

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Laura Fischerová

Měření efektivity predátorů prostřednictvím klecových exkluzních pokusů
Measurement of predator effectiveness by means of cage exclusion experiments

Bakalářská práce

Školitel: prof. RNDr. Pavel Kindlmann, DrSc.

Praha, 2018

Poděkování

Ráda bych poděkovala zejména svému školiteli panu profesorovi Pavlu Kindlmannovi a paní doktorce Karolíně Bílé za trpělivost a vstřícnost ke konzultacím ohledně obsahu mojí práce, dále pak rodině a partnerovi za maximální podporu a ohleduplnost.

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 10. května 2018

Podpis

Abstrakt

Klecové exkluzní pokusy se v ekologických a zemědělských studiích používají pro zkoumání vztahů mezi rostlinami a hmyzem (Kidd & Jervis 2005). Využívají se ke zjištění hustoty hmyzu na rostlině, přičemž je možné vyloučit další vlivy jako přirozené predátory škůdců či jiné škůdce.

Vyloučení predátorů pomocí fyzické bariéry (různé druhy sítí) je jedním z nejvíce používaných způsobů, jak určit vliv přirozených nepřátel na populaci škůdců. Výsledky těchto pokusů naznačují, že populace škůdců na rostlinách uzavřených v kleci, ze které jsou přirození nepřátelé vyloučeni, mají nižší procento úmrtnosti a parazitismu než populace na rostlinách, kam mají přirození nepřátelé přístup (Luck et al. 1988). Zjištěná míra vlivu se využívá v programech biologické kontroly, kde se hledají optimální prostředky ochrany rostlin a možné alternativy ošetření namísto používání insekticidů (Lawson et al. 1994).

Otázkou je, zda klecové pokusy dostatečně vypovídají o populačních změnách škůdců a jejich vlivu na rostliny. Osazením prostoru klecí dochází ke změnám mikroklimatu i rostlinného růstu, což má dopad na přítomné hmyzí populace. Klece rovněž zabraňují škůdci opustit prostor a v některých případech dochází k nechtěnému vniknutí přirozených nepřátel do klecí, ze kterých byli předtím vyloučeni. Tyto nezanedbatelné vedlejší efekty naznačují, že klecové experimenty mohou podávat zkreslené výsledky a mohou být chybně interpretovány.

Klíčová slova: Aphididae, biologická kontrola, Coccinellidae, efektivita, klecové exkluzní experimenty, mikroklima, predátoři, přirození nepřátelé, škůdci

Abstract

Cage exclusion experiments are used in ecological and agricultural studies to determine plant-insect interactions (Kidd & Jervis 2005). Cages are used to detect the insect density on the plant, while other influences such as natural predators or other pests are excluded.

Exclusion of predators by using physical barriers (different mesh size) is one of the most used ways to determine the impact of natural enemies on the pest population. The results of these experiments suggest, that the pest population on caged plants, from which natural enemies are excluded, has a lower percentage of mortality and parasitism than the population on plants, where the natural enemies have full access to (Luck et al. 1988). Results of this method are used in programs of biocontrol when searching optimal plant treatments and possible alternatives instead of using insecticides (Lawson et al. 1994).

The question is, whether cage exclusion experiments are adequately reflecting changes in pest populations and their impact on plants. As a result of caging the area, changes in microclimate and plant growth occur, which subsequently affects present insect populations. Cages do not also allow leaving the pests from the cage and, in some cases, unwanted natural enemies enter them, even though they have been previously excluded from. These negligible effects suggest that cage exclusion experiments can provide distorted results and may be misinterpreted.

Key words: Aphididae, biological control, Coccinellidae, effectiveness, insect exclusion cages, microclimate, natural enemies, pests, predators

OBSAH

ÚVOD	1
1 Efektivita predátorů.....	2
2 Mikroklíma klece	3
2.1 Měření vlivu mikroklímatu klece.....	3
2.2 Porovnání efektu mikroklímatu klece	4
3 <i>A. glycines</i> a přirození nepřátelé v kleci	5
3.1 <i>Aphis glycines</i>	5
3.2 Přirození nepřátelé	6
4 Vliv klece zabraňující emigraci	9
5 Další faktory ovlivňující efektivitu predátorů.....	10
5.1 Predátoři pod vlivem rostlin.....	11
5.2 Vliv krajiny	13
5.3 Vliv parazitoidů na efektivitu predátorů	16
ZÁVĚR	18
REFERENCE	20

ÚVOD

Klecové experimenty se používají pro určování efektivity vybraných skupin predátorů. Mezi nejčastěji sledované predátory se řadí zástupci čeledi slunéčkovitých (Coccinellidae), kteří se živí představiteli čeledi mšicovitých (Aphididae). Proto ve své práci zahrnuji zejména studie založené na zkoumání vztahů mezi těmito dvěma skupinami.

Cílem mé práce je shrnout dosavadní relevantní poznatky o klecových experimentech a dojít k závěru, zda jejich používání je vhodnou metodou pro určování efektivity hmyzích predátorů využívaných k biologické kontrole.

Pokusím se zodpovědět otázku, zda klimatické podmínky uvnitř klecí ovlivňují hmyzí populace – velikost populace škůdce uvnitř klece je odlišná od velikosti populace ve volném prostředí. Existují i případy, kdy během provádění klecových experimentů dochází k vniknutí predátorů, kteří následně mohou ovlivnit počet jedinců populace kořisti. Podobně tomu je i ze strany škůdců, kteří nemohou opustit prostor klece, což by bylo přirozené v otevřeném prostoru v případě dosažení únosné hustoty populace.

K souhrnu této problematiky mě nabádá i studie Liu et al. (2004), ve které byly navrženy tři možné hypotézy k vysvětlení růstu populací mšic v klecích s vyloučením predátora:

- Mikroklima v kleci se může měnit a tím ovlivnit reprodukci a přežití mšic
- Klece mohou zabraňovat mšicím emigraci ven z klece
- Klece mohou snižovat úmrtnost mšic vyloučením predátorů

K těmto hypotézám bych se ráda vyjádřila v průběhu práce, kterou jsem rozdělila na kapitoly právě podle možných vedlejších efektů používání klecových experimentů.

1 Efektivita predátorů

Zkoumání vlivu predátorů na škůdce, je důležité z hlediska určení správného činitele biologické kontroly. Dopad dravců na dynamiku populace *Aphis glycines* (dále jen *A. glycines*) stanovil Rutledge et al. (2004) pomocí tzv. "clip-cage" klecí, které umožňovaly určit rozdíly mezi ztrátou mšic predací a jejich emigrací. V tomto experimentu bylo přežití dospělců *A. glycines* během 24 hodin 44% v "otevřených" klecích a 73% v klecích vylučující dravce.

Autoři dospěli k závěru, že dravci mohou významně snížit možnost výskytu dospělců *A. glycines*, a tím zamezit jejich imigraci na pole sóji luštěinaté (*Glycine max* (L.)). Pozorování odhalilo, že nejčastějšími predátory, kteří obývají listy, jsou: *Orius insidiosus*, *Harmonia axyridis*, *Coccinella septempunctata* a *Hippodamia convergens* (Rutledge et al. 2004, podle Fox 2002).

Obecně se role dravců v populační dynamice určuje podle míry potlačení růstu populace kořisti, to znamená, že zabrání vypuknutí populační expanze nebo sníží hustotu kořisti (Murdoch et al. 1985). Právě tento princip se využívá k určení vhodného druhu predátora jako činitele biologické kontroly.

K tomu aby byl nepřítel úspěšný, musí podle Murdoch et al. (1985) mít tyto vlastnosti:

1. Musí být specializován na svou kořist
2. Musí být s kořistí (škůdcem) synchronizován
3. Musí umět rychle navýšit hustotu své populace, když to kořist také udělá
4. Potřebuje jen málo jedinců (často jen jednoho) pro dokončení svého životního cyklu (díky tomu může přežít i v době kdy kořist má nízkou hustotu)
5. Musí být schopen kořist lokalizovat (mít vynikající schopnost hledání)

Tyto vlastnosti jsou více typické pro parazitoidy než pro predátory. Obecní predátoři jsou považováni spíše za nevhodné kandidáty právě proto, že jsou polyfágní, nejsou se škůdcem synchronizovaní a obvykle nemají vysoký potenciál pro zvýšení svého počtu (Murdoch et al. 1985).

