

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Julie Böhmová

Fytofágie jako alternativní způsob výživy larev blanokřídlých parazitoidů
Phytophagy as an alternative feeding strategy of parasitic Hymenoptera larvae

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Petr Janšta, Ph.D.

Praha, 2017

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, dne 15. 5. 2017

Julie Böhmová

Poděkování:

Mé poděkování patří ze všeho nejvíce mému školiteli Petru Janšovi za jeho nesmírnou ochotu, vlídnost, pečlivost a trpělivost při udílení jeho cenných rad a připomínek. Díky patří též Kristýně Bubeníkové, Jirkovi Hadravovi za pomoc při výběru školitele a dalším (zejména z oddělení entomologie), kteří mi byli inspirací a motivací. Také bych chtěla poděkovat všem svým blízkým přátelům (zejména „Pivnímu dýchánku“), Ondrovi a své rodině za morální podporu.

Abstrakt:

Pro blanokřídlé parazitoidy (Hymenoptera: Apocrita: Parasitoida) se parazitoidní způsob výživy larev považuje za primární strategii. Mnoho druhů ovšem sekundárně přešlo k fytofáгии, konkrétně někteří zástupci Ichneumonoidea, Cynipoidea a Chalcidoidea. Bakalářská práce shrnuje poznatky o fytofáгии u těchto nadčeledí a člení je do čtyř typů. Práce dále zhodnocuje morfologické a behaviorální adaptace související s tímto způsobem života a jiné aspekty jejich koevoluce s hostitelskými rostlinami.

Klíčová slova: blanokřídlí parazitoidi, fytofágie, evoluce potravních strategií, specialista, generalista

Abstract:

Parasitoidism is considered to be the primary larval feeding strategy of parasitic Hymenoptera (Hymenoptera: Apocrita: Parasitoida). However, many species became secondarily phytophagous, in particular some species of Ichneumonoidea, Cynipoidea and Chalcidoidea. The bachelor thesis summarizes the knowledge about phytophagy in these superfamilies and divides them into four categories. The thesis further evaluates morphological and behavioural adaptations related to this way of life as well as other aspects of their coevolution with host plants.

Key words: parasitic Hymenoptera, phytophagy, evolution of feeding strategies, specialist, generalist

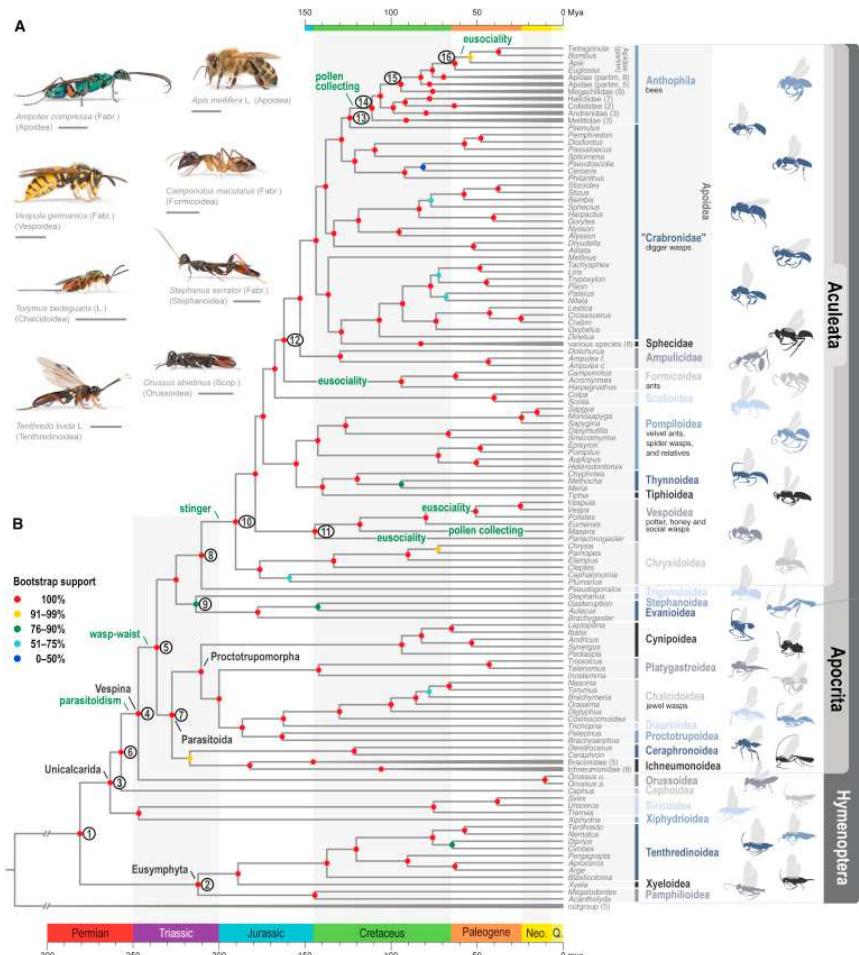
Obsah:

1) Úvod.....	1
2) Predace semen.....	2
a. Ichneumonoidea: Braconidae.....	2
b. Chalcidoidea.....	4
i. Eurytomidae.....	4
ii. Tanaostigmatidae.....	4
iii. Torymidae.....	5
3) Tvorba hálek	7
a. Ichneumonoidea: Braconidae.....	8
b. Cynipoidea	9
c. Chalcidoidea.....	10
i. Agaonidae.....	11
ii. Eulophidae	15
iii. Eurytomidae.....	17
iv. Pteromalidae	17
v. Tanaostigmatidae.....	17
vi. Torymidae.....	18
4) Inkvilinismus.....	18
5) Entomofytofágie	19
6) Závěr	21
7) Abecední seznam druhů a rodů.....	23
8) Literatura.....	25

1) Úvod

Řád blanokřídlí (Hymenoptera) jsou jedním z nejpočetněji druhově zastoupených hmyzích řádů. Blanokřídlí začali diverzifikovat už před zhruba 329-239 miliony let, v rozmezí mezi karbonem a triasem. Larvy společného předka všech současných skupin tohoto řádu se živily pravděpodobně fytofágně (Peters et al. 2017).

Hymenoptera se tradičně dělí na parafyletická Symphyta (širopasí) a monofyletická Apocrita (štíhlopasí) (Peters et al. 2017), viz obrázek I. Larvy širopasých byly primárně fytofágní (Infante et al. 1995). Jejich původní strategií byl žír na povrchu rostlin (např. u Pamphilioidea, Xyeloidea a Tenthredinoidea), u odvozenějších linií pak žír v dřevnatém materiálu (Xiphydioidea, Cephoidea, Siricoidea) a nakonec (u Orussoidea) nalzáme parazitoidismus na xylofágních larvách (Sharkey 2007, Whitfield 2003). Právě Orussoidea jsou sesterští skupině Apocrita a dohromady tvoří skupinu Vespina. Předpokládá se, že parazitoidní způsob výživy larev se vyvinul již u předka Vespina (Heraty et al. 2011). Parazitoidismus vedl k velké diverzifikaci a speciaci těchto skupin (Peters et al. 2017). Je to dokonce nejčastější strategie v rámci řádu Hymenoptera (Klopfstein et al. 2013). Obrovské množství těchto parazitoidů je využitelných v biologickém boji se škůdci na zemědělských plodinách (Sharkey 2007).



Obrázek I.
Schéma fylogeneze
řádu Hymenoptera (dle
Peters et al. 2017).

V rámci Apocrita pak u skupiny Aculeata nacházíme krom parazitoidů i predátory (Whitfield 2003). U Aculeata došlo k dvojímu nezávislému vzniku fytofágie ze zoofágních předků (v podobě sběru pylu či nektaru). Jednou u Masarinae (medvosy) v rámci Vespidae a jednou u včel (Anthophila) (Peters et al. 2017). Ve skupině Parasitoida (sensu Peters et al. 2017), kterou se tato práce zabývá, je fytofágie mnohem běžnějším jevem.

Tato práce shrnuje poznatky o sekundárním přechodu k fytofáгии u larev parazitoidních linií skupiny Parasitoida. Fytofágie je zde rozdělena do čtyř typů. Práce zhodnocuje, zda v rámci určitých skupin došlo ke vzniku fytofágie jednou či několikrát nezávisle na sobě a zda je zde možno vysledovat nějakou biogeografickou souvislost. Dále se zabývá morfologickými a behaviorálními adaptacemi souvisejícími s tímto přechodem a jinými evolučními aspekty spojenými s koevolucí s hostitelskými rostlinami.

2) Predace semen

Predací semen se v této práci myslí vývoj larvy v semenech hostitelské rostliny. Některé druhy v těchto částech rostliny někdy tvoří háčky, takové případy jsou však převážně diskutovány v příslušné kapitole (viz strany 7-18). Predaci semen neboli semenožravost nalézáme u níže uvedených skupin.

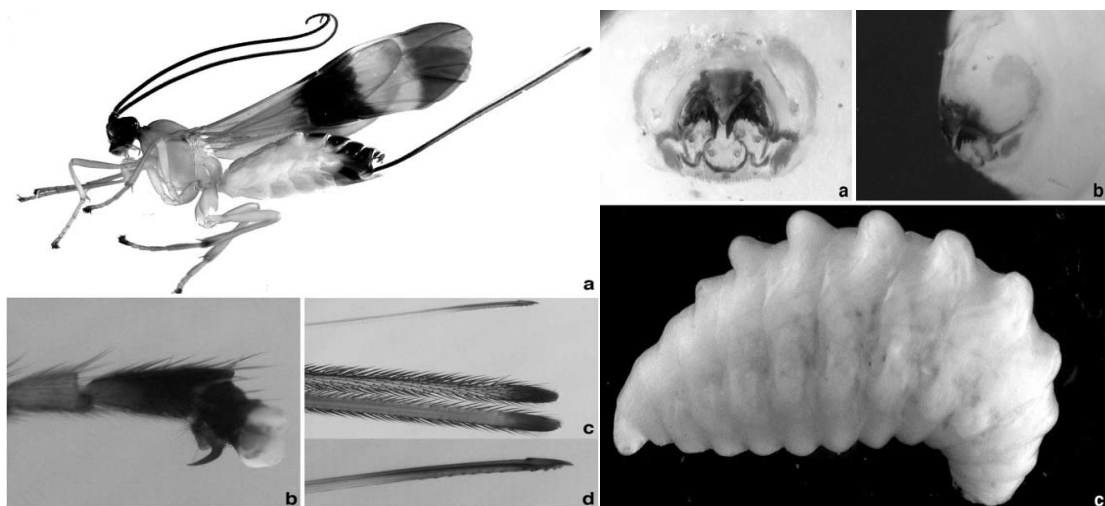
a) Ichneumonoidea: Braconidae

V podčeledi Doryctinae byl z Brazílie popsán vůbec první semenožravý lumčík rodu *Allorhogas* (zmíněn jako *A. dyspistus* – de Macedo et al. 1998) (seznam zmíněných druhů Hymenoptera je uveden na konci práce). Parazituje na nezralých semenech *Pithecellobium tortum* (Fabaceae – bobovité). Jeho larvy mají k tomu účelu sklerotizované části na ústním otvoru. Díky jejich přítomnosti se napadené semeno rozdělí na dvě části, v jedné z nich se pak larva živí endospermem, ve druhé zůstává embryo rostliny, které není napadáno, ani pokud je larev v semeni více. V takovém případě se endosperm semena rozdělí vícekrát. Po kuklení se dospělec prokousá mandibulami ven (de Macedo & Monteiro 1989). Působením larev na semeno vzniká v podstatě háčka (množí se buňky parenchymu) a ta pak odděluje larvu od rostlinného embrya. Embryo tedy není samo přímo napadeno lumčíkem, ale díky škodám způsobeným jeho uniknutím ven je náchylné na různé infekce a většinou není plodné. Lumčík tedy rostlině značně škodí. V tomto případě bylo zjištěno, že se nejedná čistě o predátora semen. Bylo by možné tento druh zařadit do kapitoly o tvorbě háček (de Macedo et al. 1998).

