

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**

**Přírodovědecká fakulta**



**Důsledky predace parazitovaných hostitelů  
pro parazitoidy housenek**

(Intraguild predation of predators on caterpillar parasitoids)

Bakalářská práce

**Martin Libra**

Školitel: Mgr. Jan Hrček

České Budějovice 2012

Libra, M., 2012: Důsledky predace parazitovaných hostitelů pro parazitoidy housenek. [Intraguild predation of predators on caterpillar parasitoids. Bc. Thesis, in Czech] – 35p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

*Intraguild predation of predators on caterpillar parasitoids is probably a widespread interaction, but has not been researched in detail yet. This Bc. thesis reviews the available knowledge about predation pressure on parasitoids of caterpillars and suggests methods for its detection and quantification.*

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích 26.4. 2012

.....  
Martin Libra

Poděkování:

Chtěl bych poděkovat mému školiteli Janu Hrčkovi za jeho trpělivost a užitečné rady nejenom při psaní této práce. Poděkování také patří mé rodině, za jejich podporu a zázemí.

## **Obsah**

<b>1. Úvod</b> .....	<b>1</b>
<b>2. Cíle práce</b> .....	<b>1</b>
<b>3. Intraguild predace</b> .....	<b>2</b>
3.1 Druhy intraguild predace .....	2
3.2 Potravní síť intraguild predace.....	3
<b>4. Parazitoidi</b> .....	<b>4</b>
4.1 Parazitoid nebo parazit.....	4
4.2 Evoluce parazitoidů .....	4
4.3 Životní strategie parazitoidů .....	5
<b>5. Systémy, ve kterých intraguild predace hraje roli</b> .....	<b>7</b>
5.1 Hostitel: mšice .....	7
5.2 Hostitel: foliová larva.....	10
5.3 Predace housenek.....	11
5.4 Biologie samotářských vos .....	13
<b>6. Nepřímé indicie intraguild predace u housenek</b> .....	<b>14</b>
6.1. Kompetice predátorů a parazitoidů.....	14
6.2 Ovlivňování chování hostitelů parazitoidy .....	15
6.3. Lištníci (Trigonalyidae) .....	18
<b>7. Praktická část</b> .....	<b>19</b>
7.1 Cíle praktické části.....	19
7.2 Metodika .....	19
7.3 Výsledky .....	21
<b>8. Diskuse</b> .....	<b>23</b>
<b>9. Závěr</b> .....	<b>26</b>
<b>10. Literatura</b> .....	<b>27</b>

## **1. Úvod**

Každý organismus je součástí potravní sítě, obvykle s velkým množstvím přímých (trofických) i nepřímých mezidruhových interakcí. Mezi přímé interakce řadíme herbivorii, predaci, parazitaci, saprofáгии a mezi nepřímé kompetici, mutualismus, komenzalismus a amenzalismus (Begon & Harper 2006).

Některé mezidruhové interakce jsou složitější a zahrnují v sobě více jednodušších.

Nejvýznamnějším případem je intraguild predace - predace na stejné trofické úrovni, která je kombinací kompetice a predace (Polis, Myers & Holt 1989; Tanaka & Ohsaki 2006).

Dochází k ní, když jedinci jednoho druhu zabíjí a požírají jedince jiného druhu, který využívá podobné, často omezené zdroje, a je tím pádem zároveň konkurentem.

Intraguild predace se liší od kompetice bezprostředním energetickým ziskem pro predátora, a od predace současným omezením konkurenčního druhu. Intraguild predaci je složité prokázat. Proto byla donedávna přehlížena, ale ukazuje se, že by mohla hrát důležitou roli v potravních vztazích.

## **2. Cíle práce**

Cílem bakalářské práce je shrnout dosavadní poznatky o intraguild predaci se zaměřením na parazitoidy housenek, a důsledky predace hostitelů (housenek) pro parazitoidy. Intraguild predace může být důležitým faktorem v potravních vztazích a může se jednat o silný selekční tlak, kterému musí parazitoidi čelit.

Cílem praktické části práce je navrhnout vhodný studijní systém a vyzkoušet metodiku, kterou by bylo možné zkoumat vliv predace hostitelů na parazitoidy.

### 3. Intraguild predace

#### 3.1 Druhy intraguild predace

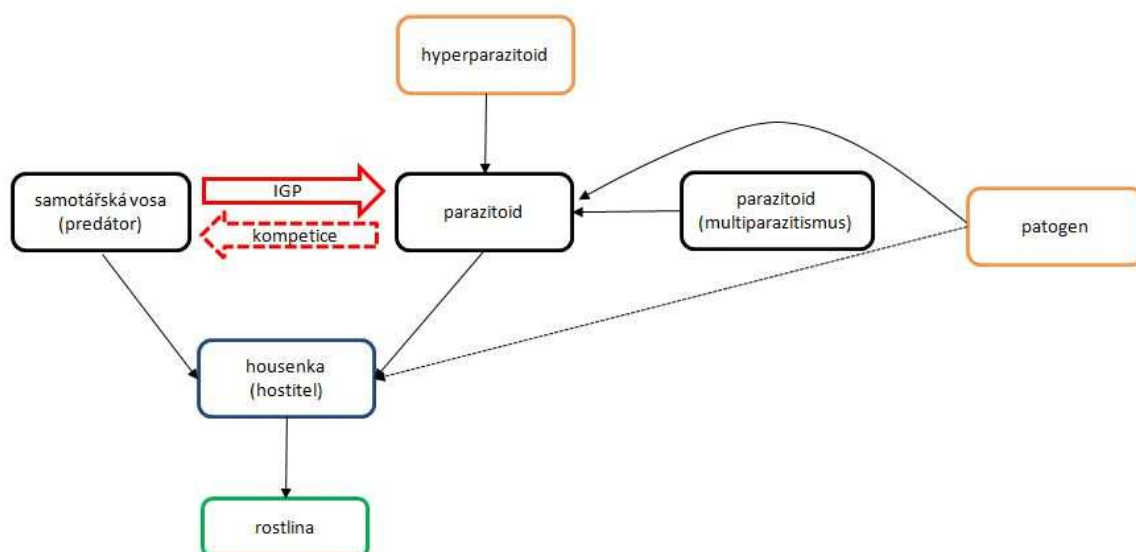
Intraguild predace (dále jen IGP) je běžná jak v terestrickém, tak vodním prostředí, a můžeme ji rozdělit na symetrickou a nesymetrickou (Polis, Myers & Holt 1989).

V symetrické IGP se konkurenční druhy požívají navzájem. Dospělec druhu A požívá juvenilní jedince druhu B, přičemž si oba konkurují o potravu. Druh B je po dosažení dospělosti větší a obranyschopnější než dospělý druh A, dochází k obrácení vztahu. Druhy vytvářejí interakční smyčku, která je závislá na ontogenetickém vývoji a velikosti predátora a kořisti. Mořské pelagické ryby patří mezi typické příklady symetrické IGP (Irigoiien & de Roos 2011). Potěr a vajíčka pelagických ryb jsou součástí planktonu a tvoří tak potravu pro malé planktonožravé ryby a větší korýše. Po dokončení vývoje ryb se z kořisti stanou predátoři a požívají konkurenční ryby, larvy a korýše.

V nesymetrické IGP si druhy A a B taktéž konkurují o stejnou kořist. Dospělec druhu A požívá jedince druhu B. Druh B není schopný predovat jedince druhu A, ale může například ovlivnit dostupnost společné potravy. Proto predátor (A) sežráním kořisti získá „dvojitou“ výhodu. Pokud predátor sežere například housenku, může zabít parazitoida, který housenku využívá jako hostitele. Pro parazitoida je sežráním fatální, predátor obdrží energetický zisk z housenky i z parazitujících larev, a navíc se zbaví konkurence.

Dalším příkladem nesymetrické IGP je kompetice původních a importovaných druhů anolisů (Gerber & Echternacht 2000). Floridský anolis rudokrký (*Anolis carolinensis*) a anolis grandkajmanský (*Anolis conspersus*) z Kajmanských ostrovů sdílejí stejné potravní zdroje jako do obou oblastí importovaný anolis hnědý (*Anolis sagrei*). Anolis hnědý požívá mláďata obou původních druhů i přes minimální velikostní rozdíly, čímž dosahuje větších abundancí v obou zmíněných oblastech. Původní druhy importovaný druh neohrožují.

### 3.2 Potravní síť intraguild predace



**Obrázek 1: Schéma zobrazující potravní vztahy v intraguild predaci, kde hostitelem je housenka.**

Obrázek 1 znázorňuje zjednodušenou potravní síť, ve které je hostitelem housenka. Ta hostí parazitoida a je též potravou pro predátora. Pokud predátor uloví parazitovanou housenku, dochází k nesymetrické intraguild predaci, parazitoid uvnitř housenky nemůže ve většině případů ovlivnit svoje šance na přežití. Parazitoid využíváním housenek kompetuje vosám o potravní zdroj. Nejenom predátor ovlivňuje fitness parazitoida. Hostitelská housenka může sloužit více druhům parazitoidů, a dochází k multiparazitaci, a následně symetrické intraguild predaci mezi parazitoidy. Parazitovaný hostitel může být napaden hyperparazitoidem, který využívá pro vývoj larvy parazitoidů. Vliv na mortalitu parazitoidů mají také různé patogeny.

V následujících kapitolách se budu věnovat organizmům, které se účastní intraguild predace, a faktorům, které nepřímo poukazují na její vliv. Napřed shrnu základní informace o parazitoidech (kapitola 4). V kapitole 5 popíši systémy, ve kterých dochází k predaci parazitoidů v hostitelích. Napřed systém, kde je hostitelem mšice, protože je z hlediska intraguild predace dobře prozkoumaný (Brodeur & Rosenheim 2000), poté systém, kde je hostitelem housenka. Kvůli nedostatku přímých důkazů vlivu intraguild predace na housenky a parazitoidy je tento systém zajímavý. Existují však některé nepřímé indicie, které poukazují na důležitost intraguild predace pro parazitoidy housenek. Ty budou uvedeny v kapitole 6.

## 4. Parazitoidi

### 4.1 Parazitoid nebo parazit

Obětí intraguild predace se kromě predátora může stát také parazitoid nebo parazit. Parazité a parazitoidi jsou sekundární konzumenti na stejné trofické úrovni jako predátoři, kteří svojí kořist (hostitele) využívají jako zásobárnu potravy a částečně jako ochranu a jsou na hostiteli zcela závislí. Mnohem častěji jsou intraguild predaci vystaveny larvy parazitoidů přítomné v hostiteli, než dospělí parazitoidi. Zabití parazitovaného hostitele patří nejspíš k nejrozšířenější interakci mezi predátory a parazitoidy (Memmott, Godfray & Bolton 1993). Rozdíl mezi parazitem a parazitoidem je často diskutován (Eggleton & Gaston 1990) a hranice těchto pojmů nejsou ostré. Na rozdíl od parazita, parazitoid svého hostitele zabije, buď přímo, nebo nepřímo. Od predátora se parazitoid liší způsobem životního cyklu. Za celý život zkonzumuje pouze jednoho jedince hostitelského druhu. Životní strategie parazitoidů patří k nejčastějšímu (10%) způsobu života mezi živočichy (Godfray 1994).

