních regulačních mechanismů, které zajišťují její dlouhodobou stabilitu a vyváženost. Pokud dosáhneme přirozené rovnováhy, tedy že v ní svůj životní prostor naleznou všechny organismy včetně predátorů (například pavouků), mohou nám tyto lovci, jejichž obživou je především hmyz, snížit přirozenou cestou výskyt škůdců (Buchar a Kůrka, 2001). Ti často škodí nejen krajině, ale snižují podstatným způsobem i naše výnosy při sklizních. Pro využití potenciálu přirozených nepřátel je potřeba porozumět všem vztahům probíhajícím mezi různými trofickými úrovněmi. Proto se práce zaměřuje i na vztah mezi parazitoidem a pavoučím hostitelem, jelikož potenciál u pavouků při redukci populací škůdců je veliký a již mnoha výzkumy zdokumentovaný.

2 Cíl práce

Cílem práce je testovat hypotézu. Struktura pavučiny vytvořená pavoukem po manipulaci larvou lumka zvyšuje obranu kukly parazitoida proti ostatním predátorům.

Cílem je dále laboratorní výzkum a test predační schopnosti vybraných predátorů, schopnosti překonat obranné bariéry vytvořené jak samotnou larvou lumka (kokón, kde se larva zakuklí), tak i pavoukem (třírozměrná struktura z pavoučího vlákna).

3 Parazitismus

Parazitismus je způsob predace. Jde o vztah dvou organismů, během něhož parazit využívá hostitele ke svému užitku, zajišťuje si z něj živiny, čímž mu škodí, ale neusmrtí ho okamžitě. Když umírá hostitel, obvykle umírá i jeho parazit, proto je velmi důležité, aby hostitel přetrval naživu alespoň do té doby, než parazit dosáhne dospělosti (Begon a kol., 1997). Speciální skupinou parazitů jsou tzv. parazitoidi. Rozdíl mezi „normálními“ parazity a parazitoidy spočívá v tom, že u parazitoidů žijí paraziticky jen jejich nedospělá stádia, kdežto dospělci se živí neparazitickým způsobem nebo potravu nepřijímají vůbec. Dospělá samice naklade vajíčko na tělo hostitele (kterého předtím může i paralyzovat) nebo do něj. Po vylíhnutí se larva živí tělem hostitele, který je tím usmrcen (Šálek a kol., 2005).

Parazitoid využívá svého hostitele dvěma způsoby, z tohoto hlediska je dělíme na idiobionty a koinobionty. Idiobiont zabrání dalšímu vývoji svého hostitele a požírá ho zanedlouho po napadení. Koinobiont naopak nechává svého hostitele jeho vlastnímu vývoji, pravidelně se na něm živí a usmrtí ho až poté, co dosáhne nezbytného stádia vývoje (Kaeslin a kol., 2005). Idiobionti jsou ve většině případů ektoparazitoidi, kteří si vybírají přiměřeně velkého hostitele, aby jejich tělo mohlo poskytovat dostatek potravy pro potomstvo parazitoida, a také jsou většinou generalisté. Koinobionti jsou často endoparazitoidi a jsou hostitelsky specifictí (Rott a Godfray, 2000). Nejvíce sofistikovaná spojení s pavoukem jako hostitelem jsou koinobiontní ektoparazitoidi ze skupiny *Polysphincta* genus-group (Rasnitsyn, 1969).

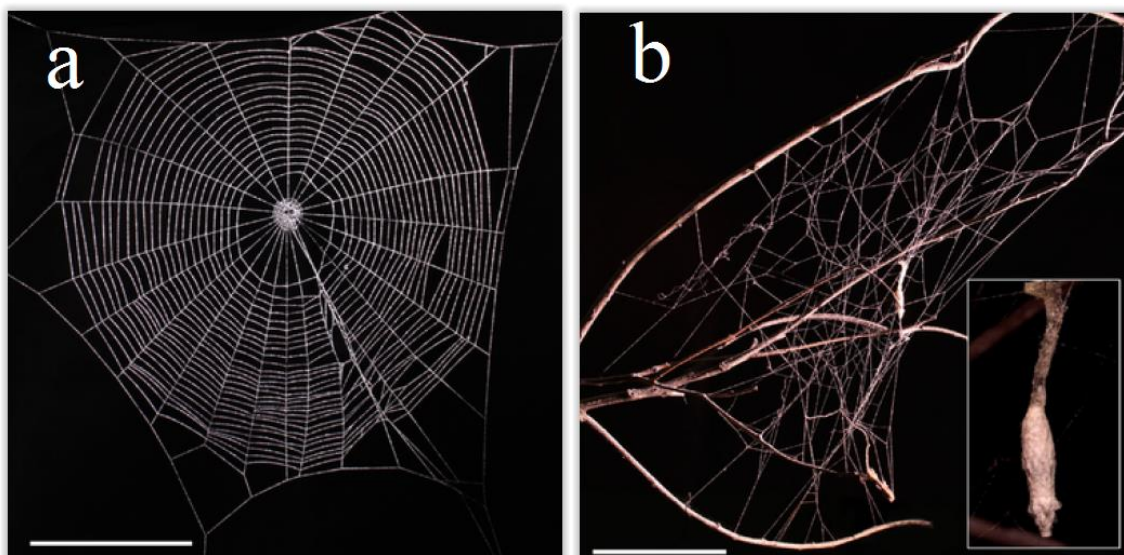
4 Manipulace chování hostitele parazitoidem

Způsob, kterým parazitoid dokáže manipulovat chování hostitele, může být přímý (manipulace jeho nervového systému) nebo nepřímý (manipulace jeho imunitního nebo endokrinního systému či metabolismu) (Libersat a kol., 2009). Pozměněné chování hostitelů je různé od menších změn ve frekvenci či trvání dané aktivity až po nové a někdy neobyčejné změny v chování, fyziologii či morfologii (Maure a kol., 2011).

Parazitoidi mění specifické chování hostitelů. Změna se projevuje jemnými posuny v jednom aspektu chování hostitele k výkonu zcela nových a složitých způsobů chování. Některé z těchto změn mohou být způsobeny především hostitelskými vlastními obrannými reakcemi na infekci nebo využíváním výživy hostitele jako zdroje parazitů. Jiné změny v chování jsou klasifikovány jako manipulace hostitele za účelem získat určitý užitek k přežití. Ve většině případů se ví málo o mechanismech parazitoida odpovědných za změny v chování. Změny

chování, které vykazují pavoučí hostitelé, jsou různé. Například cvrček *Nemobius sylvestris* Bosch, 1792 se chová podivně, když hledá vodu a skáče do ní po útoku dospělých parazitoidů (Dufour, 1828). Toto chování je vyvoláno parazitoidem, který produkuje specifický protein, který působí na centrální nervový systém hostitele. Další známý případ manipulace hostitele popisuje vpravení jedu obsahujícího dopamin do mozkových ganglií švábů. Příkladem manipulace v přírodě je i motolice kopinatá *Dicrocoelium dendriticum* Rudolphi, 1819, která manipuluje své mezihostitele z řad mravenců k sebevraždě a jejímž finálním hostitelem je pak například ovce. Motolice se potřebuje dostat do ovce, proto manipuluje s mravencem tak, aby vylezl na stéblo trávy, kde se drží svými kusadly a vyčkává do doby, než ho ovce pozře (Libersat a kol., 2009). Jako další příklad manipulace, která slouží jako péče o potomky, lze pozorovat u housenky motýla *Maculinea rebeli* Hirschke, 1904, která parazituje v koloniích mravenců. Housenka mezi mravence vypustí chemickou látku, která ji před mravenci maskuje jako jejich larvu. Mravenci se poté o larvu starají, živí ji a ochraňují (Akino a kol., 1999).

Reakce na manipulace se liší (Thomas a kol., 2005; Poulin, 2010). Za následek jsou považovány buď rozdíly mezi hostiteli nebo mezi parazitoidy nebo interakce mezi všemi. Korenko a Pekár (2011), popsali hostitelskou specifickou reakci u pavouků *Neottiura bimaculata* Linné, 1767 a *Theridion varians* Hahn, 1833, kteří byli napadeni parazitoidem *Zatypota percontatoria* Muller, 1776. První hostitelský druh reagoval stavěním husté sítě, zatímco druhý reagoval tak, že stavěl speciální specifickou kulovitou síť. Několik dalších studií bylo věnováno behaviorální manipulaci s pavouky, kteří staví síť (Eberhard, 2000a,b, 2001; Gonzaga a Sobczak, 2007, 2011; Sobczak a kol., 2009; Gonzaga a kol., 2010). Nedávné studie naznačují, že za manipulaci pavouka stojí hormon ekdyson, který je do pavouka vpraven lumkem. U pavouků vykazujících modifikované chování byly zjištěny vyšší hladiny 20-OH-ekdysonu než u pavouků bez parazitů (Kloss a kol., 2017).



Obrázek č. 1 (a) Klasická pavučina křížáka (*Eriophora sp.*) snovací 2D síť.