V podčeledi Braconinae v rodě *Bracon* nacházíme dva semenožravé druhy, oba se živící semeny rostlin čeledi Burseraceae (březulovité) a oba se vyskytující v neotropické oblasti (Flores et al. 2005, Perioto et al. 2011).

Plody *Protium tovarense* slouží jako potrava druhu *B. phytophagus*. Díky silněji sklerotizovanému kladélku (viz obrázek II.) může klást i do starších plodů, ač to není typické. V každém napadeném plodu byla nalezena pouze jedna larva, která v něm napadne pouze jediné ze dvou embryí (zpravidla to větší), jehož obsahem se živí. K tomu má speciálně modifikované mandibuly (viz obrázek II.). Ve vícesemenných plodech bývá napadeno většinou pouze jedno semeno. Na reprodukční úspěch *P. tovarense* to má značný vliv, jelikož semena vlivem tohoto semenožravého predátora hynou a plodů není mnoho. Bylo zjištěno, že *B. phytophagus* napadá 50-60% semen. Není jasné, zda se tento druh vyvinul jako specializovaný monofág, nebo zda byl původně (či stále je) alespoň oligofágem. Oligofágii by nasvědčoval i fakt, že *P. tovarense* je spíše vzácněji se vyskytující a nepřliš efektivně rozmnožující se rostlinou. (Tato studie byla prováděna v horském lese severní Venezuely). Uvažuje se, že v této linii lumčků se fytofágie pravděpodobně vyvinula z předků napadajících semenožravé brouky zrnokazy (Coleoptera: Bruchidae) (Flores et al. 2005).

Druhým predátorem semen tohoto rodu je *B. zuleidae* živící se na plodech *Protium datum*, kde rovněž konzumuje endosperm. Ten byl popsán z brazilských savan. V semeni se vyvíjí pouze jedna larva (Perioto et al. 2011).



Obrázek II. Adaptace k fytofágnímu způsobu života u *Bracon phytophagus*. Silně sklerotizované kladélko (vlevo) a mandibuly (vpravo) (upraveno podle Flores et al. 2005).

b) Chalcidoidea

Tato skupina je tvořena převážně parazitoidy napadajícími různá životní stádia takřka všech hmyzích skupin, zejména však Holometabola a Hemiptera. Parazitoidismus je zde velmi pravděpodobně původní strategií, stejně jako u většiny jejích čeledí. Nicméně v mnoha čeledích se vyvinula některá z forem fytofágie (Munro et al. 2011).

i. Eurytomidae

Například v rodě *Eurytoma* (Eurytominae) nacházíme širokou paletu potravních strategií – parazitoidismus, hyperparazitoidismus, predaci semen, entomofytofágie, inkvilinismus i tvorbu hálek (Zerova & Fursov 1991, LaSalle 2005, Narendran et al. 2007, Sharkey 2007).

Parazitoidní způsob života je přesto převažující. Mnoho druhů parazituje na hálkotvorných druzích (LaSalle 2005), například na žlabatkách (Cynipidae) (Gómez et al. 2011). Larvy fytofágních druhů rodu *Eurytoma* i druhů parazitických na těchto fytofágních druzích typicky žijí uvnitř rostlin (Gómez et al. 2011).

V palearktické oblasti žije osm druhů rodu *Eurytoma* živících se semeny peckovic velmi početného rodu *Prunus* (Rosaceae – růžovité). Z toho jsou dva entomofytofágní (viz strana 21) a šest je čistě predátory semen. *E. amygdali* je významným škůdcem na různých druzích mandlí, *E. schreineri* na mnoha dužnatých plodech rodu *Prunus*, *E. samsonovi* též na dužnatých plodech a mandlích, *E. maslovskii* v peckách broskví (*P. persica*), *E. turkestanica* v mandlích *P. turcomanica* a *E. padi* v plodech střemchy obecné (*P. padus*). S výjimkou posledního zmiňovaného druhu spadají (dle morfologie) všechny ostatní druhy do jedné linie (Zerova & Fursov 1991).

ii. Tanaostigmatidae

Tato skupina je rozšířena hlavně v tropech (LaSalle 1987), zejména v neotropické oblasti (LaSalle 1987, 2005). Fytofágie je v této skupině převažující nad parazitoidním způsobem života, zejména zde však nacházíme hálkotvorné druhy či inkvilíny (LaSalle 1987, 2005).

Jako příklad lze uvést *Tanaostigmodes cajaninae*, který se vyskytuje na *Cajanus cajan* (kajan indický, Fabaceae) a dalších druzích kajanu (nejvíce na *Cajanus scarabaeoides*). Napadá semena a vnitřní stranu lusku, kam se larva sama prokouše. Na této rostlině páchá značné škody, jelikož se mnoho lusků nevyvine (Lateef et al. 1985).

iii. Torymidae

Čeďed' Torymidae je tvořena převážně parazitoidy, ale existují i fytofágní druhy, zejména predátoři semen a inkvilíni, výjimečně však i tvůrci hálek (Riek 1966). Mnoho konzumentů semen nalezneme v podčeledi Megastigminae, kde je ovšem i tak většina parazitoidů (LaSalle 2005), např. u žlabatek (Cynipidae) (Bouček 1988).

Predátoři semen jsou v této čeledi rody *Megastigmus*, *Bootania*, *Bootanelleus* či *Torymus* (Bouček 1988).

V rodě *Torymus* (Toryminae) je však predace semen spíše výjimečný jev. Predátoři semen jsou např. *T. aucupariae* – na rodě *Sorbus* (jeřáb), *T. druparum* – rovněž na rodě *Sorbus* a rodě *Malus* (jabloň), nebo *T. varians* – na rodě *Crataegus* (hloh) (vše Rosaceae). Předpokládá se, že druhy rodu *Torymus* se většinou specializují na jeden rostlinný druh (Graham & Gijswijt 1998).

Fytofágní zástupci rodu *Bootania* (Megastigminae) parazitují v semenech rodu *Pandanus* (pandán, Pandanaceae – pandánovitě). Vyskytují se v jižní a jihovýchodní Asii s přesahem do Austrálie (Grissel & Desjardins 2002). Do podčeledi Megastigminae je řazen i rod *Bootanelleus*, ze kterého alespoň nějaké druhy parazitují na semenech rodu *Casuarina* (přesličník, Casuarinaceae – přesličníkovitě) v Austrálii a jihovýchodní Asii. Jiné druhy rodu jsou považovány za zoofágní (Bouček 1988).

Rod *Megastigmus* obsahuje vůbec nejvíce druhů živících se semeny rostlin. Je kosmopolitní, nejbohatší je však v holarktické a australské oblasti. Semenožravé zástupce nacházíme např. na čeledích Anacardiaceae (ledvinovníkovitě), Aquifoliaceae (cesmínovitě), Fabaceae, Hamamelidaceae (vilínovitě), Malvaceae (slézovitě), Rhamnaceae (řešetlákovitě) či Rosaceae. Nejvíce druhů však parazituje na jehličnanech (Roques et al. 2016).

Druhy tohoto rodu asociované s jehličnany tvoří monofyletickou skupinu a vyznačují se vysokou hostitelskou specializovaností na jednotlivé rody či dokonce druhy (třeba zástupci na rodu *Juniperus*). Velkou diverzitu má tato skupina v holarktické oblasti (Auger-Rozenberg et al. 2006).

Druhy vyvíjející se na rostlinách čeledi Cupressaceae (cypřišovitě) tvoří monofyletickou skupinu. Výjimkou je pouze *Megastigmus thyoides*, vyskytující se v nearktické oblasti a živící se na rodu *Chamaecyparis*. Je to jediný doložený nearktický druh vyvíjející se na této čeledi. Žádné druhy z monofyletické skupiny spjaté s Cupressaceae nebyly z Nového světa spolehlivě doloženy. Zdá se, že *M. thyoides* je sesterský skupině využívající čeďed' Pinaceae (borovicovitě), není tedy příbuzný linii spjaté s Cupressaceae.

Skupina na čeledi Pinaceae je také monofylem a v rámci ní nalézáme podskupiny vázané na určité rody či skupiny rodů v dané oblasti (palearktická/nearktická oblast), např. *Abies* (jedle), *Picea* (smrk), *Tsuga* (jedlovec) či *Cedrus* (cedr). Vliv biogeografie je zde tedy značný. Příbuznost druhů se spíše odvíjí od místa výskytu než od vazby na konkrétní rod v rámci Pinaceae. Například druhy vázané na *Abies* v palearktické oblasti, nejbližší příbuzné druhům na rodu *Cedrus*, tvoří jednu skupinu s druhy vázanými na *Abies* v nearktické oblasti. Mnoho druhů se však dnes vyskytuje v nepůvodních oblastech na těch samých rodech jako v místě původního výskytu. Zdá se, že druhy na Cupressaceae mají vyšší hostitelskou specificitu než ty na Pinaceae, které mají tím pádem vyšší invazní potenciál, jelikož jim nečiní takové problémy přesouvat se i na jiné druhy. Například byly dokumentovány přesuny nearktických druhů na evropské *Abies*. Bazální postavení mezi druhy na Pinaceae mají ty, které se živí na rodu *Pseudotsuga* (douglaska). Postavení druhů nalézaných na čeledi Taxodiaceae (tisovcovité) je zatím nejasné (Auger-Rozenberg et al. 2006).

Druh *Megastigmus spermatrophus* parazituje na semenech *Pseudotsuga menziesii* (douglaska tisolistá) na západě Severní Ameriky, ale žije i invazně např. ve Francii (von Aderkas et al. 2005). S rostlinou značně manipuluje ve svůj prospěch. Je možné, že k tomu využívá jedovaté sekrety zděděné od zoofágních předků, které se uplatňují při kladení vajíček (Paulson et al. 2016). Tento druh se dokáže vyvíjet v oplozených i neoplozených zárodečných vacích semen. U těch neoplozených dokáže zamezit jejich degeneraci, která právě v důsledku neoplození nastává. Místo toho se zde akumulují živiny (škrob, lipidy a proteiny) stejně jako v případě, že by došlo k oplození. V tomto je tedy zcela unikátní. V oplozených zárodečných vacích se živí na embryích a poté na přeměněném gametofytu, jenž se tedy i v tomto případě promění ve zdroj živin v podobě mnohobuněčných zásobních buněk (von Aderkas et al. 2005).

Semenožravé druhy rodu *Megastigmus* nacházíme i v Africe (Roques et al. 2016). Například *Megastigmus transvaalensis* se rozšířil na mnoho lokalit po celém světě spolu se svými hostitelskými rostlinami, na kterých se živí semeny. Těmi jsou africký rod *Rhus* (škumpa) a jihoamerický rod *Schinus* (pepřovec, oba Anacardiaceae). Rod *Schinus* byl vysazen i v Africe. Rody *Rhus* i *Schinus* byly taktéž introdukovány na některé teplé lokality do Severní Ameriky (Scheffer & Grissell 2003).

O původu *M. transvaalensis* se tedy vedlo mnoho debat, jelikož nebylo jasné, zda je původně africký či jihoamerický. Spor byl nakonec rozřešen studiem sekvencí mitochondriální DNA, kdy zcela jednoznačně vycházel původ tohoto druhu jako africký. V rámci Afriky nalézáme větší genetické rozdíly (hypoteticky nasvědčující většímu počtu druhů v této linii) mezi jednotlivými oblastmi sběru. Americká větev se odděluje uprostřed

fylogenetického stromu tohoto druhu a je geneticky velmi homogenní, ať už v Severní nebo Jižní Americe (Scheffer & Grissell 2003).

Též nebyly v žádné oblasti nalezeny genetické rozdíly mezi haplotypy ze zástupců parazitujících na rodu *Rhus* a na rodu *Schinus*. Tento druh tedy nevytváří žádné poddruhy na základě potravní specializace na jeden z hostitelských druhů. Na jihoamerický *Schinus*, který byl introdukován i do Afriky, se adaptovaly všechny africké linie. K tomu muselo dojít několikrát nezávisle na sobě. Není to tedy tak, že by se adaptovala pouze linie, z níž vychází jihoamerická větev *M. transvaalensis* (Scheffer & Grissell 2003).