Kritéria pro úspěšnost predátorů jsou odlišně shrnuta podle Rutledge et al. (2004):

1. Predátor musí být v poli přítomen v dostatečném počtu a to v době, kdy mšice do polí vnikají (Ehler & Miller 1978) a v poli musí zůstat až do doby kdy by potlačili potomky mšic, které tuto predaci přežily (Rutledge et al. 2004, podle Den Boer 1982)
2. Predátor musí mít schopnost lokalizovat široce roztroušenou kořist (Rutledge et al. 2004)

2 Mikroklima klece

2.1 Měření vlivu mikroklimatu klece

Perillo et al. (2015) v roce 2011 provedli terénní studii, ve které zkoumali změny fotosyntézy, indexů listových ploch, podmínek půdního prostředí a výnosů rostlin pěstovaných uvnitř a vně hmyzích klecí. Během následující vegetační sezóny roku 2012 bylo provedeno měření rychlosti a nárazů větru, slunečního záření, teplot vzduchu a relativní vzdušné vlhkosti.

Pro svůj experiment použili klecové soustavy s vyloučením hmyzu. Síť byla natažena po obvodu klece a ukotvena v zemi, čímž hmyzu zabránili, aby vnikal nebo opouštěl její prostor (Perillo et al. 2015). Vznikla tím ale fyzická bariéra, která mohla mít vliv na rostliny (Simmons & Yeargan 1990), a to především tak, že ovlivnila vzdušné proudění, sluneční záření a vypařování vody (Hand & Keaster 1967; Woodford 1973; Simmons & Yeargan 1990; Tanny 2013; Perillo et al. 2015). Postupné zkoumání a zhodnocení mikroklimatu klecí je shrnuto v tabulce 1.

Tabulka 1: Přehled studií, zabývajících se vlivem klecí pro vyloučení hmyzu na jejich mikroklima nebo růst rostlin uvnitř těchto klecí

Autor	Rok	Rostlina	Druh hmyzu	Vliv klece na mikroklima
Hand & Keaster	1967	Neuvedeno	Žádný	Omezení deště, slunečního záření, rychlosti větru a odparu. Žádný vliv na teplotu nebo relativní vlhkost
Woodford	1973	Brambory a květák	Žádný	Zmenšení rychlosti větru a slunečního záření, mírný rozdíl v teplotě
Simmons & Yeargan	1990	Sója	Kněžice <i>Chinavia hilaris</i>	Zvýšení rostlinného růstu a rozmnožování, vyšší kvalita semen uvnitř klecí, žádný vliv na výnos, snížení přímého vlivu na požíráání listů, bez efektu na půdní vlhkost, zvýšená listová plocha (leaf area) v klecích
Lawson et al.	1994	Jabloň	Běžní škůdci	Snížení slunečního záření, odparu, teploty vzduchu a půdy. Zvýšené prodlužování jabloní a snížení intenzity barvy plodů
Fox et al.	2004	Sója	Mšice sójová <i>Aphis glycines</i>	Minimální vliv na teplotu vzduchu, relativní vlhkost a růst sóji
Desneux et al.	2006	Sója	Mšice sójová <i>Aphis glycines</i>	Žádný viditelný vliv na dobu růstu a teplotu vzduchu
Rhainds et al.	2007	Sója	Mšice sójová <i>Aphis glycines</i>	Minimální vliv na teplotu, během sedmi denního měření

Převzato z: Perillo et al. (2015)

Závěr studie Perillo et al. (2015) ukazuje rozdílné výsledky několika sledovaných hodnot. V klecích byla vyšší zejména povrchová půdní vlhkost (38%), vodivost průduchů (42%) a celková rostlinná biomasa (30%), zatímco listový index byl menší (20%).

Výsledky z klecí byly porovnány s výsledky otevřeného pole a zjistilo se, že rychlost větru a slunečního záření byla o 89% a 42% menší. Rovněž určili, že záleží na denní době, ve které je měření prováděno.

Výsledky studie Perillo et al. (2015) ukazují, že běžně používané klece vylučující hmyz výrazně ovlivňují mikroklima uvnitř klecí a radiační režim rostlin – množství rostlinou přijatého přímého/difúzního záření. Právě díky sníženému slunečnímu záření a zmenšenému mechanickému promíchávání vzduchu, vyplývajícího z poklesu rychlosti větru uvnitř klece, dochází ke změnám teplot vzduchu, což může mít vliv na rychlost vývoje hmyzu, fotosyntézu a celkový vývoj rostlin (Perillo et al. 2015, podle Campbell & Norman 1998).

Výzkum Liu et al. (2012) rovněž zjistil, že se v klecích mění mikroklima. Zjistili, že druh klece má významný vliv na relativní vlhkost, ovšem nemá vliv na teplotu. Tudíž výsledný rozdíl mezi počtem mšic v klecích a počtem mšic volného prostředí mohl být z části ovlivněn právě změněnou relativní vlhkostí (Liu et al. 2012). Je všeobecně známo, že mšice jsou na relativní vlhkost citlivé (Liu et al. 2012, podle Chen et al. 1992), takže díky tomu mohlo dojít ke změně velikosti populace v průběhu experimentu.

2.2 Porovnání efektu mikroklimatu klece

Již prvotní publikované studie např. Hand & Keaster (1967), prováděné pomocí klecových experimentů předpokládaly, že podmínky uvnitř klecí (mikroklima) budou odlišné oproti podmínkám otevřeného prostředí. Nicméně pouze pár publikovaných studií, zde shrnutých v tabulce 1 skutečně do svých výsledků zahrnuje, jak klece pro vyloučení hmyzu mohou ovlivnit výsledky klecových pokusů. (Hand & Keaster 1967; Woodford 1973; Simmons & Yeargan 1990; Lawson et al. 1994; Fox et al. 2004; Desneux et al. 2006; Rhainds et al. 2007).

Právě výzkum Simmons & Yeargan (1990) uvádí, že prostředí uvnitř klece může mít vedlejší neúmyslné dopady jako např. zvýšená rostlinná biomasa, změna výnosnosti a celkové fitness rostliny. Současné studie používající klecové experimenty zahrnují do svých výzkumů buď měření teploty vzduchu (Desneux et al. 2006) nebo teploty vzduchu a relativní vlhkosti (Fox et al. 2004). Přestože v experimentu Fox et al. (2004) měření těchto veličin neprováděli nepřetržitě po celou dobu trvání pokusu, dospěli k závěru, že mohlo dojít k ovlivnění počtu jedinců populace mšic uvnitř klecí vlivem zvýšené teploty. Avšak vzhledem k tomu, že neměřili rychlost větru a množství slunečního záření uvnitř klecí a v otevřeném prostředí, je sporné tvrdit, že pouze díky změnám teploty vzduchu a následné změně rostlinné fyziologie došlo k ovlivnění populační dynamiky mšic.

Závěrem tedy je, že celkové ovlivnění fyziologických procesů rostlin vlivem mikroklimatu klece vede k matoucím závěrům při porovnávání výsledků z klecí a otevřeného pole. Vzhledem k

tomu, že tyto efekty jsou způsobeny typem klecí, hustotou výpletu použitých sítí a jejich barvou, doporučuje se v případných budoucích výzkumech zohlednit vliv mikroklimatu a druhu klecí aplikovaných v experimentech (Perillo et al. 2015). V tom se shodují i studie Meihls et al. (2010) a Liu et al. (2012), kde se doporučuje důslednější prostudování neúmyslných efektů klece, jako např. změny teploty a relativní vlhkosti, protože např. ve studii Liu et al. (2012), bylo měření těchto hodnot prováděno pouze třikrát denně.

3 **A. glycines a přirození nepřátelé v kleci**

3.1 **Aphis glycines**

Jedním z hlavních škůdců ve všech regionech pěstující sóju je mšice sójová (*Aphis glycines*; Homoptera: Aphididae), zobrazená na obrázku 1 (Wu et al. 2004), která rostlinám způsobuje poškození přímé – sáním tekutin z listů či stonků a poškození nepřímé – vlivem produkce medovice, na které poté roste saprofytická houba (Liu et al. 2012, podle Chen & Yu 1988).



Obrázek 1: *Aphis glycines* na listu sóji luštinaté (*Glycine max*)

Převzato z: By Claudio Gratton, University of Wisconsin - http://www.planthealth.info/images/high_res/aphid_oneil_highres.jpg, Attribution, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=5882415>

Při vhodných podmínkách prostředí mohou populace mšic na rostlinách rychle dosáhnout vysokého počtu. To jakým způsobem mšice získávají potravu z rostlin, může následně vést k vysokým ztrátám na výnosu (Sun et al. 2000).

