

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie

Parazitoidiminující hmyz z řádu blanokřídlých (Insecta: Hymenoptera)

Bakalářská práce

Hana Urbánková

Školitel: Mgr. Petr Janšta

Praha 2009

Prohlašuji, že jsem předkládanou bakalářskou práci na téma „Parazitoidiminujícího hmyzu z řádu blanokřídlých (Insecta: Hymenoptera)“ vypracoval samostatně s použitím citované literatury.

V Nové Říši 29.7.2009

podpis:.....

Rád bych poděkovala školiteli Mgr. Petru Janšovi z oddělení entomologie na katedře zoologie P. J. FUK za odborné rady, trpělivost a ochotu při přípravě a psaní této práce.

Abstrakt:

Minující hmyz je poměrně početně zastoupen mezi řádymotýlů (Insecta: Lepidoptera) a dvoukřídlym hmyzem (Insecta: Diptera). Larvy vybraných druhů jsou schopny minovat jak v listech stromů, tak v listech bylin. Většina druhů tohoto minujícího hmyzu má svoje parazitoidy náležející často mezi parazitické blanokřídlé (Hymenoptera: Parasitica). Bakalářská práce shrnuje poznatky o minujícím hmyzu rodu *Phyllonorycter* a jejich parazitoidech. Minující hmyz může být významným škůdcem, díky svému způsobu života, kdy narušují tkáň rostlinného hostitele. Jeho parazitoidi mohou významnou měrou přispívat k jeho regulaci. Cílem práce je shrnutí interakcí mezi hostitelem a jeho parazitoidem, způsoby vyhledávání hostitelem a jeho obrana před parazitací. Takovéto interakce zahrnují vliv různých podmínek, například využití pesticidů a jejich vliv na parazitoida.

Klíčová slova: minující hmyz, *Phyllonorycter*, parazitoidi, vyhledávání, vibrace

Abstract:

Leafminers are relatively numerous between butterflies (Insecta: Lepidoptera) and dipteran (Insecta: Diptera). Larvae of leafminers are able to mine either in leaves of trees or in leaves of herbs. Many species of leafminers are parasitised by parasitic Hymenoptera (Hymenoptera: Parasitica). The bachelor thesis summarizes knowledge about leafminers of the genus *Phyllonorycter* and its parasitoids. Leafminers can be relevant pests due to lifestyle and destroy large portions of tree leaves. Parasitoids play an important role as pest regulation. The aim of this thesis is to resume parasitoid-host interactions, searching and host-defense as well as interaction between parasitoids and leafminers in different artificial conditions (i.e. using of pesticides and their influence on parasitoids).

Keywords: leafminer, *Phyllonorycter*, parasitoid, searching, vibration

Obsah

1.Úvod.....	7
2.Literárnírešerše.....	8
2.1.Charakteristikaminujícíchíhohmyzuaparazitoidů.....	8
2.1.1.Minujícíchíhmyz.....	8
2.1.2.Blanokřídlíparazitoidi(Hymenoptera:Parasitica)minujícíchíhohmyzu.....	8
2.1.3.Rod <i>Phyllonorycter</i> –klíněnka(Lepidoptera:Gracillariidae).....	9
2.2.Interakceparazitoid-hostitel.....	11
2.2.1.Vyhledáváníavýběřhostiteleparazitoidem.....	11
2.2.1.1.Vibračnísignály.....	13
2.2.1.2.Chemickésignály.....	14
2.2.2.Reakceobranahostitelenavyhledávánííparazitoidem.....	15
2.2.3.Parazitace.....	16
2.2.3.1.Parazitaceversuspredace.....	18
2.2.3.2.Vlivrůznýchfaktorůnaparazitaci.....	19
2.2.3.2.1.Fyzikálnífaktory.....	20
2.2.3.2.2.Vlivinsekticidů.....	21
2.3.Strukturakomunityparazitoidů.....	21
3.Diskuzeazávěr.....	25
4.Literatura.....	27

1. Úvod

Parazitoidi mají schopnost regulovat škůdce na populační hustotu pod práh ekonomického poškození (Godfray, et al. 1995). Mohli by být využíváni jako regulátor populace škůdců (Salvo & Valladares, 2007). Proto jsou také cílem mnoha studií. Mezi takové parazitoidy jsou řazeny i ty druhy, které napadají populace minujících hmyzu, v této práci zejména rodu *Phyllonorycter*.

Pozornost jsem zaměřila především na definici parazitoidů, jejich hostitelů, minujících hmyzu a jejich interakce.

Většina hostitelů žije endofyticky, tzn. skrytě, v substrátu (Meyhöfer & Casas, 1999). V tomto případě uvnitř listu hostitelského stromu, kde vytvářejí miny, v nichž rostou a živí se rostlinnými pletivy. Způsob konzumace a typ konzumovaného rostlinného materiálu závisí na stádiu minujících hmyzu (Rott & Godfray, 2000). Jejich aktivity mohou mít také dopad na hostitelskou rostlinu (Maier, 2001, Minkenberg & Van Lenteren, 1986, Parrela & Jones, 1987, Spencer, 1973, Valladares, in press). Zástupci minujících druhů patří mezi několik řádů holometabolního hmyzu (Connor & Taverner, 1997).

Parazitoid tak musí, kvůli skrytému způsobu života, svého minujícího hostitele nejprve vyhledat. Spoléhají přitom na celou řadu stimulů, ať už chemických či mechanických.

V diplomové práci bych se chtěla zabývat potravními řetězci a interakcemi parazitoidů a navybraných druhů právě rodu *Phyllonorycter* a dále host-switchingem mezi parazitoidy a hostiteli jako evolučními událostmi a urovňováním sledovaných druhů.

2.Literárnířešerše

2.1.Charakteristikaminujícíchohmyzuaparazitoidů

2.1.1.Minujícíchhmyz

Mezi minujícíchhmyz patří druhy hmyzu, jejichž larvy se vyvíjí v prostoru mezi vrchní a spodní epidermis listů různých druhů rostlin. Uvnitř listu konzumují mezofyl bez poškození pokožky listu. Jejich potravní cesty, tzv. miny, jsou zvonějšku viditelné na listu jako bělavé nebo šedavé oblasti různé tvary, od pruhovaných úzkých chodbiček k rozlehlým komorám (Hering, 1951).

V rámci hmyzu je minujících zprůměrovaně 200 druhů. Byl zjištěno více jak 10000 druhů holometabolního hmyzu. Minující larvy nalezneme celkem ve čtyřech hmyzích řádech, a to u dvou křídlého a blanokřídlého hmyzu, brouků a motýlů (Connor & Taverner, 1997).

Hloubení chodbiček larvami minujících hmyzu může snižovat fotosyntetickou kapacitu listů, může být příčinou předčasně opadu listů a umožňovat vstup patogenů do pletiv hostitelské rostliny. Z toho důvodu je mnoho druhů minujících hmyzu pokládáno za škůdce v různých částech světa (Maier, 2001, Minkenberg & Van Lenteren, 1986, Parrella & Jones, 1987, Spencer, 1973, Valladares, in press).

Přestože larvy minujících hmyzu žijí uvnitř listů a tím jsou chráněny od vnějšího prostředí, bylo zjištěno, že celkově mají největší počet druhů parazitoidů na hostitelský organismus a současně nejvyšší procento parazitace na počet jedinců hostitele. (Hawkins, 1994).

2.1.2.Blanokřídlí parazitoidi (Hymenoptera: Parasitica) minujících hmyzu

Obecně se larvy blanokřídlých parazitoidů živí během svého vývoje na různých vývojových stádiích členovců čidokoncenně kterých zástupců hlístů (Gauthier et al. 2000). Během vývoje larvy parazitoid zabije svého hostitele.

Zástupci rodu *Phyllonorycter* (Hübner, 1822) a další minující hmyz jen napadají několik typů p řirozených nepřátel. Nejvýznamnější jsou však blanokřídlí parazitoidi. Mnoho těchto parazitoidů patří do čeledi Eulophidae (nad čeleď Chalcidoidea), dále pak do čeledi Pteromalidae a Encyrtidae (obě nad čeleď Chalcidoidea) a čeledi Braconidae a Ichneumonidae (obě nad čeleď Ichneumonoidea) (Rott & Godfray, 2000).

Parazitoidi obecně mohou být klasifikováni jako idiobionti, kteří paralyzují hostitele při kladení vajíček trvale a hostitel se už dál nevyvíjí, nebo konobionti, kteří hostitele paralyzují dočasně a umožní mu pokračovat ve vlastním vývoji až do té doby než se plně vyvine larva parazitoida (Askew & Shaw, 1986).