Jako parazitoidi se většinou uvádí pouze zástupci hmyzu, i když jiné skupiny mají podobnou biologii (např. hlístice či viry; Eggleton & Gaston 1990). Kuris (1974) tvrdí, že mezi parazitoidy by měli patřit i kastrátoři, kteří vykastrováním hostiteli přivodí reprodukční smrt a tím znemožní přenos genetické informace do dalších generací.

Kořistí parazitoidů se stávají zástupci kmene členovců (Arthropoda) a v některých případech také hlísti (Bolton & Gauld 1996).

Tři čtvrtiny dosud popsaných druhů parazitoidů patří do řádu blanokřídlých (Hymenoptera; Godfray 1994). Kromě blanokřídlých jsou známi parazitoidi z řádu dvoukřídlých (Diptera), brouků (Coleoptera), motýlů (Lepidoptera), síťokřídlých (Neuroptera) a dokonce jeden zástupce z řádu chrostíků (Trichoptera; Godfray 1994).

### 4.2 Evoluce parazitoidů

Ve hmyzí říši došlo několikrát nezávisle ke vzniku parazitismu (Eggleton & Belshaw 1992; Whitfield 1998). Parazitoidní způsob života vznikl v rámci řádu blanokřídlých (Hymenoptera) pravděpodobně pouze jednou a to z mycetofágie. Mezi blanokřídlými a xylofágními brouky docházelo ke kompetici o potravu a následnému zabití brouků nebo jejich larev (tedy vlastně k intraguild predaci). Tato kompetice vedla k postupné změně potravní strategie larev, které začaly požírat mrtvá těla brouků a využívat je jako hostitele.



Blanokřídlé parazitoidy nalezneme v monofyletické skupině Apocrita, a také v sesterské čeledi Orussidae (Eggleton & Belshaw 1992; Quicke 1997).

U dvoukřídlých (Diptera) se parazitoidní způsob života vyvinul nezávisle na sobě nejméně až 21krát. Eggleton a Belshaw (1992) uvádějí dva způsoby: ze saprofágie, kdy se změnila potravní specializace z uhynulého organismu na organismus umírající, a z predace, snížením počtu kořisti až na jednu. U brouků (Coleoptera) došlo k evoluci parazitoidů pravděpodobně celkem 14krát - z mycetofágie, saprofágie a predace.

#### 4.3 Životní strategie parazitoidů

Parazitoidy dělíme na dvě skupiny dle způsobu parazitace: ektoparazitoidy a endoparazitoidy. Pokud larvy parazitoidů žijí uvnitř hostitele, jedná se o endoparazitoidy. Larvy žijící vně hostitele nazýváme ektoparazitoidy.

Další dělení je dle způsobu využití hostitele na koinobionty a idiobionty (Askew & Shaw 1986). Koinobiont dovolí svému hostiteli se dále vyvíjet a konzumovat potravu, přičemž ve většině případů se jedná o endoparazitoidy. Larvy koinobiontů musí odolávat imunitnímu systému hostitele a jsou často specializované na jeden či několik málo druhů hostitelů (Rott & Godfray 2000; Smith *et al.* 2008). Mezi hlavní představitele koinobiontů patří lumci a lumčící (Hymenoptera: Ichneumonidae a Braconidae) parazitující na housenkách, všechny druhy kuklic (Diptera: Tachinidae) a většina parazitoidů z řádu Coleoptera.

Idiobiont, na rozdíl od koinobionta, pomocí žihadla s jedem hostitele trvale omráčí (zamezí dalšímu vývoji), nebo ihned zabije a nadále využívá jeho torzo. Mnoho idiobiontů napadá hmyz, který žije skrytě, např. minující či hálkotvorný hmyz. Často jsou též napadána stádia externě žijících hostitelů, která nejsou schopná pohybu - vajíčka nebo kukly (Askew & Shaw 1986). Idiobionti jsou obvykle zároveň ektoparazitoidi a zahrnují většinu chalcidek (Chalcidoidea) a dále lumky a lumčíky parazitující kukly.

Parazitismus má mnoho variant, přičemž běžně zmiňované kategorie jsou hyperparazitismus, fakultativní hyperparazitismus, superparazitismus a multiparazitismus (Gauld & Bolton 1996). Některé varianty parazitismu (fakultativní hyperparazitismus a multiparazitismus) představují intraguild predaci mezi parazitoidy, ačkoli o nich literatura takto nepojednává.

Hyperparazitoidi jsou sekundární parazitoidi, kteří se vyvíjí v hostiteli na úkor primárního parazitoida (Sullivan & Volkl 1999). Hyperparazitoidi se vyskytují především u blanokřídlých a dále pak v malé míře u dvoukřídlých a brouků (Sullivan 1987).

Důležité skupiny jsou především z řádu blanokřídlých - chalcidky (Chalcidoidea), někteří lumci (Ichneumonidae) a lištníci (Trigonaloidea) (Gauld & Bolton 1996). Hyperparazitismus je považován za čtvrtou trofickou úroveň.

Častou modifikací hyperparazitismu je fakultativní (příležitostní) hyperparazitismus. Fakultativní hyperparazitoid podle aktuální situace funguje jako primární parazitoid nebo hyperparazitoid (Doutt 1959). Fakultativní hyperparazitismus může představovat důležitý evoluční článek mezi primárním parazitismem a hyperparazitismem (Brodeur 2000), protože kompetice o hostitele je mezi parazitoidy důležitá (Godfray 1994). V mnoha případech jsou hyperparazitoidi schopni překonat obranné mechanismy primárních parazitoidů, kteří se brání před predátory (Janssen *et al.* 2010). Fakultativní hyperparazitismus je velmi častý mezi parazitoidy minujícího hmyzu (Askew & Shaw 1986).

Případy, kdy do hostitele naklade ten samý jedinec nebo jedinec stejného druhu opakovaně svoje vajíčka, jsou označovány jako superparazitismus (Salt 1961). V tomto případě často dochází ke kompetici mezi jednotlivými larvami v hostiteli a výsledkem je obvykle více jedinců líhnoucích se z jednoho hostitele. Tento způsob parazitismu je častý u lumčků z podčeledi Microgastrinae (Gauld & Bolton 1996).

Podobnou interakcí jako je superparazitismus je multiparazitismus. U multiparazitismu napadne hostitele víc jak jeden druh parazitoidů. Každý druh klade vajíčka do různých částí těla hostitele a může docházet ke kompetici larev uvnitř hostitele. Larvy některých druhů parazitoidů (např. r. *Pseudorhyssa*) jsou uzpůsobeny pro boj a ničení konkurenčních larev (Spradber 1968). Lumci z rodu *Temelucha* jsou fakultativní multiparazitoidi, kteří parazitují na housenkách obalečů (*Rhyacionia*). Housenky obaleče napadají současně také lumčiči rodu *Orgilus*. Lumci r. *Temelucha* preferují napadené hostitele lumčičkem r. *Orgilus*, a jsou zodpovědní za mortalitu lumčků (Arthur, Stainer & Turnbull 1964).

## 5. Systémy, ve kterých intraguild predace hraje roli

### 5.1 Hostitel: mšice

Mšice (Aphidoidea) se vyskytují ve většině přírodních i obdělávaných terestrických ekosystémech, jejich druhová bohatost a význam v ekosystémech ale nápadně ubývá směrem do tropů (Dixon et al. 1987). Mšice se živí sáním rostlinných šťáv, kterým narušují povrch rostlin.

Mšice mají často velice složitý životní cyklus, ve kterém střídají jednu pohlavní a několik partenogenetických generací (Moran 1992). Asexuální samice mají velký reprodukční potenciál a mohou dle podmínek vytvářet mnoho různých fenotypů (Dixon 1998).

Měkká tělesná schránka a vlastnost shromažďovat se ve velkém počtu dělá ze mšic ideální potravu pro predátory a vhodné hostitele pro parazitoidy. Nejčastěji se mšice stávají potravou pro pavouky (Linyphiidae), sluněčka (Coccinellidae), zlatoočka (Chrysopidae), hladěnky (Anthocoridae), lovčice (Nabidae), pestřenky (Syrphidae) nebo mravence (Formicidae) (Sunderland, Fraser & Dixon 1986; Brodeur & Rosenheim 2000). V mnoha případech se mšicemi živí dospělci i larvy těchto predátorů.

Kromě predátorů jsou mšice napadány různými druhy parazitoidů, převážně endoparazitickými mšicomary (Braconidae: Aphidiinae) a mšicovníky (Chalcidoidea: Aphelinidae) (Mackauer & Stary 1967; Stary 1988). Dalším nepřítelem jsou patogeny a také člověk, který se užíváním pesticidů stává jedním z největších nepřátel mšic. Mšice se snaží čelit predaně-parazitačnímu tlaku různými způsoby. Mohou využívat hostitelské rostliny a schovávat se v dutých částech, vytvářet ochranné útvary (háčky), kterými jsou schopny odradit nepřítele.

Důležitou roli v obraně mšic hraje vznik několika symbiotických vztahů. Příkladem takového soužití patří mutualistický vztah s mravenci. Některé druhy mravenců využívají mšice k získávání sladké medovice (Way 1963), kterou mšice vylučují jako odpadní látku. Tento vztah mezi mravenci a skupinami „medovicového“ hmyzu (křísi, mery, červci) se nazývá trofobióza. Výměnou za medovici mravenci střeží mšice a mohou je částečně ochraňovat před predátory a parazitoidy (Banks 1962; Way 1963; Addicott 1979). Kromě ochranného charakteru jsou mravenci důležití jako čističi, kteří požíváním výkalů ničí vhodný podklad pro růst plísní. Dalším příkladem symbiotického vztahu je využívání bakterií na ochranu před parazitoidy. Bakterie využívající mšice jako vhodné prostředí pro vývoj, a napomáhají obrannému systému mšic, pokud dojde k naklazení vajíček parazitoida (Oliver et al. 2003; 2012).

Larvy parazitoidů mohou, stejně jako mšice, být infikovány viry, bakteriemi, houbami, parazitovány hyperparazitoidy či sežráni predátory nebo kompetujícími parazitoidními larvami (Godfray 1994; Hawkins, Cornell & Hochberg 1997).

Stejně jako mšice, snaží se parazitoidi ubránit predačnímu a parazitačnímu tlaku. Proto parazitoidi vytvářejí různé obranné mechanismy, které by predaci a parazitaci mohly zabránit. Životní cykly parazitoidů jsou závislé na teplotě, zvláště na vysychání hostitelských organismů. Proti nepříznivým podmínkám se larvy parazitoidů brání vytvořením tzv. mumie, ochranné schránky vytvořené z vyztužené kutikuly hostitele. Mumie je vytvářena během závěrečných fází vývoje larvy parazitoida, kdy vyžere vnitřní tkáň hostitele. Schránka slouží nejenom k ochraně před vysušením, ale také částečně chrání proti predátorům (Stary 1970; Brodeur & McNeil 1989).