Obrázek č. 2 (b) Ochranná 3D síť vytvořená pavoukem křížáka (*Eriophora sp.*), který byl manipulovaný posledním stádiem larvy *Eriostethus perkinsi* (zdroj: Korenko a kol., 2018)

5 Blanokřídlí (Hymenoptera)

Do třídy hmyzu patří řád Blanokřídlič (Hymenoptera), který je považován za nejpočetnější řád. Zástupci tohoto řádu jsou rozšířeni po celém světě, ve všech typech prostředí. Jejich tělo je děleno na hlavu, hrud' a zadeček, mají dva páry obvykle průhledných křídel (někteří mohou být bezkřídli). Pro příjem potravy používají kusadla nebo lízavě-sací ústní ústrojí. Zdá se, že předkové blanokřídlič parazitoidů byly zástupci čeledi Xyelidae, kteří byli prvně objeveni ve zkamenělinách z doby druhohor (Rasnitsyn, 1969; Riek, 1955). Tento řád je rozdělen dvěma podřády: Symphyta (širopasé) a Apocrita (štíhlopasé). Podřád Apocrita se dělí na Aculeata (žahadlové) a Parasitica (parazitické) (Ronquist, 1999). Pavouci jsou napadáni celou řadou parazitoidů z řádu Hymenoptera (blanokřídlič). Larvy blanokřídlič parazitoidů se vyvíjí buď přímo na pavoukovi, v jiném případě na pavoučím vajíčku. Každá skupina zahrnuje parazitoidy s širokým spektrem výběru obživy. Existují druhy, které se živí samostatně, další druhy žijí ve skupinách na pavoučích vajíčkách, dále jsou známi malincí parazitoidi, kteří podstupují svůj vývoj uvnitř jednotlivých vajíček pavouků. Jsou známy i druhy, které jsou pokládány za externí parazitoidy pavouků. Velká většina druhů řádu Hymenoptera, které využívají pavouky, jsou specializovaní a nevyužívají k životu žádné jiné hostitele (Fitton a kol., 1987). Fitton a kol., (1987) vypracovali přehlednou klasifikaci blanokřídlič parazitoidů (idiobiontů i koinobiontů) a predátorů asociovaných s pavouky v Evropě. Největší a nejvíce diverzifikovaná skupina v

rámci parazitoidů asociovaných s pavouky patří do Ephialtini, kde významný podíl v ní zabírají lumci ze skupiny *Polysphincta* genus-group, u kterých jsou výlučně asociace s pavouky.



Obrázek č. 3. Pavouk napadený larvou lumka (foto: K. Takasuka)



Obrázek č. 4. Zakuklená larva parazitoida *Polysphincta tuberosa* chráněná 3D zmanipulovanou sítí utkanou křížákem z rodu *Araniella* (foto: S. Korenko)



Obrázek č. 5. Dospělá vosička parazitoida *Polysphincta tuberosa*

6 Ephialtini

Tribus Ephialtini (Ichneumonidae, Pimplinae) zahrnuje 59 rodů, u nichž je 26 rodů známo svou asociací s pavouky (Yu a kol., 2012). Jak se stalo to, že si tyto drobné lumci vybrali za hostitele pavouky, není stále objasněno, ale nejpravděpodobnější hypotéza o vývoji popisuje, že společný předek na Pimplinae byl idiobiontický ektoparazitoid fytofágních blanokřídlých. Tato hypotéza stále přetrvává u vosiček z kmene Delomeristini a u primitivních druhů Ephialtini. Fylogenetické změny na základě morfologických charakteristik byly provedeny Gauldem a Duboisem (2006), kteří odhalili to, že všechny skupiny Pimplinae se liší morfologickými vlastnostmi nebo jejich vajíčky. U Ephialtini se předpokládá taková skutečnost, že se uskutečnily dvě zásadní evoluční proměny při přechodu k asociaci na tak specifické hostitele jako jsou pavouci (Dubois a kol., 2002). První změna se týkala napadání kukel fytofágního hmyzu v hedvábných kokónech typické pro Lepidoptera, místo krmení se rostlinnou potravou, jako je tomu dodnes u rodu *Sericopimpla*. Druhá změna se týkala přechodu z fytofágního hostitele na pavoučího hostitele podřádu Araneomorphae (Gauld a Dubois, 2006). K nejpůvodnější asociaci s pavouky došlo v rodech *Tromatobia*, *Zaglyptus* a *Clistopyga*, u kterých se larvy živí pavoučími vajíčky. Přechod ke konzumaci těla samotného pavouka pravděpodobně proběhl u primitivních zástupců *Polysphincta* genus-group. Nielsen (1935) pozoroval u druhu *Zaglyptus varipes* Gravenhorst, 1829, že samička lumka usmrtí střežící samičku pavouka ještě před naklazením vajíček a tak se larva hostí na těle pavouka, nikoli na snášce vajíček.

7 Lumci ze skupiny *Polysphincta* genus-group

Všechny rody lumků z této skupiny patří do Ephialtini. Larvy jsou připojeny na dorzální stranu pavouka a vyvíjejí se, zatímco pavouk pokračuje se stavbou sítě a hledáním potravy. Problémem, kterým čelí larvy a kukly lumků v pozdějších stádiích, je zranitelnost křehké pavoučí sítě po smrti pavoučího hostitele. Předposlední stádium larvy krátce před zabitím pavouka mění jeho chování tak, že ho manipuluje ke stavění speciální struktury sítě, která se nazývá „ochranná síť (cocoon web)“. (Tento pojem jako první použil Eberhard, 2000, a od té doby se používá.) Tato manipulace je realizována především za účelem vytvoření bezpečného místa pro larvu. Tato struktura slouží k ochraně kukly, která je jinak nechráněná před přírodními nepříznivými vlivy a predátory (Eberhard, 2000a,b, 2001, 2010, 2013; Gonzaga a Sobczak, 2011; Gonzaga a kol., 2010; Korenko a Pekár, 2011; Matsumoto, 2009; Takasuka a kol., 2015). Účinky, které larvy dokáží vytvářet, jsou patrně způsobeny chemickými látkami, které jsou vpraveny do těla pavouka (Eberhard, 2000a,b, 2001; Kloss a kol., 2017). Například, Eberhard (2000a, b, 2001, 2013), Sobczak a kol. (2009) a Belgers a kol. (2013) studovali asociaci parazitoidů se stavěním sítě pavouků z rodu Tetragnathidae. Dále Gonzaga a kol. (2010) popsal manipulaci s pavouky rodu Nephilidae a Matsumoto a Konishi (2007), Gonzaga a Sobczak (2011), Schmitt a kol. (2012), Eberhard (2010, 2013), Korenko a kol. (2014) a Takasuka a kol. (2015) studovali manipulaci pavouky z rodu Araneidae. Největším rodem *Polysphincta* genus-group je *Zatypota*, který zahrnuje 47 druhů (Yu a Horstmann, 1997; Gauld a Dubois, 2006; Matsumoto a Takasuka, 2010). O vosičkách tohoto rodu je známo, že parazitují hlavně na pavoukách z čeledi Theridiidae, ale najdeme mezi nimi i takové druhy, které parazitují čeledi Araneidae, Dictynidae a Linyphiidae (Korenko a kol., 2015a). *Zatypota percontatoria* je typickým druhem rodu *Zatypota*, který parazituje výhradně na pavoucích z čeledi Theridiidae. Tento parazitoid vyvolá u svého hostitele změnu chování, jako mají neparazitovaní jedinci v době, kdy dochází k období přezimování. (Korenko a Pekár, 2011).



Obrázek č. 6. Larva lumčíka živčího se tělem pavouka, postupně ho vysává a zároveň pavoukem manipuluje ke tkaní sítě, do které se později zakuklí

8 Pavouci, jejich kořist a přirození nepřátelé

Pavouci tvoří bohatou a různorodou skupinu přirozených nepřátel, vyskytují se téměř ve všech zemích světa. V agroekosystémech bylo zaznamenáno několik stovek druhů (Nyffeler a Sunderland, 2003). Pavouci jsou predátoři, musí zachytit a zpracovat řadu kořistí, dokončit svůj vývoj a reprodukci. Pavouci tak mohou být účinnými lovci hmyzích škůdců, často loví více hmyzu než skutečně dokáží zkonsumovat. Pavouci mohou mít největší potenciál pro udržení hustoty škůdců na nízké úrovni.

Pavouci jsou běžně považováni za polyfágní predátory (Bristowe, 1941; Nyffeler, 1999). Říká se, že bezobratlí jsou neúčinní při omezování škůdců, ale zdá se, že několik druhů pavouků je zcela specializovaných predátorů. Pavouci nejsou všichni stejně efektivní na vybraného škůdce a větší biologická rozmanitost zvyšuje možnosti nalezení určitého druhu, který by byl efektivní v daném agroekosystému (Marc a Canard, 1997).

Existuje mnoho hrozeb, s nimiž se pavouci setkávají. Příkladem je spousta druhů členovců, kteří usmrcují pavouky různými způsoby. Někteří specializovaní lovci se krmí výlučně jen jimi (Helsdingen, 2011).

9 Využití pavouků v biologickém boji

Oblasti s biologickou kontrolou se vyvíjí více než 40 let a výzkumníci se snaží bojovat proti škůdcům tak, že predátory přemísťují z jejich přirozeného prostředí na zemědělsky využívané půdy (Marc a kol., 1999). Přestože se několik experimentů setkalo s úspěšným výsledkem, v mnohých případech došlo k selhání kvůli neschopnosti organismů adaptovat se v novém prostředí. V Číně jsou pavouci s úspěchem využíváni v boji se škůdci již 2000 let (Sparks a kol., 1982). Díky využití pavouků jako predátorů škůdců se snížila spotřeba pesticidů na rýžovištích o 50 – 60 % (Riechert a Lockley, 1984).

Zemědělská pole, která jsou regulérně sprejována pesticidy, mají většinou nízký výskyt populací pavouků (Holland a kol., 2000; Amalin a kol., 2001). I přesto, že jsou pavouci citliví na pesticidy, několik málo druhů je odolných nebo úplně rezistentních na některé formy pesticidů (Birnie a kol., 1998). Během sprejování se velké množství chemikálií zachytí v pavučině, která je posléze pavoukem zkonsumována. Tím se škodlivé látky shromažďují v jeho těle (Samu a kol., 1992). Ekologické zemědělské systémy od začátku zdůrazňují soulad jednání zemědělců s přírodními systémy. Ze systémového pojetí vyplývá snaha o vyváženost ekonomických, ekologických i sociálních aspektů a vazeb na globální i lokální úrovni. Jeho prioritou je kvalita, nikoli kvantita produkce. Základem ekologického hospodaření je zdravá půda. Ekologické zemědělství vychází z přírodního zemědělství, které se reformou života navrácí k venkovskému prostředí (Šarapatka a kol., 2010). Současné trendy v zemědělství vedoucí směrem ke snížení pesticidů a udržení ekologie vedou ke zvýšenému zájmu o pavouky jakožto potenciální látky pro biologickou kontrolu. Pavouci byli úspěšně využiti jako bioagents u ovocného jablečného sadu a rýžového pole, bylo prokázáno, že pavouci potlačují škůdce a výrazně snižují poškození produkce škodlivým hmyzem v jablečných sadech v Izraeli, Evropě, Austrálii a Kanadě. Pavouci jsou také důležitými predátory mnoha škůdců citrusů (Marc a Canard, 1997; Wisniewska a Prokopy, 1997; Amalin a kol., 2001).