Idiobionti jsou většinou ektoparazitoidy, napadající pouze hostitele, kteří jsou dostatečně velcí k tomu, aby zajistili úplný vývoj jejich larv.

Naproti tomu konobionti jsou obvykle endoparazitoidi. Jejich larvy zůstávají nehybné v hemolymfě hostitele, během období hostitelova růstu. Larva parazitoida odolává nebo se vyhýbá buněčné imunitní odpovědi vyvolané hostitelem. Svým životním stylem mají konobionti sklon k větší specializaci (Rott & Godfray, 2000).

Většina druhů parazitoidů se ukulívá vnitřně v hostiteli (Rott & Godfray, 2000).

2.1.3. Rod *Phyllonorycter* – klíněnka (Lepiptera: Gracillariidae):

Druhy rodu *Phyllonorycter* se vyznačují stejnou uniformní biologií. Samičky kladou vajíčka na povrch listu, většinou na spodní stranu. Povylíhnutí selarvických zavrtávají do listu. V prvních třech instarech se larva živí na horní nebo dolní epidermis, proniká při lehčím buněčným místem a vytváří miny. Tenké epidermální miny jsou vyplněny vzduchem a jsou viditelné jako stříbřité zbarvení na listech. Larva má dorzoventrálně zploštělý tvar těla a k pohybu mezi buňkami způsobené kosovitě tvarované mandibuly, které jsou směřovány dopředu. V tomto období se larva živí vysáváním buněk a sáním buněčné šťávy (tzv. sap-feeder larva). Během třetího a čtvrtého instaru prodělává larva radikální tvarovou změnu, označovanou hypermetamorfozou. Tvar těla přechází z dorzoventrálně zploštělého na válcovitý. Mandibuly mění orientaci z pozice směřující dopředu na dolní pozici. Larva také mění způsob živiny, a to z epidermálního vysávání buněk na konzumaci buněk mezofylu (tzv. tissue-feeder). Zničením buněk obsahujících chlorofyl způsobuje, že se miny jeví světlejší než zbytek listu. V tomto stádiu se larva vytváří hedvábné vlákno, které natahuje přes horní či dolní okraj miny. Povyschnutí miny se celá minazkou rutině avznikne dutý prostor. To vede ke

vzniku typické „tent“ miny vytvářené druhy rodu *Phyllonorycter* a zástupci z rodů příbuzných. Všechny druhy rodu *Phyllonorycter* se zakuklí vmině a podzimní generace uvnitř opadaných listů přezimuje. Obecně lze konstatovat, že většina druhů rodu *Phyllonorycter* má dvě generace ročně (Rott & Godfray, 2000).

Po svlékání ve čtvrtém instaru se změní orientace ústního ústrojí zprognátní na hypognátní. Skončí expanzeminy do stran a larva se zavrtá hlouběji do tkáně listu. Zakuklení probíhá vmině. Dospělci se pak prokousávají spodní epidermis listu, přičemž exuvie zůstane vyčnívat skrz epidermis listu (Auerbach, Alberts, 1992).

Navone (2006) zkoumal komplex parazitoidů napadající druh *Phyllonorycter joviella* ((Constant, 1890), vyskytující se na horním povrchu listu dubu druhu *Quercus ilex* L. v severovýchodní Itálii v Ligurii, kde je hojný a sdílí hostitelské stromy s *P. messaniella* (Zeller, 1846). Objevil pět druhů parazitoidů napadající *P. joviella*: *Chrysocharis gemma* (Walker, 1839), *Achrysocharoides tavellae* (Navone, 2006), *A. parva* (Delucchi, 1956), *Pnigaliopectinicornis* (Linnaeus, 1758) (vše Hymenoptera Eulophidae) a několik druhů rodu *Pholetesor* spp. (Mason, 1981) (Hymenoptera Braconidae).

Stojanović a Marković (2005) prováděli výzkum na komplexu parazitoidů druhu *Phyllonorycter robiniella* (Clemens, 1859), což je druh introdukovaný do Evropy ze Severní Ameriky. Jeho larvy se zde rovněž živí pletivou listů trnovníku akátu (*Robinia pseudacacia* L.). Zmínění autoři na *P. robiniella* zkoumaném v Srbsku objevili celkem 23 druhů blanokřídlých parazitoidů. Dva druhy patřily do čeledi Braconidae, jeden do čeledi Eupelmidae a dvacet druhů do čeledi Eulophidae. Všechny tyto druhy jsou polyfágní, byly zaznamenány u dalších druhů minujících hmyzů jako primární, primární a sekundární nebo primární, sekundární a terciální parazitoidi. Mezi zjištěnými druhy byly nejvýznamnější tyto: *Baryscapus nigroviolaceus* (Nees, 1834), *Minotetrastichus frontalis* (Walker, 1838), *Pediobius saulius* (Walker, 1839), *Pholetesor nanus* (Reinhard, 1880), *Sympiesis acalle* (Walker, 1848) a *S. sericeicornis* (Nees, 1834). Bylo zjištěno, že tyto parazitoidy mají silný vliv na konečnou početnost larv kukel *Phyllonorycter robiniella*, protože snižují jeho počet navíc o polovinu.

Phyllonorycter mespiella (Hübner, 1805) je multivoltinný druh, sděluje stádium larválního vývoje, která se liší ve způsobu obživy (počáteční sap-feeder je následován stádiem tissue-feeder). McGregor (1996) prováděl na tomto druhu výzkum fenotypové selekce. Na populaci *P. mespiella* byla provedena fenotypová selekce parazitoidů na délku stádia sap-feeder. Selektce byla způsobena faktory mortality, které zahrnovaly napadení parazitoidem a jiné neurčené zdroje mortality (McGregor, 1998). Důležitost fenotypové selekce vyvolané parazitoidy na

dlouhodobou evoluci larvy *Phyllonorycter mespiella*, m ůže vést ke zm ěně na časování a intenzit ě toku parazitoida a naintenzit ě dalších selek čních vliv ů (McGregor, 1996).

2.2. Interakce parazitoid-hostitel

Objevení endofytického hostitele parazitoidem v jeho mikrohabitatu je d ůležité pro uskutečnění interakce parazitoid-hostitel (Djemai I. et al., 2004). Endofyti čt ě hostitel ě žijí skryt ě v substrátu, v min ě nalist ě (Meyhöfer & Casas, 1999). Nalezení hostitele je ta k pro parazitoida rozhodujícím krokem a má hlavní vliv na jeho fitness. (Djemai I. et al., 2004).

2.2.1. Vyhledávání a výběr hostitele parazitoidem

Parazitoidi napadající minující hostitele spoléhají na celé množství chemických a mechanických stimul ů k nalezení hostitele. Vibrace hrají hlavní roli v behaviorální interakci mezi *Sympiesis sericicornis* (Hym. Eulophidae) a tentiformním (ozna čení vychází z typu miny „tent“) minujícím hmyzem *Phyllonorycter malella* (Geer.) (Lep. Gracillariidae). B ěhem hledání potravy na min ě, *S. sericicornis* zm ění svoje chování podle vibrací produkovaných pohybem hostitele (Meyhöfer et al., 1994). Vztahy mezi výběrem hostitele a shán ěním potravy u *Pholetesor bicolor* (Ness) (Hymenoptera: Braconidae), larválního parazitoida různých druh ů rodu *Phyllonorycter* (Lepidoptera: Gracillariidae) byly zkoumány v laboratoři. Schopnost parazitoida ovliv ňuje typ zkušenosti p řed testováním. Čas strávený samičkami *Pholetesor bicolor* hledáním a rozpoznáváním min byl podobný pro ob ě hostitelská stádia, sap-feeder i tissue-feeder. Doba vyžadovaná pro parazitaci stadia tissue-feeder byla 1015s, zatímco pro parazitaci sap-feeder sta čilo 297s. Preference pro sap-feeder je potvrzena ta ké průměrným počtem parazitovaných hostitel ů na samici. Samice, které už měly nějakou zkušenost se stádiem sap-feeder, byly významn ě častěji na rostlinách napadených sap-feeder, než na napadených tissue-feeder. Samice bez p ředchozí zkušenosti byly pozorovány na rostlinách sap-feeder, tissue-feeder i na nenapadených rostlinách ve stejném pom ěru. Zkušené samice byly mnohem častěji na napadených než na nenapadených rostlinách. Předchozí zkušenost s tissue-feeder nezvyšuje četnost výskytu parazitoid ů na rostlin ě napadené tímto stádiem. Zkušenost ovliv ňuje také aktivitu p ři hledání. Nezkoušené samice byly mén ě aktivní, než ty zkušené. Zkušenost s sap-feeding s tádiem zvyšuje schopnost

parazitoida najít rostlinu napadenou stádiem sap-feeder. Alenaopak, zkušenost tissue-feeder nezvyšuje schopnost najít rostlinu tissue-feeder. Z toho vyplývá, že sap-feeder je úspěšněji parazitován než tissue-feeder. Selektivní strategie parazitoida a lokalizace hostitele je ovlivněna dvěma stádií larválního vývoje (sap-feeder a tissue-feeder), endofytickým způsobem života hostitele a zkušeností (Dutton et al., 2000).