Dravé druhy komárů a larvy pestřenek, kterým mšice slouží jako potrava, požívají spíše čerstvě parazitované mšice než ty starší, kde již došlo k mumifikaci (Kindlmann & Ruzicka 1992; Harizanova & Ekbom 1997). Oproti tomu některá studie dokazují, že dochází k predaci parazitovaných i neparazitovaných mšic. Colfer a Rosenheim (2001) pozorovali slunéčka (*Hippodamia convergens*), která se živí mšicí bavlníkovou (*Aphis gossypii*). Ve zkoumaném systému kde byly mšice napadány parazitickými vosičkami *Lysiphlebus testaceipes* docházelo k 73-100% predaci mumifikovaných hostitelů. Nebylo prokázáno, že dochází častěji k požívání parazitovaných mšic než neparazitovaných. Nebyly pozorovány žádné změny v intenzitě a abundanci parazitovaných mšic vosičkou *L. testaceipes*, pokud byly přítomny nebo odebrány slunéčka. Podle Meyhofer (2001) mezi nejčastější predátory mumifikovaných mšic patří larvy zlatooček (36%), larvy slunéček (27%), hladěnky (27%) a střevlíci (9%).

Vyhnutí se predačně parazitačnímu tlaku lze docílit také opuštěním stávajícího místa, kolonie. Některé druhy mšic využívají jako únik před predací spadnutí z hostitelské rostliny. Dle Grosse (1993) se jedná o jeden z nejčastějších obranných mechanismů mezi fytofágním hmyzem. Mšice napadené lumčíkem *Aphidius smithi* jsou náchylné ke spadnutí z hostitelské rostliny více než mšice neparazitované (McAllister & Roitberg 1987). Pokud dojde k narušení kolonie např. larvami slunéček, mumie může spadnout z rostliny a uniknout tak před predací. Parazitoid ovšem po úniku před slunéčky musí čelit pozemním predátorům (Losey & Denno 1998).

Kromě predátorů může napadnout parazitoida jiný parazitoid, dochází k symetrické intraguild predaci. Dle Müllera (1999) na jeden druh mšicího hostitele připadá průměrně 2,7 druhů parazitoidů. Z toho vyplývá, že mezi parazitoidy může docházet ke kompetici o hostitele. Dochází také ke vnitrodruhové kompetici - superparazitismu. Výhody superparazitismu jsou hodnoceny dle pravděpodobnosti přežití potomstva v již jednou parazitovaném hostiteli. Vyhledávání kvalitních neparazitovaných hostitelů je náročnější, než parazitovat již jednou napadeného hostitele.

Další výhodou superparazitace je vyhnutí se obraně tvořené bakteriálními symbionty.

Oliver *et al.* (2012) tvrdí, že mšicomar *Aphidius ervi* je schopný rozpoznat mšice využívající bakteriální obranu, a je schopen naklazením dvou vajíček (oproti obvyklému jednomu) obranný systém vyřadit z činnosti. Pokud mšice nevyužívá symbiotickou ochranu, klade mšicomar jedno vajíčko.

Nejdůležitější pro výsledek kompetice mezi larvami parazitoidů je velikost a stádium vývoje jednotlivých larev (Mackauer 1990). Starší, a často obranyschopnější, larva zabije mladší larvu. U druhu *Praon pequodorum* je larva v prvním instaru vybavená mandibulami a je schopná zabít vývojově staršího konkurenta *Aphidus smithi* (Chow & Mackauer 1984).

Zdali dochází ke kompetici (intraguild predaci) mezi parazitoidy, závisí především na počtu druhů parazitoidů a na četnosti vhodných hostitelů v daném prostředí (Brodeur & Rosenheim 2000).

## 5.2 Hostitel: folivorní larva

Larvy motýlů (Lepidoptera) mají housenkovitý tvar těla a živí se v naprosté většině listy rostlin. Podobný způsob života mají též housenice pilatek (Tenthredinidae) a larvy některých brouků, převážně mandelinek (Coleoptera: Chrysomelidae). Systém, ve kterém roli hostitele hraje motýlí housenka, je na rozdíl od mšic, málo prozkoumaný, a informace o parazitaci a predaci motýlích housenek se dají částečně aplikovat na larvy pilatek a brouků. Mortalita herbivorního hmyzu sloužícího parazitoidům jako hostitel a predátorům jako potrava, je ovlivňována dvěma skupinami faktorů. Fyziologické faktory, abiotické podmínky a rostlinné faktory usmrcují především mladší stádia. Smrt starších stádií je obvykle způsobena predátory a parazitoidy. Mezi nejčastěji napadaná stádia herbivorního hmyzu jsou vajíčka a housenky (Hawkins, Cornell & Hochberg 1997).

### *Vajíčka*

Nejméně obranyschopným stádiem vývoje herbivorního hmyzu jsou vajíčka a kukly (Strand 1986). Šance na přežití vajíček je závislá na vhodném výběru místa matkou, a na fyzické obraně vajíček (Renwick & Chew 1994).

Parazitoidi napadající vajíčka jsou obvykle endoparazitoidy. Mezi typické zástupce patří někteří zástupci drobněnek (Trichogrammatidae) a poskočilkovitých (Chalcidoidea: Encyrtidae). Životní cyklus parazitoidů vajíček je krátký, a odehrává se celý v napadeném vajíčku (Strand & Vinson 1984). Protože hostitelská vajíčka bývají kladena ve velkých počtech, využívají parazitoidi chemického a mechanického značení, které jim umožní vynechat už jednou infikovaná vajíčka. Rabb a Bradley (1970) pozorovali samici *Telenomus sphingis* (Hymenoptera: Scelionidae) kladoucí do dostupných vajíček. Během kladení samice mechanicky označila 77% vajíček, která následně z 99% infikovala svými vajíčky. Samice lumka *Campoletis perdinctus* (Ichneumonidae) ke značení využívá sekret z Dufourovy žlázy (Guillot & Vinson 1972).

Larvy západníčka *Prays oleae* (Lepidoptera: Plutellidae) způsobují velké škody na olivových plantážích. Drobněnky *Trichogramma cacoeciae* (Trichogrammatidae) jsou nejčastějšími parazitoidy vajíček západníčka *P. oleae* a jsou využíváni k redukování škod způsobené housenkami. Periera *et al.* (2004) zjistili, že nejpočetnější skupinou ohrožující vajíčka infikovaná drobněnkami jsou mravenci, kteří byli schopni za týden zlikvidovat 98% parazitovaných vajíček vystavených za účelem biologického boje s západníčkem.

## *Housenka*

Stádium housenky je nejčastěji napadaným stádiem parazitoidy (Hawkins, Cornell & Hochberg 1997). Parazitoidi napadají a usmrcují nejčastěji vývojově středně staré a staré housenky. Často záleží na životní strategii parazitoida. Idiobionti svého hostitele usmrtí ihned po napadení. Proto musí hostitelská housenka mít dostatek tkání na uživení larev parazitoidů. Dalším problémem pro idiobionty je možnost ovlivnění chování. Mrtvou housenku nejsou schopni ovlivnit, a proto musí využít její vlastní obranné mechanismy, kterými se brání proti predaci a parazitaci. Proto idiobionti často napadají larvy minujícího a folivorního hmyzu, jejichž larvy žijí uvnitř orgánů rostlin, kde jsou částečně mechanicky chráněni proti nepřátelům.

Koinobionti napadají mladá stádía housenek, ale neusmrtí je, dokud se parazitoidi nedostanou do pozdně larválních, prepupálních nebo pupálních stádií. Důvodem může být stálý přísun potravy jak pro parazitoidí larvy, tak pro hostitele.

### 5.3 Predace housenek

Pro parazitoidy je v naprosté většině případů predace hostitelské housenky fatální.

Mezi hlavní bezobratlé predátory patří vosy (Krombein 1967) a mravenci (Fowler & Macgarvin 1985). Kromě těchto dvou skupiny blanokřídlého hmyzu ohrožují housenky pavouci skákavky (Salticidae), kudlanky (Mantidae), kobylky (Tettigoniidae) nebo kněžice (Pentatomidae) (Greeney, Dyer & Smilanich 2012). Většina studií o predaci housenek souvisí s biologickou ochranou rostlin (Rosenheim *et al.* 1995). Predátoři požírají housenky, které škodí na zemědělských plodinách, a pomáhají tak snížit poškození rostlin. Kombinace predátorů a parazitoidů má velký vliv na společenstva škůdců. Harvey a Eubanks (2005) zkoumali, zdali asymetrická intraguild predace mravenců *Solenopsis invicta* (Formicidae) narušuje důležitost parazitoidů při biologické ochraně kapusty (*Brassica oleracea*, Brassicaceae). Hlavním škůdcem byly housenky záředníčků polních (*Plutella xylostella*, Plutellidae). Nejčastější parazitoidi byli lumci *Diadegma insulare* (Ichneumonidae), *Cotesia sp.* a kuklice *Chetogena scutellaris* (Diptera: Tachinidae). Zjistili, že přítomnost mravenců nemá na míru parazitace housenek žádný vliv i přes změny abundancí parazitoidů během sezóny. Při největší hustotě mravenců vykazovala míra parazitace housenek téměř 60%. Mravenci nevykazovali preferenci pro parazitované nebo neparazitované housenky. Vliv působení mravenců a parazitoidů na abundanci housenek byl nejsilnější při výskytu obou nepřátel.

Vliv intraguild predace ze strany *S. invicta* negativně ovlivňuje efektivnost biologické kontroly způsobené parazitoidy. V podobné studii na stejném druhu mravence, Lopez (1982) uvádí drastickou redukci populace lumčků *Cardiochiles nigriceps* (Braconidae) konzumací parazitovaných kulek *Heliothus virescens* (Lepidoptera: Noctuidae). Ovlivnění populace parazitoidů tedy závisí na aktuálním hostiteli, který je parazitován a požírán predátorem.

Nejdůležitějšími predátory housenek ze skupiny obratlovců jsou ptáci, dále pak ještěrky a žáby (Sipura 1999; Tschamtkke & Hawkins 2002). Greenberg (2000) se svým týmem pozorovali predaci herbivorního hmyzu na kávových plantážích.

Docházelo k 64-80% predaci velkých bezobratlých (>5mm). Větší velikost housenky zvětšuje riziko predace ptačím predátorem (Atlegrim 1992; Sanz 2001). Ptáci redukují značnou část herbivorního hmyzu, a pomáhají tak rostlinám snížit poškození způsobené žráním herbivory (Sanz 2001; Hooks, Pandey & Johnson 2003).

Důležitým faktorem ovlivnění populace může být výskyt dvou rozdílných druhů predátorů. Hooks (2003) porovnával vliv predace ptactva a pavouků na populaci housenek. Kromě vlivu na housenky byl pozorován i vliv na populaci parazitoidů (*Cotesia glomerata*). Pokud v testovaném prostředí byly ptáci, ať už samostatně, nebo v kombinaci s pavouky, počet skupin kulek (klastrů) parazitoidů na rostlině byl nulový. Po odstranění ptačích predátorů došlo k nárůstu klastrů na rostlinách. Z toho můžeme vyvodit, že predace ptactvem vykazuje silný vliv na populace cotesií. Predace pavouky nemá vosičky *Cotesia glomerata* prokazatelný vliv.

