

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie



**Petr Stiblík**

Blanokřídlí parazitoidi (Hymenoptera: "Parasitica") a jejich  
dopad na chování hostitelských organizmů

Hymenopteran parasitoids (Hymenoptera: "Parasitica")  
and their impact on hosts species behaviour

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Petr Janšta

Praha, 2011

**Prohlášení:**

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

V Praze, 9.5. 2011

Podpis

## Obsah

1 . Abstrakt .....	4
2 . Úvod .....	5
2.1 . Řád blanokřídlí (Hymenoptera) .....	5
2.2 . Cizopasnictví a vztah cizopasník – hostitel .....	5
3 . Pojmy a jejich definice .....	7
3.1 . Parazit nebo parazitoid? .....	7
3.2 . Behaviorální manipulace .....	7
3.3 . Koinobionti a idiobionti .....	8
4 . Literární přehled .....	9
4.1 . Přímé ovlivnění chování hostitele .....	9
4.1.1 . Skupina rodů Polysphincta .....	9
4.1.1.1. <i>Hymenoepimecis argyraphaga</i> .....	9
4.1.1.2. <i>Hymenoepimecis robertsae</i> a <i>H. bicolor</i> .....	11
4.1.1.3. <i>Hymenoepimecis japi</i> .....	12
4.1.1.4. <i>Hymenoepimecis veranii</i> .....	12
4.1.1.5. <i>Zatypota petronae</i> .....	13
4.1.1.6. <i>Brachyzapus nikkoensis</i> .....	13
4.1.1.7. <i>Reclinervellus</i> spp. ....	14
4.1.1.8. <i>Polysphincta gutfreundi</i> .....	15
4.1.2 . <i>Glyptapanteles</i> sp. ....	15
4.1.3 . <i>Cotesia glomerata</i> .....	16
4.1.4 . <i>Aphidius nigripes</i> .....	17
4.1.5 . <i>Asobara</i> sp. ....	17
4.2 . Nepřímé ovlivnění chování hostitele .....	18
4.2.1 . <i>Chelonus ininitus</i> .....	19
4.2.2 . <i>Glyptapanteles liparidis</i> .....	20
4.2.3 . <i>Cotesia rubecula</i> .....	21
4.2.4 . <i>Leptopilina heterotoma</i> .....	22
4.3 . Ovlivnění parazitoida jiným organizmem .....	22
5 . Shrnutí .....	24
6 . Poděkování .....	26
7 . Použitá literatura .....	27

# 1. Abstrakt

Ovlivňování hostitele parazitem či parazitoidem je v poslední době stále více středem zájmu mnohých vědců. Řada z nich se už neomezuje pouze na popsání změn v chování hostitele, ale zkoumá i jejich fyziologické pozadí. Mnoho prací se zabývá manipulací hostitelským prostředím parazitoidy ze skupiny parazitických blanokřídlých (Hymenoptera: Parasitica). Jedná se především o koinobionty, kteří jsou na své hostitele často silně adaptovaní a hostitelsky specifictí, tudíž se u nich vyvinuly velice sofistikované způsoby, jak svého hostitele ovládat ku svému prospěchu. Tyto vosičky jsou nejen velice diverzifikovaná skupina, ale disponují i stejně rozličnými mechanismy manipulace hostitelem a jeho fyziologií. Někdy parazitoid svého hostitele ovládá téměř jako „vozidlo“ se zásobami potravy, jindy pouze ovlivňuje poměry metabolitů v těle nebo potlačuje imunitní reakce hostitele. Při úspěšném životním cyklu těchto vosiček se však hostitel nerozmnoží a většinou je parazitoidem úplně zkonsumován. Má bakalářská práce je souhrnem informací o této problematice.