A. glycines je nepůvodním druhem v severní Americe, kam pronikl již v roce 2000, a kde se stal ekonomickou hrozbou pro místní producenty sóji (Losey et al. 2002). V Číně, je *A. glycines* pouze sporadickým avšak původním škůdcem, který zřídka dosáhne statusu "škůdce ohrožující ekonomiku produkce", jelikož pro kontrolu populací mšic jsou hojně využívána insekticidní

opatření (Sun et al. 2000). Rovněž jedním z mnoha důvodů, proč jsou zde zaznamenány nízké škody na úrodě, je existence velkého množství přirozených nepřátel, kteří udržují populaci *A. glycines* na nízké hustotě (Liu et al. 2012).

3.2 Přirození nepřátelé

Jedním z významných vedlejších efektů, které se v klecích vyskytují, je přítomnost predátorů uvnitř klece, ze které byly podle předem definovaných podmínek (hustoty sítě) vyloučeni. To může mít později vliv na výsledek měření těchto experimentů.

Liu et al. (2012) provedli studii, kde zjišťovali hojnost výskytu a účinnost přirozených nepřátel *A. glycines* v severovýchodní Číně. Biologická kontrola nad populacemi *A. glycines* byla udržována pomocí hmyzích predátorů, umístěných do klecových experimentů. Výzkum se uskutečnil v oblasti, kde se po dobu 2 let nepoužívaly insekticidy ani herbicidy.

Klecové experimenty byly rozděleny do 3 skupin:

1. Rostliny v klecích s vysokou hustotou sítě (velikost ok 1 x 1 mm)
2. Rostliny v klecích s nízkou hustotou sítě (velikost ok 2 x 2 mm)
3. Rostliny bez klecí

Zobrazení používaných sítí v klecových exkluzních pokusech lze vidět na obrázku 2.

Klece měly rozměry: 1 × 2 × 1,2 m (š × d × v), podpěry tvořily dřevěné tyče umístěné v rozích a síť byla ukotvena v zemi, čímž se zabránilo přístupu nechtěných druhů hmyzu do klecového experimentu. Klece s malými otvory umožňovaly imigraci a emigraci mšic a parazitoidů. Klece s velkými otvory umožňovaly imigraci a emigraci mšic, parazitoidů a malých predátorů. Prostory bez klecí umožňovaly úplný přístup přirozených nepřátel. Každá klec obsahovala 20 rostlin, na které bylo vloženo celkem 20 jedinců *A. glycines* (formy bezkřídlé a 4. instary, tedy 1 mšice na 1 rostlinu), vypěstovanými v laboratoři (Liu et al. 2012).

Počty mšic byly zaznamenávány každých 6 dní po dobu trvání experimentu. Každá rostlina byla vizuálně kontrolována a všechny druhy hmyzu byly počítány a zaznamenávány. Během vzorkování, v době kdy klece byly otevřené, se dovnitř dostalo několik netušených jedinců hmyzu a to včetně přirozených nepřátel. Pokud se tyto přirození nepřátelé dostali dovnitř klecí a živili se na *A. glycines*, ovlivnili tím počty jedinců její populace (Liu et al. 2004).

Aby tomuto vlivu zabránili, určili, že se v každé deváté kleci (třech klecích s vysokou hustotou sítě, třech klecích s nízkou hustotou sítě a třech soustavách bez klece) bude provádět

měření počtu hmyzu denně (Miao et al. 2007). Další devět klecí bylo určeno jako pevné testovací jednotky, ve kterých byla každý den vně a uvnitř měřena teplota a relativní vlhkost (Liu et al. 2012).



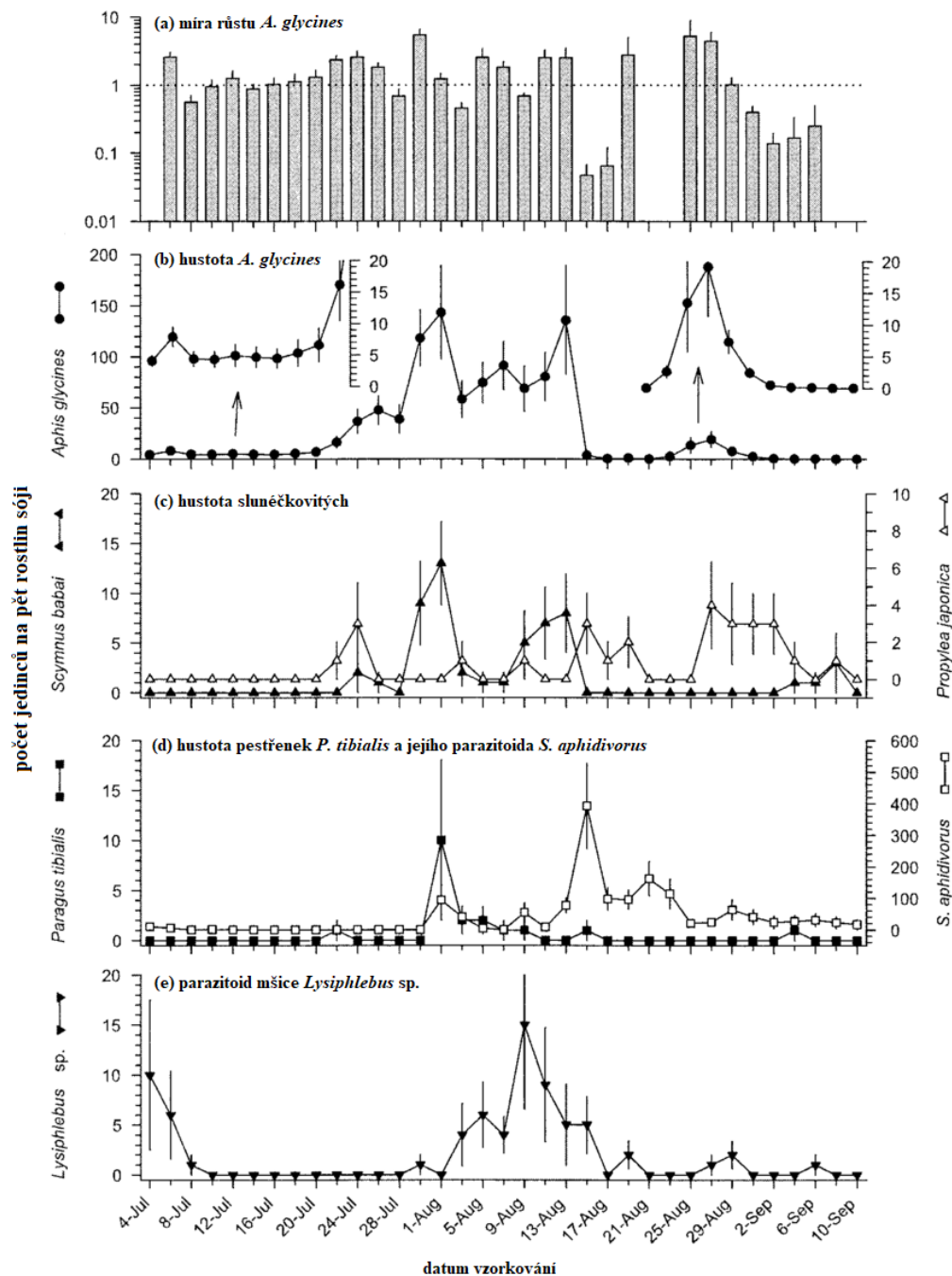
Obrázek 2: Pět druhů sítí, v klecovém experimentu pro vyloučení opylovačů mochny: Otevřené prostředí (plný přístup hmyzu); 10 mm (tzv. "sham" cage, plný přístup); 5 mm (vylučující velké opylovače); 3 mm (vylučující velké a střední opylovače); 1 mm (vylučující velké, střední a malé opylovače- bez přístupu)

Převzato z: <https://www.hindawi.com/journals/psyche/2012/281732/fig2/>

V experimentu Liu et al. (2012) v klecích s velkými oky byly pozorovány *Orius* sp., larvy *Propylaea japonica*, *Harmonia axyridis*, *Chrysopa sinica* a *Hemerobius humuli*. Na rostlinách bez klece byli s výjimkou *Coccinella septempunctata*, *Coelophora saucia* a *Hippodamia tredecimpunctata* pozorováni všichni přirození nepřátelé. Populační dynamika *A. glycines* a jejích přirozených nepřátel je zobrazena na obrázku 3.