Málo prozkoumaným faktorem, který způsobuje úmrtí housenek je vliv patogenů. Vliv patogenů je výraznější v tropických oblastech, kde je mortalita kulek motýlů způsobená patogeny, na stejné úrovni jako mortalita způsobená parazitoidy a predátory (Hawkins, Cornell & Hochberg 1997).



#### 5.4 Biologie samotářských vos

Vosy patří mezi nejčastější predátory housenek (Steward, Smith & Stephen 1988). Samotářské (solitérní) druhy vos patří do podčeledi jízlivkovitých (Eumeninae). V České republice se vyskytuje 63 druhů v 18 rodech (Macek 2010). Jízlivky (r. *Eumenes*) a hrnčičky (r. *Ancistrocerus*, *Odynerus*, *Stenodynerus*, *Symmorphus*; Obr. 2) kladou svá vajíčka do hnízdních dutin, do kterých nanosí zásoby potravy nasbírané v okolí hnízd, pro budoucí potomky. Jako potrava slouží různé druhy hmyzu, nejčastěji se jedná o housenky motýlů a larvy mandelínek (Macek 2010). Samice paralyzuje housenku žihadlem pomocí jedu a odnese ji do hnízda, kde dochází ke shromažďování potravy ve vytvořených komorách. Zásobení potravou je jednorázové nebo dochází k postupnému zásobování. Počet housenek v jednotlivých komorách je v rozmezí 3-14kusů, záleží na druhu vosy a potravy (Taylor 1922). Samotářské druhy vos lepí svoje vajíčka na vrchní část komory už během plnění potravou, aby se urychlil vývoj vosí larvy a nedocházelo ke kažení potravy (O'Neill 2001). Po nasbírání dostatku potravy samice uzavře komoru hliněným víčkem. Hnízda samotářských vos jsou napadána hnízdními parazity. Mezi nejčastější patří zlatěnkovití (Chrysidae), kodulkovití (Mutillidae) a masařkovití (Sarcophagidae) (Bogusch 2006, Bogusch et al. 2007, Macek 2010).



**Obrázek 2: hrnčička *Ancistrocerus nigricornis***

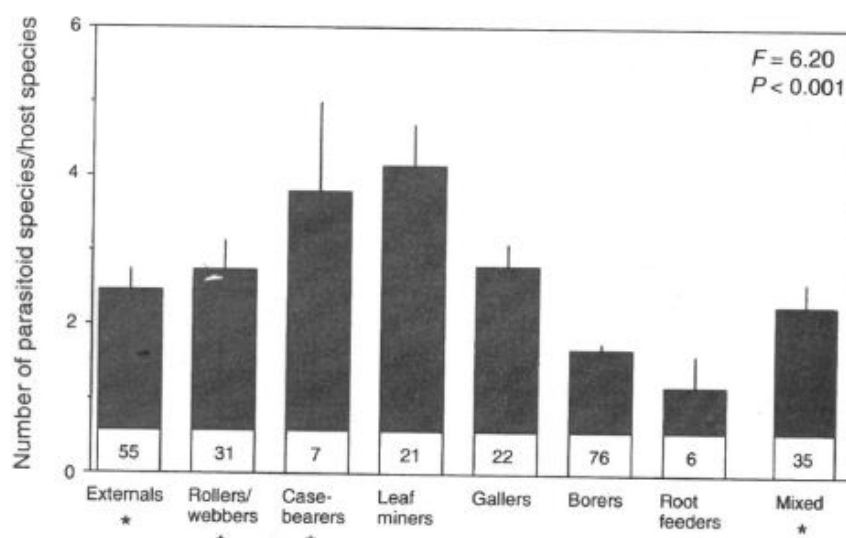
## 6. Nepřímé indicie intraguilid predace u housenek

Predační tlak je důležitým selekčním prvkem, který ovlivňuje populační dynamiku a životní historii živočichů (Reznick, Bryga & Endler 1990). Proto zvířata vyvíjejí mechanismy, kterými se snaží predáční tlak snížit nebo se mu úplně vyhnout pomocí změn v chování nebo pomocí fyzických a fyziologických adaptací. Tyto adaptace zvyšují šanci na přežití parazitoidů. Vliv intraguilid predace na housenky a parazitoidy nebyl důkladně zkoumán, a většina indicií, které by mohli poukazovat na důležitost predace parazitovaných housenek, je nepřímých. Mezi hlavní nepřímé indicie patří kompetice mezi predátory a parazitoidy, ovlivňování chování hostitele a přizpůsobení životního cyklu intraguilid predaci u lištníků (Trigonalyidae).

### 6.1. Kompetice predátorů a parazitoidů

Predací hostitele dochází ke kompetici mezi predátorem a parazitoidem.

Hawkins a jeho tým (1992; 1994) prováděli pozorování míry parazitace u dvou rozdílných životních strategií herbivorního hmyzu. Zjistili, že parazitace externě žijících housenek je nižší než u druhů žijících v rostlinných částech. Míra parazitace se zvyšuje od externě žijících, částečně schovaných housenek, a vrchol parazitace nalezneme u tzv. minerů, kteří žijí a žerou uvnitř listů rostlin (Obr. 3). Externě žijící druhy jsou nejčastěji požírány různým spektrem predátorů (Hawkins, Cornell & Hochberg 1997), a proto je možné vysvětlení, že právě ochrana před predací může být vysvětlením nárůstu parazitace. Pokud ovšem herbivoři využívají vnitřní části rostlin, více schované před okolním světem (stonky, kořeny), klesá míra predace, ale také parazitace.



**Obrázek 3: Vztah potravní niky hostitele a druhové bohatosti parazitoidů.**

Převzato z Hawkins (1994).

Zajímavou studií je metaanalýza porovnání predace v tropech a temperátu (Hawkins, Shaw & Askew 1992). Predace v tropických oblastech je vyšší oproti temperátu. Silná predace nevyhovuje parazitoidům, a proto je možné, že míra parazitace v tropech mnohem nižší než v temperátu. Jediná provedená studie na porovnání parazitace ale neprokázala vliv zeměpisné šířky na míru parazitace (Stireman *et al.* 2005).

Predačně parazitací tlak nutí housenky uzpůsobit životní cykly a vytvořit různé obranné mechanismy (chemické, fyzické). Dle teorie *trade off*, hostitelé nemohou vyvinout natolik dokonalou obranu, aby byli schopni se vyhnout mortalitě způsobené predátory a parazitoidy. Gentry a Dyer (2002) porovnávali různé ochranné mechanismy housenek proti predaci a parazitaci. Výrůstky na těle (chlupy, různé výběžky) chrání housenky především proti predátorům. Zatímco gregarinní způsob života a vytváření úkrytů je efektivnější proti parazitoidům.

## 6.2 Ovlivňování chování hostitelů parazitoidy

Parazitoid může využívat změny v chování hostitelů ve svůj prospěch. Dochází k ovlivnění intenzity žraní (Bernays 1997), donucení hostitele opustit dosavadní místo a přesunout se do výhodnějšího mikrohabitatu (Brodeur & McNeil 1989), vytváření ochranných schrány přímo z hostitele (Stary 1970, Maure *et al.* 2011), využití hostitele jako bodyguarda (Godfray 1994; Grosman *et al.* 2008), nebo využít hostitele ke stavbě ochranných obalů (Tanaka & Ohsaki 2006).

Jistou změnou v chování hostitele může být ovlivnění žravosti hostitele. Bernays (1997) pozoroval míru predace housenek zavíječe *Uresiphita reversalis* (Lepidoptera: Pyralidae) a lišaje *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae) během klidové fáze a během konzumace potravy. Housenky zavíječe *U. reversalis* byly napadány různými predátory, nejčastěji hladěnkami (Hemiptera: Anthocorida). Žeroucí housenka zavíječe je vystavena 100krát většímu riziku predace než při fázi odpočívání. Na druhou stranu lišaj *M. sexta* byl třikrát více náchylný k predaci během odpočinku než během krmení. Přirozená potřeba hostitele žrát může být ovlivněna aktuálním larválním stádiem parazitoida (Duodu & Antoh 1984). Intenzita žraní se může též lišit podle druhu parazitoida. Pokud dojde k napadení solitérním parazitoidem, může parazitoid donutit hostitele k redukci vývoj a konzumace potravy. Napadení gregarinním parazitoidem může vést k zvýšení konzumace potravy hostitelem (Slansky 1986). Parazitoidi mohou tedy životní strategií ovlivňovat míru konzumace potravy hostitelem, a tím ovlivnit riziko predace hostitele napadeného parazitoidem.

Ovlivňování hostitele parazitoidem je často velmi těžké prokázat. Změna chování může být využita jako ochrana před predací či hyperparazitací nebo k překonání imunitního systému hostitele a přizpůsobení vnitřního prostředí pro larvy parazitoidů (Kaeslin, Pfister-Wilhelm & Lanzrein 2005; Tanaka & Ohsaki 2006). Důležité je odlišit ovlivňování hostitele parazitoidem od obranné reakce hostitele. Ovlivnění parazitoidem musí mít za následek zvýšení fitness parazitoida.

Parazitoidi vybírají vhodný způsob obrany dle aktuální situace a selekčního tlaku. K ovlivnění chování hostitele dochází často až v prepupálním období parazitoidů. Zakuklením se larvy parazitoidů dostávají do stádia, ve kterém jsou nejzranitelnější. Jednou možností jak se vyhnout predaci, je donutit hostitele, aby se přesunul do míst s nižším predaně-parazitačním tlakem (Brodeur & McNeil 1992). Larvy *Chelonus inanitus* (Braconidae) donutí hostitelskou housenku *Spodoptera littoralis* (Noctuidae), aby se z rostliny dostala na zem, a vyhnula se predanému tlaku, který hrozí na hostitelské rostlině (Rechav & Orion 1975; Kaeslin *et al.* 2005).

Harvey (2011) porovnával dva druhy lumčků *Microplitis* sp. a *Meteorus pulchricornis* (Braconidae), kteří využívají dva rozdílné způsoby obrany před hyperparazitací. Jako hostitelé sloužily housenky můry *Mythimna separata* (Lepidoptera: Noctuidae), a jako hyperparazitoid lumek *Gelis agilis* (Ichneumonidae). Lumčík *Microplitis* sp. je po zakuklení stále spojen se svým živým hostitelem, a pokud dojde k narušení blízkého okolí, stává se hostitel agresivním. Oproti tomu lumčík *Meteorus pulchricornis* po opuštění hostitele, vytvoří vlákno, na jehož konci je zámotek s larvou. Housenka poté umírá a není nadále aktivně využívána. Obě dvě strategie slouží nejenom jako ochrana před hyperparazitoidy, ale může sloužit jako ochrana před predátory, např. mravenci (Shaw & Huddleston 1991; Zitani & Shaw 2002).