10 Metodika

Práce se zabývá výzkumem a testováním predační schopnosti vybraných predátorů. Predace spočívá v překonání obranných bariér, které vytvořila samotná larva vosičky manipulací svého hostitele *Theridion varians* Hahn, 1833. (třírozměrná struktura z pavoučího vlákna). V rámci práce byli odchyceni pavouci, velikost každého z nich nepřesahovala 0,5 cm. Jednalo se o juvenilní jedince, kteří byli napadeni parazitoidy *Zatypota percontatoria*.

10.1 Popis lokality odchycených pavouků napadených lumky

Sběr parazitovaných pavouků probíhal ve více lokalitách v blízkosti hlavního města Prahy, většinou podél listnatých lesů, u zemědělsky obhospodařovaných půd v blízkosti vedlejších silnic. Tyto lokality byly vybrány na základě zkušeností Mgr. S. Korenka, Ph.D., který zde během předchozích výzkumů objevil velký počet parazitovaných pavouků. Odběr proběhl 19. října, roku 2017, kdy se denní teplota pohybovala okolo 14° C v dopoledních hodinách a 15° C v odpoledních hodinách. Přes den se objevovaly mírné srážky. Největší počet napadených pavouků byl nalezen v obci **Hradečno** (50°11'18" s. š., 13°59'29" v. d.). Obec se nachází v okrese Kladno ve Středočeském kraji s nadmořskou výškou 375 m n. m.

10.2 Odchyt napadených pavouků

Odchyty pavouků probíhaly formou sklepávání (od 100 do 200 cm nad zemí) z listnatých stromů na bílé sklepávací entomologické plátno čtvercového tvaru o ploše 1 m². Během sběru pavouků byla prováděna vizuální kontrola pro zjištění přítomnosti parazitoidů. Parazitovaní jedinci byli odchyceni laboratorní odsávačkou a individuálně umístováni do prázdných zkumavek (1,5 x 10 cm).

10.3 Experimentální chov

Po celodenním sbírání byly zkumavky s napadenými pavouky následně přemístěny do laboratoře, kde se teplota vzduchu pohybovala v rozmezí 22 – 25° C. Pavoučí hostitelé byli posléze individuálně rozděleni do pokusných arén zhotovených ze skleněného materiálu. Každá aréna měla tvar kvádru o velikosti 10 x 10 x 17 cm. Jednotlivé arény byly vybaveny rozvětvenými klacíky, které sloužily k uchycení pavoučí sítě. S pomocí modelíny upevněné na

podkladě větévky dobře držely ve svislé poloze. Každá aréna byla z vnitřních stran pomazána vazelinou albou, aby pavouk stavěl síť na větvičkách a nelezl po skle. Pavouci byli krmeni pravidelně (1x týdně), byly jim podávány octomilky *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 z laboratorních chovů a voda byla dodávána každý den pomocí rozprašovače vody.



Obrázek č. 7. Vybavení experimentálních arén (Foto: autor práce)

10.4 Manipulace larvou lumka

Larva manipulovala chování pavouka tak, aby pozměnil architekturu své trojrozměrné sítě. Po několika dnech larva lumka dospěla do posledního stádia, pavouka usmrtila a zkonsumovala a po dalších 24 hodinách byla schopna vytvořit kokón, v kterém došlo k jejímu zakuklení. V rámci laboratorních experimentů se testovala efektivita ochrany kukly lumka vytvořená pavoukem prostřednictvím modifikované sítě a samotným lumkem prostřednictvím kokónu chránícího kuklu. Pokus se týkal zájmu predátorů o kořist a lov.

10.5 Vybraní predátoři

K experimentu byly vybrány typy predátorů, které se běžně vyskytují v krajině společně s parazitickými lumky z *Polysphincta* genus-group. Jednotlivým predátorům byla nabídnuta odhalená larva, kukla chráněná kokónem a nakonec kukla chráněná kokónem i modifikovanou sítí. V posledním zmíněném pokusu byla kukla umístěna na zemi nebo byla zavěšená na

pavoučích vlákních nad zemí. Pokud se kukla v síti nacházela na zemi, došlo vždy k mírnému poškození pavoučí sítě v místě jejího styku s podložkou. V tomto případě mohl predátor, který lezl po zemi, snáze překonat pavučinová vlákna v místě poškození modifikované sítě a larvu napadnout. Ve všech pokusech byla testována schopnost predátora k útoku na larvu a zkoumána efektivita zmanipulované pavoučí sítě sloužící jako ochrana proti těmto „nepřátelům“.

10.5.1 Testovaný predátor cvrček domácí – *Acheta domestica* (Linné, 1758)

Z původních oblastí výskytu v jihovýchodní Asii byl cvrček zavlečen do všech kontinentů světa. V dospělosti se velikost pohybuje od 15 do 21 mm. Křídla svou délkou přesahují zadeček (Walker, 1999). Velký význam má jako forma krmiva pro chovné účely (Finke, 2002; Huis, 2013).

Cvrčci jsou omnivorní živočichové, v zajetí je jim podávána strava jak živočišného tak rostlinného původu (Hanboonsong, 2013; Huis, 2013). Cvrček pro lov a následnou konzumaci kořisti využívá své silné kousací ústní ústrojí.

10.5.2 Testovaný predátor ploštice dvoukřídlá – *Pyrrhocoris apterus* (Linné, 1758)

Ploštice dvoukřídlá je ve střední Evropě hojně rozšířeným druhem, měří od 10 do 12 mm. Tělo je oválného tvaru s nápadnou černo-červenou kresbou. Křídla nejsou zcela vyvinuta, nohy mají černou barvu. Při bližším pozorování lze konstatovat, že každá ploštice je v drobných detailech odlišná (Felix a Hísek, 1995).

Tento druh ploštice využívá k útoku bodavě sací ústní ústrojí. Díky obrovské variabilitě druhů, biotopů, které obývají, najdeme mezi plošticemi jak generalisty, kteří uloví takřka jakoukoliv kořist, kterou jsou schopni přemoci, tak specialisty, kteří se živí určitým druhem kořisti anebo jenom některými vývojovými stadii (Resh a Cardé, 2009; Gullan a Cranston, 2010). V testech predace byl zkoumán i zájem tohoto predátora o sání larev lumka.

10.5.3 Testovaný predátor mravenec černolesklý – *Lasius fuliginosus* (Latreille, 1798)

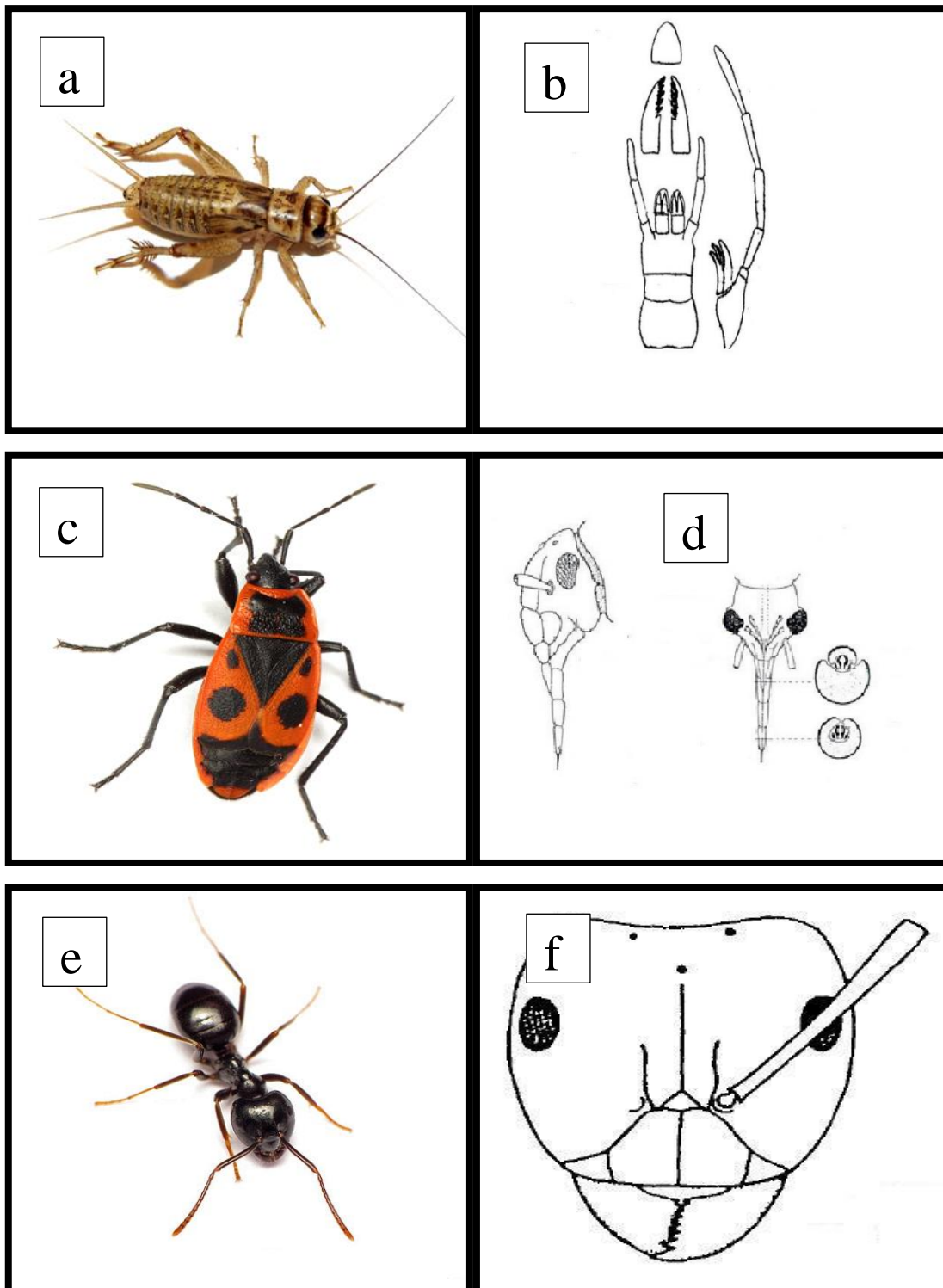
Mravenci oplývají schopností přizpůsobit svou potravu dostupnosti zdrojů v jejich životním prostředí. Mravenci vytvářejí evoluční vrchol sociálního hmyzu a mají velký biologický význam (Seifert, 1996). Dělnice zajišťují potravu, starají se o potomstvo a chrání hnízdo. Ve všech případech testování byly použity právě dělnice, které mají tendenci sbírat a nosit potravu