Rozdíl ve zjistitelnosti, dostupnosti a vhodnosti dvou larválních stádií hostitele vysvětluje rozdíly v aktivitě při hledání a parazitaci. Doba rozdělená parazitoidem na lokalizaci a pokus o parazitaci obou stádií hostitele je srovnatelná. Rozdílná dostupnost by mohla vysvětlit zjištění, že minující larvy ve stadiu tissue-feeder jsou méně úspěšně parazitovány druhem *Pholetesorem bicolor* než larvy v prvním a druhém instaru stádia sap-feeder (Dutton et al., 2000).

Velikost a tentiformní struktura miny umožňují larvě pozdního sap-feeder pohybový mechanizmus parazitismu. Kromě dostupnosti řetěho instaru sap-feeder larvy srovnatelný tissue-feeder. Samice, které měly zkušenost se sap-feeder, měly vyšší šanci, že najdou hostitele díky zkušenosti smenší minou. Pravděpodobnost, že samice najde tissue-feeder larvu díky zkušenosti je snížena kvůli tentiformnímu tvaru miny a schopnosti larvy vyhýbat se. Zkušenost parazitoida s tissue-feeder může být pouze základem pachových signálů hostitelské rostliny a nenapřímě kontakt s hostitelem (Dutton et al., 2000).

Při konzumaci rostlinných pletiv uvnitř listu a postupném vytváření miny si larva hostitele nutně zvyšuje riziko parazitace a to ze dvou důvodů. Za prvé, viditelná konzumovaná část produkce semichemikálií může prozradit polohu larvy parazitoidovi. Za druhé, skrz feeding window (místo aktuální konzumace pletiv larvou hostitele) může parazitoid snadno kládek perforovat epidermis listu a klást tak do hostitele vajíčka. Toto riziko může být omezeno chováním larvy. Respektive dvěma typy jejího chování. Larva se krmí jenom několik minut a potom náhodně změní místo. Nedostatek prostorové korelace mezi místem následného feeding window snižuje množství informací prozrazené parazitoidovi. Tím pádem, i když parazitoid najde dříve opuštěné místo (feeding window), další místo může být jakékoli v vzdálenosti. (Djema et al., 2000)

Nově vyhlédnutí parazitoidea umožňuje hledat larvy také pro host-feeding (prokrmení se). Jedinci, kteří vstoupí do stádia tissue-feeder dříve si tak mohou zvýšit riziko napadení parazitoidem. To může vyvolat vyšší mortalitu jedinců s nejkratší délkou sap-feeding stádia. Určení mortality způsobené host-feedingem však není možné rozpitváním hostitele. Kladení vajíček (ovipozice) se vyskytovalo u tissue-feeder larvy častěji, když se tissue-feeder larvy objevily v sezóně dříve. Pokud jich bylo méně, větší procento parazitoidů kladlo vajíčka na

sap-feeder larvy. Samičky parazitoidů mohou na podzim častěji přijmout jako hostitele sap-feeder larvy a to jednoduše z toho důvodu, že jsou nejpočetnějším typem během období vyhledávání hostitele. Pravděpodobnost přežívání hostitele vzrůstá s rostoucí délkou sap-feeding stádia (McGregor, 1998).

Ridgway & Mahr (1990) ukázali, že druh *Apantheles ononidis* (Marshall, 1889) je schopný v laboratorní podmínce parazitovat jakýkoliv způsobem larválních instarů rodu *Phyllonorycter blancardella* (Fabricius, 1781), ale tissue-feeding larvy jsou využívány méně úspěšně sap-feeding larvy. Množství nevyšetřených příčin mortality hostitele pro různé stádia sap-feeder nebylo rozhodné mezi různými experimenty a autoři proto nezískali jasné výsledky o vztahu mezi mortalitou hostitele a stádiem larvy. Vysoká hostitelská mortalita, pokud je dostupný pouze pátý instar, se nápadně liší od nulové mortality mezi pátým instarem, kdy mezi instary 5 a 6. Domnívali se, že pokud je přítomný jiný hostitel, *A. ononidis* nenapadá pátý instar, ale když je dostupný pouze pátý instar, pokusy o ovipozici jsou pro hostitele často fatální. U soudili, že samičky *A. ononidis* parazitují tissue-feeding larvy úspěšně v polivzácněji.

Casa et al. (1993) se pokoušeli vystavět model funkční odpovědi pro systém parazitoid-hostitel. K tomu použili druh *Sympiesis sericeicornis* (Hymenoptera: Eulophidae), polyfágního ektoparazitoida napadajícího *Phyllonorycter cydoniella* (Denis & Schiffermüller, 1775), minující hmyz na listech jabloní. Při pozorování určili čtyři typy chování: hledání (searching), lov (hunting) na mině sneparazitovaným hostitelem, kladení vajíček a opuštění listu. Zaměřili se hlavně na opuštění listu, ke kterému docházelo z stavu hledání, z důvodu vyčerpání dostupných hostitelů.

2.2.1.1. Vibrační signály

Vibrační signály jsou typické a důležité pro určité stádium a určitou aktivitu, chování hostitele. Jejich časové a frekvenční vzory jsou docela odlišné od jiných signálů produkovaných abiotickými faktory jako jedlé třešně nebo vítr (Meyhöffer et al., 1994).

Larvy nebo kukly rychle pohybují celým tělem nebo abdomenem a vytvářejí tak vibrační vzory odlišné od těch, které vyvolává larva jednoduchým pohybem v před. Vibrační signál minujícího hmyzu je tedy specifický pro každou aktivitu (Dorn et al., 1999). Larva tissue-feeding vykazovala tři typy pohybů, zatímco se krmila. Housenkovitý pohyb dopředu, posun hlavou ze strany na stranu a pohyb mandibul během krmení. To bylo shrnuto do stavu chování, pod názvem „krmící se larva“ (foraging larva). Někdy se larva hýbala prudce,

posuovalase celým tělelněkolikrát stranou. Tato situace, která se objevila zřejmě na 1 nebo 2 před kuklením a během útoku parazitoida, byla nazvána jako „wriggling larva“. Kukla několikrát vykazoval podobné pohyby zadržením, které trvaly několik sekund, obzvláště brzy po zakuklení. Tento stav byl popsán jako „wriggling pupa“. Vibrace vydávané pohybující se larvou nebo „wriggling“ kuklou či larvou vedla k vzrušení úrovně intenzity vibrace na celé frekvenční škále. Vibrace v listech produkované chováním hmyzu je mnoha případech zkrácenými vibracemi na pozadí. Pouze „wriggling“ chování buď kukly nebo larvy bylo schopné samo produkovat silné vysokofrekvenční vibrace. Vibrace informací vysílané minujícím hostitelem, které jsou pro parazitoida důležité, mohou ovlivnit změny v časových vzorech stejné frekvence. Přenos informací od toho, kdo vysílá k příjemci závisí silně na povaze struktury či materiálu, kterým jsou vlny přenášeny (Meyhöffer et al., 1994).

Bacher S. et al. (1996) měřili vibrace vyvolané parazitoidem shánějícím na mině potravu. Snažili se charakterizovat vibrační signály produkované parazitoidem *Sympiesis sericeicornis* (Hymenoptera: Eulophidae), napadající minující hmyz druhu *Phyllonorycter malella*. Jednotlivým měření vibrací byla charakterizována převládající frekvencí a intenzitou. Přistání a vzletnutí parazitoida z listu vyvolává silné nárazové chvění. Další typy chování, jako pohyb polistů, zkoumání nebo nehybnost vykazují jasnější časné vzory.

Vibrace listu vyvolávají pohyb částic vzduchu podanad listem. Parazitoid může nalistě rozpoznat pohyb vzduchu a může tak získat informace ze směru a rychlosti vzduchových částic podle chování hostitele (Casas et al., 1997).