Klíčová slova: Hymenoptera, parazitoid, manipulace hostitelem, behaviorální manipulace, Braconidae, Ichneumonidae

## Abstract

Recently, many scientists have been focused on parasite or parasitoid host's manipulation. They don't describe only the changes in host behavior, but they even search for physiological background. Lots of papers dealing with hymenopteran parasitoids (Hymenoptera: Parasitica) host's manipulation have been published. The most studied are strongly adapted and host specific parasitoids, koinobionts. They developed very sophisticated mechanisms to manipulate their hosts for their own benefit. These parasitic wasps are not only very diverse group of the insect, but they even developed various ways to manipulate the hosts and their physiology. Sometimes the parasitoids use their hosts like a „food's vehicle“, sometimes they manipulate just rates of some metabolites or suppress host's immune reaction. If the wasp's life-cycle is successful, the host does not develop to the adult's stage and is often consumed by the parasitoid larve.

Key words: Hymenoptera, parasitoid, host manipulation, behavioral manipulation, Braconidae, Ichneumonidae

## 2. Úvod

### 2.1. Řád blanokřídlí (Hymenoptera)

Za druhově nejbohatší skupinu živočichů je považován kmen členovců, respektive třída hmyzu (Arthropoda: Insecta). Řád blanokřídlých je považován za jeden z druhově nejbohatších hmyzích řádů (Ronquist 1999) a je členěn na dva podřády, a to na šíropasé (Hymenoptera: Symphyta) a štíhlopasé (Hymenoptera: Apocrita). Štíhlopasí jsou pak tradičně dále děleni na žahadlové blanokřídlé (Hymenoptera: Aculeata) a parazitické blanokřídlé (Hymenoptera: Parasitica) (Ronquist 1999).

Zatímco dříve bylo mnoho druhů parazitických blanokřídlých považováno za generalisty, dnes se stále více ukazuje, že některé morfologicky určené druhy parazitoidních vosiček lze pomocí moderních metod rozdělit na několik vysoce specializovaných druhů. Například díky bar-kodové analýze morfologicky určeného druhu *Apanteles leucostigmus* (Ashmead, 1900) (Hymenoptera: Parasitica: Braconidae), parazitoida housenek motýlů, se zjistilo, že se nejedná o jeden druh napadající několik druhů hostitelů, ale že jde o 36 různých hostitelsky vysoce specifických druhů (Smith et al. 2008).

Právě skupině parazitických blanokřídlých (Hymenoptera: Parasitica) a jejich specifickým životním cyklům a mechanismům je tato práce věnována.

### 2.2. Cizopasnictví a vztah cizopasník – hostitel

Nejběžnější životní strategií je u všech organismů cizopasnictví, neboli parazitismus. Téměř každý živočich má svého specifického parazita nebo parazitoida a změny v chování hostitele po napadení parazitem jsou naprosto běžné (Poulin 1995). Pro parazitoidy je velmi důležité, aby jejich hostitel přežil do doby, než oni sami projdou určitým stupněm vývinu. Pokud hostitel zemře dříve, parazitoid umírá také (Fritz 1982).

Dobře prozkoumanými případy těchto interakcí jsou například houba rodu *Ophiocordyceps* (Ascomycota: Hypocreales) (Petch) a mravenec *Camponotus leonardi* (Emery, 1889) (Hymenoptera: Formicidae). Houbou nakažený mravenec se nakonci života pevně zakousne mandibulami do listu na exponovaném místě, houba mu pak proroste hlavou a zároveň je na dobrém místě pro šíření svých spor (Andersen et al. 2009). Velice podobným případem je pak *Entomophthora muscae* (Zygomycota: Entomophthorales) (Cohn, 1856) a moucha *Scathophaga stercoraria* (Diptera: Scathophagidae) (Linnaeus, 1758) (Maitland 1994). Dále pak všeobecně známé *Dicrocoelium dendriticum* (Rudolphi, 1819)