Použití hostitele jako bodyguarda, a využití tak obranného chování hostitele, je další možností, jak se vyhnout predaci. Ovlivňováním parazitoidem nedochází k vytváření nového druhu chování, ale je využito běžné obranné chování, které může parazitoid využívat ve větší intenzitě. Píd'alka *Thyrintina leucocerae* (Lepidoptera: Geometridae) se při vyrušení snaží být nehybná a využívat svého kryptického zbarvení, popřípadě se snaží několika málo škrubnutím setřást nepřítele. Pokud je však napadena parazitoidem, je tomu jinak. Lumčík *Glyptapanteles* sp. (Braconidae) je parazitoidem píďalky.

Po naklazení vajíček do housenky nedochází k výrazným změnám v chování a housenka normálně přijímá potravu (Grosman *et al.* 2008). Parazitoid v tomto časovém období spoléhá na ochranné prvky housenky. Po dosažení posledního larválního instaru, se larvičky lumčičků prokoušou ven z housenky a zakuklí se. Housenka přestane žrát a přesune se nad kukly lumčičků, okolo kterých pomůže vytvořit ochranné zámotky. Housenka dále jen střeží kukly před nepříteli. Pokud se do blízkosti dostane nepřítel, housenka začne prudce pohybovat celým tělem a snaží se nepřítel setřást. Dochází k zintenzivnění běžného chování. Kromě „hyperaktivního“ chování došlo k omezení pohybu a konzumace potravy. Tyto změny nejsou způsobeny dodatečně, ale způsobují je nejspíš jedna až dvě sourozenecké larvy, které zůstávají v housence.

Vosička *Cotesia glomerata* (Braconidae) je parazitoid housenek běláška zelného (*Pieris brassicae*). Larvy vosičky využívají housenky k vytvoření obranného valu proti hyperparazitoidům (Brodeur & Vet 1994; Tanaka & Ohsaki 2006). Larvy parazitoidů ihned poté, co se prokoušou z hostitele ven, začnou vytvářet shluky kukel, tzv. klastry. Housenka zůstává v blízkém okolí klastrů a překrývá je vlákny. Obal z vláken pomáhá kokony uvnitř klastru chránit před hyperparazitací. Tanaka a Ohsaki (2006) pozorovali obranné vlastnosti klastru překrytého ochrannými vlákny housenky proti hyperparazitické chalcidce *Trichomalopsis apanteroctena* (Pteromalidae). Pokud byl klastr překryt vlákny, chalcidka neměla tolik možností proniknout do kukel cotesie. Samotná vlákna zmenšovala styčnou plochu s kuklami, a proto se zmenšovala šance na proniknutí kladélka hyperparazitoida do kukel. Vnitřní kukly byly chráněny úplně, protože délka kladélka chalcidky je nedostatečná. Kromě vytvoření ochranného obalu okolo kukel hraje samotná housenka roli ochránce. Bylo pozorováno, že přítomnost housenky vykazující obranné chování, významně ovlivňuje délku klazení vajíček samic chalcidek.

Brodeur a Vet (1994) řeší otázku, proč parazitoidi využívají hostitele jako osobního strážce. První možností je tzv. „přisvojovací“ hypotéza, ve které parazitoidi využívají hostitele jako ochránce před samotnými predátory a sekundárními parazitoidy. Druhou možností je využití hostitele k odlákání pozornosti predátorů a hyperparazitoidů od kukel, a nucení nepřátel se zaměřit na už nepotřebného hostitele.

### 6.3. Lištníci (Trigonalyidae)

Lištníci z čeledi *Trigonalyidae* uzpůsobili svůj vývojový cyklus natolik, že dokáží využít predaci hostitele ve svůj prospěch, a obejít tak fatální následky predace parazitovaného hostitele (Clausen 1940). Larvy lištníků volí životní strategii mezi hyperparazitizmem a endoparazitizmem vosích larev (Cooper 1954). Samice lištníků kladou obrovský počet miniaturních vajíček (3000 – 10 000) na listy rostlin. Larvy se nelíhnou z vajíček, dokud nejsou sežrány housenkami nebo housenicemi. Housenky bývají predovány vosami, kterým slouží jako potrava pro jejich larvy. Když vosa uloví housenku, která má v sobě první larvální stádia lištníků a nakrmí s ní svojí larvu, stanou se z malých larviček lištníků endoparazitoidi vosích larev. Gregarinní larvy lištníků se dál vyvíjejí, dokud nedorostou do třetího instaru, ve kterém dochází k boji mezi sourozenci. Nakonec v housence zůstane pouze jedna larva, která dokončí vývoj a zabije larvu vosy. Vajíčka lištníků mohou být též sežrány housenkou, která je napadena (popř. bude napadena) parazitoidem. Pokud larvy lištníků objeví, že je housenka parazitovaná, stávají se z nich hyperparazitoidi a parazitují na larvě primárního parazitoida. Pokud napadená housenka není parazitovaná jiným parazitoidem nebo není donesena vosou do hnízda, larvy lištníků umírají (Gauld & Bolton 1996). Využití predace ve vlastní prospěch tedy může být adaptací na intraguild predaci.

## 7. Praktická část

### 7.1 Cíle praktické části

Cílem praktické části bakalářské práce je navrhnout metodiku ke studiu intraguild predace samotářských vos na housenkách napadených parazitoidy, vyzkoušet metodu trap nesting (Krombein 1967) a preference samotářských vos pro velikost hnízdních dutin, vyhledat vhodné lokality a určit načasování sběrů.

### 7.2 Metodika

Metoda trap nesting, kterou do širšího povědomí uvedl Krombein (1967) slouží k odchytu samotářsky žijících vos a včel. Metoda simuluje přírodní dutiny, ve kterých cílové skupiny běžně sídlí. Dutiny (pasti) mohou být zhotoveny z různých materiálů, především ze dřeva, rákosových stébel nebo skla. Metodou trap nesting se studuje biologie jednotlivých druhů, jejich parazitoidů a hnízdních parazitů (Krombein 1967; Cowan 1981). Tato metoda se také osvědčila při studiu změn ve struktuře společenstev hmyzu využívající dutiny v závislosti na struktuře a narušení biotopů (Tscharntke, Gathmann & Steffan-Dewenter 1998; Tylianakis *et al.* 2006).

Pro odchyt samotářských druhů vos jsem si nechal zhotovit dle Krombeina (1967) hranoly z borovicového dřeva o rozměrech 25 x 25 x 120mm (Obr. 4). Do každého hranolu byl vyvrtán otvor o průměru 8, 10 nebo 12mm a délce 60 – 80 mm. Pasti jsem vystavoval po skupinách o devíti kusech se směsicí průměrů. Sady pastí byly připevňovány ke stromům, keřům a na trámy budov. Každá past byla označena specifickým kódem.



**Obrázek 4: Ukázka vystavených dřevěných pastí**

Pasti jsem rozmístil na sedmi vybraných lokalitách:

- 1) Konopiště – Růžová zahrada: zahrada a okraje luk a listnatých lesů;
- 2) Jarkovice – Hůrka: jižní, luční svah, skupiny ovocných stromů, dubová alej, chatová osada;
- 3) CHKO Český kras – Koněpruské jeskyně, Houbův lom: jižní svahy, zarůstající části kamenolomu, louky, nízké lesní porosty;
- 4) Arneštovice – Arneštovický mlýn: stavení, lesní cesty, okraje jehličnatého lesa;
- 5) České Budějovice – areál AVČR: budovy, louka;
- 6) Blučina, Brno – venkov: okraj pole;
- 7) Vidov u Českých Budějovic: chatová osada.

Celkem jsem vystavil 450 ks pastí v období od 24. 4. 2011 do 30. 10. 2011. Pasti jsem kontroloval v přibližně čtrnáctidenních intervalech, a při kontrole jsem obsazené pasti vyměnil za nové. Obsazené pasti jsem uložil do terária k dolíhnutí. Sebrané pasti měly zahalený vstup monofilovou sítkou z důvodu zabránění úniku vylíhlého hmyzu ven, popřípadě k zabránění vniknutí hnízdních parazitů dovnitř.

Vylíhlí jedinci byly usmrceni pomocí octanu ethylnatého, napreparováni a uloženi do entomologické krabice pro pozdější identifikaci. Pokud došlo k vylíhnutí více stejných jedinců, byli přebyteční jedinci vypuštěni na původní lokalitě. Pro analýzu byla u každé obsazené pasti zaznamenána skupina (vosy, včela, čalounice, kutilka), průměr obsazené pasti, lokalita a doba využití pasti (měsíc, kdy byla past obsazena).

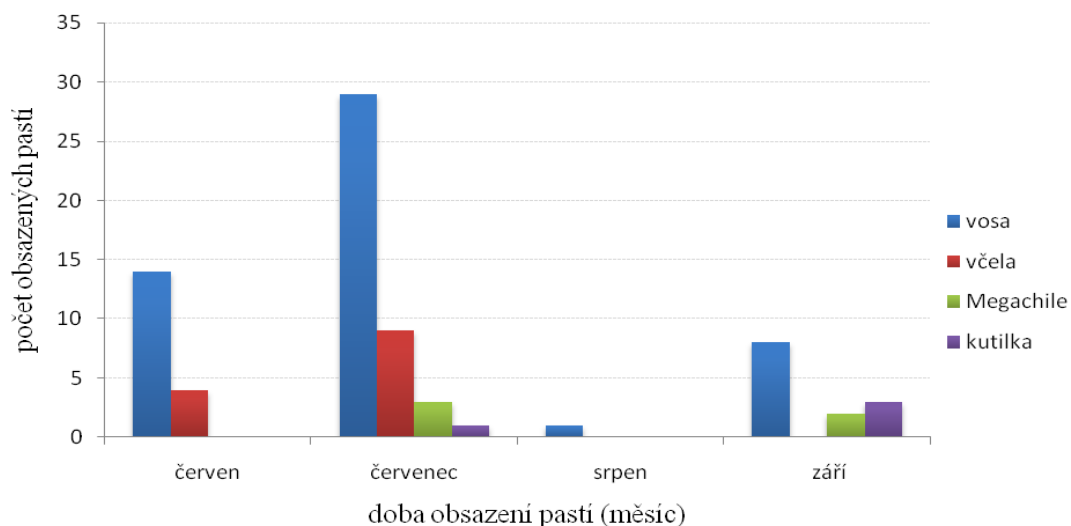
Pokud nedošlo k vylíhnutí dospělců do konce roku 2011, byly plné pasti otevřeny a rozděleny do výše uvedených skupin podle zbytků potravy, přítomnosti/absenci pylu, materiálu a výstelky dutiny. Určování do druhů jsem prováděl pouze u vylíhlých dospělců samotářských vos pomocí určovacího klíče (Kratochvíl 1957; Mauss & Treiber 2004).

Analýza obsazenosti pastí byla provedena v programu Statistica (ver. 9). Byla použita jednocestná ANOVA. Analýza preference průměru pasti byla provedena v programu Canoco (ver. 4.5). Byla použita přímá unimodální analýza CCA a Monte-Carlo permutační test s 4999 permutacemi.