Úspěšné využití vibračních stimulů parazitoidem vyžaduje určitou dobu nepřítomnosti vibrací. Tato situace nastane nejčastěji při nízké hustotě škůdců. Velmi vysoká hustota minujících hmyzů na listě může vést k dalším vibracím, které mohou způsobit snížení její úrovně (Dorn et al., 1999). Úroveň hluku na pozadí silně ovlivňuje rozlišitelnost vibračních signálů obecně. Hmyz sem může soustředěně vnímat několik signálů, které lze odstranit všechny zbývající informace, které selišitak moc, že jsou spolehlivé. Hlavním problémem je charakteristická proměnlivost seriálních signálů. Taje způsobena aplikací proměnlivých signálů užitím různých listů a různých míst měření. (Casas J. et al. 1997)

2.2.1.2. Chemické signály

Studie zaměřené na určení zdroje chemických signálů zahrnutých v chování při zkoušení hostitele kladělkem (ovipositional probing behavior) druhem *Pholetesor bicolor*,

napadajícím minující hmyz jabloní, se zabývali Dutton et al. (2000). Jako pravděpodobný zdroj stimulu byla zkoušena spodní epidermis listu poškozená herbivorem (mina), larvy trusu druhu *Phyllonorycter pomonella*. Samičky parazitoidů strávily více času na mině než na jejím trusu. Trus nevyvolal žádnou odpověď parazitoida. Tyto výsledky ukazují, že mina je hlavním zdrojem stimulu pro ovipoziční zkoušení. Všechny extrakty z larvy a trusu se ukázaly být inaktivní. To jasně ukazuje, že tu není chemický signál přímo spojený s hostitelem nebo jeho produkty, které spouští odpověď *P. bicolor*. To potvrzuje, že rostlinné deriváty jsou chemickými signály využívanými parazitoidy pro nalezení hostitele (Dutton et al., 2000).

2.2.2. Reakce obrany hostitele a vyhledávání parazitoidem

Aktivní pohyb larvy hostitele má zřetelný vliv na chování parazitoida. Sekvence různých událostí chování je charakterizovaná pravděpodobností změny z jednoho typu chování na jiné a časem stráveným v jednotlivých kategoriích chování. Množství času stráveném v určitém typu chování neovlivňuje ani parazitoid, ani pohyb larvy. Výjimkou je kladení do těla hostitele, které trvá významně déle, když je larva v klidu. Chování larvy je ovlivněno chováním parazitoida. Pokud je larva na počátku interakce v stavu krmení se, pak hledání parazitoida nemůže způsobit změnu chování. Naopak hostitel může zastavit krmení a začít se pohybovat, jakmile parazitoid vsune do miny ovipositor. Vložení ovipositoru vyvolává více změny chování než hledání hostitele. Parazitoid začne hledat na mině obvykle daleko od krmícího se hostitele. Pokud parazitoid hledá daleko, pak je pohyb larvy srovnatelný se stavem v klidu. Pokud je parazitoid blízko, pak se tento vzor chování oslabí nebo zcela vymizí. Pohyb larvy nepomáhá parazitoidovi v přiblížení se k hostiteli, ani v setrvání v jeho blízkosti, pokud tam právě je. Nepůsobí tedy ani jako atraktant, ani repelent (Meyhöfer et al., 1997)

Djemai et al. (2001) si položili za cíl analyzovat behaviorální odpověď hostitele na umělé vibrace podobné těm, které vyvolává parazitoid při hánění potravy. Odpovědi čtvrtého a pátého larválního instaru a kukly na uměle vyvolané stimuly zkoumali užitím signálů podobných těm, které vyvolává parazitoid při pokusu o kladení. Celkem 68% kukel a 100% larev reagovalo nejméně jednou na umělý signál. Larvy ani kukly nevykazovaly žádnou reakci za nepřítomnosti signálu: kukly byly imobilní a larvy pokračovaly v aktivitě uvnitř miny. Podíl reakcí je nezávislý na rychlosti a frekvenci signálu. Nejvíce frekventované

chování byl stav strnulosti, zatímco chování, kdy se larva čikuklasnažila uniknout parazitaci vysvětlovalo jen 23% reakcí. Bacher et al. (1997) zjistili, které složky frekvence jsou potřebné pro vyvolání obranného chování. Využili kukly *Phyllonorycter malella* pro její monotypické reakce chování jako odpověď na p římé i nepřímé stimulační užitím um ělých signálů r ůzných frekvencí. R ůzné frekvence jsou v minách p řenášeny s prom ěnlivým zmenšením. Specifické snížení frekvence se zna ěně liší mezi listy. Kukly *P. malella* reagují obranným chováním na vibra ění signály širokého frekven ěního rozsahu.

Je těžké uniknout detekci parazitoidem, proto musí být obrana vedena proti p římému útoku. Nap říklad rod *Phyllonorycter* (Lepidoptera: Gracillariidae) využívá velké množství min k ůniku p řed parazitací (Meyhöfer, 1997). Byla provedena anal ýza chování parazitoid ů napadajících larvu pod povrchem listu. Parazitoid v ložil ovipozitor n ěkolikrát, zatímco sledoval larvu uvnit ř miny. Efekt rozlohy miny byl m ěřen jako čas mezi p řiletu parazitoida a první potenciální parazitací. Z řejm ě nejvýznamn ější je p řáv ě první potenciální parazitace, protože poní je kvůli pohybu nepokojeného hostitele těžké ur ědit riziko parazitismu (Djemai et al., 2000).

Většina druh ů obou typ ů parazitoid ů (konobionti i idiobionti) se kuklí uvnit ř miny hostitele. (Rott & Godfray, 2000), proto je enkapsulace pod silným selek ěním tlakem. Na obranné strategii p řed enkapsulací m ůže být vyvíjen ješt ě siln ější tlak. Vzory chování hostitele – stav ění min jako ochranný úkryt – velmi snižuje riziko p arazitismu a je pravděpodobné, že je produktem silné p řírodní selekce (Djemai et al., 2000).

2.2.3. Parazitace

Kvalita hostitele také ovliv ňuje úroveň parazitismu. D ůležitým m ěřítkem je vývojové stádium minujícího hmyzu, protože ve všech n ěpreim a ěginárních stádiích jsou vhodná k parazitaci (Grabenweger, 2003).

Vliv p řirozených nep řátel se liší také mezi rostlinnými genotypy a m ůže záviset na početnosti heterospecifických herbivor ů. Hustota druhu *Phyllonorycter salicicolella* (Sircom, 1848) se liší mezi jednotlivými klony vrby, což ukazuje genetickou zm ěnu rezistenci. P řežívání rodu *Phyllonorycter* bylo negativn ě hustotn ě závislé v rámci jednotlivých klon ů. Vysoce výrazná zm ěna v hustot ě rodu *Phyllonorycter* byla mezi genotypy v rámci pohlaví, vykazovali čtyřnásobnou zm ěnu. Sami čí rostlinným ěly $174,7 \pm 59,5$ (n=9) (p řům ěr \pm SD) min na 1000 výhonk ů, zatímco u sam ěčích to bylo $240,5 \pm 66,0$ (n=7). P řežívání v rámci rodu

Phyllonorycter seliší mezi 16 rostlinnými genotypy. Byl nalezen výrazný genetický efekt pro každý faktor mortality až na neznámé parazitoidy, kteří mají nízké procento parazitismu (Fritz, 1995). Fritz (1995) provedl korelací mezi podílem různých faktorů mortality a podílem přežívání minujícího hmyzu, aby určil, který faktor nebo faktory mortality vysvětlují změny v přežívání mezi genotypy. Všechny zdroje parazitismu objasnili celkem 87,1% změny v přežití mezi genotypy. Smrt larvy z neznámých příčin nebo kvůli host-feedingu nebyl výrazně korelován se změnou v přežívání mezi genotypy. To bylo demonstrováno spolu se zástupci *Phyllonorycter* a dvěma druhy pilatek rodu *Phyllocolpa* (Benson, 1960) na genotypech vrby (*Salix*) dle:

- 1) významného přímého efektu rostlinného genotypu na početnost herbivorů (tj. změna (variation) rezistence);
- 2) významného efektu rostlinného genotypu na přežití herbivorů z prostředkování přirozených nepřátel (tj. rostlinná genetická změna ve vlivu nepřátel);
- 3) významné pozitivní a negativní korelace mezi vlivem nepřátel a hustoty heterospecifických herbivorů mezi genotypy vrby.

Parazitismus vlivem zástupců čeledi Eulophidae byl nejvyšší příčinou mortality (25-35%), následované predací způsobenou krměním parazitoidea (host-feeding predation) (25-30%). Parazitismus způsobený rodem *Pholetesor* odpovídá méně než 5% mortality. Parazitismus závislý na hustotě nemůže vysvětlit rozdíly v přežívání mezi taxony. Hustota rodu *Phyllonorycter* může být příčinou změny v predaci, ale to je proměnlivé mezi taxony. Příčiny existujících rozdílů mohou být faktory prostředí nebo genetické faktory nebo jejich interakcí (Fritz et al., 1997).