K podobnému vniknutí predátorů a narušení experimentu došlo i v pokusu Meihls et al. (2010), kde klece byly rovněž ukotveny v půdě, aby se zamezilo vniku nepatřičných dravců. Hlavním důvodem introdukce predátorů zde bylo především kladení vajec dospělci predátorů (zejména Coccinellidae, Chrysopidae a Syrphidae) na vnější stranu sítě, odkud se novorozené larvy proplétaly oky a tím se dostaly dovnitř klece. Tyto události byly zaznamenány a nadbyteční predátoři byli z klecí odstraněni.

Během pokusu také došlo k invazi mšic do klecí s malými oky, což bylo nejspíše způsobeno přenesením mšic z jiné klece na pozorovateli, protože okolí klecí bylo ošetřeno a byly z něj odstraněny veškeré rostliny (Meihls et al. 2010).



Obrázek 3: Populační dynamika *Aphis glycines* a jejích přirozených nepřátel, vertikální pruhy jsou standardní odchylky středu

Převzato z: https://www.researchgate.net/figure/Population-dynamics-of-A-glycines-and-its-natural-enemies-in-Langfang-2002-Vertical_fig1_232669755

Dalším problémem, který se v klečích s vyšší hustotou sítě vyskytl, byla přítomnost tzv. "mumií" mšic, zobrazených na obrázku 4. Mšice byly v průběhu experimentu napadeny parazitoidy, kteří během měření nebyli zaznamenáni (Liu et al. 2012). Tento fakt lze brát jako další možné ovlivnění počtu jedinců populace *A. glycines*, které se mohlo projevit ve výsledcích pokusu.



Obrázek 4: "Mumie" mšic (světle hnědé, nafouklé mšice) značí přítomnost parazitoidů. Uvnitř mumii jsou nedospělí parazitoidi, kteří po vylíhnutí jako dospělci napadají další mšice

Převzato z: <https://cropwatch.unl.edu/soybean-aphid-life-cycle-natural-predators>

Závěr studie Liu et al. (2012) byl, že vyloučení přirozených nepřátel povede ke zvýšení hustoty *A. glycines*. Hustota mšic v klecích s hustým síťováním byla 3,75 násobně vyšší než v klecích s jemným síťováním a 17,44 násobně vyšší než u rostlin bez klecí.

Dá se tedy konstatovat, že počet jedinců mšic v klecích neustále roste. Také z toho plyne, že populace mšic jsou výrazně větší v klecích než ve volném prostředí bez klece, z čehož vyplývá, že přirození nepřátelé mohou částečně potlačit velikost populace *A. glycines*.

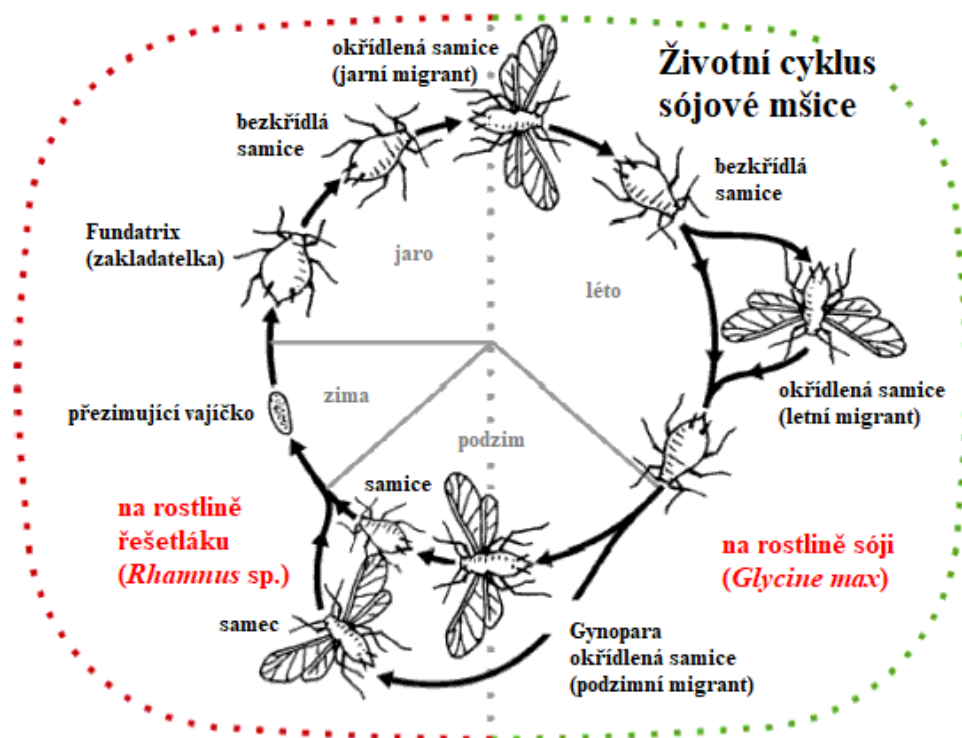
Lze tedy shrnout, že predátoři, objevující se v tomto experimentu, byli dostatečně efektivní pro udržení velikosti populace mšic pod hladinou ekonomického rizika, které bylo stanoveno na hodnotu: 250 jedinců *A. glycines* na rostlinu. Nicméně tato studie nezahrnuje možné patogeny mšic, kteří by v klecích s vysokou hodnotou vlhkosti, mohly způsobit výraznou úmrtnost *A. glycines* (Liu et al. 2012).

4 Vliv klece zabraňující emigraci

Mšice *A. glycines* je schopný letec, který dokáže létat v různých podmínkách prostředí (Zhang et al. 2008). Klece používané pro zkoumání populací mšic zabraňují jejich emigraci a tím potencionálně navyšují populaci *A. glycines* uvnitř klece, což do svého výzkumu zahrnul Gardiner et al. (2009), který omezil délku průběhu experimentu na 14 dní, aby nedošlo k namnožení létavých forem mšic, které by měly tendenci klec opustit. Tuto dobu trvání experimentu zvolili kvůli délce životního cyklu *A. glycines*, který je schématicky znázorněn na obrázku 5.

Nicméně velké množství dospělých (včetně okřídlených) mšic v kleci bylo pozorováno až koncem září, kdy rostliny začaly vytvářet semena (Meihls et al. 2010). Podobně tomu bylo i u studie Hodgson et al. (2005), ovšem vzhledem k tomu, že se jednalo o den, kdy měl být pokus

ukončen, je nepravděpodobné, že by toto zamoření rostlin ovlivnilo populaci mšic v průběhu celého experimentu.



Obrázek 5: Životní cyklus mšice sójové (*Aphis glycines*)

Převzato z: By David Voegtlin, University of Illinois at Urbana-Champaign - <http://www.omafra.gov.on.ca/english/crops/facts/04-059.htm>, Attribution, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=5882467>

Z výsledků těchto studií ale zřetelně vyplývá, že klece zabraňují mšicím opustit její prostor, což v případě trvání experimentu déle než čtrnáct dní (až do doby kdy se vytvoří létavé formy) bude mít vliv na velikost populace mšic uvnitř klece.

5 Další faktory ovlivňující efektivitu predátorů

Významným hlediskem zkoumaným prostřednictvím klecových experimentů je zhodnocení schopnosti hmyzích predátorů potlačit růst populace škůdce. Touto tematikou se zabývá studie Meihls et al. (2010), kde opět jako hlavní škůdce figuruje *A. glycines*. Řeší se zde otázka, zda existuje populace hmyzích predátorů, která by byla schopna efektivně potlačit růst populace sójové mšice nebo preventivně omezit založení takové populace.

Výsledky plynoucí ze studie Meihls et al. (2010) naznačují, že by se hmyzí predátoři měli udržovat v polích s mladými rostlinami pro zamezení expanze populací mšic. Tím pádem by bylo možné omezit používání insekticidních opatření na polích s mladými rostlinami a později na polích s již vzrostlými rostlinami, kde by mšice své populace chtěly založit.

Rovněž se díky studii Meihls et al. (2010) potvrdilo, že přítomnost hmyzích predátorů snižuje míru nárůstu populace *A. glycines*. Což ve výsledku zaručuje udržení velikosti populace pod hranicí ekonomického rizika. Velikost populace mšic byla ovlivněna silami "top-down" (predace) a "bottom-up" (rostlinné fenologie) a zmenšována byla vlivem rostlinného růstu (vegetativní vs. generativní). Ke stejnému závěru jako Meihls et al. (2010) došel i Gardiner et al. (2009) – populace mšic na rostlinách v klecích s vyloučením predátorů jsou znatelně větší (5,3 násobně) oproti populacím na rostlinách v otevřeném terénu.