3) Tvorba hálek

Morfologická diverzita hálek je nesmírná a to samé platí o typech rostlinných pletiv uvnitř. V hálkách totiž mimo jiné nacházíme speciální typy pletiv, která se nikde na těle nenapadených rostlin nenachází (Stone & Schönrogge 2003).

U některých skupin hmyzu se cecidogeneze (schopnost vytvářet hátku) pravděpodobně vyvinula skrze minování, např. u Tephritidae (Diptera) či u některých Lepidoptera. U jiných skupin se tento přechod nejspíše odehrál skrze přisedlý žír na povrchu rostlin, třeba u mšic (Sternorrhyncha: Aphidoidea), merovitých (Sternorrhyncha: Psyllidae), třásněnek (Thysanoptera), širopasých blanokřídlých a bejlmerek (Diptera: Cecidomyiidae) (Price et al. 1987). U samotné skupiny Chalcidoidea se uplatňovaly i některé další způsoby tranzice (LaSalle 2005) (viz strany 10-11).

Na adaptivní význam hálek a jejich rozličných tvarů bylo vysloveno mnoho teorií. Ty, které tvrdí, že z toho ve většině případů mají prospěch rostliny nebo je prospěch vzájemný, nezískaly velkou podporu (ovšem s výjimkou např. takzvaných fíkových vosiček). Tvorba hálek je vázána na dané skupiny hmyzu či dalších bezobratlých a ne na určité linie rostlin (Price et al. 1987). Rostliny spíše trpí v důsledku kompetice o alokaci živin a produktů fotosyntézy, které putují jinam, než mají. Tvůrci hálek často napadají právě květy a semena (Stone & Schönrogge 2003).

Hálky vznikají jako „rozšířený fenotyp“ genů jejich tvůrce, jemuž má jejich tvorba zvýšit fitness. Mechanismy jejich indukce jsou však zatím jen obtížně zkoumatelné a vesměs neznámé. Tudíž je možné, že variabilita v jejich tvarech je dána spíše rozdíly ve způsobu jejich indukce než v rozdílu selekčních tlaků na jejich tvorbu. Bylo prokázáno, že podobné struktury vznikají u příbuzných druhů či v důsledku konvergence (Stone & Schönrogge 2003).

Mezi (o poznání pravděpodobnější) hypotézy na význam tvorby hálek, v tomto případě ve prospěch jejich tvůrců, patří např. hypotéza mikroenvironmentální (háлка jako ochrana proti hygrotermálnímu stresu), nutriční hypotéza (háлка jako zdroj lepší výživy než rostlina sama) a hypotéza nepřítelů (háлка jako ochrana proti predátorům). Zdá se, že jednotlivé výhody hálek se uplatňovaly v různé míře u různých taxonů v závislosti na mnoha faktorech, včetně jejich původní potravní strategie (Price et al. 1987).

Hypotéza nepřítelů (The Enemy Hypothesis) se zdá být podpořena faktem, že právě skupiny napadané skrz tělo háłky vykazují největší diverzitu v jejich morfologii. Jsou jimi žlabatky (Cynipidae) a bejломorky (Cecidomyiidae). Tkáň háłky zde tedy slouží ve většině případů jako hlavní obrana (Stone & Schönrogge 2003).

a) Ichneumonoidea: Braconidae

U čeledi Braconidae, kam patří převážně parazitičtí zástupci, se tvorba hálek vyvinula nezávisle ve dvou liniích. Jednou jsou někteří zástupci podčeledi Doryctinae, kde háłky tvoří pouze druhy vyskytující se v neotropické oblasti (Flores et al. 2005). Neotropická větev podčeledi Doryctinae je sesterská druhům australské oblasti. Jim oběma sesterská linie zahrnuje zejména druhy všech oblastí Starého světa. Celková fylogeneze podčeledi Doryctinae tedy odpovídá biogeografii a nikoli specializaci na konkrétní čeledi rostlin (Zaldívar-Riverón et al. 2007).

Nejvíce háłkotvorných druhů nalezneme v rodech *Allorhogas* a *Monitoriella* (Flores et al. 2005). Zde se cecidogeneze pravděpodobně vyvinula u zástupců původně napadající jiný háłkotvorný hmyz (Zaldívar-Riverón et al. 2014).

S několika desítkami popsaných druhů je *Allorhogas* vůbec nejpočetnějším háłkotvorným rodem této podčeledi (Zaldívar-Riverón et al. 2014). V tomto rodě však existují i idiobiontní parazitoidi háłkotvorných bejłomerek (Cecidomyiidae) (Flores et al. 2005). Je pravděpodobné, že druhy tvořící háłky jsou více hostitelsky specifické než druhy je netvořící, tudíž je možné, že většina zástupců rodu *Allorhogas* jsou fytofágové (Chavarría et al. 2009). Rod *Allorhogas* nacházíme na mnoha druzích rostlin, ale pouze na čeledích Fabaceae, Melastomataceae (melastomovité) a Rubiaceae (mořenovité) byla zaznamenána tvorba hálek na semenech (Chavarría et al. 2009, Zaldívar-Riverón et al. 2014). Schopnost napadat různé háłkovorné skupiny na odlišných čeledích rostlin zde teoreticky vyústila v několikanásobný vznik cecidogeneze. Kolikrát se v tomto rodě schopnost tvořit háłky vyvinula, však zůstává neznámé. Pravděpodobně rod *Allorhogas* ani není monofyletickým rodem (Zaldívar-Riverón et al. 2014).

Příkladem hálkotvorého druhu tohoto rodu je např. *A. conostegia* formující háčky na plodech *Conostegia xalapensis* (Melastomataceae). Na jeden plod připadají většinou 2-3 háčky. Plody, na kterých byly háčky utvořeny, pak mají v důsledku vzájemné kompetice o zdroje mnohem méně semen než plody nenapadené. Zdá se též, že *A. conostegia* napadá mladé plody, kterým pak brání v dozrávání. Na téže rostlině byl místy nalezen i další druh rodu *Allorhogas* (Chavarría et al. 2009). Na stejné čeledi, ale v plodech druhu *Miconia longifolia* tvoří háčky *A. minimus* (Centrella & Shaw 2010).

Oproti tomu rod *Monitoriella* je nejspíše monofyletický a zahrnuje pouze několik druhů. Spjat je pouze s čeledí Araceae (árónovité), kde produkuje háčky na rodech *Philodendron* (filodendron) a *Anthurium* (toulitka). Speciace u tohoto a dalších menších rodů hálkotvorných lumčků probíhala přechodem na jiné orgány rostlin či na jiné rostliny v rámci čeledí, na něž jsou specializovány (Zaldívar-Riverón et al. 2014). V souvislosti s životem v měkkých háčkách ztratil rod *Monitoriella* např. silnou sklerotizaci na kladélku. Naopak larvy mohou mít sklerotizované části ústního otvoru (např. u *M. elongata*) pro lepší zpracování rostlinné potravy (Infante et al. 1995).

Druhou linií tvůrců hálek v rámci čeledi Braconidae je australský rod *Mesostoa* (Mesostoinae) spjatý s rodem *Banksia* (Proteaceae – proteovité). Prvním dobře prozkoumaným druhem byla *Mesostoa kerri*, která tvoří háčky na stoncích *Banksia marginata*. Tyto háčky v sobě mají mnoho komůrek, v každé po jedné larvě. Pozoruhodné také je, že samci jsou brachypterní (Austin & Dangerfield 1998).

b) Cynipoidea

Původní strategií Cynipoidea (u skupin Austrocynipidae, Ibaliidae a Liopteridae dle Ronquist et al. 2015) je koinobiontní parazitoidismus larev ve dřevnatém materiálu. Larvy se po dokončení vývoje vykousou ven (Ronquist 1999). U odvozenějších linií nalézáme parazitoidy (u Figitidae) a fytofágní druhy (u Cynipidae). Ti tvoří háčky (či jsou inkvilíny) na široké paletě bylin i dřevin (Ronquist 1999). Cynipidae jsou vůbec druhově nejpočetnější fytofágní skupinou v rámci Parasitoida sensu Peters et al. 2017 (Flores et al 2005). Cynipidae a Figitidae jsou pravděpodobně sesterskými skupinami (Ronquist et al. 2015). Larvy v posledním instaru býložravých Cynipidae jsou na rozdíl od parazitických skupin Cynipoidea typické dvěma silnými zuby na mandibulách. (Ronquist 1999). Největší diverzita Cynipidae je v mírném pásu v holarktické oblasti, kde pravděpodobně žil jejich poslední společný předek (nejspíše v palearktické oblasti). Dělí se na 8 tribů, z nichž je minimálně jeden tvořen inkvilíny (Synergini). Larvy ostatních svým působením zapříčiňují tvorbu hálek. Ta je

indukována po naklazení vajíček (Ronquist et al. 2015). Hálkotvorné druhy jsou převážně specialisti na konkrétní rod rostliny nebo nejvýše na konkrétní čeleď (Ronquist et al. 2015, Ronquist & Liljeblad 2001). Příbuzné druhy často napadají vzájemně příbuzné rostliny, avšak dochází i k přechodům na zcela jiné hostitele. Naprostá většina se specializuje na dřeviny nebo vytrvalé byliny, asociace s jednoletými rostlinami jsou výjimečné (Ronquist & Liljeblad 2001). Tato studie se přiklání k názoru, že původní je u Cynipidae tvorba jednodomých hálek na bylinách. Studie pozdější naopak tvrdí, že původní je asociace se dřevinami (Ronquist et al. 2015).

U Cynipidae nalezneme jednoduché, ale i velmi komplexní háčky s ostny, vlášením, nektářiemi, pryskyřnými kanálky a jinými strukturami (Narendran et al. 2007). Nalézáme je na všech rostlinných orgánech a mohou mít jednu nebo i přes sto komůrek pro larvy. Dají se rozdělit do tří morfologických typů: skryté komůrky (uvnitř rostlin, zcela bez vnějších modifikací rostliny), zřetelné zduřeniny (bez markantních vnějších odlišností od původního vzhledu orgánu) a komplexní háčky (velmi odlišné od původních rostlinných struktur) (Ronquist & Liljeblad 2001).

Druhy z tribu Aylacini se specializují na jednotlivé rody rostlin, zejména bylin, ale jedná se o byliny z více čeledí (Askew et al. 2006, Ronquist 1999). Zejména Apiaceae (miříkovité), Asteraceae (hvězdnicovité), Lamiaceae (hluchavkovité), Papaveraceae (mákovité) a Rosaceae (Askew et al. 2006, Ronquist et al. 2015). Nedávno však byla zpochybněna monofylie této skupiny. Aylacini vychází v některých případech jako parafyletické. To stejné platí i o uvažovaném monofylu (tzv. „woody rosid gallers“) tvořeném triby Cynipini, Diplolepidini, Eschatocerini a Pediaspini (Ronquist 2015 et al.).

Jako monofyletické ale vychází například triby Cynipini (specializované na rod *Quercus* – dub a další rostliny z čeledi Fagaceae – bukovité), Diplolepidini (na rodu *Rosa*) či Pediaspidini (na rodu *Acer* – javor, Sapindaceae – mýdelníkovité) (Ronquist 2015 et al.).