Pochopení tritrofických interakcí zahrnující rostliny, herbivory a přirozené nepřátele, může vysvětlit proměnnou početnost a potravní preference herbivorů na těchto rostlinách. Tritrofická úroveň interakcí ovlivňuje hybridními rostlinami poskytuje alternativu k přímému efektu hybridizace na obranu rostlin, jako vysvětlení početnosti herbivorů a fitness vzorů (Fritz et al., 1997).

Barrera Brunner (1990) se ve své studii zabývali rozdílnými typy mortality indukované parazitoidy, preferencí hostitelských stadií a pohlavním poměrem projevovaným druhem *Pnigalio minios* (Walker, 1847), který napadá druh minujícího hmyzu *Phyllonorycter elmaella* (Doganlar & Mutuura). Mortalita indukovaná parazitoidy se skládala primárně z ovipozice, a to významně více než krmění se na hostiteli a vložení ovipozitorů do hostitele bez ovipozice. *Pnigalio minios* kladl vajíčka na larvální stadia tissue-feeder druhu *Phyllonorycter elmaella* v průměru $5,4 \pm 1,7$ krát více než na sap-feeder v každé generaci.

Ovipoziční preference pro tissue-feeder je patrná v každé generaci. Druh *Pnigaliominios* se při výběru stádia hostitele vyhýbal kuklám minujícího hmyzu více než jiným stádiím. To může být způsobeno kutikulou kukly, která je více sklerotizovaná než u sap-feeder a tissue-feeder, což sťěžuje proniknutí ovipositoru. Vzárost superparazitismu (kladení vajíček do už parazitovaného hostitele), který se jevil předtím, než *Pnigaliioflavipes* začal klást vajíčka u sap-feeder, zdálo se to být výsledkem snížení dostupných zdravých tissue-feeder. Jakmile druh *Pnigaliominios* začal využívat larvální stádium sap-feeder jako místo ovipozice, úroveň superparazitismu byla snížena. To naznačuje, že parazitoid je schopný rozlišit mezi parazitovaným a neparazitovaným minujícím hmyzem, a že si může vybrat mezi superparazitismem upřednostňovaného stádia hostitele (tissue-feeder) nebo napadením zdravého méně upřednostňovaného hostitelského stádia (sap-feeder), *Pnigaliominios* nakonec vybral druhou možnost. A závěrem, ačkoliv je bodnutí hostitele způsobeno ovipozicí parazitoida *Pnigaliominios* hlavním typem mortality zjištěné u druhu *Phyllonorycter elmaella*, krmení se na hostiteli a bodnutí hostitele bez ovipozice přispívá významně k celé úrovni parazitismu nadruhu *Phyllonorycter elmaella* (Barrett & Brunner, 1990).

Druh *Phyllonorycter crataegella* (Clements) má čtyři zřetelně odlišitelné generace, zatímco *Sympiesis marylandensis* (Girault) má dvě až tři generace za generaci minujícího hmyzu, celkově šestašedmzárků. Relativní počet vajíček parazitoidů byl nejvyšší při prvním výskytu tissue-feeder v každé generaci. Při vysoké hustotě nedospělých parazitoidů zůstávali za nedospělým minujícím hmyzem během první a druhé generace minujícího hmyzu. Vzárost hustotě parazitoidů odpovídal vzárost relativnímu počtu tissue-feeder (Maier, 1992).

Rozpítání jedinců hostitelských larev je nyní jediná dostupná metoda ke zjištění četnosti (počet případů) parazitismu. Tato technika, provedená například nadruhu *P. blancardella* (Fabricius, 1781), je pracovní náročná a její přesnost se liší mezi jednotlivými provedeními pitvy a velikostí hostitele a larvy parazitoida. Mimo to, kde je technická podpora omezená, není možné zpracovat postačující množství vzorků dost rychle, aby umožnily včasnou aplikaci pesticidů (Allen et al., 1992).

2.2.3.1. Predace vs. parazitismus

Hmyz trpí dvěma možnými zdroji mortality (predací a parazitismem), jejichž vliv je těžké určit, protože jeden faktor mortality překrývá druhý. Predátoři redukují počet

potencionálních či aktuálních hostitelů, snižují tak vliv parazitismu a vedou ke kompetici těchto dvou skupin p řirozených nepřátel. Pokud obě skupiny napadají nepřekrývající se části hostitelské populace, paraziti pak nejsou škodlivě ovlivněni predací. Naopak, pokud predátoři napadají hostitele po parazitaci, nebo pokud odstraní všechny možné hostitele, pak je kompetice maximální. Průzkum byl proveden na malé skupině tropického minujícího hmyzu, na třech relativně blízkých p říbuzných druzích brouků rodu *Chalepus* (Walker, 1851), vsuchých lesích na Costa Rice kvůli efektu vyloučení lezoucích predátorů. Tímto důležitým zdrojem mortality. Je pravděpodobné, že nepřímé interakce jako znížení hostitelů je nejrozšířenější formou interakce mezi parazity a predátory (Merritt et al., 1993).

Převládajícím zdrojem mortality *Phyllonoryctes salicifoliella* selišší hostitelským druhem. Parazitismus a neznámé příčiny jsou vedoucím zdrojem mortality pro minující hmyz na *Populus tremuloides* (Michx.) a *Populus balsamifera* L., zatímco neznámé příčiny, predace a parazitismus jsou hlavní u *Populus grandidentata* (Michx.). Úroveň parazitismu byla nižší a predace vyšší u *P. grandidentata* než u dalších dvou hostitelů. Interference larev a náhodná predace byla odpozorně zanalyzována, ačkoli v jejich efektu selišší hostitelů (Auerbach & Albers, 1992).

2.2.3.2. Vliv různých faktorů

Geografická distribuce druhů sem územně nízkoúzemních druhů. Druh, který změní svoje geografické rozšíření může přerušit původní existující interakce s p řirozenými nepřáteli jako jsou paraziti a zdroj jako hostitelské rostliny. (Gröbler & Lewis, 2008)

Důkaz časové a prostorové hustotní závislosti v účinku na intraspecifickou kompetici byl pozorován v nepřítomnosti důkazu hustotní závislosti efektu p řirodních nepřátel a hustotně závislých změn snížení populace ve výživové kvalitě hostitelské rostliny. Mohli vyloučit hypotézu p řirozených nepřátel a kvality hostitelských rostlin jako příčinu snížení populace a nepřímou jako příčinu epidemie. Takový výsledek může naznačovat, že přemnožení herbivorů bylo způsobeno přímými efekty prostředí, fungující na populacích herbivorů ke změně režimů řízení fekundity, až následný pokles byl způsoben intraspecifickou kompeticí o limitující zdroje (Connor & Beck, 1993).

2.2.3.2.1. Fyzikální faktory

Mikroklima určilo relativně efekt *Phyllonoryctes* sp. na hostitelskou rostlinu a nepřátelé. Vlhčí mikroklima vedlo k vyššímu výtěšku biomasy hostitelské rostliny (celková biomasa/hustota). Vzájemná sezónní změna obsahu dusíku v listech v teplejší a sušší oblasti výrazně zvyšuje úroveň parazitismu (Yarnes & Boecklen, 2006).

Yarnes & Boecklen, (2006) ve své studii zjistili, že mikroklima a fertilizace mají významný efekt na tri-trofitické interakce u *Quercus gambelii* (Nutt.). Lokální podmínky prostředí ovlivňovaly kvalitu rostlinného hostitele změnami v celkovém množství a sezónní změny dusíku v listech. Mikroklima a fertilizace interagovaly s parazitoidy a ovlivnily riziko parazitismu druhů rodu *Phyllonorycter*. Na teplých a suchých místech byly miny *Phyllonorycter* sp. vystaveny v většímu riziku parazitismu. Stromy na těchto místech projevovaly větší sezónní změny dusíku v listech, který byl pozitivně korelován s napadením parazitoidů. *Phyllonorycter* sp. má větší úspěch při líhnutí na studených a vlhkých místech, ale na časování mortality (dřívejší vs. pozdnější) nejsou ovlivněny mikroklimatem. Stupeň parazitismu je vztažen na mikroklima a je vyšší na teplých suchých místech (Yarnes & Boecklen, 2006).

Barrett (1994) se zabýval vertikální distribucí hustoty minujícího hmyzu (počet min na list) ve vyšší, dolní a střední výšce stromu. Největší počet min na list byl nalezen zejména v nižších stromových patrech, ačkoliv v několika případech hustoty min nebyl významný rozdíl v nižším a středním stromovém patře, a nejmenší počet min byl nalezen v oblasti horního stromového patra. Nebyl objeven žádný skutečný vztah mezi těmi výškami stromového patra a úrovní parazitismu, tj. paraziti smus byly rozloženy relativně rovnoměrně ve všech patrech.