5.1 Predátoři pod vlivem rostlin

O populacích *A. glycines* v Asii platí, že jejich počty jsou udržovány pod kontrolou přirozených nepřátel (Liu et al. 2012). V Číně zjistili, že zástupci čeledi slunéčkovitých (Coccinellidae) jsou zásadními potlačovateli těchto populací, díky vysoké míře predace a svým vysokým populacím. Studie provedené na Středozápadě zaznamenaly, že klíčovými predátory *A. glycines* jsou: *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae), zobrazen na obrázku 6, a slunéčko východní (*Harmonia axyridis*, Coleoptera: Coccinellidae), zobrazeno na obrázku 7, kteří v některých prostředích představují až 85% všech přítomných predátorů (Rutledge et al. 2004; Fox et al. 2004).

V průběhu experimentu Meihls et al. (2010) byly monitorovány počty predátorů živící se mšicemi (Coccinellidae, Syrphidae, Chrysopidae a Anthocoridae) a hustota mšic.

Klece byly rozděleny obdobně jako ve studii Liu et al. (2012):

1. Klece zcela vylučující členovce, i velikosti roztočů (drobné síťování)
2. Klece vylučující hmyz větší než zástupci řádu Thysanoptera (střední síťování)
3. Klece vylučující hmyz větší než *O. insidiosus*, který je zde hlavním predátorem

Do klecí byly rozděleny 3 typy rostlin podle růstové fáze:

1. Rostliny ve vegetativní fázi (V5)
2. Rostliny se začínajícím květ (R1)
3. Rostliny se začínajícími lusky (R3)

Přítomností hmyzích predátorů lze omezit zakládání populací *A. glycines* a předejít tak jejich růstu (Fox et al. 2004; Gardiner et al. 2009, Meihls et al. (2010).

Jeden z neočekávaných problémů tohoto experimentu byla přítomnost hmyzích predátorů v klecích, ze kterých byli podle předem definovaných podmínek (podle hustoty sítě) vyloučeni. To

mělo vliv na počet jedinců populace *A. glycines*, které byly nadpočetnými predátory požírány, což bylo následně promítnuto do výsledku tohoto pokusu.



Obrázek 6: Dospělec *Orius insidiosus* (Anthocoridae) krmící se nymfami molice

Převzato z: By Photo by Jack Dykinga (uploaded by --gian_d 22:03, 15 March 2008 (UTC)) - United States Department of Agriculture <http://www.ars.usda.gov/is/graphics/photos/apr06/k7549-7.html> Image Number K7549-7 (high-resolution version), Neaizsargāts darbs, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=3716318>



Obrázek 7: Slunéčko východní (*Harmonia axyridis*) při páření

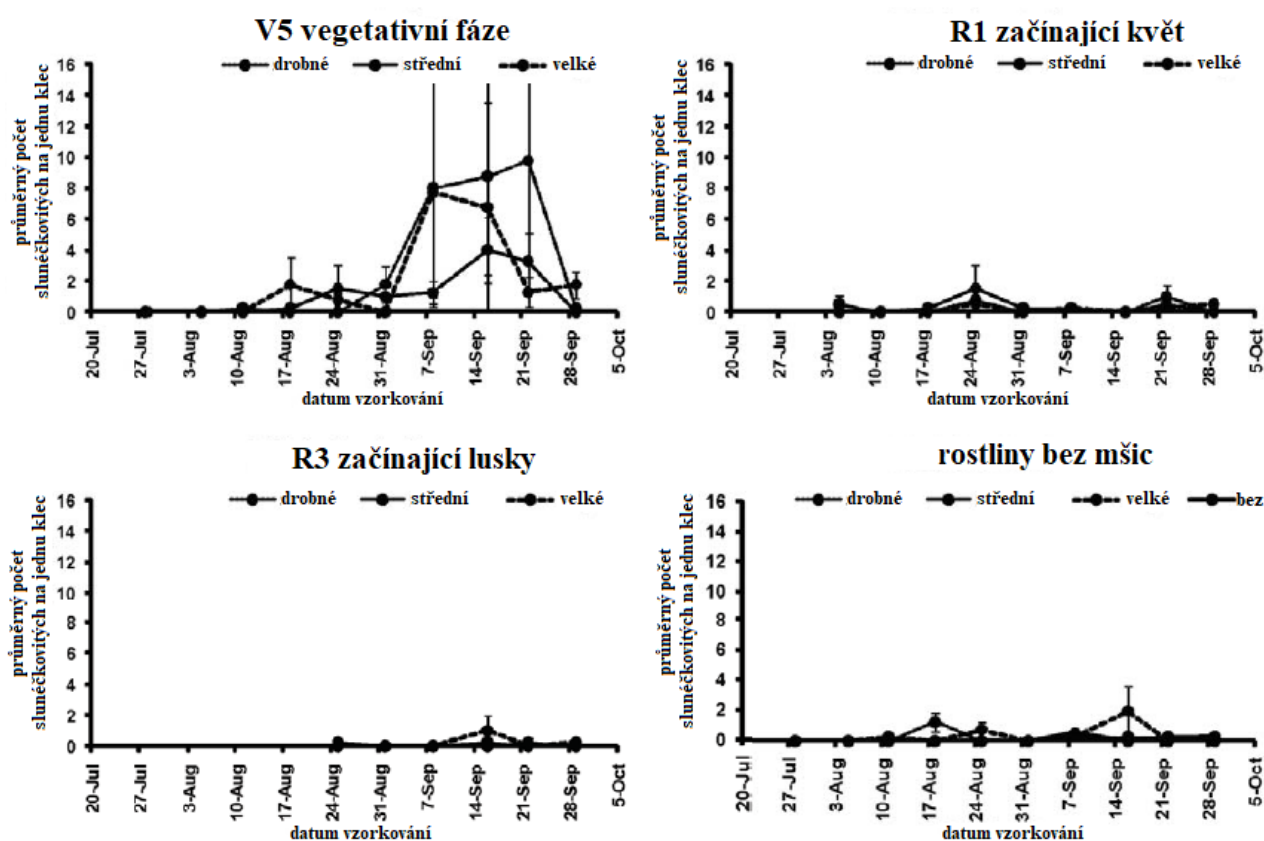
Převzato z: <https://pixabay.com/cs/slun%C3%A9%C4%8Dko-sedmite%C4%8Dn%C3%A9-asijsk%C3%A9-beru%C5%A1ky-1505132/>

Z klecového experimentu Meihls et al. (2010) vyplývá, že efekty top-down (predace) a bottom-up (fáze rostlinného růstu) mají vliv na růst populace mšic. Predátoři a vyvíjející se rostlina

snížují míru růstu populace škůdce. Přítomní jedinci *O. insidiosus* a Coccinellidae znatelně potlačovali růst populace mšic v průběhu pokusu.

Rovněž tato studie připouští možnost, že mohlo dojít k vniknutí dospělců přes vstupní otvor, když byly klece kontrolovány. Tento efekt byl pozorován zejména v klecích s rostlinami V5, což znázorňuje obrázek 8. Ostatní klece (R1 a R3) měly v tomto měření velmi malý počet jedinců Coccinellidae. Je také známo, že vydatné dešťové srážky působí výraznou úmrtnost různých druhů mšic (Maelzer 1977; Meihls et al. 2010, podle Singh 1982).

Rozdílné růstové fáze rostlin použitých v tomto experimentu taktéž mohly ovlivnit míru založení populací a následnou reprodukci mšic. Materiál, ze kterého klece byly vyrobeny, ovlivnil mikroklima uvnitř a tím ovlivnil i růst populace mšic (Meihls et al. 2010). Tudíž tento druh experimentu nezaručuje 100% správnost zjištěných výsledků, zvláště díky změně prostředí uvnitř klecí.



Obrázek 8: Průměrný počet zástupců Coccinellidae (*Coccinella septempunctata* a *Harmonia axyridis*) na jednu klec

Převzato z: <https://academic.oup.com/view-large/figure/90848272/jis-10-1-0144-fig5.jpeg>

Dříve bylo provedeno několik výzkumů, zabývajících se úlohou predátorů při zakládání a šíření populací *A. glycines* (Liu et al. 2004; Fox et al. 2004; Desneux et al. 2006). Všechny tyto uvedené studie se shodují, že hmyzí predátoři zaujímají vedoucí pozici v otázce potlačení populace této

mšice. Dokonce potvrzují regionálně důležitou ekosystémovou službu přirozených hmyzích nepřátel (Gardiner et al. (2009). V případě, že jsou přirození nepřátelé přítomni a schopni potlačit populaci mšic, je možné vyhnout se použití insekticidní prostředků (Gardiner et al. 2009; Meihls et al. 2010).