(Platyhelminthes: Trematoda) a mezihostitelský mravenec rodu *Formica* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Formicidae), který se nakazí pozřením cercariemi infikovaného slizu suchozemského plže a je přímo z centrálních ganglií manipulován ku zvýšení pravděpodobnosti přenosu *D. dendriticum* na konečného hostitele (Hohorst & Grafee 1961; Manga-González et al. 2001). Na Floridě je pak k biologickému boji proti obtížnému *Solenopsis invicta* (Buren, 1972) (Hymenoptera: Formicidae) používána moucha *Pseudacteon tricuspis* (Borgmeier, 1925) (Diptera: Phoridae). Mravenec je napaden mimo mraveniště a jsou do něj nakladena vajíčka. Poté se zdržuje pouze v útrokách mraveniště, kde mu hrozí minimální nebezpečí. Nakonec úkryt opouští a po několika hodinách je zabit parazitoidem (Henne & Johnson 2007). Příkladem nejbližším parazitickým blanokřídlým je *Ampulex compressa* (Fabricius, 1781) (Hymenoptera: Ampulicidae) využívající jako zásobu čerstvé potravy pro své potomstvo švába *Periplaneta americana* (Linnaeus, 1758) (Blattaria: Blattidae). Hostitel je samičkou nejprve paralyzován a druhým bodnutím do určené oblasti hlavových ganglií dochází nejprve k intenzivnímu samočištění a následné několikátýdenní hypokinezi, během které je šváb zkozumován zevnitř (Gal et al. 2010; Gal & Libersat 2005; Weisel-Eichler et al. 1999).

Imága parazitických blanokřídlých (Hymenoptera: Parasitica) jsou volně žijící, ale jejich larvy jsou parazitické, a to endo- nebo ektoparazitoidní (Kaeslin et al. 2005c). Protože svého hostitele během svého životního cyklu vždy zabijí, dají se využít při biologické ochraně plodin a zásob. Za pozornost však rozhodně stojí způsoby, jakými jsou tyto živočichové schopni nakládat se svým hostitelem. V zájmu vlastního přežití a zvýšení fitness ovlivňují chování či fyziologické pochody hostitele. Jde například o pozorovatelné netypické chování hostitele, kterým tak prokazatelně zvyšuje fitness svého parazitoida nikoli sebe sama (Eberhard 2000a; Fincke et al. 1990; Grosman et al. 2008; Matsumoto 2009). Dále pak změny metabolismu vedoucí například k větší agregaci zásobních látek, nebo naopak jejich rozkladu na rychle využitelné metabolity, kterými se pak cizopasník živí (Kaeslin et al. 2005c). V neposlední řadě změny ve fyziologii imunitních reakcí, které pak neohrožují vajíčka nebo larvy parazitoida (Rizki et al. 1990). Změny mohou být navozeny přímo vyvíjejícími se larvami či samicí kladoucí vajíčka do hostitele. Nepřímo pak mohou být vyvolány různými symbiotickými viry parazitoida.

To se souhrnně označuje jako behaviorální manipulace a právě tímto fenoménem životních strategií parazitoidů se ve své bakalářské práci zabývám.

## **3 . Pojmy a jejich definice**

### **3.1 . Parazit nebo parazitoid?**

Definice pojmů parazit a parazitoid je různými autory chápána různě (Eggleton & Gaston 1990; Zelmer 1998). V druhé polovině 19. století definoval německý zoolog Karl Georg Friedrich Rudolf Leuckart parazitismus jako vztah využívání jednoho organismu (hostitele) jakožto habitat a zdroj potravy druhým organismem (parazitem). Podle Poulina (2007, p.5-6) je dnes parazit všeobecně chápán jako organismus žijící uvnitř nebo vně hostitele, živící se hostitelem, vykazující určitý stupeň adaptace na hostitele a působící hostiteli škodu. Pokud škoda vede ke smrti hostitele, je pak takový organismus většinou označován jako parazitoid. Kuris (1974) pokládá za parazitoidy i kastrátory. Podle něj jde o reprodukční smrt a pro přenos genů do další generace tak nevidí žádný rozdíl mezi smrtí a kastrací. Mezi parazitoidy by pak patřili například i korýši rodu *Sacculina* (Thompson, 1836). Podle jiných se však parazitoidi nevyskytují v jiných skupinách než ve třídě hmyzu (Gauld & Bolton 1988; Price 1984). Gauld & Bolton (1988) tvrdí, že hostitelé parazitoidů jsou omezeni pouze na kmen členovců (Arthropoda). Problémem přesné definice parazitoida je, že vztahy s hostiteli jsou rozličné a komplikované. Přesná a striktní definice nezahrne všechny relevantní vztahy. Naopak příliš obecná definice může pojmut i vztahy irelevantní (Eggleton & Gaston 1990). Sám bych pro účel této práce definoval parazitoida jako organismus, jehož juvenilní stádium se vyvíjí na nebo uvnitř hostitele, jímž se živí, a hostitele nakonec přímo či nepřímo usmrtí.