Fytofágie se v rámci Cynipidae pravděpodobně vyvinula jen jednou, ale tranzic mezi inkvilinismem a cecidogenezí mohlo být mnoho. Tyto vztahy zatím nejsou dostatečně prozkoumané (Ronquist 2015 et al.).

c) Chalcidoidea

V této skupině, z většiny tvořené parazitoidy, je schopnost vytvářet háčky zdokumentována u šesti skupin (viz níže) a i v rámci nich se tato strategie vyvinula vícekrát nezávisle na sobě. Jedna z možností vzniku, pravděpodobně převažující, je vývojem z entomofágních parazitoidů hálkotvorných druhů. Možným prostředním krokem v tomto

směrování je inkvilinismus. Další dvě možnosti uvažují vznik z fytofágních předků. Jedna z predátorů semen či zárodečného vaku (např. u Agaoninae). Druhá ze „stemborers“ (skupin vrtajících ve stoncích), například rod *Tetramesa* (Eurytomidae) (LaSalle 2005).

i. Agaonidae

V rámci Chalcidoidea existuje několik skupin určitým způsobem asociovaných s rodem *Ficus* (Moraceae – morušovníkovité). Jako např. zástupci podčeledi Agaoninae, kteří jsou mutualističtí opylovači tohoto rodu. Jiné skupiny jsou inkvilíni nebo parazitoidi těchto hálkotvorných opylovačů, či jsou to druhy tvořící hálky i na různých částech těla rostlin rodu *Ficus*, které nejsou přímo určeny k reprodukci. Mezi takové patří zejména podčeledi Otitesellinae, Sycocinae, Sycoryctinae a Sycophaginae, které byly v minulosti řazeny do Agaonidae (Cook & Rasplus 2003, Narendran et al. 2007, Whitfield 2003). Tyto neopylující druhy využívají mutualismus pravých fíkových vosiček ve svůj prospěch a přizívají se na něm (Rasplus et al. 1998). Do Agaonidae byla dříve řazena pouze podčeď Agaoninae (Rasplus et al. 1998). Nicméně do Agaonidae dnes spadá kromě Agaoninae i Sycophaginae (Heraty et al. 2013). Ostatní podčeledi spjaté s fíky byly nověji řazeny do čeledi Pteromalidae (Heraty et al. 2013, Munro et al. 2011).

Asociaci dvou z těchto strategií můžeme uvést na tomto příkladu. *Philotrypesis caricae* (Sycoryctinae) a *Blastophaga psenes* (Agaoninae) oba žijí na *Ficus carica*, kde se živí endospermem. *B. psenes* na této rostlině tvoří hálky (Narendran et al. 2007) a opyluje ji (Vovlas & Larizza 1996). Její larvy ovšem umírají v důsledku kompetice o potravu s larvami *P. caricae*, které se krmí na stejném místě (Narendran et al. 2007). *P. caricae* je tak vlastně kleptoparazitem (Vovlas & Larizza 1996).

V podčeledi Agaoninae se vyskytují druhy tvořící hálky a vyvíjející se v semeníku „hálkových květů“ (gallflowers) ve fíkovém květenství – v sykoniu (Kjellberg et al. 1987, Narendran et al. 2007). Zástupci této podčeledi jsou totiž druhy, které jsou typickými opylujícími „fíkovými vosičkami“ (Rasplus et al. 1998). Výjimečně ovšem někteří zástupci tuto strategii opustili a stali se parazity (např. druh *Ceratosolen galili*, viz strana 14-15) (Galil & Eisikowitch 1969).

Hostitelské druhy fíků mívají zpravidla své druhově specifické opylovače. Koevoluce a kospeciace je zde typická (Kjellberg et al. 2005). Avšak najdou se i výjimky a pravidlo jedna vosička na jeden druh rostliny nemusí platit (Cook & Rasplus 2003). Existují zde i přesuny na jiné hostitele (Kjellberg et al. 2005).

U těchto tzv. fíkových vosiček se vyvinulo mnoho variant vzájemně prospěšných mutualistických interakcí, různé například v závislosti na jednodomosti či dvoudomosti hostitelské rostliny. Ty se projevují v mnoha adaptacích na opylovačích i na rostlině a jejich životní cykly jsou mezi sebou dobře synchronizované (Kjellberg et al. 2005). To dokonce do takové míry, že jejich reprodukce je vzájemně podmíněná a jeden bez druhého není schopen se rozmnožit (Kjellberg et al. 1987b). Pokud by sykonia fíků byla příliš dlouho nezralá a zelená, uvěznila by v sobě již dospělé vosičky. Stejně tak pokud by sykonia uzrála a spadla příliš brzy, larvy by se nestihly vůbec vyvinout v dospělce. Přítomnost larev uvnitř vskutku zabraňuje dozrávání plodu. Soudí se, že podstatná je zde přítomnost samců (Galil & Eisikowitch 1971).

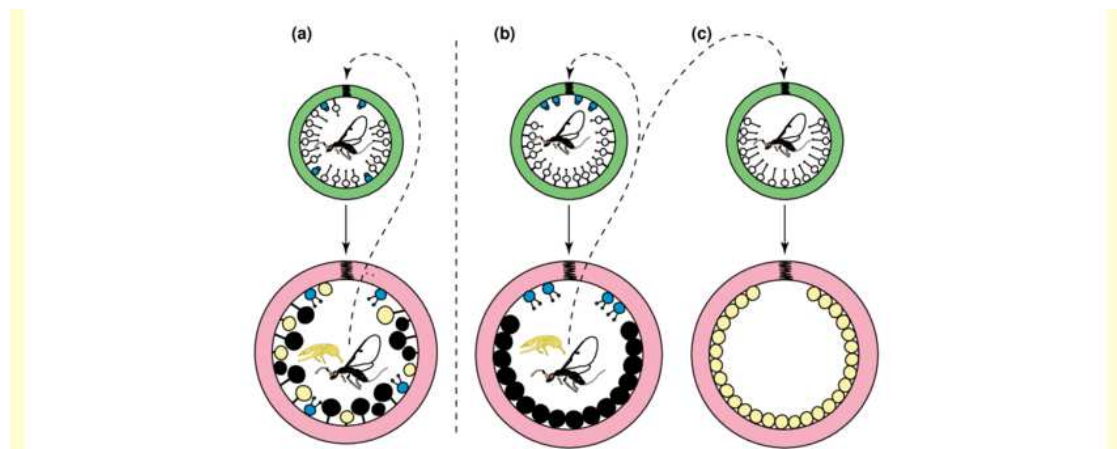
Ač zde existuje určitá variabilita, životní cyklus fíkových vosiček vypadá přibližně takto: Po vstupu do fíku malým otvůrkem samice opylují a zároveň kladou vajíčka do květů s krátkou čnělkou z důvodů omezené délky kladélka (Kjellberg et al. 2005). V těchto květech kladou vajíčka mezi integument a nucellus. Kladélko není dostatečně dlouhé, aby u květů s dlouhými čnělkami dosáhlo na potřebné místo. Květy s dlouhými čnělkami jsou tedy opylovány a produkují semena. Tato rozdílnost délek čnělek a dva typy květů v květenství pak zajišťují rovnováhu v tomto vztahu (Galil & Eisikowitch 1971). Je ovšem možné, že i jiné faktory než délka čnělky zamezují ovipozici v druhém typu květů, jelikož není důvod se domnívat, že by zde byla zásadní evoluční omezení na délku kladélka (Kjellberg et al. 1987b). Při průchodu otvůrkem samice často ztrácí různé tělesné přívěsky (křídla, tykadla) a po naklazení hynou (Kjellberg et al. 2005). Případné oplození zárodečného vaku květu fíku umožní jeho přeměnu v kvalitnější zdroj výživy larev, než by byl zárodečný vak neoplozený (Jousselin et al. 2003, Kjellberg et al. 2005). Není to však nutné. Vosičky se úspěšně vyvíjejí i v květech neoplozených, avšak plodí méně potomstva (Jousselin et al. 2003). Napadené semeníky jsou tedy přeměněny v hálky a z každého se vyvine nová fíková vosička (Kjellberg et al. 2005). V potomstvu se poměr pohlaví liší mezi druhy, ale samic je obecně produkováno víc (Galil & Eisikowitch 1971). U fíkových vosiček je typický pohlavní dimorfismus, kdy jsou samice plně okřídlené a samci jsou často brachypterní či zcela apterní (Bouček 1988). Mladí samci pak hálky opouští, aby se v rámci jednoho sykonia spáрили se samicemi vyvíjejícími se v jiných hálkách. Do těch se za samicemi prokoušou. Někdy mezi sebou samci zápasí (Kjellberg et al. 2005). Samičky se líhnou do dospělosti v době, kdy dozrávají samčí květy produkující pyl (Kjellberg et al. 1987). Oplozené samičky, které na sobě také nesou pyl, pak odletí hledat další vhodné receptivní sykonium (Kjellberg et al. 2005). Samci jim prokousávají únikový tunel ven ze sykonia, kudy mohou samice uniknout. Pokud se v sykoniu

nevylíhl žádný samec, zůstane sykonium bez otvorů a samice v něm zůstanou uvězněné (Galil & Eisikowitch 1971). Nová sykonia vosičky lákají chemicky i na velkou vzdálenost (Kjellberg et al. 1987) a musí být vždy o něco mladší než ta, kde se samice vylíhly (Bouček 1988).

Zdá se, že původní bylo pasivní opylování a jednodomost u fíků (Machado et al. 2001). V sykoniu se nachází mnoho samičích a méně samčích květů (Kjellberg et al. 1987b). Květenství je protogynní, a proto může být opyleno jen pylem přineseným ze staršího sykonia (Kjellberg et al. 1987). Při pasivním opylení zůstane pyl na těle vosičky a je zanesen do plodného fíku. Vosička sama žádné speciální opylovací chování nevykazuje, ale rostlina má blizny speciálně vyvinuté k zachycení pylu z těla vosiček (Kjellberg et al. 2005). Tento způsob opylení není tolik efektivní, a tak musí rostlina tvořit více prašníků a pylu (Galil & Eisikowitch 1971). Opylené květy, do kterých vosičky nenakladly svá vajíčka, vyprodukuje semena. Jednodomé fíky mají uvnitř sykonia květy s různými délkami čnělek. Díky tomu se z nich vyvíjí semena i vosičky zároveň (Kjellberg et al. 1987). K jednodomosti a menší míře endemismu směřovaly linie kvetoucí ve vyšších výškách a opylované vosičkami z širšího okolí (Kjellberg et al. 2005).

Toto se u různých linií změnilo na dvoudomost a aktivní opylování, ovšem opět s několikanásobným návratem k ancestrálnímu stavu. Původní stav je pro opylovače výhodnější, jelikož se mohou rozmnožit v jakémkoli sykoniu. Druhy vázané na dvoudomé hostitelské rostliny se ovšem mohou množit jen ve vhodných květech na samčích rostlinách, zatímco v samičích způsobí produkci semen díky pylu přinesenému z fíku, kde se samy vyvinuly (Machado et al. 2001). Dvoudomé druhy rodu *Ficus* totiž mají na samčích rostlinách dva typy květů. Prvními jsou samičí květy s krátkými čnělkami, které jsou parazitovány a takřka semena neplodí. Zbytek tvoří květy samčí (Kjellberg et al. 1987). Navzdory přítomnosti samčích i samičích květů na tomto typu rostliny je rostlina funkčně samčí, jelikož neprodukuje žádná semena (Kjellberg et al. 1987b). Mohlo by se zdát, že bude existovat evoluční tlak na to, aby vosičky přilétaly pouze ke květům na samčích rostlinách. Květy na samičích rostlinách mají totiž čnělky příliš dlouhé na to, aby jimi prošlo kladélko až k semeníku. Na takových se tedy zpravidla nerozmnoží. Jedním z možných vysvětlení je, že ty vosičky, které přilétají ke květům na samičích rostlinách, by nepřežily do doby, kdy budou květy na samčích rostlinách receptivní. (Galil & Eisikowitch 1971, Kjellberg et al. 1987). I kdyby se vosičce podařilo naklást do květu s dlouhou čnělkou v době opylení, plod by díky množství semen dozrál dříve, než je vhodné pro vývoj larev (Kjellberg et al. 1987b). K aktivnímu opylení mají speciálně vyvinuté adaptace v podobě pylových košíčků na sternu

a obou stranách mesothoraxu, s nimiž před odletem z řídku, v němž se vyvinuly, z prašníků naberou předním párem končetin pyl (Galil & Eisikowitch 1969, Kjellberg et al. 2005). Tento pyl pak během ovipozice vyloží z košíčků v jiném receptivním řídku. Na rozdíl od systémů s pasivním opylováním nemusí prašníků být mnoho a rostlina nemusí vytvářet tolik pylu vzhledem k vysoké efektivitě opylování (Galil & Eisikowitch 1971). Procesy spojené s nakládáním a vykládáním pylu jsou pro vosičku energeticky náročné (Kjellberg et al. 2005). Není tedy jasné, jaké selekční tlaky vedly k „vynálezu“ aktivního opylování jako výhody pro vosičky. Jedním z důvodů může být výše zmíněný fakt, že oplození květu vede k tvorbě výživného endospermu, na kterém se larvy živí (Galil & Eisikowitch 1971, Jousselin et al. 2003). To je důležité zejména pro samičí larvy, jelikož jsou na výživu náročnější. Při neoplození by se tedy v důsledku menší dostupnosti výživné potravy líhnuli zejména samci (Galil & Eisikowitch 1971). Toto chování je v rámci živočišné říše relativně vzácné. Většina opylovačů opyluje spíše „omylem“ při vykonávání činností sloužících jejich přímému prospěchu (Galil & Eisikowitch 1969). K dvoudomosti (a vyšší míře endemismu) směřovaly linie, které nerostou příliš do výšky a lákají tedy spíše lokální opylovače (Kjellberg et al. 2005). (Rozdíly mezi opylováním u jednodomých a dvoudomých druhů viz obrázek III.)