do mraveniště. Zájem o kořist a její přenášení z místa na místo bylo v experimentech považováno za útok a pokus zmocnit se napadené larvy. Zajímavostí je, že pokud byl v pokusu použit pouze jeden jedinec, nejevilo o kořist žádný zájem. Pokud však bylo vypuštěno všech 10 jedinců, začal tento sociální hmyz projevovat o kořist přirozený zájem a společně vyhledávat a lovit potravu.

Mravenci využívají k lovu kořisti kousací ústní ústrojí. Mají tendenci využívat takovou potravu, která je v dané chvíli snadno dosažitelná (Czechowski a kol., 1995). Většinou jsou všichni mravenci považováni za omnivory (všežravce), kombinující predaci, sbírání pozůstalých částí živočichů i rostlin (Stradling, 1978).

Měřené hodnoty:

V průběhu laboratorních experimentů byla v milimetrech zaznamenávána velikost jednotlivých predátorů z předem stanoveného množství jedinců dané skupiny (N) a rovněž stáří každé kukly, která byla predátorům jako kořist nabízena. V sekundách byl měřen čas od vložení predátora do experimentální arény s pokusnou kuklou do prvního agresivního pokusu o její napadení a také přesný čas doby konzumace. Napadením se rozumí konzumace kukly v případě predátora cvrčka, sání kukly u plošnice a přenášení kukly v případě predátorů mravenců. Do výsledků pokusů bylo uváděno množství ukořistěných kukel z celkového počtu jedinců v jednotlivých skupinách a z těchto měření byla jako výsledek vypočtena procentní úspěšnost predace každého z predátorů. Mezi velikostí predátora a časem potřebným pro konzumace kořisti nebyla zjištěna žádná korelace, (Spermanova korelace ($r = -0,109$)). Vyhodnocení a použité testy byly upravovány pomocí statistického programu GraphPad InStat demo.

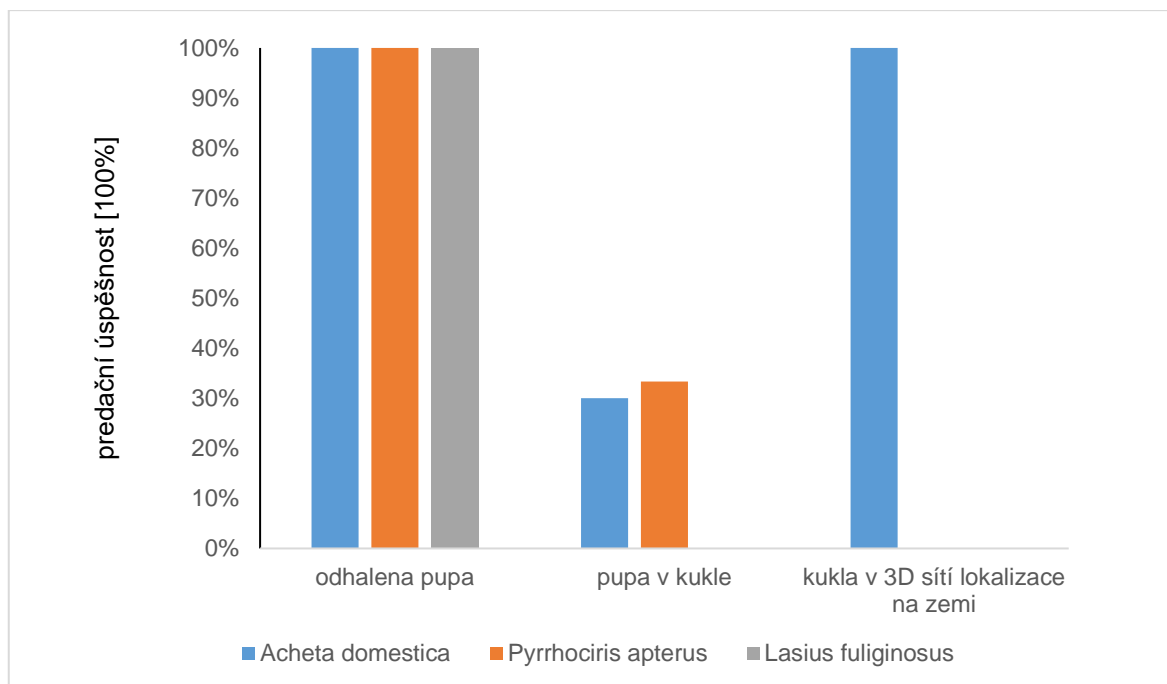


Obrázek č. 8. Vybraní predátoři a jejich modifikace ústního ústrojí:

- (a) cvrček domácí *Acheta domestica* Linné, 1758, (b) kousací ústní ústrojí cvrčka domácího,
(c) ploštice dvoukřídlá *Pyrhocorrus apterus* Linné, 1758, (d) bodavě sací ústní ústrojí,
(e) mravenec černolesklý *Lasius fuliginosus* Latreille, 1798, (f) kousací ústní ústrojí

11 Výsledky práce a pokusy v laboratoři

Zástupci všech skupin predátorů (cvrček, ploštice a mravenec) se ukázali být potenciální predátoři kukly lumka, protože v případě odhalené kukly ji všichni napadli a konzumovali. Predátoři se při pozorování lišili nejen v úspěšnosti predace, ale rovněž v čase zpozorování a napadení. Zároveň se zjistilo, že ochranné struktury obou typů, vybudovaných larvou (kokón) a vybudované pavoukem po jeho manipulaci (manipulovaná síť) významně zvyšují ochranu parazitoida v období jeho zakuklení. Efektivnost manipulace hostitele při ochraně kukly parazitoida byla prokázána. V přirozených podmínkách kukly parazitoida, chráněné nepoškozenou pavoučí strukturou, vybudovanou zmanipulovaným pavoukem, přežily ve 100% případech. U predátora *Acheta domestica* (cvrček domácí) bylo ještě ve třetím stadiu larvy v kokónu a síti rozlišeno, zda se kukla nachází ve vzduchu či na zemi. Ve výsledku byla v případě odhalené kukly zaznamenána 100 % predační úspěšnost u predátorů *Acheta domestica* (cvrček domácí), *Pyrrhocoris apterus* (ploštice dvoukřídlá), i u *Lasius fuliginosus* (mravenec černošedý) byla úspěšnost nulová. V případě, že byla larva chráněná kuklou (kokón), predační úspěšnost klesla na 30% u *Acheta domestica* a na 0% u predátorů *Pyrrhocoris apterus* a *Lasius fuliginosus*. Pavoučí 3D síť ochránila larvu v kukle ve vzduchu proti všem predátorům a jejich úspěšnost tak byla ve všech pozorováních nulová. V případě, že byla kukla na zemi (přestože chráněná 3D sítí), tak jediným úspěšným predátorem se stal *Acheta domestica* to ve 100% případech. Z výsledků jednotlivých měření a pozorování, které jsou detailně uvedeny v následujících tabulkách a grafech, vyplývá, že nejobávanější predátoři z vybraných skupin jsou *Acheta domestica*, kteří dokáží s rozdílnou úspěšností ulovit kořist ve formě odhalené kukly, kukly v kokónu i v síti v případě, že se kukla nachází v síti na zemi. *Pyrrhocoris apterus* byla ve všech pozorováních úspěšná v lovu pouze tehdy, jednalo-li se o odhalenou kuklu. V ostatních případech tento predátor kořist vůbec nezaznamenal, popřípadě se ji pokoušel ulovit (a to i několikrát), ale bezúspěšně. *Lasius fuliginosus* jako predátor uspěl rovněž v případě odhalené kukly, kterou vždy několikrát přemístil a na níž ve skupině zaútočil. O kuklu v kokónu a v pavoučí síti byl zájem *Lasius fuliginosus* pouze ve dvou případech, v ostatních již nejevil zájem.



Obrázek č. 8. Úspěšnost vybraných predátorů v ulovení parazitických lumků za různých podmínek.

11.1 Predační úspěšnost *Acheta domestica*

Tabulka č. 1. Úspěšnost predace cvrčka v ulovení kořisti.

Acheta domestica

	Počet predátorů (ks)	Průměrný čas k ulovení a konzumaci (sec.)	Konzumace (ks)	Úspěšnost predace (%)	Průměrná doba konzumace (sec.)	Standardní odchylka
Odhalená larva	10	30,3	10	100	222	37,8
Larva v kukle	10	304,7	3	30	nezměřeno	361
Larva v kukle v síti nad zemí	10	0	0	0	0	0
Larva v kukle v síti na zemi	4	895	4	100	55	687

11.1.1 Predační schopnost, pokud kukla byla odhalená:

Experiment s predátory této skupiny ukázal velice zajímavé výsledky, jak je patrné z Tabulky č.1. Všechny 10 pokusných predátorů, kteří dosahovali velikosti od 5 do 10 mm, na odhalenou kuklu zaútočili, přičemž průměrný čas k ulovení a konzumaci byl 30,3 sekund (Obrázek č.9). Nejrychleji zaútočil jedinec za pouhé 2 sekundy od začátku pozorování, poslední predátor pak po 2 minutách a 5 sekundách. Doba samotné konzumace kořisti predátorům zabrala průměrně 222 sekund. Nejrychlejší doba konzumace tvořila pouze 5 sekund, nejdelší 10,5 minuty. Úspěšnost lovu byla v tomto případě 100 %, všechny kukly byly vysáté. Kukly použité v tomto pokusu byly ve stáří 2-6 dnů.