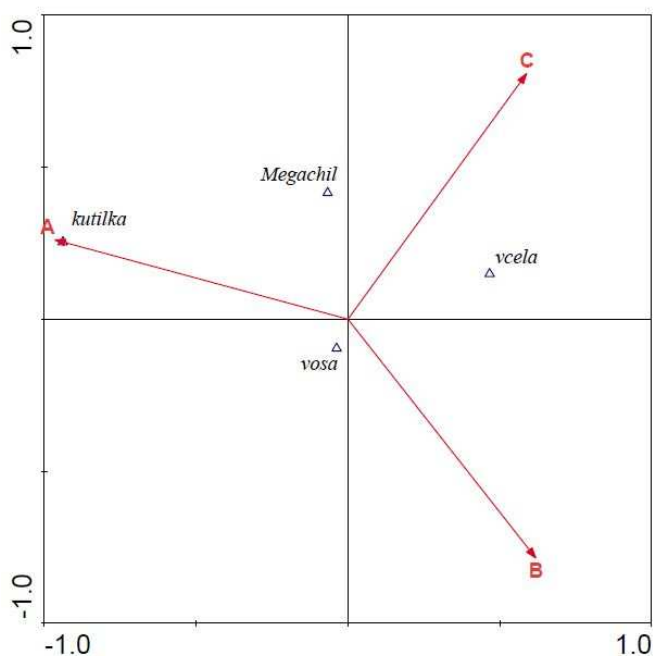


### 7.3 Výsledky

Celkově bylo za sezónu 2011 obsazeno 139 ze 450 vystavených pastí (30,9 %) Z plných pastí bylo 88 zařazeno do skupin. Pro některé pasti (14ks) nebyly kompletní data, proto nebyly zahrnuty do analýz.



**Obrázek 5: Závislost výskytu skupin na době využití pastí. ( $p = 0.003$ ;  $F = 5.09$ ).**



**Obrázek 6: Závislost druhů na průměru dutiny (CCA;  $p = 0.116$ ;  $F = 2.05$ ).**

Průměry jsou označeny písmeny ( A=8mm, B=10mm, C=12mm).

Z testovaných proměnných (lokalita, preference průměru pastí, doba obsazení pastí) byla průkazná pouze doba obsazení pastí ( $p = 0.003$ ). Doba obsazování pastí volily vosy nejčastěji v červnu a červenci (Obr. 5). Obsazování pastí v září může znamenat vytváření další generace, která bude přezimovat do další sezóny. Preference průměrů jednotlivých skupin nevyšly statisticky průkazně ( $p = 0,116$ ), ale můžeme i přesto z nich vyvodit výsledky do další sezóny (Obr. 6). Vosy inklinovaly spíše k menším průměrům než včely preferující větší průměry. Jednoznačné se jeví preference kutilek, které byly nalezeny pouze v dutinách s nejužším průměrem.

Vystavené pasti obsadili především zástupci blanokřídlého hmyzu.

Ze skupiny samotářských vos se vylíhly dva druhy hrnčiček. Nejčastější byla hrnčička *Ancistrocerus nigricornis* (Curtis, 1826). Kromě 19 kusů *A. nigricornis* byl dochován ještě jeden exemplář *Symmorphus* sp. Pasti (5ks) vystlané kousky listů patřily včelám čalounicím z rodu *Megachile*. Dva dochované exempláře včel jsem určil jako *Osmia rufa*.

Ve třech pastech jsem našel několik zástupců z čeledi hbitěnkovitých (Bethyridae), kteří jsou obvykle ektoparazitoidy housenek nebo hnízdní parazitoidi mravenců. Ve dvou pastech byli nalezeni zástupci hnízdních parazitů - zlatěnek (Chrysididae). Z pastí se dále vylíhli dva lumci (Ichneumonidae). V mnoha pastích došlo ke vniknutí chalcidek r. *Mellitobia* (Chalcidoidea), které jsou gregarinními parazitoidy samotářských vos a včel. Bohužel nelze určit, zda došlo k vniknutí chalcidek v terénu nebo až v teráriu, ve kterém byly pasti nechávány k dolíhnutí. Pro budoucí práci případná infiltrace chalcidek nebude hrát roli, protože pasti nebudu nechávat dochovávat.

## 8. Diskuse

System obsahující v roli hostitele mšici, je relativně dobře prozkoumaným. Ukazuje se, že parazitoidi mšic využívají různých mechanismů, aby se vyhnuli predáčnickému tlaku (Brodeur & Rosenheim 2000). System, ve kterém hostitelem je housenka, je oproti tomu prozkoumaný velice málo. Jedním z důvodů, proč jsou mšice jako hostitelé nejvíce zkoumaným systémem, je pravděpodobně mumifikace mšic. Parazitování hostitelé jsou tím pádem snadno rozpoznatelní. U housenek tomu tak ale není, housenka napadená parazitoidem se obvykle nedá odlišit. Predace je také u mšic díky jejich sedentaritě a výskytu ve skupinách snadno pozorovatelná. Oproti tomu housenky žijí ve většině případů samostatně, a díky jejich aktivnímu způsobu života je pozorování predace v přírodě velmi náročné.

Složitost zjišťování vlivu intraguild predace na housenkách může být důvodem, proč tento systém nebyl doposud pořádně prozkoumán. Nacházíme ale několik nepřímých důkazů, které indikují důležitost intraguild predace u housenek (kompetice mezi predátory a parazitoidy, ovlivňování chování hostitele, přizpůsobení životních cyklů u lištníků). Díky těmto spíše anekdotickým zmínkám ze systému s housenkou se dá říct, že intraguild predace hraje pro parazitoidy housenek důležitou roli.

Donedávna bylo zkoumání parazitace housenek odkázáno především na dochování hostitelů a pitvě housenek. V dnešní době můžeme pro identifikaci parazitoidů v hostitelích využít moderních molekulárních metod, díky kterým můžeme přesně určit druh hostitele, zdali byl napaden parazitoidem, popř. jakým druhem (Hrcek *et al.* 2011; Derocles *et al.* 2012). V plánované studii budu využívat DNA barkódování hostitelské a parazitoidní tkáně (sekvenování mitochondriálního genu pro cytochrom oxidázu I), a výsledky porovnávat s referenčními knihovny, které jsou již k dispozici také pro oblast střední Evropy (BOLD; Hausmann *et al.* 2011)

Vosy (samotářské i sociální) patří mezi nejčastější bezobratlé predátory housenek. Hrnčířky nosí housenky do svých hnízd, kde jsou konzumovány larvami vos. Vosy, sloužící částečně jako sběrné médium, přináší do připravených hnízdních dutin housenky. Díky tomu bude možné dosáhnout dostatečné velikosti vzorku pro statistické zhodnocení, což by přímým pozorováním nebylo možné.

V sezóně 2011 byly pasti nechávány k dolíhnutí kvůli určení druhů které je obývají a celkovému zjištění úspěšnosti metody trap nesting. V následující sezóně 2012 pasti nebudou

ponechávány k dolíhnutí, a budou co nejdříve po obsazení (1 – 2 dny) rozebrány. Housenky, které budou uvnitř hnízd, budou uschovány a sloužit k zjištění predace parazitovaných hostitelů. Míra parazitace bude pak porovnávána s housenkami nasbíranými v okolí vystavených hnízd. Z počátku budu sbírat všechny druhy housenek, ale po identifikaci souboru se budu zaměřovat přímo na druhy, které budou hrnčířkami nejčastěji loveny.

Získáním predovaných housenek můžeme odhadnout míru predace parazitovaných housenek. Pokud by byla míra predace parazitovaných housenek vyšší než v okolí, může to signalizovat neschopnost parazitoidů dostatečně čelit predáčnímu tlaku ze strany samotářských vos. Jinou možností může být specializace parazitoida proti jinému typu predátorů, a vzniklý „handicap“ parazitovaných housenek bude mít vliv na zvýšenou predaci. Oproti tomu nižší parazitace predovaných housenek může naznačovat schopnost parazitoidů čelit predáčnímu tlaku a využívání nějaké adaptace. Pokud by byla parazitace na stejné úrovni jako u housenek v okolí, tak parazitoidi nejsou schopni výrazně ovlivňovat úroveň IGP.

Kromě systému využívající samotářských vos existuje několik dalších, na kterých je možné intraguild predaci zkoumat. Jednou z možností je využití kutilek r. *Ammophila*. Kutilky mají trochu odlišný způsob života než hrnčířky (Field *et al.* 2007). Převážně si svá hnízda hloubí v písčitém podkladu, a zásobují je housenkami, často i během vývoje larev v hnízdě. Do hnízd odnášejí menší počet housenek, než hrnčířky. Pokud bychom využívali kutilky, museli bychom je odchytávat před hnízdem (vláčeji chycenou housenku po zemi), a odebírat jim housenky. Kromě kutilek je možné zkoumat predaci sociálními druhy vos. K tomu nejlépe vyhovují vosíci (*Polistes*), kteří zásobují svá hnízda housenkami, oproti vosám (*Vespula*), které loví především dospělce dvoukřídlých (Kasper *et al.* 2004). Způsob získávání housenek je stejný jako u kutilek, odchytávat přilétající vosíky s housenkami a odebírat je. Další možností je využití mravenců jako predátorů housenek.

Zjišťování predace infikovaných housenek ptactvem je velice obtížné, protože v obsahu zvratků by se daly housenky a jejich parazitoidi těžko kvantifikovat.

Při testování vlivu lokality, preferencí průměru pastí a období obsazení pastí bylo průkazné pouze období. Zbylé dva faktory nebyly statisticky průkazné. Můžeme si to vysvětlit nevyhraněnou preferencí jednotlivých skupin pro různé průměry a lokality, nebo nepoměrem rozložení dat (vosy byly mnohem hojnější než ostatní skupiny).

Pro porovnání parazitace v plánovaném experimentu bude potřeba v okolí pastí sesbírat přibližně stejný počet housenek, jaký sebraly hrnčičky. Jednotlivá hnízda jsou rozdělena na komory. V sezóně 2011 měli obsazené pasti v průměru 4,26 komor na past. V každé komoře bývá různý počet housenek. Kvůli dochování housenek nebylo možné určit počet donesených housenek, protože byly sežrány larvami vos nebo chalcidkami. Z literatury je známo, že hrnčičky zásobí jednu komůrku housenkami přibližně 5-10 housenkami (Taylor 1922). Protože hlavním cílem bude porovnávat procento parazitace, měl by datový soubor obsahovat minimálně 200 housenek donesených do hnízd, což znamená přibližně deset obsazených pastí, a stejný počet housenek nasbíraných v okolí hnízd. Vzhledem k úspěšnosti metody trap nesting tento plán vypadá realisticky.

Ze získaných dat byly pro následující sezónu 2012 vybrány pasti o průměru 8 a 10 mm. Vosy preferovali spíše slabší průměry, oproti tomu včely inklinovali k obsazování silnějších průměrů. Kromě dvou zmíněných průměrů budou vystaveny pasti o průměru 6 mm, které by mohli pokrýt potřeby ještě menších druhů vos.