Obrázek III. Vývoj sykoní od nezralých receptivních (malé) ke zralým (velká) a schéma vývoje řídkových vosiček. Sykonia u jednodomých druhů (a) všechna produkující vosičky (černě) i semena (světle). Sykonia u dvoudomých druhů: b – sykonia na samčích rostlinách produkující jen vosičky, c – sykonia na samičích rostlinách produkující jen semena, bez prašníků (upraveno podle Cook & Rasplus 2003).

U druhu *Ceratosolen galili* (Agaoninae) bylo zjištěno, že navzdory přítomnosti pylových košíčků není mutualistickým opylovačem svého hostitele *Ficus sycomorus* nýbrž jeho parazitem vykořisťujícím symbiózu tohoto stromu s jeho opravdovým opylovačem. Tím je *Ceratosolen arabicus*, který má pylové košíčky normálně funkční. *C. galili* nevykazuje

speciální opylovací chování a v asi nefunkčních košičkách pyl nebyl nikdy nalezen. Sykonia napadená tímto druhem nevytvářejí semena. Stejně tak na tomto stromě netvoří semena sykonia napadená druhem *Sycophaga sycomori* (Sycophaginae), který nemá žádné pylové košičky a má tak dlouhé kladélko, že úspěšně proniká i do květů s dlouhou čnělkou. Všechny tři zmíněné druhy jsou málo „obrvené“ a pyl na nich téměř neulpívá (Galil & Eisikowitch 1969).

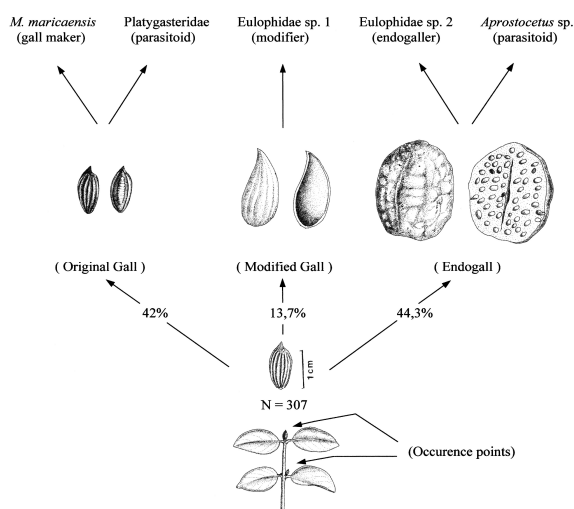
Opylující fíkové vosičky jsou rozšířeny zejména v tropech a subtropích (Bouček 1988). Zdá se, že vznik těchto opylovačů kopíruje rozpad Gondwany na jednotlivé kontinenty a jejich další vývoj a že tato mutualistická asociace se objevila někde v rozmezí před 80-90 miliony let (Machado et al. 2001). Tato vzájemně prospěšná symbióza opylujících vosiček a fíků se pravděpodobně vyvinula v historii pouze jednou. Zato asociace neopylujících vosiček (viz začátek kapitoly) s fíky vznikla několikrát nezávisle na sobě a stejně tak jejich adaptace na průnik do sykonia za účelem kladení vajíček (průnik malým otvorem jako u Agaoninae či probodnutí fíku zvnějšku kladélkem) (Rasplus et al. 1998).

ii. Eulophidae

U této čeledi najdeme různé formy fytofágie – predaci semen, inkvilinismus i tvorbu hálek (LaSalle 2005). Pouze dvě skupiny, Ophelmini a Tetrastichinae, obsahují hálkotvorné druhy. U Tetrastichinae se tvorba hálek vyvinula několikrát. Jednak u australských druhů na čeledi Myrtaceae – myrtovité (hlavně na rodu *Eucalyptus*, blahovičník) a jednak u převážně neotropických druhů (LaSalle 2005). Nutno však podotknout, že u mnoha druhů z čeledi Eulophidae asociovaných s hálkami (např. celý tribus Ophelmini) není často jasné, zda nejsou pouze parazitoidy či inkvilíny (LaSalle 2005, Narendran et al. 2007).

Zajímavým fenoménem jsou tzv. „endogalls“ (vnitřní hálky), což jsou v podstatě malé hálky vytvořené uvnitř hálek jiných druhů. Toto nalezneme např. u blíže neurčeného druhu čeledi Eulophidae, kdy každá larva vytvoří „vnitřní hálku“ na vnitřní stěně hálky způsobené bejlmorkou *Myrciamyia maricaensis* (Cecidomyiidae). Její stěna pak ztloustne. Tím pádem se ovšem omezí prostor pro larvu *M. maricaensis*, což v naprosté většině případů vede k její smrti. Jiný druh (též blíže neurčený zástupce této čeledi) pouze modifikuje tvar hálky, stále však představuje pro bejlmorku kompetitora (Ferraz & Monteiro 2003). (Schéma viz obrázek IV.)

Obrázek IV. Schéma změn hálky *Myrciamyia maricaensis* pod vlivem blíže neurčených larev z čeledi Eulophidae (upraveno podle Ferraz & Monteiro 2003).



Vnitřní hálky vytváří i rod *Paragaleopsomyia* (Tetrastichinae). Jeden kalifornský druh tohoto rodu (popsán v jiném rodě jako *Tetrastichus cecidobroter* – Gordh & Hawkins 1982) napadá hálky bejломorky rodu *Asphondylia* (Cecidomyiidae) tvořené na keři rodu *Atriplex* (lebeda, Chenopodiaceae – merlíkovité), zejména na druhu *A. canescens*. Nejhojněji je nacházen v nádorovitých hálkách na stoncích. V těch se tvoří až 65 komůrek, každá pro jednu larvu bejломorky. Tato vosička naklade vajíčka na vnitřní stěnu hálky. Tkáň okolo těchto vajíček zprůhlední a zbělají. Po vylíhnutí larev se zvětší, v důsledku čehož vznikají „vnitřní hálky“ utlačující larvu bejломorky, která nakonec ve většině případů uhynie (Hawkins & Goeden 1982).

Dalším hálkotvorným zástupcem podčeledi Tetrastichinae je *Leptocybe invasa* napadající např. *Eucalyptus camaldulensis* (blahovičník pobřežní, Myrtaceae). Ač je blahovičník původní v Austrálii a přilehlých oblastech, v této studii byl materiál sbírán na lokalitách v Itálii. Mladé larvy *L. invasa* jsou svou kulovitostí adaptovány na život v hálce v těsných komůrkách, které jsou zpočátku vyplněny tekutinou. Pravděpodobně v důsledku toho jim chybí tracheje. Starší a větší larvy pak změň svůj tvar a zahnou se do tvaru U, ve kterém zůstávají i jako kukly, aby se dobře vešly do malého prostoru, ve kterém žijí. Též mají silně sklerotizované mandibuly (Viggiani 2015). Na *E. camaldulensis* tvoří hálky kromě výše zmíněné *L. invasa* také invazní *Ophelimus maskelli* (Ophelmini) (Caleca et al. 2011).

Aprostocetus monaco (Tetrastichinae) tvoří hálky na *Melilotus indicus* (Fabaceae) a jeho mandibuly nejsou tak sklerotizované jako u *L. invasa*. Obecně je však morfologie posledního instaru fytofágních larev čeledi Eulophidae značně proměnlivá, zejména u těch hálkotvorných. V porovnání s nimi jsou larvy parazitoidů uniformní (Viggiani 2015).

iii. Eurytomidae

Všechny hálkotvorné druhy se řadí do podčeledi Eurytominae. Cecidogeneze se zde vyvinula nezávisle v několika rodech, např. u rodů: *Tetramesa*, *Bruchophagus*, *Austrodecatomia* či *Aiolomorpha*. (LaSalle 2005).

V rodě *Tetramesa* je známa například u těchto druhů tvořících háčky na čeledi Poaceae (lipnicovité): *T. calamagrostidis* na *Calamagrostis epigejos* (třtina křovištní), *T. airae* na *Deschampsia cespitosa* (metlice trsnatá), *T. brevicollis* na *Festuca rubra* (kostřava červená) či *T. hyalipennis* a *T. linearis*, oba na *Elymus farctus* či *E. repens* (pérovník dunový a pýr plazivý) (Henneicke et al. 1992).

iv. Pteromalidae

Zástupci tribu Melanosomellini (Ormocerinae) zahrnují většinu hálkotvorných druhů v rámci Pteromalidae (LaSalle 2005, Narendran et al. 2007). Jejich největší diverzita je v australsijské oblasti. Tato strategie je zde velmi hojná, ale není vždy známo, zda druh je tvůrcem háčky či pouhým inkvilínem (LaSalle 2005). Existují zmínky i o semenožravých zástupcích této skupiny (Sharkey 2007).

Larvy některých druhů podčeledi Epichrysomallinae se vyvíjejí na rodu *Ficus* v samičích květech s krátkou čnělkou (nazývaných hálkové květy). Určení zástupci této skupiny na nich totiž tvoří háčky stimulací zárodečného vaku/endospermu (Bouček 1988, Narendran et al. 2007). Podobnou strategii v podobě tvorby hálek mají i zástupci Sycoecinae, Sycoryctinae či Otitesellinae. Na rozdíl od Agaoninae (Agaonidae) však nejsou jejich opylovači (Cook & Rasplus 2003, Rasplus et al. 1998).

v. Tanaostigmatidae

Ve většině případů jsou považováni za tvůrce hálek, ve kterých jsou nacházeni (LaSalle 1987). Je ale znám i inkvilinismus (LaSalle 2005).

Typicky vytváří háčky na dřevinách čeledi Fabaceae, ale napadají i čeledi Lecythidaceae (hrnečnickovité), Myrtaceae, Polygonaceae (rdesnovité), Rhamnaceae a další (LaSalle 2005, Pentead-Dias & de Carvalho 2008). Dokonce existují druhy napadající různé orgány téhož druhu rostliny. Z Brazílie byly na druhu *Calliandra brevipes* (Fabaceae) popsány dva druhy rodu *Tanaostigmodes*, *T. ringueleti* (z háčky na stonku) a *T. mecanga* (z háčky na listech). Oba druhy jsou pravděpodobně tvůrci těchto hálek (Pentead-Dias & de Carvalho 2008).

vi. Torymidae

Cecidogeneze se v této čeledi sice vyskytuje, ale celkem výjimečně, jen u několika zástupců (LaSalle 2005). Jediným hálkotvorným rodem z této skupiny je australský rod *Bortesia* (dříve *Xenostigmus*, Megastigminae), kde se tato strategie vyskytuje u několika druhů. Všechny tvoří hálky na pupenech rodu *Hakea* (Proteaceae) (Riek 1966).

4) Inkvilinismus

Inkvilinismus můžeme popsat jako vývoj larvy v hálce vytvořené jiným druhem, jejíž tkání se inkvilinní druh živí. Tím pádem se stává pro tvůrce hálky konkurentem (Bouček 1988, Ronquist et al. 2015).

Jak již bylo nastíněno v úvodu, u druhů považovaných za inkvilíny není vždy jisté, zda nemají v hálce strategii jinou (Gómez et al. 2017, Narendran et al. 2007). Zmínky o inkvilinismu nalézáme u mnoha skupin. Tato práce se však podrobněji zaměří pouze na několik vybraných, u kterých lze považovat inkvilinismus za věrohodný.