Proto při rozhodování o vhodném způsobu ošetření rostlin (zemědělských plodin) by měl být brán zřetel na přítomnost přirozených hmyzích nepřátel, protože podobně jako u ostatních druhů mšic se velikost populace *A. glycines* výrazně zvýší po odstranění dravců aplikací insekticidů (Sun et al. 2000).

5.2 Vliv krajiny

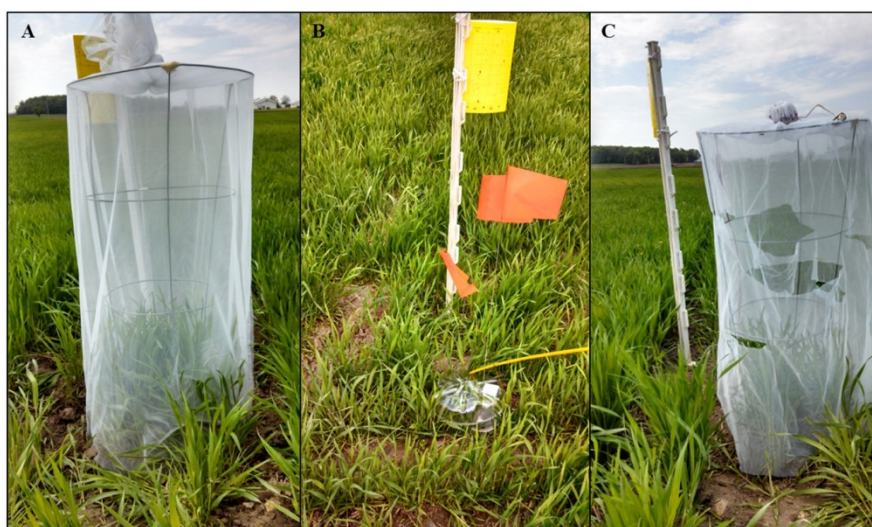
Stejných výsledků účinnosti predátorů jako Meihls et al. (2010) dosáhly i studie Fox et al. (2004); Desneux et al. (2006); Costamagna et al. (2007a) a Gardiner et al. (2009), nicméně úroveň potlačení populací *A. glycines* nebyly vždy stejné. Například studie Desneux et al. (2006) uvádí celkově nízké hodnoty populací mšic (méně než 10 na jednu rostlinu), které se v přítomnosti dravců mění pouze v rozmezí 1,1 – 3,5 násobku. Oproti tomu Costamagna & Landis (2007) uvádějí, že populace mšic byly v rádech několika tisíců na rostlinu, což se v přítomnosti/absenci dravců měnilo o 6,8 násobek. Tyto studie byly provedeny v různých typech krajiny: heterogenní krajina (Fox et al. 2004 a Costamagna & Landis 2007) až po krajinu s výrazným zastoupením kukuřice a sóji (Desneux et al. 2006). Je tedy pravděpodobné, že rozdíly v účinnosti biologické kontroly jsou důsledkem rozdílnosti složení krajiny (Gardiner et al. 2009).

Vzhledem k rozdílům v potlačování populací *A. glycines*, bylo cílem studie Gardiner et al. (2009) zjistit zda a v jaké míře může rozmanitost a složení krajiny ovlivnit biologickou kontrolu nad tímto škůdcem v zemědělství. Jejich hypotéza byla, že přirození nepřátelé v krajině s velkým podílem různorodých habitatů (lesy, louky) by lépe přečkali zimu, protože by měli k dispozici alternativní zdroje kořisti. V takové krajině by se zvýšil počet obecných dravců, kteří by více potlačili populaci *A. glycines*.

Do své studie také zahrnuli možný efekt mikroklimatu klecí, který by ovlivnil chování organismů. Použili stejný druh klecí jako Costamagna & Landis (2007), kteří zjistili, že není rozdíl mezi výsledky populací mšic v tzv. "sham" klecích, které díky okýnkům v síti umožňují vstup přirozených nepřátel, a otevřenými podmínkami při pozorování v sedmém nebo čtrnáctém dni. Vzhled „sham“ klece je zobrazen na obrázku 9 a populační dynamika mšic v těchto klecích je zobrazena na obrázku 10.

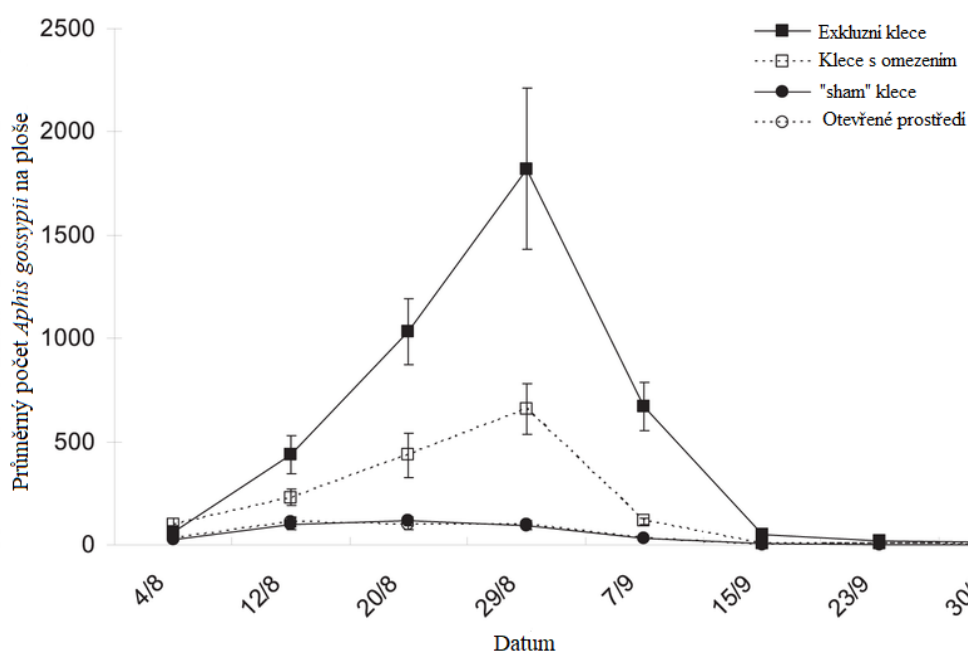
Výsledek této studie byl, že schopnost krajiny poskytovat pomoc v programu biologické kontroly *A. glycines*, je důsledkem rozmanitosti zemědělské krajiny. Rovněž bylo zjištěno, že

zástupci Coccinellidae, primární predátoři sójové mšice, reagují na přítomnost přirozených habitatů v krajině, což vede k různým výsledkům v jednotlivých klecových experimentech.



Obrázek 9: (A) uzavřené klec vylučující všechny přirozené nepřátele; (B) otevřené prostředí, umožňující plný přístup všech přirozených nepřátel; (C) tzv. "sham" klece, které jsou uzavřené, ale obsahují díry, které umožňují přístup přirozených nepřátel.

Převzato z: <http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0114230>



Obrázek 10: Populační dynamika mšice *A. gossypii* v závislosti na vyloučení přirozených nepřátel z klecí

Převzato z: https://www.researchgate.net/figure/Cotton-aphid-population-dynamics-Mean-numbers-SEM-of-A-gossypii-per-plot-in-the_fig5_265174630

Podobnou studii později provedl i Grez et al. (2014), kteří použili klecové experimenty pro stanovení, zda společenstva predátorů viditelně poskytují biologickou kontrolu v polích vojtěšky. Porovnávali jak početnost přirozeně se vyskytujících a exotických zástupců Coccinellidae a ostatních skupin predátorů ovlivňují populace mšic. Přitom měřili, jak rozložení a heterogenita krajiny mohou výsledek ovlivnit.

Zjistili, že predátoři výrazně potlačují populaci mšic, ale že se mezi prostředími liší jejich relativní důležitost. V oblasti kde se predátor hojně vyskytoval, byla kontrola nad populacemi mšic vyšší, což také souviselo s tím, že v těchto oblastech bylo vysoké zastoupení přirozeně se vyskytujících nepřátel (Coccinellidae a Syrphidae). To ukazuje, jak významný je výskyt přirozených nepřátel v prostředí, kde poskytují efektivní službu jako potlačovatelé škůdců. V oblasti, kde predátoři nebyli hojně zastoupeni, byla kontrola nad populacemi škůdce nižší, což souviselo s krajinnou kompozicí (pozitivně: velké množství dřevin a městských stanovišť, negativně: sady).