### **3.2 . Behaviorální manipulace**

Parazitoidi často ovlivňují chování hostitele, ve smyslu behaviorální manipulace. Někteří si myslí, že hlavním cílem behaviorální manipulace je snížení predačního tlaku na parazitoida (Tanaka & Ohsaki 2006), ovšem cílem může být i změna vnitřního prostředí hostitele, například snížením příjmu potravy (Kaeslin et al. 2005c). Ne každou změnu chování způsobenou parazitací lze však považovat za behaviorální manipulaci. Behaviorální manipulace hostitelem je adaptací parazitoida na hostitele. Aby se změna v chování hostitele mohla považovat za adaptaci parazita, musí zvyšovat fitness nebo pravděpodobnost přenosu parazita či parazitoida, nikoli hostitele (Poulin 2007, p.115-120). Zda se jedná o behaviorální manipulaci nebo pouze o reakci hostitele na parazitaci není vždy snadné určit. Také není vždy jasné, zdali je parazitace příčinou nebo následkem odlišného chování (Grosman et al. 2008; Poulin 1995).

### 3.3 . Koinobionti a idiobionti

Parazitoidi využívají hostitele dvěma způsoby. Podle toho se dělí na koinobionty a idiobionty. Idiobionti svého hostitele usmrcují nedlouho po napadení a ihned ho konzumují. Koinobionti se vyvíjejí uvnitř nebo na hostiteli, který žije a stále se krmí a vyvíjí (Kaeslin et al. 2005c). Podle Rotta a Godfraye (2000) jsou idiobionti často ektoparazitoidi. Vybírají si hostitele přiměřeně velkého, poskytujícího dostatek potravy pro vývin potomstva. Koinobionti jsou naprotitomu často endoparazitoidi. Zůstávají v těle hostitele, zatímco hostitel se dále krmí a vyvíjí. Parazitoid je pak limitován zdroji v hemolymfě hostitele (Schopf & Steinberger 1996). Larvy koinobiontního endoparazitoida se pak musí vypořádat s buněčnou imunitní odpovědí hostitele. Koinobionti tak bývají často hostitelsky specifičtí, naprotitomu idiobionti jsou většinou generalisté (Rott & Godfray 2000). Během koevoluce koinobiontních parazitoidů a jejich hostitelů, během jejich „závodů ve zbrojení“ (*Arm races*, Dawkins & Krebs 1979), se tak vyselektovaly i zajímavé a komplexní mechanismy ovlivňování hostitele parazitoidem, které prokazatelně zvyšují fitness parazitoida.



## 4. Literární přehled

### 4.1. Přímé ovlivnění hostitele

Do této kategorie jsou zařazeny případy, kdy je hostitelský organizmus ovlivněn přímo parazitoidem. Změny v chování a fyziologii hostitele může zapříčinit samička kladoucí vajíčka, její potomstvo během svého vývinu nebo může nastat kombinace obojího. Jde především o manipulaci nervovým systémem (Libersat et al. 2009).