Někteří zástupci rodu *Psenobolus* (Ichneumonoidea: Braconidae) jsou v neotropické oblasti inkvilíny v plodech rodu *Ficus*. V syconiích se vyvíjejí v hálkách v napadených květech, které byly oplozeny pravými fíkovými vosičkami (Agaoninae), které tam nakladly svá vajíčka. U některých druhů nacházíme značný sexuální dimorfismus. Samice vypadají jako běžní lumčící, ale samci jsou vysoce modifikovaní a brachypterní (viz obrázek V.). Tím připomínají brachypterní či zcela apterní samce mnoha druhů opylujících i neopylujících fíkových vosiček. I různé znaky v chování jsou podobné (například bojovnost, která může s bezkřídlostí souviset) (Ramirez & Marsh 1996). Známý jsou však i druhy s nemodifikovanými makropterními samci (van Achterberg & Marsh 2002). V hálkách Agaoninae nacházíme i řadu zástupců čeledi Ormyridae z indoaustralské oblasti, z nichž někteří mohou být inkvilíny (Narendran et al. 2007).



Obrázek V.
Brachypterní samci
rodu *Psenobolus*
(převzato z van
Achterberg & Marsh
2002).

Hálky žlabatek (Cynipidae) obsahují mnoho inkvilínů, např. jiné žlabatky (Askew et al. 2006). Tato strategie se vyskytuje u tribu Synergini (Ronquist 1999). Synergini však pravděpodobně nejsou monofyletičtí. Inkvilinismus se tedy mezi žlabatkami vyvinul několikrát nezávisle na sobě. Inkvilíni z různých linií sdílejí určité morfologické znaky, ač těžko usuzovat, jak adaptivně souvisí s jejich způsobem života. Některé linie možná přešly zpět k tvorbě hálek. Je ovšem také možné (ač výrazně méně pravděpodobné), že inkvilinismus byl u Cynipidae původní strategií, přechodem mezi parazitoidním způsobem života a tvorbou hálek. Inkvilinní žlabatky totiž nacházíme i v hálkách jiných skupin než Cynipidae. Synergini napadají pouze hálky na dřevnatých rostlinách (Ronquist et al. 2015). Většinou se specializují na konkrétní druh rostliny nebo několik druhů příbuzných (Ronquist 1999).

Synergini hálky sice sami netvoří, ale mohou modifikovat vzhled napadené hálky (Ronquist 1999). Například inkvilinní druh *Periclistus pirata*, který obývá hálky *Diplolepis polita* na *Rosa acicularis* (růže jehličkovitá, Rosaceae), zabíjí larvy hostitelského druhu. Jeho vajíčka a larvy následně způsobují změny v utváření hálky, která bývá napadena v raných stádiích vývoje (například zvětšování buněk, odlišné nutritivní buňky ve více vrstvách, skladování škrobu, změna počtu komůrek) (Shorthouse 1980).

5) Entomofytofágie

Unikátní mezi typy potravních strategií parazitických blanokřídlých je takzvaná entomofytofágie. Může se jednat o ukázkou evolučního přechodu od parazitoidismu k fytofágii, kdy larvy parazitoida zprvu požírají hostitelskou larvu a po jejím zkonsumování se živí fytofágně, většinou hálkou, ve které se larva hostitele vyvíjí (Ranjith et al. 2016).

Entomofytofágie byla přesvědčivě prokázána pouze u jednotlivých skupin parazitoidů, i když podezření na tento způsob výživy existuje u mnoha dalších druhů. Například u lumčků (Braconidae) je entomofytofágie známa pouze u *Bracon garugaphagae* (Braconinae), vyskytujícího se v Indii. Samičky tohoto druhu kladou vajíčka do larev mery *Phacopteron lentiginosum* (Psylloidea), která vytváří hálky na listech *Garuga pinnata* (Burseraceae). Vylíhnuté larvy (v každé hálce pouze jedna) se pak živí larvami mer a po zkonsumování všech se po zbytek vývoje živí fytofágně tělem hálky. Z morfologického hlediska je pozoruhodné, že larvy nemají tak silně zpevněné a modifikované mandibuly jako neotropické semenožravé druhy rodu *Bracon*, u nichž u dospělců nalezneme i silněji sklerotizované kladélko. Druh *B. garugaphagae* je blíže příbuzný druhu *B. psyllivorus* a nikoli fytofágním

neotropickým zástupcům tohoto rodu (Ranjith et al. 2016). *B. psyllivorus* také napadá hálky mer, kde je parazitoidem (Li et al. 2000)

U lumků (Ichneumonidae) se částečná fytofágie vyskytuje např. u rodu *Calliephialtes* (Pimplinae), kdy se larva živí částečně i hálkou vytvořenou motýlí larvou, na které jinak parazituje (Gauld et al. 2002).

V rámci lumků byla popsána i biologie druhu *Grotea californica* (Labeninae) žijícího na jihu USA. Její larvy se živí larvami včel rodu *Ceratina* (Hymenoptera: Apidae). Po jejich zkonsumování se začnou krmit okolními pylovými zásobami a mohou tak zničit i třetinu hnízda (Slobodchikoff 1967).

Několik případů entomofytofágie je také popsáno z nadčeledi Chalcidoidea. Částečně fytofágní způsob výživy se předpokládá u čeledi Ormyridae, konkrétně u posledního larválního stádia *Ormyrus papaveris* a *O. rufimanus*. Druh *O. papaveris* je nalézán v hálkách tvořených zejména *Aylax papaveris*, *A. minor* a *Barbotinia oraniensis*, tedy druhy ze tribu Aylacini (Cynipidae) na rodu *Papaver* (Papaveraceae). Druh *O. rufimanus* se nachází pouze v hálkách vytvořených *Xestophanes potentillae* (Cynipidae) na *Potentilla reptans* (mochna plazivá, Rosaceae), ale podle jiných zdrojů i v hálkách rodu *Diastrophus* (Cynipidae) na rodech *Potentilla* a *Rubus* (ostružiník, Rosaceae) (Askew et al. 2006, Gómez et al. 2017). U obou druhů bylo pozorováno chování, kdy se larvy dotýkaly svými mandibulami stěn, což vedlo k deformaci hálek. V této studii jsou tyto dva entomofytofágní druhy na základě kombinace morfologických a molekulárních dat řazeny do odlišných linií, tudíž se toto chování vyvinulo nezávisle na sobě (Gómez et al. 2017).

Další entomofytofágní druhy nalézáme i u čeledi Eurytomidae (Chalcidoidea), jejich vzájemné vztahy však nejsou zcela jasné. Takovým druhem je např. *E. rosae*, napadající mimo jiné i inkvilíny a jejich komůrky v hálce, či *E. bruniventris*, která parazituje v hálkách více druhů Cynipidae a též se přiživuje na těle hálky. Uvádí se, že se však možná v případě *E. bruniventris* jedná o druhový komplex (Gómez et al. 2011)

V hálkách nalézáme též např. druhy parazitující u skupiny Aylacini (Cynipidae), u druhů tvořících hálky na čeledi Asteraceae. Takovými jsou např. *E. timaspidis*, jejíž starší larvy požírají tkáň žlabatčích hálek např. na *Lactuca viminea* (locika prutnatá), či *E. cynipsea*, která se vyznačuje velkými sklerotizovanými mandibulami se dvěma zuby. Tyto znaky se zdají být adaptivními pro alespoň částečně fytofágní druhy (Gómez et al. 2011). Silná sklerotizace mandibul u rodu *Eurytoma* je zmiňována i u entomofytofágní *E. flavimana* (Henneicke et al. 1992).

V této čeledi jsou z palearktické oblasti entomofytofágními také další druhy. *Eurytoma paramygdali* pravděpodobně parazituje na fytofágní *E. turkestanica*, vyvíjející se v mandlích *Prunus turcomanica* (Rosaceae). *E. armenica* parazituje na *E. amygdali* v několika druzích mandlí. Po zkonsumování hostitele se *E. armenica* živí tkání pecek, u *E. paramygdali* není způsob následné výživy přesně specifikován, ale druh je uveden jako entomofytofágní. Tím se oba druhy odlišují od výše zmíněných zástupců této čeledi, kteří se místo na semenech přiživují na hálkách. V této studii jsou tyto dva druhy na základě morfologie spolu řazeny do jedné příbuzenské linie (Zerova & Fursov 1991).

6) Závěr

Fytofágní způsob výživy se u larev skupiny Parasitoida (sensu Peters et al. 2017) sekundárně vyvinul z parazitoidních předků mnohokrát nezávisle na sobě. Fytofágnii lze rozdělit do čtyř základních typů (entomofytofágie, predace semen, tvorba hálek a inkvilinismus). Rozdělení do čtyř typů fytofágie je ovšem u mnoha druhů poněkud problematické a konkrétní způsob výživy je nutné ověřit. Biologie daného druhu nemusí být vždy dobře prozkoumána. Často není zcela zřejmé, zda je druh pouze parazitoidem larev v hálce druhu, který ji vytvořil (či larev inkvilinních), či zda se částečně neživí rostlinnou stravou (tělem hálky), zejména po zkonsumování hostitele. Totéž platí o rozlišování mezi tím, zda daný druh tvoří hálky, či je v hálce pouze inkvilinem.

Největší radiaci fytofágních druhů nalezneme u žlabatek (Cynipidae), které zároveň představují jedinou býložravou čeď v rámci Cynipoidea. Největší počet přechodů od parazitoidismu k sekundární fytofágnii se však uskutečnil ve skupině Chalcidoidea, kde jsou zejména diverzifikované tzv. „fíkové vosičky“ (Agaoninae). V rámci nadčeledi Chalcidoidea nalzáme fytofágní druhy v čeledích: Agaonidae, Eulophidae, Eurytomidae, Ormyridae, Pteromalidae, Tanaostigmatidae a Torymidae. Ve skupině Ichneumonoidea k tomu docházelo vzácněji, několikrát v čeledi Braconidae. V čeledi Ichneumonidae máme pouze několik málo zmínek o entomofytofágním způsobu života.

Co se biogeografického hlediska týče, velmi mnoho skupin je zastoupeno především v neotropické a australské oblasti. V holarktické oblasti naopak nejvíce speciovaly Cynipidae a Megastigminae.

Koevoluce mezi rostlinou a vosičkami je v mnoha případech zřejmá a většina druhů jsou spíše specialisty než generalisty. Napadené orgány hostitelských rostlin jsou svými škůdci (či v případě Agaoninae naopak mutualisty) leckdy značně manipulovány. Též se zdá

se, že u některých skupin často vede alespoň částečná fytofágie k silné sklerotizaci mandibul či kladélka. Konvergentní vývoj rozličných adaptivních znaků můžeme sledovat i u různých skupin žijících ve fíciích (zástupci některých čeledí Chalcidoidea či rod *Psenobolus* – Braconidae).

7) Abecední seznam druhů a rodů

V levém sloupci Tabulky I-III je vždy uvedeno jméno druhu či rodu, v prostředním sloupci autor a rok popisu a v pravém sloupci je uveden zdroj těchto informací.