11.1.2 Predační schopnost, pokud kukla byla chráněna kokónem:

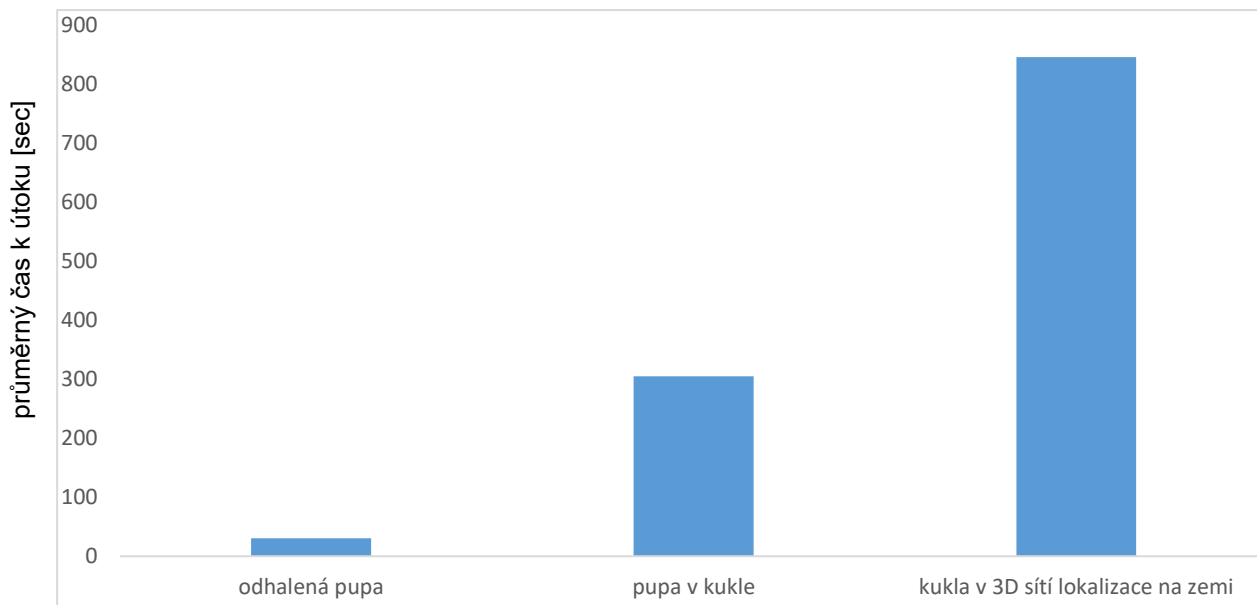
Na tento pokus bylo vyčleněno rovněž 10 kusů predátorů, velikostí 7-17 mm. Průměrné stáří kukel bylo 4 dny a všechny byly chráněny kokónem. Přestože ve všech případech došlo ke kontaktu s predátory, ukořistěné a zkonzumované byly 3 ks (Tabulka č.1, řádek 2.). Zbylých 7 kusů larev přežilo. Doba k ulovení a konzumaci byla v průměru 304,7 sekund, konzumace trvala v jednotlivých případech 66, 128 a 720 sekund., jak znázorňuje Obrázek č.9 na konci kapitoly. V neúspěšných případech lovu došlo i k vícenásobnému kontaktu s kořistí, a to v rozsahu 1-3 pokusů.

11.1.3 Predační schopnost, pokud kukla byla chráněna kokónem a sítí (umístěna nad zemí):

Pokud byly prováděny pokusy s umístěním kukly v pavoučí síti nad zemí, nedošlo v průběhu pozorování 10 predátorů o velikosti 7-15 mm ani k jednomu kontaktu s kuklou (stáří 5-7 dnů). Jak vyplývá z Tabulky č.1, úspěšnost lovu byla nulová, všechny larvy přežily.

11.1.4 Predační schopnost, pokud kukla byla chráněna kokónem a sítí (umístěna na zemi):

Výzkum byl proveden rovněž se 4 jedinci predátora (velikost 11-18 mm), když v pavoučí síti chráněná kukla byla umístěna přímo na podložce (Tabulka č.1, řádek 4.) Na rozdíl od minulého případu, kdy byla kukla nad zemí, nyní došlo ke kontaktu a napadení ve všech pozorovaných případech a tedy k 100 % úspěšnosti lovu. Kukly ve stáří 3-5 dnů byly uloveny a zkonzumovány v průměrném čase 895 sekund (Obrázek č.9), tedy za necelých 15 minut. Samotné pozření kořisti proběhlo v průměrném čase 55 sekund a ve všech případech do dvou minut. Zajímavé je, že predátoři zlikvidovali nejen larvu, ale i ochranný kokón.



Obrázek č.9. Průměrný čas k ulovení kořisti cvrčkem domácím.

11.2 Predační úspěšnost *Pyrrhocoris apterus*

Tabulka č.2. Úspěšnost predace plošnice v ulovení kořisti.

Pyrrhocoris apterus

	Počet predátorů (ks)	Průměrný čas k ulovení a konzumaci (sec.)	Konzumace (ks)	Úspěšnost predace (%)	Průměrná doba konzumace (sec.)	Standardní odchylka
Odhalená larva	6	30,8	6	100	nezměřeno	28,7
Larva v kukle	7	82	2	28	nezměřeno	0
Larva v kukle v síti	6	0	0	0	0	0

11.2.1 Predační schopnost, pokud kukla byla odhalená:

Experiment s tímto druhem predátora ukázal, že pokud je kukla odhalená, dokáže si s ní plošnice velice rychle poradit. Jako predátorů byla úspěšnost lovu v tomto případě 100%, jedinců nasazených v tomto pokusu bylo celkem 6, (Tabulka č.2, řádek 1.). Všechny připravené plošnice měly rozměr 5*9 mm, velikost larev 3-5 mm. Zajímavé bylo pozorování samotné predace, kdy vždy zaútočil jeden predátor, ostatní se ale vždy k akci velmi rychle připojili a o kořist po určitou dobu zápasili. Vždy nakonec došlo k úplnému vysátí testované kukly, a to v průměrném čase 30,8 sekund.

11.2.2 Predační schopnost, pokud byla kukla chráněna kokónem:

V 30. minutovém detailním pozorování nebyl shledán žádný zájem o takto chráněnou kořist. Stejně jako v předešlém případě byly nasazeny ploštice o rozměru 5*9 mm, tentokrát se jednalo o 7 jedinců. Ploštice nejevily o kořist žádný zájem nebo se pokusily o kontakt, avšak k útoku nedošlo. Teprve po 24. hodinách byla potvrzena úspěšná predace u dvou larev, z nichž jedna byla částečně a druhá zcela vysáta. Přestože uběhl celý den od počátku experimentu, lze konstatovat, že konečná úspěšnost lovu byla 28% (Tabulka č.2, řádek 2.).

11.2.3 Predační schopnost, pokud byla kukla chráněna kokónem a pavoučí sítí:

V tomto případě je možné konstatovat, že přestože bylo nasazeno 6 kusů predátorských ploštic o rozměru 5*9 mm, ani v jednom případě nedošlo k útoku na kuklu. Predátoři se k ní ani nepřiblížili, pavučiny jako účinná ochrana je vždy odradily (Tabulka č.2, řádek 3.)

11.3 Predační úspěšnost *Lasius fuliginosus*

Tabulka č.3. Úspěšnost predace mravence v ulovení kořisti.

Lasius fuliginosus

	Počet predátorů (ks)	Průměrný čas k ulovení a konzumaci (min.)	Úspěšnost predace (%)
Odhalená larva	7	15	100
Larva v kukle	7	0	0
Larva v kukle v síti	6	0	0

11.3.1 Predační schopnost, pokud byla odhalená kukla:

Z výsledků experimentálního výzkumu s mravenci jako predátory je zřejmé, že jsou schopni ve skupině ani v pokusech s odhalenou kuklou v lovu uspět (Tabulka č.3). V 7 pozorovaných pokusech s mravenci o velikosti 10 mm vždy došlo k napadení kořisti. V pěti případech predátor svoji kořist několikrát nosil a přemístil na jiné místo, ale kukla nakonec nebyla poškozena. V jednom případě ji několikrát hryzal, ale k poškození rovněž nedošlo a v dalším případě mravenec při přemísťování zemřel a kukla zůstala nepoškozena. Doba stěhování kukly z místa na místo predátorům v několika případech zabrala celé dlouhé minuty, nejvíce bylo

pozorováno 107 minut neustálých přesunů. Z pozorování se dá konstatovat, že k napadení došlo ve 100% případech.

11.3.2 Predační schopnost, pokud byla kukla chráněná kokónem:

V případě takto chráněné kukly se 5 ze 7 jednotlivců mravenců o velikosti 10 mm pokusilo larvu kontaktovat, ale dále ji ponechali bez zájmu (Tabulka č.2, řádek 2.) V jednom případě predátor ochranný kokón kousal, ale pouze z důvodu, že se do něj sám zamotal. V posledním případě po hryzní kokonu jedním z predátorů přišli na pomoc další dva mravenci. Ani ve třech se jim nepodařilo ke kořisti proniknout a tak po 48 hodinách z kokónu vylétla zdravá vosička. Úspěšnost predace byla tedy v tomto případě nulová.