Drummond et al. (1985) zkoumali teplotní závislost na vylíhnutí přezimujícího minujícího hmyzu druhu *Phyllonorycter crataegella* (Clemens) a jeho dvou druhů parazitoidů *Sympiesis marylandensis* (Girault) (Eulophidae) a *Pholetesor ornigis* (Weed) (Braconidae). To by mohlo být využito také k odhadnutí množství a synchronie mezi *Phyllonorycter crataegella* a samičkami parazitoidů *Sympiesis marylandensis*. Odhad změn ve vývoji byl získán na úrovni jedince zadané teploty.

Hustota (počet min na list) vzrůstala v následných generacích v blocích sadu každý rok. Vzrůst v hustotě minujícího hmyzu *Phyllonorycter elmaella* z první do druhé generace byl pětinasobný. Z třetí do čtvrté generace vzrostl v průměru 2,3krát. Mechanismy přezimování minujícího hmyzu a specifika jejich mortality během přezimování mohou poskytnout

biologické nebo ekologické vysvětlení vývojové strategie. Pozdní sběr ukazuje, že *Pnigalio minios* o čividně přezimuje buď v larválním stádiu nebo ve stádiu kukly. Výsledky studie ukazují, že přežívání přezimujících *P. elmaella* se jeví být hlavním faktorem ovládajícím regulaci jeho populace spíše než parazitismus. Nicméně, působení *P. minios* během sezóny bylo dostatečně pro limitaci úrovně ústup populace *P. elmaella* až k zamezení dosažení úrovně poškození (Barrett & Brunner, 1990).

2.2.3.2.2 Vliv insekticidů

Zachování klíčových druhů parazitoidů v ekosystémech závisí také na interakcích dospělých parazitoidů s insekticidy a na rozdílech v toxicitě insekticidů mezi hostiteli-škůdci a druhy parazitoidů (van Driesche et al., 1985). Autoři se zabývali toxicitou insekticidů používaných vsadách na parazitoidea *Sympiesis marylandensis*, dominantní druh ovlivňující *P. crataegella* v Massachusetts. Studie byla prováděna na třech široce využívaných insekticidech (tj. endosulfan, azinphos-methyl a oxamyl) na dospělá stádía minujících hmyzu a jeho parazitoidy.

Parazitoidi jsou buď vystaveni postřiku nebo povrchům ošetřeným insekticidy. V testovacích komorách, musely být všechny povrchy rovnoměrně pokryty insekticidy. Pokud by pokrytí nebylo stejné, pak by parazitoidi mohli trávit blíže neurčený čas na neošetřeném povrchu. To bylo zajištěno rozpuštěním doporučené dávky insekticidu v rozpuštědle, aplikovalo se do testovací komory a nechalo se rozpuštědlo odpařit (van Driesche et al., 1985).

2.3. Struktura komunity parazitoidů

K pochopení struktury komunity parazitoidů jsou potřeba znalosti faktorů určujících rozsah hostitelů a počet druhů parazitoidů napadajících různé hostitelské druhy (Godfray et al., 1995).

Godfray et al. (1995) předpověděli, že minující druhy mohou být napadány parazitoidy s relativně širokým hostitelským okruhem. Našli vztah mezi průměrným rozsahem hostitelů parazitoidů a velikostí vzorku. Důvodem je, že velmi široký počet jedinců parazitoidů, který je vychován z jednotlivých druhů rodu *Phyllonorycter*, obyčejně zahrnuje také několik vzorků

velmi vzácných druhů, které obyčejně zastupuje rod *Phyllonorycter* neparazitují. Tento efekt velmi vzácných druhů snižuje průměr hostitelského okruhu parazitoidů u hostitelů z velkého množství vzorků. Není prokázáno, že introdukované hostitelské druhy jsou napadány relativně větším podílem parazitoidů generalistů než zbývající druhy. Domnívají se, že druh *Phyllonorycter leucographella* (Zeller, 1850) minující hmyz napadající horní stranu listů růžovitých keřů, má podobné seskupení na dalších druhůžovitých hostitelských rostlinách a/nebo minujícího hmyzu na horním povrchu listů. Nebyla prokázána velká podobnost mezi seskupením parazitoidů na introdukovaných druzích, ani na původních hostitelích. U druhů, které se přemísťují na velkou vzdálenost, obzvláště přes biogeografické oblasti, je méně pravděpodobné, že najdou přirozený druh předadaptovaný k jejich napadnutí. Nenašli důkaz, že by polyfágní druhy byly pravděpodobněji jako kolonizátoři invadujících hostitelů než specialisti (Godfray et al., 1995).

Girardoz et al. (2007) se zabývali zkoumáním parazitismu vsympatrické populaci tří druhů minujícího hmyzu v Evropě. *Cameraria ohridella* (Deschka & Dimic, 1986), *Phyllonorycter robiniella* (Clemens, 1859) a *Phyllonorycter platani* (Staudinger, 1870). Výzkum prováděli, aby potvrdili hypotézu, že *C. ohridella* jen napadá menší počet druhů přirozených nepřítele v menší míře než zbylé dva druhy. Výsledky ukazují, že nízká úroveň parazitismu vyvolaná domácími polyfágními parazitoidy není způsobena hostitelskou rostlinou a ani problémem synchronizace škůdců s parazitoidy. Možná pochází z neschopnosti domácích parazitoidů v lokalizaci, napadení nebo vývoje na novém hostiteli, který nemá v Evropě původní domácí druhy.

Sato et al. (2002) studovali parazitoidy minujících hostitelů rodu *Phyllonorycter* na stromech rodu *Quercus* na třech místech v Japonsku, aby pochopili, jak rostlinní hostitelé, hostitelé a geografické umístění ovlivňuje strukturu a funkci seskupení parazitoidů. V této studii nebyla bohatost druhů v seskupení parazitoidů spojených s druhy *Phyllonorycter*, minujících na listech dubu, nezávislá na počtu hostitelských druhů a jejich početnosti. Efekt potravní niky hostitele, taxonomické izolace hostitele, geografického rozmezí hostitele a architektura hostitelské rostliny může být zanedbána, protože studovali seskupení parazitoidů spojených s jedním rodem minujícího hmyzu na jednom rodu hostitelské rostliny. Velikost vzorků měla malý vliv na počet druhů. Tudíž ekologický proces prouření druhové bohatosti zůstává v současné době nejasný.

Cílem práce Maier (1988) bylo určit identitu a relativní početnost parazitoidů, kteří napadají nedospělé stádia rodu *Phyllonorycter* spp., na *Prunus pensylvanica* L. a *P. serotina* Ehrhart, kteří se často vyskytují blízko jablečných sadů v New Englandu. Z druhu

Phyllonorycter crataegella minující na *Prunus pensylvanica* se objevilo šestnáct druhů parazitoidů a z druhu *Phyllonorycter propinquinella* minující na *Prunus serotina* dvanáct druhů parazitoidů. Patnáct druhů patřilo do čeledi Eulophidae a jeden byl z čeledi Braconidae. Druh *Sympiesis marylandensis* byl nejpočetnější parazitoid v sedmi sběrech (77,8%) parazitovaného druhu *Phyllonorycter propinquinella* (Braun). *Pholetesor ornigis* se vyskytl pouze v jednom vzorku (11,1%). Parazitismus druhu *S. marylandensis* nevykazoval jasný sezónní trend. Relativní počet druhů parazitoidů se lišil mezi obdobími minujícími hmyzu, letní pokles v relativní početnosti *P. ornigis* byl doprovázen výrazným nárůstem v početnosti zástupců čeledi Eulophidae. Nízký výskyt hyperparazitismu ukazuje, že většina fakultativních parazitoidů zkoušená v této studii je funkčně primárními parazitoidy. Relativní početnost parazitoidů může být ovlivněna druhy minujícího hmyzu, rostlinným hostitelem, hustotou minujícího hmyzu a dostupností jiného hostitele a jinými faktory podstatnými v lokalitě a sběru. V této studii se zabýval pouze prvními dvěma faktory a sběr prováděl na dvou místech. Tudíž nelze porovnat vliv těchto dvou proměnných na faunu parazitoidů.

Když srovnáváme populační strukturu kobzasiní intraspecifické konkurence ve společnosti, měli bychom uvážit do jaké míry jsou využívány dostupné zdroje, protože konkurence nastává samozřejmě pro zdroje omezené v dostupnosti. Sato (1995) zkoušel seskupení parazitoidů spojené s rodem *Phyllonorycter* na čtyřech druzích opadavých dubů (*Quercus* spp.) v Japonsku. Srovnával úroveň parazitismu v guildách, narůzných nedospělých stádiích hostitele, stejně jako druhovou bohatost a druhové složení mezi seskupením (Sato, 1995).