Tabulka I. Přehled rodů a druhů nadčeledi Ichneumonoidea

Braconidae		
<i>Allorhogas</i>	Gahan, 1912	Belokobylskij et al. 2004
<i>Allorhogas conostegia</i>	Marsh & Shaw, 2009	Chavarría et al. 2009
<i>Allorhogas dyspistus</i>	Marsh, 1991	Infante et al. 1995
<i>Allorhogas minimus</i>	Centrella & Shaw, 2010	Centrella & Shaw 2010
<i>Bracon</i>	Fabricius, 1804	Li et al. 2000
<i>Bracon garugaphagae</i>	Ranjith & Quicke, 2015	Ranjith et al. 2016
<i>Bracon phytophagus</i>	Quicke, 2005	Flores et al. 2005
<i>Bracon psyllivorus</i>	van Achterberg, 2000	Li et al. 2000
<i>Bracon zuleidae</i>	Perioto & Lara, 2011	Perioto et al. 2011
<i>Mesostoa</i>	van Achterberg, 1975	Austin & Dangerfield 1998
<i>Mesostoa kerri</i>	Austin & Wharton, 1992	Austin & Dangerfield 1998
<i>Monitoriella</i>	Hedqvist, 1963	Infante et al. 1995
<i>Monitoriella elongata</i>	Hedqvist, 1963	Infante et al. 1995
<i>Psenobolus</i>	Reinhard, 1885	Belokobylskij et al. 2004
Ichneumonidae		
<i>Calliephialtes</i>	Ashmead, 1900	http://www.biolib.cz/
<i>Grotea californica</i>	Cresson, 1879	Roskov et al. 2017

Tabulka II. Přehled rodů a druhů nadčeledi Cynipoidea

Cynipidae		
<i>Aylax minor</i>	Hartig, 1840	de Jong et al. 2017
<i>Aylax papaveris</i>	Perris, 1840	Roskov et al. 2017
<i>Barbotinia oraniensis</i>	Barbotin, 1964	Roskov et al. 2017
<i>Diastrophus</i>	Hartig, 1840	de Jong et al. 2017
<i>Diplolepis polita</i>	Ashmead, 1890	http://www.discoverlife.org/
<i>Periclistus pirata</i>	Osten Sacken, 1863	http://www.discoverlife.org/
<i>Xestophanes potentillae</i>	Retzius v De Geer, 1773 Retzius v De Geer, 1783	de Jong et al. 2017 Roskov et al. 2017

Tabulka III. Přehled rodů a druhů nadčeledi Chalcidoidea

Agaonidae		
<i>Blastophaga psenes</i>	Linnaeus, 1758	Noyes 2017
<i>Ceratosolen arabicus</i>	Mayr, 1906	Noyes 2017
<i>Ceratosolen galili</i>	Wiebes, 1964	Noyes 2017
<i>Sycophaga sycomori</i>	Linnaeus, 1758	Noyes 2017

Eulophidae		
<i>Aprostocetus monacoi</i>	Viggiani, 2014	Noyes 2017
<i>Leptocybe invasa</i>	Fisher & LaSalle, 2004	Noyes 2017
<i>Ophelimus maskelli</i>	Ashmead, 1900	Noyes 2017
<i>Tetrastichus</i>	Haliday, 1844	Noyes 2017
<i>Paragaleopsomyia cecidobroter</i>	Gordh & Hawkins, 1982	Noyes 2017
Eurytomidae		
<i>Aiolomorphus</i>	Walker, 1871	Noyes 2017
<i>Austrodecatoma</i>	Girault, 1925	Noyes 2017
<i>Bruchophagus</i>	Ashmead, 1888	Noyes 2017
<i>Eurytoma</i>	Illiger, 1807	Goméz et al. 2011
<i>Eurytoma amygdali</i>	Enderlein, 1907	Noyes 2017
<i>Eurytoma armenica</i>	Zerova & Fursov, 1991	Noyes 2017
<i>Eurytoma brunniventris</i>	Ratzeburg, 1852	Noyes 2017
<i>Eurytoma cynipsea</i>	Boheman, 1836	Noyes 2017
<i>Eurytoma flavimana</i>	Boheman, 1836	Henneicke et al. 1992
<i>Eurytoma maslovskii</i>	Nikolskaya, 1945	Noyes 2017
<i>Eurytoma padi</i>	Vereshchagin, 1953	Noyes 2017
<i>Eurytoma paramygdali</i>	Zerova & Fursov, 1991	Noyes 2017
<i>Eurytoma rosae</i>	Nees, 1834	Goméz et al. 2011
<i>Eurytoma samsonovi</i>	Vassiliev, 1915	Noyes 2017
<i>Eurytoma schreineri</i>	Schreiner, 1908	Noyes 2017
<i>Eurytoma timaspidis</i>	Mayr, 1904	Noyes 2017
<i>Eurytoma turkestanica</i>	Zerova & Fursov, 1991	Noyes 2017
<i>Tetramesa</i>	Walker, 1848	Noyes 2017
<i>Tetramesa airae</i>	Schlechtendal, 1891	Noyes 2017
<i>Tetramesa brevicollis</i>	Walker, 1836	Noyes 2017
<i>Tetramesa calamagrostidis</i>	Schlechtendal, 1891	Noyes 2017
<i>Tetramesa hyalipennis</i>	Walker, 1832	Noyes 2017
<i>Tetramesa linearis</i>	Walker, 1832	Noyes 2017
Ormyridae		
<i>Ormyrus papaveris</i>	Perris, 1840	Noyes 2017
<i>Ormyrus rufimanus</i>	Mayr, 1904	Noyes 2017
Pteromalidae		
<i>Philotrypesis caricae</i>	Linnaeus, 1762	Noyes 2017
Tanaostigmatidae		
<i>Tanaostigmodes cajaninae</i>	LaSalle, 1985	Noyes 2017
<i>Tanaostigmodes mecanga</i>	Penteado-Dias & Carvalho, 2008	Noyes 2017
<i>Tanaostigmodes ringueleti</i>	Brèthes, 1924	Noyes 2017
Torymidae		
<i>Bootanelleus</i>	Girault, 1915	Noyes 2017
<i>Bootania</i>	Dalla Torre, 1897	Noyes 2017
<i>Bortesia</i>	Pagliano & Scaramozzino, 1990 (zde jako <i>Xenostigmus</i> Riek, 1966)	Noyes 2017
<i>Megastigmus</i>	Dalman, 1820	Noyes 2017

<i>Megastigmus thyoides</i>	Kamijo, 1997	Noyes 2017
<i>Megastigmus spermotrophus</i>	Wachtl, 1893	Noyes 2017
<i>Megastigmus transvaalensis</i>	Hussey, 1956	Noyes 2017
<i>Torymus</i>	Dalman, 1820	Noyes 2017
<i>Torymus aucupariae</i>	Rodzianko, 1908	Graham & Gijswijt 1998
<i>Torymus druparum</i>	Boheman, 1834	Graham & Gijswijt 1998
<i>Torymus varians</i>	Walker, 1833	Graham & Gijswijt 1998

8) Literatura

- von Aderkas, P., Rouault, G., Wagner, R., Rohr, R. & Roques, A. 2005 “Seed parasitism redirects ovule development in Douglas fir.” *Proceedings of the Royal Society B*, 272: 1491-1496.
- van Achterberg, C. & Marsh, P. M. 2002. “Revision of the genus *Psenobolus* Reinhard (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae).” *Zoologische Mededelingen Leiden*, 76: 1–25.
- Askew, R. R., Plantard, O., Gómez, J. F., Hernandez Nieves, M. & Nieves-Aldrey, L. 2006. “Catalogue of parasitoids and inquilines in galls of Aylacini, Diplolepidini and Pediaspidini (Hym., Cynipidae) in the West Palaearctic.” *Zootaxa*, 1301: 1-60.
- Auger-Rozenberg, M. A., Kerdelhué, C., Magnoux, E., Turgeon, J., Rasplus, J. Y. & Roques, A. 2006. “Molecular phylogeny and evolution of host-plant use in conifer seed chalcids in the genus *Megastigmus* (Hymenoptera: Torymidae).” *Systematic Entomology*, 31 (1): 47-64.
- Austin, A. D & Dangerfield, P. C. 1998. “Biology of *Mesostoa kerri* (Insecta: Hymenoptera: Braconidae: Mesostoinae), an endemic Australian wasp that causes stem galls on *Banksia marginata*.” *Australian Journal of Botany*, 46: 559–569.
- Belokobylskij, S. A., Zaldívar-Riverón, A. & Quicke, D. L. J. 2004. “Phylogeny of the genera of the parasitic wasps subfamily Doryctinae (Hymenoptera: Braconidae) based on morphological evidence.” *Zoological Journal of the Linnean Society*, 142: 369-404.
- Bouček, Z. 1988. “Australasian Chalcidoidea (Hymenoptera). A biosystematic revision of genera of fourteen families, with a reclassification of species.” *CAB International, Wallingford, Oxon U.K.*, 832 stran.
- Caleca, V., Lo Verde, G., Rizzo, M. C. & Rizzo, R. 2011. “Dispersal rate and parasitism by *Closterocerus chamaeleon* (Girault) after its release in Sicily to control *Ophelimus maskelli* (Ashmead) (Hymenoptera, Eulophidae).” *Biological Control*, 57: 66-73.
- Centrella, M. L. & Shaw, S. R. 2010. “A new species of phytophagous braconid *Allorhogas minimus* (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae) reared from fruit galls on *Miconia longifolia* (Melastomataceae) in Costa Rica.” *International Journal of Tropical Insect Science*, 30 (2): 101–107.
- Cook, J. M. & Rasplus, J. Y. 2003. “Mutualists with attitude: coevolving fig wasps and figs.” *Trends in Ecology & Evolution*, 18 (5): 241–248.

- Ferraz, F. F. F. & Monteiro, R. F. 2003. "Complex interactions involving a gall midge *Myrciamyia maricaensis* Maia (Diptera, Cecidomyiidae), phytophagous modifiers and parasitoids." *Revista Brasileira de Zoologia*, 20 (3): 433-437.
- Flores, S., Nassar, J. M. & Quicke, D. L. J. 2005. "Reproductive phenology and pre-dispersal seed predation in *Protium towarensense* (Burseraceae), with description of the first known phytophagous "Bracon" species (Hymenoptera: Braconidae: Braconinae)." *Journal of Natural History*, 39: 3663–3685.
- Galil, J. & Eisikowitch, D. 1969. "Further studies on the pollination ecology of *Ficus sycomorus* L. (Hymenoptera, Chalcidoidea, Agaonidae)." *Tijdschrift Voor Entomologie*, 112: 1-13.
- Galil, J. & Eisikowitch, D. 1971. "Studies on the mutualistic symbiosis between syconia and sycophilous wasps in monoecious figs." *New phytologist*, 70: 773-787.
- Gauld I. D, Wahl D. B. & Broad G. R. 2002. "The suprageneric groups of the Pimplinae (Hymenoptera: Ichneumonidae): a cladistic re-evaluation and evolutionary biological study." *Zoological Journal of the Linnean Society*, 136: 421–485.
- Gómez J. F., Nieves-Aldrey, J. L., Hernández Nieves M. & Stone G. N. 2011. "Comparative morphology and biology of terminal instar larvae of some *Eurytoma* (Hymenoptera, Eurytomidae) species parasitoids of gall wasps (Hymenoptera, Cynipidae) in western Europe." *Zoosystema* 33 (3): 287-323.
- Gómez, J. F., Hernández Nieves, M., Gayubo, S. F. & Nieves-Aldrey, J. L. 2017. "Terminal-instar larval systematics and biology of west European species of Ormyridae associated with insect galls (Hymenoptera, Chalcidoidea)." *Zookeys*, 644: 51-88.
- Gordh, G. & Hawkins, B. A. 1982. "*Tetrastichus cecidobroter* (Hymenoptera: Eulophidae), a new phytophagous species developing within the galls of *Asphondylia* (Diptera: Cecidomyiidae) on *Atriplex* (Chenopodiaceae) in Southern California." *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 84 (3): 426-429.
- Graham, M. W. R. de Vere & Gijswijt, M. J. 1998. "Revision of the European species of *Torymus Dalman* (Hymenoptera: Torymidae)." *Rijksmuseum van Natuurlijke Historie Leiden: Zoologische Verhandelingen*, 317: 202 stran.
- Grissel, E. E. & Desjardins, C. A. 2002. "A Revision of *Bootania* Dalla Torre and recognition of *Macrodasyceas* Kamijo (Hymenoptera: Torymidae)." *Journal of Hymenoptera Research*, 11 (2): 279-311.
- Hawkins, B. A. & Goeden, R. D. 1982. "Biology of a gall-forming *Tetrastichus* (Hymenoptera, Eulophidae) associated with gall midges on saltbush in southern California." *Annals of the Entomological Society of America*, 75 (4): 444-447.
- Henneicke, K., Dawah, H. A. & Jervis, M. A. 1992. "The taxonomy and biology of final instar larvae of some Eurytomidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) associated with grasses in the UK." *Journal of Natural History*, 26: 1047–1087.
- Heraty, J., Ronquist, F., Carpenter, J. M., Hawks, D., Schulmeister, S., Dowling, A. P., Murray, D. et al. 2011. "Evolution of the Hymenopteran megaradiation." *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 60 (1): 73–88.