11.3.3 Predační schopnost, pokud byla kukla chráněná kokónem a sítí:

6 připravených predátorů, mravenců o velikosti 10 mm, bylo pozorováno a testováno, zda uloví či ohrozí svoji kořist, kukly o velikosti 2-5 mm, chráněné kokónem a pavoučí sítí (Tabulka č 3, řádek 3.). Ani v jednom případě nebyl pozorován kontakt či náznak útoku, predátoři ukryté kořisti naprosto ignorovali.

Ve všech uskutečněných pokusech, pokud se vylíhly vosičky, byly všechny exempláře zachovány a pozorovány případné změny, které způsobily útoky predátorů. Po detailním pozorování lze konstatovat, že všechny živé vosičky bez úhony přežily a v pořádku létaly.

12 Diskuze

Pavouci jsou jedni z nejvíce zastoupených bezobratlých. Jsou významnými predátory, vyskytujícími se ve všech typech terestrických ekosystémů. Představují významnou roli jako hostitelé parazitů a parazitoidů. Diplomová práce se zabývá asociací pavouků s parazitoidy ze skupiny *Polysphincta* genus-group.

Výzkum zkoumá efektivitu ochranné sítě vytvořené pavoučím hostitelem před napadnutím predátora. K pokusům byli vybráni tito predátoři: cvrček domácí, ploštice dvoukřídlá a mravenec černolesklý. Byl pozorován jejich útok na larvu parazitického lumka z *Polysphincta* genus-group, který před zakuklením manipuloval svým pavoučím hostitelem ke stavbě ochranné sítě a následně ho usmrtil. Cvrčkovi, ploštici a mravenci byla nabídnuta kukla, poprvé jako odhalená (bez jakékoliv ochrany), podruhé byla kukla chráněna kokónem a potřetí byl zkoumán zájem o kuklu, která byla chráněna modifikovanou 3D pavoučí sítí i kokónem.

Z uvedených příkladů útoků a zájmů o kořist v podobě kukly vyplývá, že ochranná síť vytvořená pavoučím hostitelem pod vlivem manipulace larvou lumka prakticky ve všech případech slouží ke zvýšení šancí na přežití larvy v době kuklení.

Efektivnost manipulace hostitele při ochraně kukly parazitoida byla pokusy prokázána. V laboratorních podmínkách kukly parazitoida, chráněné nepoškozenou pavoučí strukturou, vybudovanou zmanipulovaným pavoukem, přežily ve 100% případech.

Z výsledků průzkumu dále vyplývá, že rozdíl mezi predátory, dobou a způsobem napadení kořisti, je značný. Ukázalo se, že největší potenciál k ukořistění larvy měl cvrček domácí, který díky svému kousacímu ústnímu ústrojí neměl problém s ukořistěním kukly ve většině pokusů, s výjimkou kukly zavěšené v modifikované pavoučí 3D síti nad zemí.

12.1 Jak si parazitoid volí svého hostitele?

Studiem a výzkumem vosiček ze skupiny *Polysphincta* genus-group se zabývala celá řada autorů. Je prokázáno, že vosičky preferují obvykle takové hostitele, kteří vyhovují určitou velikostí a rozpětím (Fincke a kol., 1990; Gonzaga a kol., 2010; Korenko a kol., 2011). U většiny zkoumaných parazitoidů bylo zjištěno, že dospělé samice preferují za hostitele svých potomků převážně středně velké nedospělé jedince (Fincke a kol., 1990; Korenko a kol., 2011, 2014). Toto je způsobeno zřejmě tím, že larva by byla pro menšího pavouka až moc velkou zátěží a to by mělo nepříznivý vliv na jeho schopnost lovit kořist a vyvíjet se (Korenko a kol., 2011). Na druhou stranu pozitivní efekt na vývoj parazitoida by mohl znamenat jeho vývoj na těle většího hostitele, kde je ale riziko, že velký a silný pavouk se po fyzické stránce lépe ubrání útoku a jeho pokusu o paralyzaci nebo si zvládne z těla přichycenou larvu strhnout (Korenko a kol., 2014). Útočící parazitoidi si proto musí zvolit, zda je přínosnější podstoupit riziko možného zranění při útoku na většího a silnějšího hostitele nebo se spokojit s menším (na živiny chudším), ale snáze napadnutelným hostitelem (Gerling a kol., 1990). Některé z řad parazitických vosiček dokáží během jedné sezóny změnit své preferované hostitele v závislosti na jejich velikosti v daném ročním období a dokonce si volí hostitele dle pohlaví. Většinou jsou parazitované samice, a to nejspíš z důvodu větší pravděpodobnosti přežití. Způsoby, jakými dokáží parazitoidi rozlišovat pohlaví svých hostitelů před jejich napadením, nejsou stále známé (Korenko a kol., 2011).

12.2 Výběr predátorů určených k testu efektivity ochranné sítě

Pro výzkum byli zvoleni predátoři na základě různé morfologie ústního aparátu. Cvrček domácí má kousací ústní aparát, ploštice dvoukřídlá bodavě sací ústní aparát a mravenec černolesklý kousací ústní aparát.

12.2.1 Cvrček domácí- *Acheta domestica*

Cvrčci mají kousací ústní ústrojí. V přírodě se živí potravou rostlinného i živočišného původu (Skuhřavý a kol., 1968). Cvrček se v mém experimentu stal nejúspěšnějším predátorem k ulovení kořisti parazitické kukly. Cvrčci dokáží s rozdílnou úspěšností ulovit kořist ve formě odhalené kukly, kukly v kokónu i sítí v případě, že se kukla nachází v síti na zemi. Ve

výsledcích byla v případě odhalené kukly zaznamenána 100 % predáční úspěšnost. Když byla kukla chráněná kokónem, predáční úspěšnost klesla na 30%. V případě, že byly prováděny pokusy s umístěním kukly v pavoučí síti nad zemí, nedošlo v průběhu pozorování ani k jednomu kontaktu s kuklou. Úspěšnost lovu byla tedy nulová a všechny larvy tak přežily.

12.2.2 Ploštice dvoukřídlá- *Pyrrhocoris apterus*

Ploštice využívají k lovu své bodavě sací ústrojí. Býložravé druhy ploštic sají zpravidla rostlinné šťávy, dravé druhy ploštic loví jiný hmyz a velké ploštice žijící ve vodě se živí i obratlovci (žáby, ryby, menší ptáci), častokrát většími, než jsou ony samy. Mnoho ploštic žije v početných koloniích. Nejdravější jsou obvykle vodní druhy. Některé druhy sají krev teplokrevných živočichů, například štěníce. Studie ukázala, že v případě odhalené larvy byla 100 % predáční úspěšnost, stejně jako u cvrčka domácího. V případě testování, kdy byla larva chráněná kokónem či 3D sítí, predáční úspěšnost klesla k 0. V těchto pokusech predátor kořist vůbec nezaznamenal, popřípadě se ji nějakým způsobem pokoušel ulovit (a to i několikrát), ale bezúspěšně.

12.2.3 Mravenec černolesklý- *Lasius fuliginosus*

Mravenci slouží k lovu kořisti jeho kousací ústní ústrojí. Je to všežravý druh, lovící převážně hmyz. Zvláštností tohoto druhu je konzumace hnědé sametové houby *Septosporium myrmecophilum*. V přírodě jsou sousední hnízda mravenišť mezi sebou spojena dobře udržovanými cestami, ze kterých mravenci postupně odstraňují kamínky, malé větvičky a další překážky. Mravenec černolesklý je velmi sociální druh mravence, jeho velkou zvláštností je starost, ochrana a rozšiřování mšic. Mravenci pro ně staví "pavilonky", přenášejí je do nových míst a celou zimu je ochraňují hluboko v mraveništi. Mšice jim za to poskytují velice výživnou medovici.

V laboratorních pokusech při vypuštění více jedinců tohoto sociálního druhu došlo vždy k napadení a přemístování odhalené kukly. Predace tedy byla 100%. V případě, že byla kukla chráněná kokónem či 3D modifikovanou sítí, predáční úspěšnost klesla k 0, mravenci si většinou kořisti vůbec nevšimli.

13 Závěr

Manipulace chování hostitele, způsobená parazity, tvoří kromě samotného výzkumu a laboratorních experimentů hlavní část diplomové práce. Byly zde shrnuty obecné informace o parazitech, jejich způsobech parazitizace na hostitelích a úloha obou skupin v přírodě. Detailně byla popsána parazitizace na pavoukách a jejich manipulace chování vyvolaná parazitoidy. Jedním z hostitelů jsou uváděni pavouci jako velmi užiteční tvorové v přírodě. V systému ekologického zemědělství je jejich úloha přirozených nepřátel škůdců nenahraditelná.

Výzkum a laboratorní pokusy se zaměřily na tři vybrané přirozené predátory *Acheta domestica*, *Pyrrhocoris apterus* a *Lasius fuliginosus*. Všichni byli testováni na predační úspěšnost lovu kukly lumků. V laboratorních podmínkách bylo simulováno přirozené prostředí lumků i samotných parazitů, testování probíhalo při různých stupních ochrany kukly. Jako první se testovala odhalená kukla, posléze kukla chráněná kokónem a nejvyšším stupněm ochrany byla kukla v kokónu a zároveň v modifikované 3D pavoučí síti vytvořené lumkem zmanipulovaným pavoukem. V případě predátora *Acheta domestica* bylo zvlášť testováno napadení kukly chráněné 3D sítí prostorově umístěné nad zemí i na zemi. Zkoumalo se zároveň několik důležitých parametrů, například čas do napadení a konzumace různě chráněné kukly, průměrná doba konzumace a úplné vysátí larvy, predační účinnost v každé jednotlivé variantě a rovněž predační schopnost a aktivita jednotlivých druhů predátorů.

Výsledky pozorování potvrzují, že největší úspěšnost predace nastala v případě, že predátoři útočili na nechráněnou, odhalenou kuklu. V případech kukly chráněné kokónem úspěšnost predátorů klesala o více než 60%. Modifikovaná pavoučí 3D síť ochránila larvu v kukle proti všem predátorům s výjimkou situací, kdy byla umístěna na zemi a predátorem se stal *Acheta domestica*. V tomto případě byla kukla vždy vysáta a zlikvidována včetně ochranného štítu.