Druhově bohatství rodu *Phyllonorycter* bylo nejvyšší na *Q. mongolica* (Fisch. ex Ledeb.) (7 druhů), následovaný *Q. acutissima* (Carruthers) (4), *Q. variabilis* (Blume) (3) a *Q. dentata* (Thunb.) (2). Celkem bylo na rodu *Phyllonorycter* ze čtyř druhů dubů zaznamenáno 29 druhů parazitoidů. Druhově bohatství bylo podobné mezi *Q. dentata* (18), *Q. mongolica* (19) a *Q. acutissima* (17), ale poměrně méně na *Q. variabilis* (13). Většina parazitoidů byla běžná pro 3 nebo 4 druhy dubů. Každé seskupení parazitoidů obsahovalo jen 1-3 druhy parazitoidů, které byly zaznamenány výhradně na jediném dubu, a jejich početnost byla velice nízká. Velikost seskupení (počet druhů parazitoidů na hostitelský druh) se pohyboval mezi 2,7 (pro *Q. mongolica*) po 9,0 (pro *Q. dentata*). Takže ačkoliv seskupení parazitoidů vykazuje taxonomickou podobnost v druhovém složení, liší se v velikosti (Sato, 1995).

Rott & Godfray (2000) se zabývali kvantitativními potravními sítěmi postavenými na popisu komunity rodu *Phyllonorycter*. Celkem na 12 druzích ze 4 druhů stromů, které napadalo 27 druhů z řádu Hymenoptera. Struktura komunity parazitoidů je silně ovlivněna

hostitelskou rostlinou. Většina sítí, která byla zkoumána, byla zaměřena na aquatické systémy, výjimečně se objevily práce o pouštních oblastech. Terestrické komunity jsou určite zkoumatelné z pohledu ekologického úvodu. Studium přírodní komunity herbivorního myzu a jejich řízení je obtížné, jelikož zahrnuje mnoho druhů. Tento problém lze vyřešit alternativním způsobem omezením podskupin silně interagujících druhů.

3. Závěradiskuze:

V předložené práci jsou shrnuty publikované údaje o parazitoidech z řádu Hymenoptera u druhu klíněnky rodu *Phyllonorycter*. Většina parazitoidů napadající druhy tohoto rodu náleželo do čeledí Braconidae, Eulophida, případně Eupelmidae.

Často se hostitelské speciace, zejména častěji zkoumanými druhy byly spíše generalisti vyskytující se navíc v různých rodu *Phyllonorycter*.

Rozsáhlá kapitola je věnována způsobu vyhledávání hostitele parazitoidem. Bylo zjištěno, že předchozí zkušenost hostitele velice pozitivně ovlivňuje schopnost parazitoida najít hostitele a zefektivnit tak procento celkové parazitace.

Vzlétnutí a přistání parazitoida vyvolává silné nárazové chvění. Vibrationální signály jsou typické pro každé stádium i aktivitu hostitele, ale tyto signály jsou odlišné od abiotických faktorů. Zvibracím může parazitoid získat informace o poloze a chování hostitele. Chemické signály také ovlivňují parazitoida. Jako hlavní zdroj těchto signálů byla určena aminy hostitele. Chemický signál totiž není přímo spojen s hostitelem a jeho produkty (např. trusem), ale parazitoidi využívají vyhledávání rostlinné deriváty.

Chování parazitoida ovlivňuje larvu minujícího hmyzu. Larva vede obranu proti přímému útoku parazitoida, protože je těžké uniknout parazitaci. K úniku využívá larva velké množství min, takže je pro parazitoida obtížné larvu najít.

Úroveň parazitismu ovlivňuje vývojové stádium hostitele a vliv parazitoidů ovlivňuje také rostlinné genotypy. U přednostněvaným stádiem je stádium tissue-feeder. Parazitoid si může vybrat stádium hostitele, které bude parazitovat. Může se rozhodnout mezi napadením již parazitovaného hostitele či napadením zdravého, ale méně preferovaného jedince (sap-feeder). Ukázalo se, že si parazitoid vybere většinou zdravého jedince.

Do interakce parazitoidů vstupují také predátoři. Predátoři mohou populaci parazitoidů nepříznivě ovlivňovat, pokud napadají hostitele po parazitaci nebo pokud odstraní dostupné hostitele.

Parazitaci ovlivňuje také mikroklima. Parazitismus je větší na teplých a suchých místech. V rozložení parazitismu v stromových patrech nebyl nalezený žádný vztah, parazitismus je rozložený rovnoměrně. Parazitoidi jsou vystaveni také nejrizičnějším insekticidům, bylo zjištěno, že se jejich vliv liší mezi parazitoidem a hostitelem.

Minující hmyz napadají parazitoidi se širokým hostitelským okruhem a byly nalezeny i druhy, které zástupce rodu *Phyllonorycter* většinou nenapadají. Důležitým zjištěním je také to, že struktura komunity parazitoidů je ovlivněna i hostitelskou rostlinou.

Znalost prostorové dynamiky a základních mechanismů u přirozených nepřátel může do budoucna přispět k úspěšnější kontrole škůdců. Napadené stromy mohou samy navést parazitoidy k herbivornímu hmyzu (Dorn et al., 1999).

4.Literatura:

- Allen W.R., Trimble R.M., Vickers P.M.** (1992): ELISA Used Without Host Trituration to Detect Larvae of *Phyllonorycter blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae) Parasitized by *Pholetesorornigis* (Hymenoptera: Braconidae). *Environ. Entomol.* **21**:50-56.
- Askew, R.R.; Shaw, M.R.** 1986 , Parasitoid communities: their size structure and development. *Insect parasitoids*. 225-264 pp. In: Waage, J.; Greathead, D.J. (Eds.). Academic Press Inc. (London) Ltd., London, UK. 315 pp.
- Auerbach M., Alberts J. D.** (1992): Occurrence and Performance of the Aspen Blotch Miner, *Phyllonoryctersalicifoliella* , on Three Host-Tree Species. *Oecologia* **89**:1-9.
- Bacher S., Casas J., Dorn S.** (1996): Parasitoid vibrations as potential release stimulus of evasive behaviour in leaf miner. *Physiological Entomology* **21**:33-44.
- Bacher S., Casas J., Wäckers F., Dorn S.** (1997): Substrate vibrations elicit defensive behaviour in leaf miner pupae. *J. Insect Physiol.* **43**:945-952.
- Barrett B. A.** (1994): Within-tree distribution of *Phyllonorycter blancardella* (F.) and *P. crataegella* (Clemens) (Lepidoptera: Gracillariidae) and associated level of parasitism in commercial apple orchards. *Biological Control* **4**:74-79.
- Barrett B. A., Brunner J. F.** (1990): Temporal Distribution of *Phyllonorycter elmaella* (Lepidoptera: Gracillariidae) and Its Major Parasitoid, *Pnigalio flavipes* (Hymenoptera: Eulophidae), in Washington Apple Orchards. *Environ. Entomol.* **19**:362-369.
- Barrett B. A., Brunner J. F.** (1990): Types of Parasitoid-Induced Mortality, Host Stage Preferences, and Sex Ratios Exhibited by *Pnigalio flavipes* (Hymenoptera: Eulophidae) Using *Phyllonorycter elmaella* (Lepidoptera: Gracillariidae) as a Host. *Environ. Entomol.* **19**:803-807.
- Casas J., Bacher S., Tautz J., Meyhöfer R., Pierre D.** (1997): Leaf vibration and air movements in a leaf miner-parasitoid system. *Biological Control* **11**:147-153.
- Casas J., Gurney W. S. C., Nisbet R., Roux O.** (1993): A probabilistic model for the functional response of a parasitoid at the behavioural time-scale. *Journal of Animal Ecology* **62**:194-204.
- Connor E. F., Beck M. W.** (1993): Density-related mortality in *Cameraria hamadryadella* (Lepidoptera: Gracillariidae) at epidemic and endemic densities. *Oikos* **66**:515-525.
- Connor E. F., Taverner M. P.** (1997): The evolution and adaptive significance of the leaf-mining habit. *Oikos* **79**:6-25 [sec. rec. from **Salvo A., Valladares G. R.** (2007): Leaf miner parasitoids and pest management. *Cien. Inv. Agr.* **34**:125-142].
- Djemai I., Casas J., Magal Ch.** (2001): Matching host reaction to parasitoid wasp vibration. *Proceedings: Biological Sciences* **268**:2403-2408.
- Djemai I., Casas J., Magal Ch.** (2004): Parasitoid foraging decisions mediated by artificial vibrations. *Animal Behavior* **67**:567-571.
- Djemai I., Meyhöfer R., Casas J.** (2000): Geometrical games between a host and a parasitoid. *The American Naturalist* **156**:257-265.
- Dorn S., Schumacher P., Abivardi C., Meyhöfer R.** (1999): Global and regional pest insect and their antagonists in orchards: spatial dynamic. *Agriculture, Ecosystems and Environment* **73**:111-118.
- van Driesche R. G., Clark J. M., Brooks M. W., Drummond F. J.** (1985): Comparative Toxicity of Orchard Insecticides to the Apple Blotch Leafminer, *Phyllonorycter crataegella* (Lepidoptera: Gracillariidae), and its Eulophid Parasitoid, *Sympiesis marylandensis* (Hymenoptera: Eulophidae). *J. Econ. Entomol.* **78**:926-932.