- Heraty, J. M., Burks, R. A., Cruaud, A., Gibson, G. A. P. et al. 2013. "A phylogenetic analysis of the megadiverse Chalcidoidea (Hymenoptera)." *Cladistics*, 29: 466-542.
- Chavarría, L., Hanson, P., Marsh, P. & Shaw, S. 2009. "A phytophagous braconid, *Allorhogas conostegia* sp. nov. (Hymenoptera: Braconidae), in the fruits of *Conostegia xalapensis* (Bonpl.) D. Don (Melastomataceae)." *Journal of Natural History*, 43: 2677–2689.
- Infante, F., Hanson, P. & Wharton, R. 1995. "Phytophagy in the genus *Monitoriella* (Hymenoptera: Braconidae) with description of new species." *Annals of the Entomological Society of America*, 88: 406–415.
- Jousselin, E., Hossaert-McKey, M., Herre, E. A. & Kjellberg F. 2003. "Why do fig wasps actively pollinate monoecious figs?" *Oecologia*, 134: 381–387.
- Kjellberg F., Gouyon P. H., Ibrahim M., Raymond, M. & Valdeyron, G. 1987. "The Stability of the symbiosis between dioecious figs and their pollinators: A study of *Ficus carica* L. and *Blastophaga psenes* L." *Society for the Study of Evolution*, 41 (4): 693-704.
- Kjellberg, F., Michaloud, G. & Valdeyron G. 1987. "The *Ficus Ficus*-pollinator mutualism: how can it be evolutionarily stable?" *Insects-Plants*, 86: 335-340; Labeyrie, V., Fabre, G. et Lachaise, D. (eds), *Dr. W. Junk publishers*.
- Kjellberg, F., Jousselin, E., Hossaert-McKey, M. & Rasplus, J. Y. 2005. "Biology, ecology and evolution of fig-pollinating wasps (Chalcidoidea, Agaonidae)." V *Biology, Ecology and Evolution of Gall-inducing Arthropods*, Raman, A., Schaefer, C. W. & Withers, T. M., eds *Science publishers, Inc. Enfield (NH) USA, Plymouth, UK*, 539-572.
- Klopfstein, S., Vilhelmsen, L., Heraty, J. M., Sharkey, M. & Ronquist, F. 2013. "The Hymenopteran tree of life: Evidence from protein-coding genes and objectively aligned ribosomal data." *PLoS ONE* 8 (8): e69344.
- La Salle, J. 1987. "New World Tanaostigmatidae (Hymenoptera, Chalcidoidea)." *Contributions of the American Entomological Institute*, 23: 1-181.
- La Salle, J. 2005. "Biology of gall-inducers and evolution of gall induction in Chalcidoidea (Hymenoptera: Eulophidae, Eurytomidae, Pteromalidae, Tanostigmatidae, Torymidae)." V *Biology, Ecology, and Evolution of Gall-Inducing Arthropods* (ed. by Raman, A., Schaefer, C. W. & Withers, T. M.), 507–537, *Science Publishers, Enfield, NH*.
- Lateef, S. S., Reed, W. & La Salle, J. 1985. "*Tanaostigmodes cajaninae* La Salle sp. n. (Hymenoptera: Tanaostigmatidae), a potential pest of the pigeon pea in India." *Journal of Hymenoptera Research*, 75: 305–313.
- Li F., van Achterberg, C., He, J. 2000. "New species of the family Triozidae (Homoptera: Psylloidea) from China, and the first record of Psylloidea as host of Braconidae (Hymenoptera)." *Zoologische Mededelingen Leiden*, 74 (21): 359–366.
- de Macêdo, M. V. & Monteiro, R. T. 1989. "Seed predation by a braconid wasp, *Allorhogas* sp. (Hymenoptera)." *Journal of the New York Entomological Society*, 97: 359–362.

- de Macêdo, M. V., Pimentel, M. C. & Vieira, R. C. 1998. "Response of *Pithecellobium tortum* Martius (Leguminosae) seeds to the attack of the phytophagous braconid *Allorhogas dyspistus* Marsh (Hymenoptera: Braconidae)." *Journal of Hymenoptera Research*, 7: 274–279.
- Machado, C. A., Jousselin, E., Kjellberg, F., Compton, S. G. & Herre, E. A., 2001. "Phylogenetic relationships, historical biogeography and character evolution of fig-pollinating wasps." *Proceedings of the Royal Society of London B*, 268: 685–694.
- Munro, J. B., Heraty, J. M., Burks, R. A., Hawks, D., Mottern, J., Cruaud, A., Rasplus, J. Y. & Jansta, P. 2011. "A Molecular phylogeny of the Chalcidoidea (Hymenoptera)." *PLoS ONE*, 6 (11): e27023.
- Narendran, T. C., Santhosh, S. & Sudheer, K.. 2007. "Biosystematics and biogeography of oriental Chalcidoidea (Hymenoptera) associated with plant galls." *Oriental Insects*, 41 (1): 141–167.
- Paulson, A. R., Le, C. H., Dickson, J. C., Ehling, J., von Aderkas, P. S. & Perlman, J. 2016. "Transcriptome analysis provides insight into venom evolution in a seed-parasitic wasp, *Megastigmus spermotrophus*." *Insect Molecular Biology*, 25 (5): 604-616.
- Penteado-Dias, A. M. & de Carvalho, F. M. 2008. "New species of Hymenoptera associated with galls on *Calliandra brevipes* Benth. (Fabaceae, Mimosoidea) in Brazil." *Revista Brasileira de Entomologia*, 52 (2): 305-310.
- Perioto, N. W., Lara, R. I. R, Ferrerira, C. S. et al. 2011. "A new phytophagous *Bracon* Fabricius (Hymenoptera: Braconidae) associated with *Protium ovatum* (Burseraceae) fruits from Brazilian savannah." *Zootaxa*, 3000: 59–65.
- Peters, R. S., Krogmann, L., Mayer, Ch., Donath, A. et al. 2017. "Evolutionary history of the Hymenoptera." *Current Biology*, 27: 1-6.
- Price, P. W., Wilson Fernandes, G. & Waring, G. L. 1987. "Adaptive nature of insect galls." *Environmental Entomology*, 16: 15-24.
- Ramírez, B. W. & Marsh, P. M. 1996. "A review of the genus *Psenobolus* (Hymenoptera: Braconidae) from Costa Rica, an inquiline fig wasp with brachypterous males, with descriptions of two new species." *Journal of Hymenoptera Research*, 5: 64–72.
- Ranjith, A. P., Quicke, D. L. J., Saleem, U. K. A., Butcher, B. A., Zaldívar-Riverón A. & Nasser, M. 2016. "Entomophytophagy ('sequential predatory, then phytophagous behaviour') in an Indian Braconid 'parasitoid' Wasp (Hymenoptera): specialized sarval morphology, biology and description of a new species." *PLoS ONE*, doi.org/10.1371/journal.pone.0156997.
- Rasplus, J. Y., Kerdelhué, C., Clainche, I. Le & Mondor, G. 1998. "Molecular phylogeny of fig wasps. Agaonidae are not monophyletic." *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Paris (III) (Sciences de la Vie)*, 321: 517–527.
- Riek, E. F. 1966. "A new genus of gall-forming Megastigminae Torymidae (Hymenoptera: Chalcidoidea)." *Australian Journal of Zoology*, 14 (6): 1199-1206.

- Ronquist, F. 1999. "Phylogeny, classification and evolution of the Cynipoidea." *Zoologica Scripta*, 28: 139–164.
- Ronquist, F. & Liljeblad, J. 2001. "Evolution of the gall wasp-host plant association." *Evolution*, 55: 2503–2522.
- Ronquist, F., Nieves-Aldrey, J. L., Buffington, M. L., Liu, Z., Liljeblad, J. & Nylander, J. A. A. 2015. "Phylogeny, evolution and classification of gall wasps: The Plot Thickens." *PLoS ONE*, DOI:10.1371/journal.pone.0123301.
- Roques, A., Copeland, R. S., Soldati, L., Denux, O. & Auger-Rozenberg, M. A. 2016. "Megastigmus seed chalcids (Hymenoptera, Torymidae) radiated much more on Angiosperms than previously considered. I- Description of 8 new species from Kenya, with a key to the females of Eastern and Southern Africa." *Zookeys*, 585: 51-124.
- Sharkey, M. J. 2007. "Phylogeny and classification of Hymenoptera." *Zootaxa*, 1668: 521–548.
- Shorthouse, J. D. 1980. "Modification of galls of *Diplolepis polita* by the inquiline *Periclistus pirata*." *Bulletin de la Société Botanique de France*, 127, *Actualités Botaniques* (1): 79-84.
- Scheffer, S. J. & Grissell, E. E. 2003. "Tracing the geographical origin of *Megastigmus transvaalensis* (Hymenoptera: Torymidae): an African wasp feeding on a South American plant in North America." *Molecular Ecology*, 12: 415-421.
- Slobodchikoff, C. N. 1967. "Bionomics of *Grotea californica* Cresson, with a description of the larva and pupa (Hymenoptera: Ichneumonidae)." *Pan-Pacific Entomologist*, 43: 161–168.
- Stone, G. N. & Schönrogge, K. 2003. "The Adaptive significance of insect gall morphology." *Trends in Ecology & Evolution*, 18 (10): 512–522.
- Viggiani, G. 2015. "Description of the final-instar larvae of the gall inducer wasps *Aprostocetus monacoi* Viggiani and *Leptocybe invasa* Fisher et La Salle (Hymenoptera, Chalcidoidea: Eulophidae)." *Entomological review*, 95 (4): 447-449.
- Vovlas, N. & Larizza, A. 1996. "Relationship of *Schistonchus caprifici* (Aphelenchoididae) with fig inflorescences, the fig pollinator *Blastophaga psenes*, and its cleptoparasite *Philotrypesis caricae*." *Fundamental and Applied Nematology*, 19 (5): 443-448.
- Whitfield, J. B. 2003. "Phylogenetic insights into the evolution of parasitism in Hymenoptera." *Advances in Parasitology*, 54: 69-100.
- Zaldívar-Riverón, A., Belokobylskij, S. A., Leon-Regagnon, V., Martínez, J. J., Briceño, R. & Quicke, D. L. J. 2007. "A single origin of gall association in a group of parasitic wasps with disparate morphologies." *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44: 981–992.
- Zaldívar-Riverón, A., Martínez, J. J., Belokobylskij, S. A., Pedraza-Lara, C., Shaw, S. R., Hanson, P. E. & Varela-Hernández, F. 2014. "Systematics and evolution of gall formation in the plant-associated genera of the wasp subfamily Doryctinae (Hymenoptera: Braconidae)." *Systematic Entomology*, 39: 633-659.

Zerova, M. D. & Fursov V. N. 1991. "The Palaearctic species of *Eurytoma* (Hymenoptera, Eurytomidae) developing in stone fruits (Rosaceae: Prunoideae)." *Bulletin of Entomological Research*, 81: 209-219.

Citované databáze:

de Jong, Y. et al. 2014. Fauna Europaea - all European animal species on the web. *Biodiversity Data Journal* 2: e4034.

Noyes, J. S. 2017. Universal Chalcidoidea Database. World Wide Web electronic publication. <http://www.nhm.ac.uk/chalcidoids> (zprístupněno 10. 5. 2016).

Pickering J. 2017. DiscoverLife. www.discoverlife.org (zprístupněno 9. 5. 2017).

Roskov, Y., Abucay, L., Orrell, T., Nicolson, D., Bailly, N., Kirk, P. M., Bourgoin, T., DeWalt, R. E., Decock, W., De Wever, A., Nieukerken, E. van, Zarucchi, J., Penev, L., eds. 2017. Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 30th April 2017. Digital resource at www.catalogueoflife.org/col. Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands. ISSN 2405-8858.

Zicha O. (ed.) Biological Library – BioLib. Citováno 9.5. 2017. Dostupné na: <http://www.biolib.cz>.