#### 4.1.1. Skupina rodů *Polysphincta*

Skupina rodů *Polysphincta* je složena ze všech rodů tribu *Polysphinctini* a jednoho rodu z tribu *Ephialtini* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae). Všichni zástupci této parafyletické skupiny využívají jako hostitele pro své larvy volně žijící pavouky (Gauld & Dubois 2006).

##### 4.1.1.1. *Hymenoepimecis argyraphaga*

Mezi nejlépe prostudovaný případ behaviorální manipulace patří vztah lumka *Hymenoepimecis argyraphaga* (Gauld, 2000) (Hymenoptera: Ephialtini) a jeho hostitele, pavouka *Leucauge argyra* (Walckenaer, 1842) (Araneae: Tetragnathidae). Tímto vztahem se ve svém výzkumu velice podrobně zabývá Eberhard (2000a,b; 2001). Celý rod *Hymenoepimecis* (Viereck, 1912) má velice podobný životní cyklus, ale pouze *H. argyraphaga* ovlivňuje svého hostitele tak přímo, náhle a přesně (Eberhard 2000a). Nad ostatními případy z rodu *Hymenoepimecis* se pozastavím na konci této části.

*H. argyraphaga* je koinobiontní ektoparazitoid. Larva se vyvíjí na dorzální straně abdomenu pavouka a živí se jeho hemolymfou vytékající ze zranění, která mu mandibulami způsobí již první instar. K ovlivnění chování hostitele zde dochází už při setkání oplodněné samičky a budoucího hostitele *L. argyra* (Araneae: Tetragnathidae). Pavouk je napaden z letu a kladélkem je mu do přední části hlavohruď, často přímo do ústního otvoru, vpraven jed, který ho paralyzuje na 5-10 minut. Během této doby samička „přilepí“ vajíčko na dorzální stranu anteriorní části abdomenu. Larva lumka se vylíhne 48 -72 hodin po naklazení (Eberhard 2000b). Pavouk se chová normálně po dalších 7-14 dní. Staví si denně „lapací“ pavučinu a loví kořist (Eberhard 2001). Během této doby se larva živí a dospívá do dalších instarů. Zajímavé je, že kromě ekdyze larvy může během doby parazitace dojít i ke svlékání pavouka. Nicméně ekdyze neproběhne právě na dorzální straně abdomenu, kde se larva živí. Je pravděpodobné, že tomu velmi přispívají jizvy a sražená hemolymfa v místě parazitace (Eberhard 2000b). Larva je schopná manipulovat i krvácením hemolymfy. Při přechodu

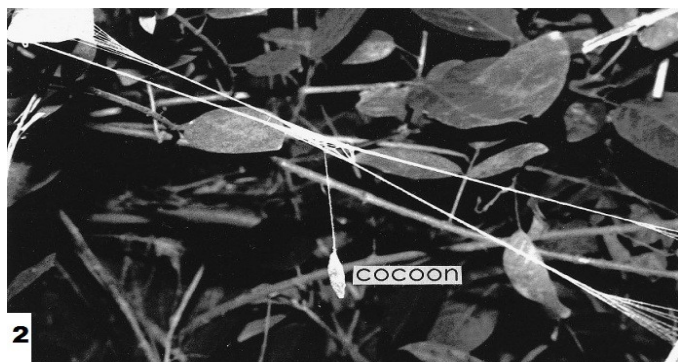
z prvního do druhého instaru si larva vybuduje ze sražené hemolymfy, zbytků vaječného obalu a z předchozích svleček takzvané „sedlo“ (Nielsen 1923; Eberhard 2000b), díky kterému se pak dále udrží na abdomenu pavouka. K tomu je potřeba rozsáhlejšího krvácení a hemolymfa se musí srážet pomaleji, než je běžné. Dá se tedy předpokládat, že larva přidá do pavoukovy hemolymfy látku zpomalující koagulaci (Eberhard 2000b).