Výzkum rovněž ukázal, že manipulace chování hostitele, v tomto případě pavouka, který vytvoří ochrannou 3D síť, dokáže v mnoha případech kuklu lumka výrazně ochránit proti přirozeným predátorům a podstatně zvyšuje šance na jeho přežití v přírodě. Zároveň bylo prokázáno, že velikost predátora ani stáří larvy nemají žádný vliv na úspěšnost predace ani na čas ulovení a samotné konzumace kořisti.

14 Seznam literatury

Akino T., Knapp J. J., Thomas J. A. a Elmes G. W., 1999. Chemical mimicry and host specificity in the butterfly *Maculinea rebeli*, a social parasite of *Myrmica* ant colonies. *Proceedings of the royal society of London, Series b* 266, 1419-1426.

Amalin D. M., Pena J. E., McSorley R., Browning H. W., Crane J. H., 2001. Comparison of different sampling methods and effect of pesticide application on spiderpopulations in line orchard in South Florida. *Environmental Entomology* 30, 1021-1027.

Aubert J. F., 1969. Les Ichneumonides ouest- paléartiques et leurs hotes. 1. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, France.

Austin A. D., 1985. The function of spider egg sacs in relation to parasitoids and predators, with special reference to the Australian fauna. *Journal of Natural History* 19, 359-376.

Arnošt J., 2014. Manipulace chování pavouků parazity a parazitoidy. Bakalářská práce (Bc.) Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta životního prostředí.

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

Belgers J. D. M., Miller J. A., Beentjes K. K., Zwakhals K., Helsdingen P., 2013. Spider hosts (Arachnida, Araneae) and wasp parasitoids (Insecta, Hymenoptera, Ichneumonidae, Ephialtini) matched using DNA 11, 23-24.

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

Bogya S., Markó V., Szinetár C. S., 1999. Comparison of pome fruit orchard inhabiting spider assemblages at different geographical scales. *Agricultural and Forest Entomology* 1 (4), 261-269.

- Bristowe W. S., 1941. The comity of Spiders, 2. London, Ray Society.
- Brown S. P., Jouin P., Thomas F., 2006. Suicide of crickets harboring hairworms: a proteomics investigation. *Insect Molecular Biology* 15, 731-732.
- Buchar J., Kůrka A., 2001. Naši pavouci. Academia, ISBN: 80-200-0331-2, 154 s.
- Czechowski W., Pisarski B., Yamauchi K., 1995. Succession of ant communities (Hymenoptera, Formicidae) in moist pine forests.- *Fragmenta Faunistica* 38, 447-486.
- Dubois J., Rolland C., Villemant C., Gauld I. D., 2002. The phylogenetic position of parasitoids of spiders within Pimplinae (Hymenoptera, Ichneumonidae). In: Samu F., Szinetár Cs. (eds.) *Proceeding of the 20th European Colloquium of Arachnology, Szombathely 22-26, 27-35.*
- Eberhard W. G., 2000a. Spider manipulation by a wasp larva. *Nature* 406, 255-256.
- Eberhard W. G., 2000b. The natural history and behavior of *Hymenoepimecis argyraphaga* (Hymenoptera: Ichneumonidae) a parasitoid of *Plesiometa argyra* (Araneae: Tetragnathidae). *Journal of Hymenoptera Research* 9, 220-240.
- Eberhard W. G., 2001. Under the influence: Webs and building behavior of *Plesiometa argyra* (Araneae, Tetragnathidae) when parasitized by *Hymenoepimecis argyraphaga* (Hymenoptera, Ichneumonidae). *Journal of Arachnology* 29, 354-366.
- Eberhard W. G., 2003. Substitution of silk stabilimenta for egg sacs by *Allocyclosa bifurca* (Araneae: Araneidae) suggests that silk stabilimenta function as camouflage devices. *Behaviour* 140 No. 7, 847-868.
- Eberhard W. G., 2010. new types of behavioural manipulation of host spiders by a parasitoid wasp. Article ID 950614.
- Ferber R. E., Bell J., Johnson P. J., Firbank L. G., Macdonald D. W., 1998. The effects of organic farming on surface-active spider (Araneae) assemblages in wheat in southern England, UK. *Journal of Arachnology* 26 (2), 190-202.

- Felix J., Hísek K., 1995. Naší přírodou krok za krokem, Zvířata. Albatros, ISBN: 80-00-00264-7, 239 s.
- Fincke O. M., Higgins L., Rojas E., 1990. Parasitism of *Nephila clavipes* (Araneae: Tetragnathidae) by an Ichneumonid (Hymenoptera, Polysphinctini) in Panama. *J. Arachnol.* 18, 321-329.
- Finke D. L., Denno R. F., 2002. Intraguild predation diminished in complex-structured vegetation: implications for prey suppression. *Ecology* 83, 643–652.
- Fitton M. G., Shaw M. R., Austin A. D., 1987. The Hymenoptera associated with spiders in Europe. *Zoological Journal of the Linnean Society* 65-93.
- Fitton M. G., Shaw M. R., Gauld I. D., 1988. Pimpline ichneumon-flies. *Handbooks for the Identification of British Insects* 7, 1-110.
- Franceschi N., Bollache L., Dechaume- Moncharmont F., Cornet S., Bauer A., Motreuil S., 2010. Variation between populations and local adaptation in acanthocephalan-induced parasite manipulation. *Evolution* 64, 2417-2430.
- Gauld I. D. a Dubois J., 2006. Phylogeny of the Polysphincta group of genera (Hymenoptera: Ichneumonidae; Pimplinae): a taxonomic revision of spider ectoparasitoids. *Systematic Entomology* 529 – 564.
- Gerling D., Roitberg B. D., Mackauer M., 1999. Instar-specific defense of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*: Influence on oviposition success of the parasite *Aphelinus asychis* (Hymenoptera: Aphelinidae) 160-167.
- Gonzaga M. O. a Sobczak J. F., 2011. Behavioral manipulation of the orb-weaver spider *Argiope argentata* (Araneae: Araneidae) by *Acrotaphus chedelae* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Entomological Science* 14, 220-223.

Gonzaga M. O., Sobczak J. F., Pentead-Diaz A. M., Eberhard W. G., 2010. Modification of *Nephila clavipes* (Araneae Nephilidae) webs induced by the parasitoids *Hymenoepimecis bicolor* and *H. robertsae* (Hymenoptera Ichneumonidae). *Ethology Ecology and Evolution* 22, 151-165.

Gullan P. a Crancton P., 2010. *The insects: an outline of entomology*. 4th ed. Hoboken, NJ: Wiley-Blackwel 565.

Hanboonsong Y., Jamjanya T., 2013. *Six-legged livestock: edible insect farming, collection and marketing in Thailand*. Bangkok, Thailand: Food and Agriculture Organization of the United Nations, Regional Office for Asia and the Pacific 57.

Helluy S. a Thomas F., 2003. Effect of *Microphallus papillorobustus* (Platyhelminthes: Trematoda) on serotonergic immunoreactivity and neuronal architecture in the brain of *Gammarus insensibilis* (Crustacea: Amphipoda). *Proceedings of the Royal Society B* 270, 563-568.

Helsdingen A., van Gog, T., van Merriënboer J., 2011. The effects of practice schedule and critical thinking prompts on learning and transfer of a complex judgment task. *Journal of Educational Psychology* 103 (2), 383-398.

Holland J. M., Winder L., Perry J. N., 2000. The impact of dimethoate on the spatial distribution of beneficial arthropods in winter wheat. *Annals of Applied Biology* 136 (2), 93-105.

Huis Arnold van., 2013. *Edible insects: future prospects for food and feed security*. Rome, xvi., FAO forestry paper 187.

Hussela-Veistola E., 1998. Effects of perennial grass strips on spiders (Araneae) in cereal fields and impact on pesticide side effects. *J appl. Ent.* 122, 575-583.

Kaeselin M., Wehrle I, Grossniklaus-Burgin C., Wyler T., Guggisberg U., 2005a. Stage-dependent strategies of host invasion in the egg-larval parasitoid *Chelonus inanitus*. *Journal of Insect Physiology* 51, 287-296.

- Kloss T., 2017. Proximate mechanism of behavioral manipulation of an orb-weaver spider host by a parasitoid wasp. *PLoS ONE* (3) 12.
- Konopová B., Smykal V., Jindra M., Singh A., 2011. Common and Distinct Roles of Juvenile Hormone Signaling Genes in Metamorphosis of Holometabolous and Hemimetabolous Insects. *PLoS ONE* (12) 6.
- Korenko S. a Pekár S., 2011. A Parasitoid Wasp Induces Overwintering Behaviour in Its Spider Host. *PLoS ONE* 6.
- Korenko S., Michalková V., Zwakhals K., Pekár S., 2011. Host specificity and temporal and seasonal shifts in host preference of a web-spider parasitoid (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Journal of Insect Science* 11,101.
- Korenko S., Isaia M., Satrapová J., Pekár S., 2014a. Parasitoid genus-specific manipulation of orb-web host spiders (Aranae, Araneidae). *Ecological Entomology* 39, 30-38.
- Korenko S., Satrapová J., Zwakhals K., 2014b. Manipulation of araneid spider web structure by the polysphinctine parasitoid *Zatypota picticollis* (Hymenoptera, Ichneumonidae). *Entomological Science* 9, 27-30.
- Korenko S., Potopová V., Satrapová J., Pekár S., 2016. Life history of the spider parasitoid *Zatypota percontatoria* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Entomological Science* 19, 104-111.
- Korenko S., Hamouzová K., Kysilková K., Kolářová M., Kloss T. G., Takasuka K., Pekár S., 2018. Divergence in host utilisation by two spider ectoparasitoids within the genus *Eriostethus* (Ichneumonidae, Pimplinae) *Zoologischer Anzeiger. A Journal of Comparative Zoology* 272.
- Lefevre T., Thomas F., Rave S., Patrel D., Renault L., LeBourligu L., Cuny G., Biron D. G., 2007a. *Trypanosoma brucei brucei* induces alteration in the head proteome of the tsetse fly vector *Glossina palpalis gambiensis*. *Insect Molecular Biology* 16, 651-660.