Z lokalit byly vybrány dvě, na kterých docházelo k nejčastějšímu obsazování pastí vosami: lokalita Jarkovice – Hůrka a Konopiště – Růžová zahrada. Vystavení pastí bude probíhat od začátku června 2012. Budou prováděny pravidelné kontroly v rozmezí 2-3 dní. Pokud bude past plná, bude otevřena a vnitřní obsah bude zafixován a uchován pro pozdější určení četnosti parazitace. Během dochovávání pastí ze sezóny 2011 bylo nalezeno několik skupin parazitoidů. Jednalo se převážně o zástupce blanokřídlých, ale byli nalezeni zástupci dvoukřídlého hmyzu, mouchy. Mohlo by se jednat o parazitoidy, kteří se vylíhli z housenek přinesených vosami. Některé komory v pastech byly naplněny potravou, ovšem nedošlo ke zdárnému vývoji vosí larvy, nebo byla vosí larva sežrána larvou parazitoida dříve, než se stihla sama vylíhnout. Tento fakt by mohl znamenat, že predace housenek způsobená samotářskou vosou nemusí být pro parazitoida vždy fatální. Druhou možností je, že se jedná o hnízdní parazity samotářských vos, kteří nakladli svá vajíčka během plnění komor vosami. V průběhu kontroly jsem pozoroval několik lumčíků, kteří prohledávali stébla rákosu, které byly vystaveny v blízkosti mnou vystavených pastí.

Pastí, které zůstaly prázdné, byly ve většině případů obsazeny škvory (*Dermaptera*). Škvoři mohou být důvodem, proč nebylo obsazeno více pastí. Druhou možností, je nevhodný výběr lokality a s tím spojená absence vhodných druhů.

## **9. Závěr**

V bakalářské práci jsem shrnul dostupné informace o intraguild predaci predátorů na parazitoidech. Ukazují, že intraguild predace je důležitá v systému kde je hostitelem mšice, a že o systému kde je hostitelem housenka není dostatek dat. Nepřímé indicie ale naznačují, že by intraguild predace mohla být velmi důležitá i tam.

Jako přípravu na test důležitosti intraguild predace v přírodě jsem vyzkoušel a zhodnotil metodu trap nesting, kterou je možné získat predované housenky. Následným porovnáním jejich parazitace s přirozenou parazitací bude možné zjistit míru predace parazitovaných hostitelů.

## 10. Literatura

- Addicott, J.H. (1979) A multispecies aphid-ant association: density dependence and species-specific effects. *Canadian Journal of Zoology*, **57**.
- Arthur, A.P., Stainer, J.E.R. & Turnbull, A.L. (1964) The Interaction Between *Orgilus obscurator* (Nees) (Hymenoptera: Braconidae) and *Temelucha interruptor* (Grav.) (Hymenoptera: Ichneumonidae), parasites of the Pine Shoot Moth, *Rhyacionia buoliana* (Schiff.) (Lepidoptera: Olethreutidae). *Canadian Entomologist*, **96**, 1030-&.
- Askew, R.R. & Shaw, M.R. (1986) Parasitoid communities: their size, structure and development. *Insect Parasitoids. 13th Symposium of the Royal Entomological Society of London* (eds J. Waage & D. Greathead), pp. 225-263. Academic Press, London.
- Atlegrim, O. (1992) Mechanisms regulating bird predation on a herbivorous larva guild in boreal coniferous forests. *Ecography*, **15**, 19-24.
- Banks, J.C. (1962) Effect of the ant, *Lasius niger*, on insects preying on small populations of *Aphis fabae* Scop. on bean plants. *Annals of Applied Biology*, **50**, 669-679.
- Begon, M. & Harper, J.L. (2006) *Ecology: Individuals, populations, and communities*. Blackwell science, Boston.
- Bernays, E.A. (1997) Feeding by lepidopteran larvae is dangerous. *Ecological Entomology*, **22**, 121-123.
- Bolton, B. & Gauld, I.D. (1996) *The Hymenoptera*. Oxford University Press.
- Brodeur, J. (2000) *Host specificity and trophic relationships of hyperparasitoids*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Brodeur, J. & McNeil, J.N. (1989) Seasonal microhabitat selection by an endoparasitoid through adaptive modification of host behavior. *Science*, **244**, 226-228.
- Brodeur, J. & McNeil, J.N. (1992) Host behavior-modification by the endoparasitoid *Aphidius nigripes* - a strategy to reduce hyperparasitism. *Ecological Entomology*, **17**, 97-104.
- Brodeur, J. & Rosenheim, J.A. (2000) Intraguild interactions in aphid parasitoids. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, **97**, 93-108.
- Brodeur, J. & Vet, L.E.M. (1994) Usurpation of host behavior by a parasitic wasp. *Animal Behaviour*, **48**, 187-192.
- Clausen, C.P. (1940) *Entomophagous Insects*. McGraw-Hill, New York.
- Colfer, R.G. & Rosenheim, J.A. (2001) Predation on immature parasitoids and its impact on aphid suppression. *Oecologia*, **126**, 292-304.
- Cooper, K.W. (1954) Biology of eumenine wasps. IV. A trigonalid wasp parasitic on *Rygius rugosum* (Saussure) (Hymenoptera - Trigonalidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, **56**, 280 - 288.
- Cowan, D.P. (1981) Parental investment in two solitary wasps *Ancistrocerus adiabatus* and *Euodynerus foraminatus* (Eumenidae: Hymenoptera). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **9**, 95 - 102.
- Derocles, S., Plantegenest, M., Simon, J.C., Taberlet, P. & Ralec, A. (2012) A universal method for the detection and identification of Aphidiinae parasitoids within their aphid hosts. *Molecular Ecology Resources*, doi: 10.1111/j.1755-0998.2012.03131.x.
- Dixon, A.F.G. (1998) *Aphid Ecology*. Chapman & Hall, London.
- Dixon, A.F.G., Kindlmann, P., Leps, J. & Holman, J. (1987) Why there are so few species of aphids, especially in the tropics. *American Naturalist*, **129**, 580-592.
- Doutt, R.L. (1959) The biology of parasitic Hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, **4**, 161-182.
- Duodu, Y.A. & Antoh, F.F. (1984) Effects of parasitism by *Apanteles sagax*, Hym. Braconidae on growth, food consumption and food utilization on *Syleptra derogata* larvae, Pyralidae. *Entomophaga*, **29**, 63-71.
- Eggleton, P. & Belshaw, R. (1992) Insect parasitoids - an evolutionary overview. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, **337**, 1-20.
- Eggleton, P. & Gaston, K.J. (1990) Parasitoid species and assemblages - convenient definitions or misleading compromises. *Oikos*, **59**, 417-421.

- Field, J., Turner, E., Fayle, T. & Foster, W.A. (2007) Costs of egg-laying and offspring provisioning: multifaceted parental investment in a digger wasp. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, **274**, 445-451.
- Fowler, S.V. & Macgarvin, M. (1985) The impact of hairy wood ants, *Formica lugubris*, on the guild structure of herbivorous insects on birch, *Betula pubescens*. *Journal of Animal Ecology*, **54**, 847-855.
- Gauld, I. & Bolton, B. (1996) *The Hymenoptera*. Oxford University Press.
- Gentry, G.L. & Dyer, L.A. (2002) On the conditional nature of neotropical caterpillar defenses against their natural enemies. *Ecology*, **83**, 3108-3119.
- Gerber, G.P. & Echternacht, A.C. (2000) Evidence for asymmetrical intraguild predation between native and introduced Anolis lizards. *Oecologia*, **124**, 599-607.
- Godfray, H.C.J. (1994) *Parasitoids: Behavioral and evolutionary ecology*. Princeton University Press.
- Greenberg, R., Bichier, P., Angon, A.C., MacVean, C., Perez, R. & Cano, E. (2000) The impact of avian insectivory on arthropods and leaf damage in some Guatemalan coffee plantations. *Ecology*, **81**, 1750-1755.
- Greeney, H.F., Dyer, L.A. & Smilanich, A.M. (2012) Feeding by lepidopteran larvae is dangerous: A review of caterpillars' chemical, physiological, morphological, and behavioral defenses against natural enemies. *Invertebrate Survival Journal*, **9**, 7-34.
- Grosman, A.H., Janssen, A., de Brito, E.F., Cordeiro, E.G., Colares, F., Fonseca, J.O., Lima, E.R., Pallini, A. & Sabelis, M.W. (2008) Parasitoid increases survival of its pupae by inducing hosts to fight predators. *Plos One*, **3**.
- Gross, P. (1993) Insect behavioral and morphological defenses against parasitoids. *Annual Review of Entomology*, **38**, 251-273.
- Guillot, F.S. & Vinson, S.B. (1972) Source of substances which elicit a behavioral response from insect parasitoid, *Campoletis perdistinctus*. *Nature*, **235**, 169-&.
- Harizanova, V. & Ekbohm, B. (1997) An evaluation of the parasitoid, *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera: Braconidae) and the predator *Aphidoletes aphidimyza* Rondani (Diptera: Cecidomyiidae) for biological control of *Aphis gossypii* Glover (Homoptera: Aphididae) on cucumber. *Journal of Entomological Science*, **32**, 17-24.
- Harvey, C.T. & Eubanks, M.D. (2005) Intraguild predation of parasitoids by *Solenopsis invicta*: a non-disruptive interaction. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, **114**, 127-135.
- Harvey, J.A., Tanaka, T., Kruidhof, M., Vet, L.E.M. & Gols, R. (2011) The 'usurpation hypothesis' revisited: dying caterpillar repels attack from a hyperparasitoid wasp. *Animal Behaviour*, **81**, 1281-1287.
- Hausmann, A., Haszprunar, G., Segerer, A.H., Speidel, W., Behounek, G. & Hebert, P.D.N. (2011) Now DNA-barcoded: the butterflies and larger moths of Germany. *Spixiana*, **34**, 47-58.
- Hawkins, B.A. (1994) *Pattern and process in host-parasitoid interactions*. Cambridge University Press.
- Hawkins, B.A., Cornell, H.V. & Hochberg, M.E. (1997) Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations. *Ecology*, **78**, 2145-2152.
- Hawkins, B.A., Shaw, M.R. & Askew, R.R. (1992) Relations among ssemblage size, host specialization, and climatic variability in North-American parasitoid communities. *American Naturalist*, **139**, 58-79.
- Hawkins, B.A. & Sheehan, W. (1994) *Parasitoid community ecology*. Oxford University Press.
- Hooks, C.R.R., Pandey, R.R. & Johnson, M.W. (2003) Impact of avian and arthropod predation on lepidopteran caterpillar densities and plant productivity in an ephemeral agroecosystem. *Ecological Entomology*, **28**, 522-532.
- Hrcek, J., Miller, S.E., Quicke, D.L.J. & Smith, M.A. (2011) Molecular detection of trophic links in a complex insect host-parasitoid food web. *Molecular Ecology Resources*, **11**, 786-794.
- Chow, F.J. & Mackauer, M. (1984) Interspecific and intraspecific larval competition in *Aphidius smithi* an *Praon pequodorum* (Hymenoptera, Aphidiidae). *Canadian Entomologist*, **116**, 1097-1107.