- Drummond F. A., van Driesche R. G., Logan P. A.** (1985): Model for the Temperature-dependent Emergence of Overwintering *Phyllonorycter crataegella* (Clemens) (Lepidoptera: Gracillariidae), and its Parasitoid, *Sympiesis marylandensis* Girault (Hymenoptera: Eulophidae). *Environ. Entomol.* **14**:305-311.
- Dutton A., Mattiacci L., Dorn S.** (2000): Learning used as a strategy for host stage location in an endophytic host-parasitoid system. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **94**: 123-132.
- Dutton A., Mattiacci L., Dorn S.** (2000): Plant-derived semiochemicals as contact host location stimuli for a parasitoid of leaf miners. *Journal of Chemical Ecology* **26**:2259-2273.
- Fritz R. S.** (1995): Direct and indirect effects of plant genetic variation on enemy impact. *Ecological Entomology* **20**:18-26.
- Fritz R. S., McDonough S. E., Rhoads A. G.** (1997): Effect of plant hybridization on herbivore-parasitoid interactions. *Oecologia* **110**:360-367.
- Girardo S., Volter L., Tomov R., Quicke D. L. T., Kenis M.** (2007): Variation in parasitism in sympatric population of three invasive leaf miners. *J. Appl. Entomol.* **131**:603-612.
- Godfray H. C. J., Agassiz D. J. L., Nash D. R., Lawton J. H.** (1995): The recruitment of parasitoid species to two invading herbivores. *Journal of Animal Ecology* **64**:393-402.
- Grabenweger G.** (2003): Parasitism of different larval stages of *Cameraria ohridella*. *BioControl* **48**:671-684.
- Gröbler Ch., Lewis O. T.** (2008): Response of native parasitoids to an expanding host. *Ecological Entomology* **33**:453-463.
- Hawkins B. A.** (1994): Pattern and process in host-parasitoid interaction. *Cambridge University Press, Cambridge, UK. 190pp.* [sec. rec. from **Salvo A., Valladares G. R.** (2007): Leafminer parasitoids and pest management. *Cien. Inv. Agr.* **34**:125-142].
- Hering E. M.** (1951): Biology of the Leaf Miners. Dr. W. Junk, The Hague. The Netherlands 420pp. [sec. rec. from **Salvo A., Valladares G. R.** (2007): Leafminer parasitoids and pest management. *Cien. Inv. Agr.* **34**:125-142].
- Maier Ch. T.** (1988): Parasitoid Fauna of Two *Phyllonorycter* spp. (Lepidoptera: Gracillariidae) on Wild Cherries, and Similarity to Fauna of Apple Leafminers. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **81**:460-466.
- Maier Ch. T.** (1992): Seasonal Development, Flight Activity, and Density of *Sympiesis marylandensis* (Hymenoptera: Eulophidae), a Parasitoid of Leaf-Mining *Phyllonorycter* spp. (Lepidoptera: Gracillariidae), in Connecticut Apple Orchards and Forests. *Environ. Entomol.* **21**:164-172.
- Maier C. T.** (2001): Exotic lepidopteran leaf miners in North American apple orchards: rise to prominence, management, and future threats. *BioInvasions* **3**:283-293. [sec. rec. from **Salvo A., Valladares G. R.** (2007): Leafminer parasitoids and pest management. *Cien. Inv. Agr.* **34**:125-142].
- McGregor R.** (1996): Phenotypic selection by parasitoids on the timing of life history in a leaf-mining moth. *Evolution* **50**:1579-1584.
- McGregor R.** (1998): Evolution of life-history timing in a leaf-mining moth: Phenotypic selection in patches with manipulated development time. *Evolutionary Ecology* **12**: 629-642.
- Memmott J., Godfray H. C. J., Bolton B.** (1993): Predation and parasitism in a tropical herbivore community. *Ecological Entomology* **18**:348-352.
- Meyhöfer R., Casas J.** (1999): Vibratory stimuli in host locations by parasitic wasp. *Journal of Insect Physiology* **45**: 967-971 [sec. rec. from **Djemai I., Casas J., Magal Ch.**

- (2004): Parasitoid foraging decisions mediated by artificial vibrations. *Animal behavior* **67**:567-571].
- Meyhöfer R., Casas J., Dorn S.** (1994): Host location by a parasitoid using leafminer vibration: characterizing the vibrational signals produced by the leafmining host. *Physiological Entomology* **19**:349-359.
- Meyhöfer R., Casas J., Dorn S.** (1997): Vibration-mediated interaction in a host-parasitoid system. *Proceedings: Biological Sciences* **264**:261-266.
- Minkenberg O., van Lenteren J.** (1986): The leafminers *Liriomyza bryoniae* and *L. trifolii* (Diptera: Agromyzidae), their parasites and host plants: a review. *Agricultural University Wagenigen Papers* **86**: 1-50. [sec. rec. from **Salvo A., Valladares G.R.** (2007): Leafminer parasitoids and pest management. *Cien. Inv. Agr.* **34**:125-142].
- Navone P.** (2006): Notes on parasitoid of *Phyllonorycter joviella* Constant (Lepidoptera, Gracillariidae), with description of a new species of *Achrysocharoides* Girault (Hymenoptera, Eulophidae). *Mitt. Mus. Nat. kd. Berl., Dtsch. entomol. Z.* **53**:290-297.
- Parrella M.P., Jones V.P.** (1987): Development of integrated pest management strategies in floricultural crops. *Bull. Entomol. Soc. Am.* **33**: 28-34 [sec. rec. from **Salvo A., Valladares G.R.** (2007): Leafminer parasitoids and pest management. *Cien. Inv. Agr.* **34**:125-142].
- Ridgway N. M., Mahr D. L.** (1990): Effect of Host Instar on Successful Parasitism by *Pholetesor ornigis* (Hymenoptera: Braconidae), Parasitoid of *Phyllonorycter blancardella* (Lepidoptera: Gracillariidae). *Environ. Entomol.* **19**:1097-1102.
- Rott A. S., Godfray H.C.J.** (2000): The structure of leafminer-parasitoid community. *The Journal of Animal Ecology* **69**:274-289.
- Salvo A., Valladares G.R.** (2007): Leafminer parasitoids and pest management. *Ciencia e Investigación Agraria* **34**:125-142.
- Sato H.** (1995): Comparison of Community Composition of Parasitoids that Attack Leaf-Mining Moths (Lepidoptera: Gracillariidae). *Environ. Entomol.* **24**:879-888.
- Sato H., Okabayashi Y., Kamijo K.** (2002): Structure and function of parasitoid assemblages associated with *Phyllonorycter* Leafminers (Lepidoptera: Gracillariidae) on deciduous oaks in Japan. *Environ. Entomol.* **31**:1052-1061.
- Spencer, K.A.** (1973): Agromyzidae (Diptera) of economic importance. *Series Ent. 9. Dr. W. Jung. The Hague. The Netherlands. 418pp*. [sec. rec. from **Salvo A., Valladares G.R.** (2007): Leafminer parasitoids and pest management. *Cien. Inv. Agr.* **34**:125-142].
- Stojanović A., Marković Č.** (2005): Parasitoid complex of *Phyllonorycter robiniella* (Clemens, 1859) (Lepidoptera, Gracillariidae) in Serbia. *J Pest Sci* **78**:109-114.
- Valladares, G.R.** Agromyzidae. 2007. En: Biodiversidad de Artrópodos Argentinos Vol. II. Debandi G., Roig S. y L. Claps (eds.) Sociedad Entomológica Argentina Ediciones. In press. [sec. rec. from **Salvo A., Valladares G.R.** (2007): Leafminer parasitoids and pest management. *Cien. Inv. Agr.* **34**:125-142].
- Yarnes Ch. T., Boecklen W.J.** (2006): Abiotic mosaics affect seasonal variation of plant resources and influence the performance and mortality of leaf-miner in Gambel's oak (*Quercus gambelii*, Nutt.). *Ecol Res* **21**:157-163.