Účinky krajiny na biologickou kontrolu jsou slabší než faktory lokální a stávají se důležitými až ve chvíli, když je hojnost místních přirozených predátorů nízká (Grez et al. 2014).

5.3 Vliv parazitoidů na efektivitu predátorů

Ve studii Snyder et al. (2004), zkoumali, zda dva různé činitelé biologické kontroly: parazitoid mšicovník (*Aphelinus asychis*) a predátor slunéčko východní (*Harmonia axyridis*) jsou schopni společně potlačit populaci mšice bramborové (*Macrosiphum euphorbiae*).

Provedli 3 druhy experimentů:

1. Experiment v laboratoři na stoncích růže určující, zda predátoři upřednostňují mšice nebo mumie mšic
2. Experiment v klecích, kde byli společně uzavřeni parazitoidi, predátoři a mšice
3. Experiment s vypuštěním *H. axyridis* do skleníku s parazitoidy a rostlinami infikovanými mšicemi

Vzorkování bylo prováděno s tmavým plátnem přes vstup do klece a s přitažením okrajů vstupu k tělu kontrolora, aby se minimalizoval únik parazitoidů. Přestože nezaregistrovali žádný únik *A. asychis* z klece, nebyli si jisti, zda k takovému úniku náhodou nedošlo.

V laboratorním experimentu se dospělci *H. axyridis* živili mumiiemi i mšicemi, larvy upřednostňovaly mšice. V klecovém experimentu v přítomnosti *H. axyridis* a parazitoidů byla hustota mšic o 75% nižší oproti klecím pouze s parazitoidy (Snyder et al. 2004).

Z pokusu ale vyplynulo, že by se *H. axyridis* živil parazitovanými mšicemi, což by mohlo oslabit kontrolu nad populací mšic. Nicméně *H. axyridis* upřednostňovali mšice, čímž zvýšili poměr mumii ke mšicím. Z toho vyplývá, že přidání dospělců *H. axyridis* do společenství, povede ke zlepšení kontroly nad populacemi mšic (Snyder et al. 2004).

Na podobné téma se zaměřila i studie Gontijo et al. (2015) – zda nějaká kombinace specializovaných parazitoidů a obecných predátorů bude společně potlačovat populaci mšic.

V sériích klecových experimentů s vyloučením predátorů uskutečněných na jabloních zjistili, že parazitoid *Aphelinus mali* sám výrazně zpomaluje růst populace mšice *Eriosoma lanigerum*. Nicméně pouze když byl parazitoid spárován s obecnými dravci, tak populace mšic začaly být stále nebo klesající. Přestože se v tomto experimentu občas predátoři parazitoidy živili, což mohlo ovlivnit výsledek, došli k závěru, že nejúčinněji jsou populace mšic potlačovány v přítomnosti obou skupin přirozených nepřátel (parazitoidů + predátorů). Avšak míra parazitismu mšic v přítomnosti dravců neklesla, což napovídá, že se jedná o relativně slabou kooperaci mezi dravci a parazitoidy. Celkově tedy lze shrnout, že: "zachování různorodosti společenství přirozených nepřátel, je účinným způsobem, jak umocnit potlačování tohoto (*Eriosoma lanigerum*) a možná i dalších druhů mšic" (Gontijo et al. 2015).

ZÁVĚR

Klecové exkluzní experimenty jsou jednou z nejvíce užívaných metod pro určování efektivity přirozených hmyzích nepřátel (zejména predátorů) na populaci škůdců. V současné době se jedná o velice významné téma a to zejména díky možnosti ohrožení ekonomiky produkce zemědělských plodin, které jsou pro škůdce a především mšice snadno dostupnou potravou.

Stanovení efektivity hmyzích predátorů pomocí klecí v mnohých případech vede ke zcela chybným závěrům, které mohou být následně používány jako základní informace pro určení vhodného činitele biologické kontroly.

Jelikož aplikací klece dojde k "zastřešení" prostředí, dochází tak k ovlivnění vnitřního mikroklimatu. V klecích je zejména nižší sluneční záření a proudění vzduchu, které mají vliv na rostliny a tím pádem na zde přítomné hmyzí populace. Rovněž je hmyz ovlivněn zvýšenou teplotou a relativní vlhkostí vzduchu, na něž reaguje změnou velikosti své populace. Zvýšená vlhkost a teplota mají v mnohých případech za následek úmrtí škůdců (mšic), které bývá mylně přiřčeno přítomným predátorům.

Tyto faktory měnící vnitřní prostředí klecí mohou mít následný dopad na výsledek zkoumání vztahů mezi rostlinami a hmyzem. Díky tomu může být obtížné zjistit skutečný účinek přítomnosti škůdce na rostlinách, protože nejen škůdci, ale i klece samotné ovlivňují celkovou biologii a ekologii rostlin (Perillo et al. 2015).

Dalším aspektem, který je v klecích odlišný oproti otevřenému prostředí, je zamezení emigrace hmyzu ven z klece použitím sítě s vysokou hustotou. V případě, že by populace hmyzu, především škůdců, dosáhla svého vrcholu, měla by část této populace tendenci prostředí opustit. To v případě uzavřené klece s vysokou hustotou sítě není možné, a proto dochází k umělému navyšování velikosti populace uvnitř klece. Tyto populace mají zcela určitě odlišnou velikost oproti populacím v otevřeném prostředí.

Umělým navyšováním dochází ke zvyšování koncentrace potencionální kořisti na jednom místě. Tento stav je výhodný pro zde přítomné predátory, kteří mohou mít tendenci do klecí vstupovat. V experimentu tak následně figurují jedinci hmyzu, které jsme původně do klecí nevložili, a to ovlivňuje počet měřených zástupců.

Druh predátora, který může být buď lokální, nebo uměle introdukovaný (exotický), má vliv na úspěšnost potlačení škůdce. Pouze vhodná skladba místních přirozeně se vyskytujících nepřátel (parazitoidů, predátorů, příp. hub) je většinou tou nejvhodnější volbou pro potlačení velikosti populace škůdců. Například hmyzí parazitoidi pro svůj životní cyklus využívají kořist predátorů a

zakoňují jej usmrcením hostitele (škůdce). Díky tomu mohou být konečné výsledky efektivity hmyzích predátorů vylepšeny. Nicméně i sami parazitoidi jsou dobrými potlačovateli populací škůdců, ale až v kombinaci s obecnými predátory se stávají velmi účinným činitelem biokontroly.

Jedním z posledních nezanedbatelných vlivů na efektivitu predátorů je krajina, kde jsou klece nainstalovány. Krajina pozitivně působí na složení společenstev přirozených nepřátel, kteří jsou součástí klecových pokusů. Přirození nepřátelé společně s různorodou krajinou mají nejlepší výsledky v otázce potlačení populace škůdců. Proto lze tvrdit, že efektivita predátorů je ovlivněna prostředím, ve kterém je výzkum prováděn.

Výše uvedené vedlejší vlivy používání klecových exkluzních pokusů naznačují, že je třeba brát zřetel na možnost, že výsledky těchto zkoumání jsou chybné. Klece zaručeně ovlivňují populace sledovaného hmyzu, tím pádem i efektivitu hmyzích predátorů. Právě proto není vhodné používat klecové exkluzní experimenty pro stanovení efektivity. Výsledky jsou ovlivněny příliš velkým množstvím nechtěných efektů klecí. Budoucí výzkumy by proto neměly tyto vlivy opomíjet a v případě užití klecí zohlednit všechny možné vedlejší dopady.

Domnívám se, že díky zavádějícím výsledkům klecových exkluzivních pokusů by bylo vhodné najít přesnější metody určení činitelů biologické kontroly. Tato domněnka by mohla být námětem pro možné navazující práce, které by našly řešení této problematiky.

REFERENCE

* CAMPBELL, Gaylon. S., John M. NORMAN., 1998. An Introduction to Environmental Biophysics. Second edition. New York, NY.

COSTAMAGNA, Alejandro C., and Douglas A. LANDIS., 2007. Quantifying predation on soybean aphid through direct field observations. *Biological Control*, **42** (1), 16–24.

COSTAMAGNA, Alejandro C., Douglas A. LANDIS, and Christina D. DIFONZO., 2007a. Suppression of soybean aphid by generalist predators results in a trophic cascade in soybeans. *Ecological Applications*, **17** (2), 441–451.