- Irigoien, X. & de Roos, A. (2011) The role of intraguild predation in the population dynamics of small pelagic fish. *Marine Biology*, **158**, 1683-1690.
- Janssen, A., Grosman, A.H., Cordeiro, E.G., de Brito, E.F., Fonseca, J.O., Colares, F., Pallini, A., Lima, E.R. & Sabelis, M.W. (2010) Context-dependent fitness effects of behavioral manipulation by a parasitoid. *Behavioral Ecology*, **21**, 33-36.
- Kaeslin, M., Pfister-Wilhelm, R. & Lanzrein, B. (2005) Influence of the parasitoid *Chelonus inanitus* and its polydnavirus on host nutritional physiology and implications for parasitoid development. *Journal of Insect Physiology*, **51**, 1330-1339.
- Kaeslin, M., Wehrle, I., Grossniklaus-Burgin, C., Wyler, T., Guggisberg, U., Schittny, J.C. & Lanzrein, B. (2005) Stage-dependent strategies of host invasion in the egg-larval parasitoid *Chelonus inanitus*. *Journal of Insect Physiology*, **51**, 287-296.
- Kasper, M.L., Reeson, A.F., Cooper, S.J.B., Perry, K.D. & Austin, A.D. (2004) Assessment of prey overlap between a native (*Polistes humilis*) and an introduced (*Vespula germanica*) social wasp using morphology and phylogenetic analyses of 16S rDNA. *Molecular Ecology*, **13**, 2037-2048.
- Kindlmann, P. & Ruzicka, Z. (1992) Possible consequences of a specific interaction between predators and parasites of aphids. *Ecological Modelling*, **61**, 253-265.
- Kratochvíl, J. (1957) *Klíč zvířeny ČSSR. Díl II. Třásnokřídli, blanokřídli, řásnokřídli, brouci*. Nakl. ČSAV, Praha.
- Krombein, K.V. (1967) *Trap-nesting wasps and bees: life histories, nests and associates*. Smithsonian Press, Washington, D.C.
- Kuris, A.M. (1974) Trophic interactions - similarity of parasitic castrators to parasitoids. *Quarterly Review of Biology*, **49**, 129-148.
- Lopez, J.D. (1982) Emergence pattern of an overwintering population of *Cardiochiles nigriceps* (hymenoptera, Braconidae) in central Texas. *Environmental Entomology*, **11**, 838-842.
- Losey, J.E. & Denno, R.F. (1998) The escape response of pea aphids to foliar-foraging predators: factors affecting dropping behaviour. *Ecological Entomology*, **23**, 53-61.
- Macek, J. (2010) *Blanokřídli České republiky. I., Žahadloví* Academia, Praha.
- Mackauer, M. (1990) Host discrimination and larval competition in solitary endoparasitoids. *Critical Issues in Biological Control*, 41-62.
- Mackauer, M. & Stary, P. (1967) *World Aphidiidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea)*. Le François, Paris.
- Maure, F., Brodeur, J., Ponlet, N., Doyon, J., Firlej, A., Elguero, E. & Thomas, F. (2011) The cost of a bodyguard. *Biology Letters*, **7**, 843-846.
- Mauss, V. & Treiber, R. (2004) *Bestimmungsschlüssel für die Faltenwespen (Hymenoptera: Masarinae, Polistinae, Vespinae) der Bundesrepublik Deutschland*. Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung, Hamburg.
- McAllister, M.K. & Roitberg, B.D. (1987) Adaptive suicidal-behavior in pea aphids. *Nature*, **328**, 797-799.
- Memmott, J., Godfray, H.C.J. & Bolton, B. (1993) Predation and parasitism in a tropical herbivore community. *Ecological Entomology*, **18**, 348-352.
- Meyhofer, R. (2001) Intraguild predation by aphidophagous predators on parasitised aphids: the use of multiple video cameras. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, **100**, 77-87.
- Moran, N.A. (1992) The evolution of aphid life-cycles. *Annual Review of Entomology*, **37**, 321-348.
- Muller, C.B., Adriaanse, I.C.T., Belshaw, R. & Godfray, H.C.J. (1999) The structure of an aphid-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, **68**, 346-370.
- O'Neill, K. (2001) *Solitary wasps: behavior and natural history*. Cornell University Press, Ithaca and New York
- Oliver, K.M. (2012) Parasitic wasp responses to symbiont-based defense in aphids. *BMC Biology*, **10**.
- Oliver, K.M., Russell, J.A., Moran, N.A. & Hunter, M.S. (2003) Facultative bacterial symbionts in aphids confer resistance to parasitic wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **100**, 1803-1807.

- Pereira, J.A., Bento, A., Cabanas, J.E., Torres, L.M., Herz, A. & Hassan, S.A. (2004) Ants as predators of the egg parasitoid *Trichogramma cacoeciae* (Hymenoptera : Trichogrammatidae) applied for biological control of the olive moth, *Prays oleae* (Lepidoptera : Plutellidae) in Portugal. *Biocontrol Science and Technology*, **14**, 653-664.
- Polis, G.A., Myers, C.A. & Holt, R.D. (1989) The ecology and evolution of intraguild predation - potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **20**, 297-330.
- Quicke, D.L.J. (1997) *Parasitic wasps*. Chapman and Hall, London.
- Rabb, R.L. & Bradley, J.R. (1970) Marking host eggs by *Telenomus sphingis* (Hymenoptera, Scelionidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **63**, 1053-&.
- Rechav, Y. & Orion, T. (1975) Development of immature stages of *Chelonus inanitus* (hymenoptera, Braconidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **68**, 457-462.
- Renwick, J.A.A. & Chew, F.S. (1994) Oviposition behavior in lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, **39**, 377-400.
- Reznick, D.A., Bryga, H. & Endler, J.A. (1990) Experimentally induced life-history evolution in a natural-population. *Nature*, **346**, 357-359.
- Rosenheim, J.A., Kaya, H.K., Ehler, L.E., Marois, J.J. & Jaffee, B.A. (1995) Intraguild Predation Among Biological-Control Agents: Theory and Evidence. *Biological Control*, **5**, 303-335.
- Rott, A.S. & Godfray, H.C.J. (2000) The structure of a leafminer-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology*, **69**, 274-289.
- Salt, G. (1961) Competition among insect parasitoids. Mechanisms in biological competition. *Symposium of the Society of Experimental Biology*, **15**, 96 - 119.
- Sanz, J.J. (2001) Experimentally increased insectivorous bird density results in a reduction of caterpillar density and leaf damage to Pyrenean oak. *Ecological Research*, **16**, 387-394.
- Shaw, M. & Huddleston, T. (1991) *Classification and biology of braconid wasps (Hymenoptera: Braconidae)*. *Handbooks for the identification of British insects*. Royal Entomological Society of London, London.
- Sipura, M. (1999) Tritrophic interactions: willows, herbivorous insects and insectivorous birds. *Oecologia*, **121**, 537-545.
- Slansky, F. (1986) Nutritional ecology of endoparasitic insects and their hosts. *Journal of Insect Physiology*, **32**, 255-261.
- Smith, M.A., Rodriguez, J.J., Whitfield, J.B., Deans, A.R., Janzen, D.H., Hallwachs, W. & Hebert, P.D.N. (2008) Extreme diversity of tropical parasitoid wasps exposed by iterative integration of natural history, DNA barcoding, morphology and collections. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 12359-12364.
- Spradber, J.P. (1968) A technique for artificially culturing ichneumonid parasites of woodwasps. (Hymenoptera - Siricidae). *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, **11**, 257-&.
- Sтары, P. (1970) *Biology of aphid parasites (Hymenoptera: Aphidiidae) with respect to integrated control*. The Hague.
- Sтары, P. (1988) *Aphidiidae - world crop pests, aphids, their biology, natural enemies and control*. . Elsevier, Amsterdam.
- Steward, V.B., Smith, K.G. & Stephen, F.M. (1988) Predation by wasps on lepidopteran larvae in an Ozark forest canopy. *Ecological Entomology*, **13**, 81-86.
- Stireman, J.O., Dyer, L.A., Janzen, D.H., Singer, M.S., Li, J.T., Marquis, R.J., Ricklefs, R.E., Gentry, G.L., Hallwachs, W., Coley, P.D., Barone, J.A., Greeney, H.F., Connahs, H., Barbosa, P., Morais, H.C. & Diniz, I.R. (2005) Climatic unpredictability and parasitism of caterpillars: Implications of global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**, 17384-17387.
- Strand, M.R. (1986) The physiological interactions of parasitoids with their hosts and their influence on reproductive strategies. *Insect Parasitoids. 13th Symposium of the Royal Entomological Society of London* (eds J. Waage & D. Greathead), pp. 225-263. Academic Press, London.
- Strand, M.R. & Vinson, S.B. (1984) Facultative hyperparasitism by the egg parasitoid *Trichogramma pretiosum* (Hymenoptera, Trichogrammatidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **77**, 679-686.

- Sullivan, D.J. (1987) Insect hyperparasitism. *Annual Review of Entomology*, **32**, 49-70.
- Sullivan, D.J. & Volkl, W. (1999) Hyperparasitism: Multitrophic ecology and behavior. *Annual Review of Entomology*, **44**, 291-315.
- Sunderland, K.D., Fraser, A.M. & Dixon, A.F.G. (1986) Field and laboratory studies on money spiders (Linyphiidae) as predators of cereal aphids. *Journal of Applied Ecology*, **23**, 433-447.
- Tanaka, S. & Ohsaki, N. (2006) Behavioral manipulation of host caterpillars by the primary parasitoid wasp *Cotesia glomerata* (L.) to construct defensive webs against hyperparasitism. *Ecological Research*, **21**, 570-577.
- Taylor, L. (1922) Notes on the biology of certain wasps of the genus *Ancistrocerus* (Eumenidae). *Psyche*, 48-65.
- Tscharntke, T., Gathmann, A. & Steffan-Dewenter, I. (1998) Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions. *Journal of Applied Ecology*, **35**, 708-719.
- Tscharntke, T. & Hawkins, B.A. (2002) *Multitrophic level interactions*. Cambridge University Press, Cambridge, U.K. ; New York.
- Tylianakis, J.M., Klein, A.-M., Lozada, T. & Tscharntke, T. (2006) Spatial scale of observation affects a, b and c diversity of cavity-nesting bees and wasps across a tropical land-use gradient. *Journal of Biogeography*, **33**, 1295-1304.
- Way, M.J. (1963) Mutualism between ants and honeydewproducing homoptera. *Annual Review of Entomology*, **8**, 307-344.
- Whitfield, J.B. (1998) Phylogeny and evolution of host-parasitoid interactions in hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, **43**, 129-151.
- Zitani, N.M. & Shaw, S.R. (2002) From meteors to death stars: variations on a silk thread (Hymenoptera: Braconidae: Meteorinae). *American Entomologist*, **48**, 228-235.