- Lefevre T., Thomas F., Schwartz A., Levashina E., Blandin, S., Brizard J. P., LeBourligu L., Demettre E., Renaud F., Biron D. G., 2007b. Malaria Plasmodium agent induces interaction in the head proteome of their Anopheles mosquito host. *Proteomics* 7, 1908-1915.
- Libersat F, Delago A, Gal R., 2009. Manipulation of host behavior by parasitic insects and insect parasites. *Annual Review of Entomology* 54, 189-207.
- Maloney D., Drummond F. A., Alford R., 2003. Spider Predation in Agroecosystems: Can Spider Effectively Control Pest Populations? *Technical Bulletin* 190.
- Marc P. a Canard A., 1997. Maintaining spider biodiversity in agroecosystems as a tool in pest control. *Agriculture, ecosystems & environment* 62 (2), 229 - 235.
- Marc P., Canard A., Ysnel F., 1999. Spiders (Araneae) useful for pest limitation and bioindication. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74 (1), 229 - 273.
- Matsumoto R. a Konishi K., 2007. Life histories of two ichneumonid parasitoids of *Cyclosa octotuberculata* (Araneae), *Reclinervellus tuberculatus* (Uchida) and its new sympatric congener (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae). *Entomological Science* 10, 267–278.
- Matsumoto R., 2009. „Veils“ against predators: modified web structure of a host spider induced by an ichneumonid parasitoid, *Brachyzapus nikkoensis* (Uchida) (Hymenoptera). *Journal of Insect Behavior* 22, 39-48.
- Matsumoto R. a Takasuka K., 2010. A revision of the genus *Zatypota* Förster of Japan, with descriptions of nine new species and notes on their hosts (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae). *Zootaxa* 2522, 1–43.
- Maure F., Daoust S.P., Brodeur J., Mitta G., Thomas F., 2013. Diversity and evolution of bodyguard manipulation. *Journal of Experimental Biology* 216, 36-42.
- Moore J., 2002. *Parasites and the Behavior of Animals*. In: Oxford University Press, Oxford, New York.

- Moore J., 2013. An overview of parasite-induced behavioral alterations- and some lessons from bats. *Journal of Experimental Biology* 216, 11-17.
- Nielsen E., 1923. Contributions to the life history of the pimpline spider parasites (Polysphincta, Zaglyptus, Tromatobia), (Hym. Ichneumon.). *Entomologiske Meddelelser* 14, 137-205.
- Nyffeler M., Benz, G., 1987. Spiders in natural pest control: A review. *Journal of applied entomology* 103 (4), 321-339.
- Nyffeler M., Sterling W. L., Dean D. A., 1994. How spiders make a living. *Environmental entomology* 23 (6), 1357-1367.
- Nyffeler M., 1999. Prey selection of spiders in the field. *Journal of Arachnology* 27, 317-324.
- Nyffeler M., Sunderland K. D., 2003. Composition, abundance and pest control potential of spider communities in agroecosystems:a comparison of European and US studies. *Agric. Ecosyst. Environ* 95, 579-612.
- Poulin R., 2010. Parasite manipulation for host behavior: an update and frequently asked questions. *Advances in the Study of Behaviour* 41, 151- 186.
- Rasnitsyn A. P., 1969. Origin and evolution of Lower Hymenoptera. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR* 123, 196 pp. (in Russian)
- Resh V. H. a Cardé R. T., 2009. *Encyclopedia of insects*, University of California, Riverside, ISBN: 9780123741448, 1168 s.
- Riechert S. E. a Lockley T., 1984. Spiders as biological control agents. *Ann. Rev. Entomol* 29, 299-320.
- Riek E. F., 1955. Fossil insects from the Triassic beds at Mt.Crosby, Queensland. *Australian Journal of Zoology* 3, 654–657.

- Ronquist F., 1999. Phylogeny of the Hymenoptera (Insecta): The state of the art. *Zoologica Scripta* 28, 3-11.
- Rott A. S., Godfray H. C. J., 2000. The structure of a leafminer-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology* 69, 274-289.
- Schmitt M., Richter D., Göbel D., Zwakhals K., 2012. Beobachtungen zur Parasitierung von Radnetzspinnen (Araneidae) durch *Polysphincta rufipes* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Arachnologische Mitteilungen* 44, 1-6.
- Seifert B., 1996. *Formica paralugubris* nov.spec. – a sympatric sibling species of *Formica lugubris* from the western Alps (Insecta: Hymenoptera: Formicoidea: Formicidae). – *Reichenbachia* 31, 193-201.
- Skuhravý V., 1968. *Metody chovu hmyzu*. Academia Praha, 285 s.
- Sobczak J. F, Loffredo A. P. S, Penteado-Dias A. M, Gonzaga M. O., 2009. Two new species of *Hymenoepimecis* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae) with notes on their spider hosts and behaviour manipulation. *Journal of Natural History* 43, 2691-2699.
- Sparks A. N., Ables, J. R., Jones R. L., 1982. Notes on biological control of stem bores in corn, sugar cane and rice in the People's Republic of China. *Biological control of pest in China*, Washington, DC, US Department of Agriculture 193 – 215.
- Stradling D. J., 1978. The growth and maturation of the “tarantula”, *Avicularia avicularia* L.
- Šálek M., Růžička J., Mandák B., 2005. *Skripta Ekologie*. Česká Zemědělská Univerzita v Praze, Praha.
- Šarapatka B., 2010. *Agroekologie*, Bioinstitut , ISBN: 978-80-87371-10-7, 440 s.
- Tanaka K., Endo S., Kazano H., 2000. Toxicity of insecticides to predators of rice planthoppers: spiders, the mired bug, and the dryinid wasp. *Applied Entomology and Zoology* 35, 177-187.

Takasuka K. a Matsumoto R., 2011. Lying on the dorsum: unique host-attacking behaviour of *Zatypota albicoxa* (Hymenoptera, Ichneumonidae). *Japan Ethological Society and Springer* 29, 203–207.

Takasuka K., Yasui T., Ishigami T., Nakata K., Matsumoto R., Ikeda K., Maeto K., 2015. Parasitized spider makes bed for its natural enemy, wasp larva 2326-2332.

Thomas F., Adamo S., Moore J., 2005. Parasitic manipulation: where are we and where should we go? *Behavioural Processes* 68, 185-199.

Walker L. E., 1999. *Psychology and Domestic Violence Around the World* 21-29.

Weng J. L, Barrantes G., 2007. Natural history and larval behavior of the parasitoid *Zatypota petronae* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Journal of Hymenoptera Research* 16, 326-335.

Wisniewska J., Prokopy R. J., 1997. Pesticide effect on faunal composition, abundance, and body length of spiders (Araneae) in apple orchards. *Environmental Entomology* 26 (4), 763-776.

Yardim E. N., Edwards C. A., 1998. The influence of chemical management of pests, diseases and weeds on pest and predatory arthropods associated with tomatoes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 70, 31-48.

Young O. P., Edwards G. B., 1990. Spiders in United States field crops and their potential effect on crop pests. *Journal of arachnology* 18, 1-27.

Yu D. S. a Horstmann K., 1997. A catalogue of world Ichneumonidae (Hymenoptera). *Memoirs of the American Entomological Institute* 58, 1–1558.

Yu D. S., Danku J. M., Baxter I., Kim S., Vatamaniuk O. K., Vitek O., Ouzzani M., Salt D. E., 2012. High- resolution genome- wide scan of genes, gene- networks and cellular systems impacting the yeast ionome. *BMC genomics* 13.

Zwakhals K., 2006. The European species of the genera *Zatypota* and *Sinarachna* (Hymenoptera: Ichneumonidae, Pimplinae, Polysphinctini). *Entomologische Berichten* 66, 34-37.

Internetové zdroje:

Obrázek č. 1, 2. zdroj: S. Korenko

Obrázek č. 3. <https://21stoleti.cz/2015/08/06/paraziticke-vosicky-udelaji-z-pavouku-zombie/>

Obrázek č. 4. zdroj: S. Korenko

Obrázek č. 5. <https://jhr.pensoft.net/article/4111/>

Obrázek č. 6. https://hobby.idnes.cz/cizopasne-vosicky-si-zotroci-pavouky-dxk-/hobby-mazlicci.aspx?c=A120918_1830165_hobby-mazlicci_bma

Obrázek č. 7. zdroj: autor práce

Obrázek č. 8.

(a) <https://www.biolib.cz/cz/image/id24436/>

(b) https://www.google.cz/search?rlz=1C1AVNG_enCZ661CZ661&tbm=isch&q=ustn%C3%AD+ustroj%C3%AD+cvr%C4%8Dka&chips=q:ustn%C3%AD+ustroj%C3%AD+cvr%C4%8Dka,online_chips:cvr%C4%8Dek+polni&sa=X&ved=0ahUKEwjLlMfltIraAhWpDpoKHYxAAAtQQ4lYIJigA&biw=1366&bih=613&dpr=1#imgrc=TjPFzpUF6sX1PM:

(c) <https://www.biolib.cz/cz/image/id23497/>

(d) https://www.google.cz/search?q=morfologie+heteroptera&rlz=1C1AVNG_enCZ661CZ661&source=lnms&tbm=isch&sa=X&ved=0ahUKEwjX64XDr4raAhUJKpoKHSUDBY4Q_AUICigB&biw=1366&bih=613#imgrc=acffjK2TedhjAM:

(e) <http://www.terrarium.com.pl/2455-lasius-fuliginosus-kartonowka-zwyczajna/>

(f) <http://greekants.myspecies.info/taxonomy/term/95/media#ref1>