* DEN BOER, P. J., 1982. Facts, hypotheses and models on the part played by food in the dynamics of carabid populations. *In* Feeding behavior and accessibility of food for carabid beetles, Eur. Carabidol., 5th, Stara Brda Pilska. Warsaw Agricultural University Press, Warsaw., pp. 81–96.

DESNEUX, Nicolas, Robert J O'NEIL, Ho Jung S. YOO., 2006. Suppression of population growth of the soybean aphid, *Aphis glycines* Matsumura, by predators: The Identification of a Key Predator and the Effects of Prey Dispersion, Predator Abundance, and Temperature, *Environmental Entomology*, **35** (5), 1342–1349.

EHLER, L. E., and J. C. MILLER., 1978. Biological control in temporary agroecosystems. *Entomophaga*. **42**, 207–212.

* FOX, T. B., 2002. Biological control of the soybean aphid *Aphis glycines* Matsumura (Homoptera: Aphididae). Department of Entomology, Michigan State University, East Lansing.

FOX, Tyler B., Douglas A. LANDIS, Fernando F. CARDOSO, Christina D. DIFONZO., 2004. Suppress *Aphis glycines* Matsumura Population Growth in Soybean, *Environmental Entomology*, **33** (3), 608–618.

GARDINER, M. M., D. A. LANDIS, C. GRATTON, et al., 2009. Landscape diversity enhances biological control of an introduced crop pest in the north-central USA. *Ecological Applications*, **19** (1), 143–154.

GONTIJO, Lessando M., Elizabeth H. BEERS a William E. SNYDER., 2015. Complementary suppression of aphids by predators and parasitoids. *Biological Control*, **90**, 83–91.

GREZ, Audrey A., Tania ZAVIEZO a Mary M. GARDINER., 2014. Local predator composition and landscape affects biological control of aphids in alfalfa fields. *Biological Control*, **76**, 1–9.

HAND, Leonard F., KEASTER, Armon J., 1967. The Environment of an Insect Field Cage, *Journal of Economic Entomology*, **60** (4), 910–915.

* HATTEN, T. D., 2002. Spatial distribution analysis and sampling method development for *Tetranychus urticae* and *Galendromus occidentalis* on bent-cane greenhouse rose. MS Thesis, Washington State University, Pullman, WA, USA.

HODGSON, E. W., R. C. VENETTE, M. ABRAHAMSON, and D. W. RAGSDALE., 2005. Alate production of soybean aphid (Homoptera: Aphididae) in Minnesota. *Environmental Entomology*, **34** (6), 1456–1463.

- * CHEN, Y. N., L. Z WEN, and T. Pan., 1992. Influence of temperature and relative humidity on growth, development, reduction and survival of *Myzus persicae* (Sulzer). *Chinese Tobacco Science*, **14**, 18–23.
- * CHEN, Q. H., and S. Y. YU., 1988. Aphid and its control. Shanghai Science and Technique Press, Shanghai, China, pp. 206–210.
- KIDD, N. A. C., Mark A. JERVIS., 2005. Population dynamics. In: Jervis, M. A. (Ed.), *Insects as Natural Enemies: a Practical Perspective*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 435–524.
- LAWSON, D. S., BROWN, S. K., NYROP, J. P., REISSIG, W. H., 1994. Microclimate and columnar apple tree performance within insect-exclusionary cages. *HortScience*, **29** (9), 1008–1015.
- LIU, Jian, Kongming WU, Keith R. HOPPER, and Kuijun Zhao., 2004. Population Dynamics of *Aphis glycines* (Homoptera: Aphididae) and Its Natural Enemies in Soybean in Northern China, *Annals of the Entomological Society of America*, **97** (2), 235–239.
- LIU, Jian, Weijun XU, Qiuyu WANG a Kuijun ZHAO., 2012. Insect predators in northeast China and their impacts on *Aphis glycines*. *The Canadian Entomologist*, **144** (06), 745–755.
- LOSEY, J. E., J. K. WALDRON, E. Richard HOEBEKE, L. E. MACOMBER, and B. N. SCOTT., 2002. First record of the soybean aphid, *Aphis glycines* Matsumura (Homoptera Sternorrhyncha Aphididae), in New York. *Great Lakes Entomologist*, **35** (2), 101–105.
- LUCK, Robert F., B. Merle SHEPHARD, and Peter E. KENMORE., 1988. Experimental methods for evaluating arthropod natural enemies. *Annual Review of Entomology*, **33**, 367–391.
- MAELZER, D. A., 1977. The biology and main causes of change in numbers of the rose aphid, *Macrosiphum rosae* (L.) on cultivated roses in south Australia. *Australian Journal of Zoology*, **25**, 269–284.
- MEIHLS, Lisa N., Thomas L. CLARK, Wayne C. BAILEY, and Mark R. ELLERSIECK., 2010. Population growth of soybean aphid, *Aphis glycines*, under varying levels of predator exclusion. *Journal of Insect Science*, **10** (1): 1–18.
- MIAO, Jin, Kongming WU, Keith R. HOPPER, and Guoxun LI., 2007. Population Dynamics of *Aphis glycines*(Homoptera: Aphididae) and Impact of Natural Enemies in Northern China, *Environmental Entomology*, **36** (4), 840–848.
- MURDOCH, W. W., J. CHESSON, and P. L. CHESSON., 1985. Biological control in theory and practice. *Am. Nat.* **125**, 344–366.
- PERILLO, Amelia C., Christopher J. KUCHARIK, Timothy D. MEEHAN, Shawn P. SERBIN, Aditya SINGH, Philip A. TOWNSEND, Kaitlin Stack WHITNEY a Claudio GRATTON., 2015. Use of insect exclusion cages in soybean creates an altered microclimate and differential crop response. *Agricultural and Forest Meteorology*, **208**, 50–61.
- RHAINDS, Marc., Michèle ROY, Gaétan DAIGLE & Jacques BRODEUR., 2007. Toward management guidelines for the soybean aphid in Quebec. I. Feeding damage in relationship to seasonality of infestation and incidence of native predators. *The Canadian Entomologist*, **139** (5), 728–741.

RUTLEDGE, Claire E., Robert J. O'NEIL, Tyler B. FOX, and Douglas A. LANDIS., 2004. Soybean aphid predators and their use in integrated pest management. *Annals of the Entomological Society of America*, **97** (2), 240–248.

SIMMONS, Alvin M., YEARGAN, Kenneth V., 1990. Effect of combined injuries from defoliation and green stink bug (hemiptera, pentatomidae) and influence of field cages on soybean yield and seed quality. *J. Econ. Entomol.* **83** (2): 599–609.

* SINGH, R., 1982. Influence of simulated rainfall on the population of mustard aphid (*Lipaphis erysimi*). *Indian Journal of Ecology*, **8-10**, 344–345.

SNYDER, William E., Stacey N. BALLARD, Suann YANG, Garrett M. CLEVINGER, Terry D. MILLER, Jeong J. AHN, Timothy D. HATTEN a Alan A. BERRYMAN., 2004. Complementary biocontrol of aphids by the ladybird beetle *Harmonia axyridis* and the parasitoid *Aphelinus asychis* on greenhouse roses. *Biological Control*, **30** (2), 229–235.

SUN, B., S. B. LIANG, and W. X. ZHAO., 2000. Outbreak of the soybean aphid in Suihua prefecture in 1998 and its control methods. *Soybean Bulletin*, **8**, 5.

TANNY, Josef. Microclimate and evapotranspiration of crops covered by agricultural screens: A review. *Biosystems Engineering*. 2013, **114** (1), 26–43.

WANG, Yuzheng, and BA Feng., 1998. Study on the optimum control of soybean aphid. *Acta Phytophylacica Sinica*, **25** (2), 152–155.

WOODFORD, J. A. T., 1973. Climate within a large aphid-proof field cage. *Entomol. Exp. Appl.* **16** (3), 313–321.

WU, Zhishan, Donna SCHENK-HAMLIN, Wenyan ZHAN, David W. RAGSDALE, and George E. HEIMPEL., 2004. The Soybean Aphid in China: A Historical Review, *Annals of the Entomological Society of America*, **97** (2), 209–218.

ZHANG, Y., L. WANG, K. WU, K. A.WYCKHUYS, and G. E. HEIMPEL., 2008. Flight performance of the soybean aphid, *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae) under different temperature and humidity regimens. *Environmental Entomology*, **37** (2), 301–306.

* přejaté citace jsou označeny hvězdičkou