Poslední den svého života postaví pavouk z rána ještě jednu normální „lapací“ pavučinu (Eberhard 2000b). Naopak časně z večera začne snovat pavučinu na první pohled zcela nepodobnou pavučinám určeným k lovu. Nicméně právě tato pavučina, určená pro kokon parazitoidea, je vytvořena mnohonásobným opakováním několika prvních úkonů při stavbě normální pavučiny (Eberhard 2000a). Na stavbě „kokonové“ pavučiny stráví pavouk zbytek svého života, tedy do časného rána dalšího dne. Celý další den se larva krmí vysáváním mrtvého pavouka, kterého nakonec z pavučiny shodí, aby se následně dalšího večera mohla vykrmená zavěsit na „kokonovou“ pavučinu a usnovat si vlastní kokon, po čtyřech dnech se v něm zakuklit a po dalších sedmi dnech se vylíhnout jako dospělec. (Eberhard 2000a,b; 2001).

Jaký je ovšem mechanismus behaviorálních změn u pavouka a jaký má vůbec „kokonová“ pavučina smysl? Eberhard (2000a,b; 2001) se domnívá, že k ovlivnění chování pavouka dochází infúzí látek produkovaných larvou *H. argyraphaga* během posledního dne života hostitele. Pavouk je s největší pravděpodobností zabit infúzí látek od larvy parazitoidea po dokončení „kokonové“ pavučiny. Napovídají to pokusy při nichž byly během posledního večera experimentálně odstraněny larvy *H. argyraphaga*. Pavouci přežili (Eberhard 2000a,b). Tyto pokusy však také prokázaly, že látky aplikované larvou *H. argyraphaga* hostiteli mají rychle působící a dlouhotrvající účinek. Pokud byly larvy odstraněny během dne, pavouci si nadále budovali normální „lapací“ pavučiny (Obr. 1). Pokud však byly larvy odstraněny večer před stavbou „kokonové“ pavučiny nebo během stavby, pavouci přežili, ve většině případů dostavěli typickou „kokonovou“ pavučinu (Obr. 2) a následujícího dne nebyli schopni postavit normální „lapací“ pavučinu. Někteří dokonce postavili opět „kokonovou“ pavučinu. Většinou však byla následující pavučina pouze hodně degenerovanou verzí normální pavučiny (Eberhard 2001).

Důvodů pro takovouto manipulaci chováním hostitele *L. argyra* během životního cyklu parazitoidea *H. argyraphaga* může být několik. Ochrana proti hyperparazitismu se zdá nepravděpodobná, protože vrstva kokonu je natolik tenká, že je pod ní kuklicí se larva vidět (Eberhard 2001). Hodnoty naměřené v terénních testech navíc ukázaly, že míra

hyperparazitismu je poměrně nízká (Eberhard 2000b). Modifikované pavučiny ovšem vykazují větší odolnost proti fyzikálním jevům, například proti dešti a větru. Je tak možné, že larva ke svému vývoji potřebuje určité podmínky. Fincke et al. (1990) zaznamenali, že u příbuzného druhu *Hymenoepimecis robertsae* (Gauld, 1991) (Hymenoptera: Ephialtini) nedošlo k vylíhnutí dospělé z kukly pokud byl kokon i s pavučinou pavouka *Nephila clavipes* (Linnaeus, 1767) (Araneae: Tetragnathidae) sražen silným deštěm. O přesných příčinách se však nezmiňují. Seyahooei et al. (2009) tvrdí, že výběr místa pro kuklu je velice důležitý, protože imobilní stádium je velice zranitelné vůči plísním, vyschnutí, predaci a parazitismu případně hyperparazitismu. Optimalizace času a místa je tedy pro kuklicí se hmyz zásadní.



**Obr.1** ▲ Lapací pavučina neparazitovaného pavouka *Leucauge argyra* (Eberhard 2001)

◀ **Obr. 2** Modifikovaná kokonová pavučina pavouka *Leucauge argyra* se zavěšeným kokonem *Hymenoepimecis argyraphaga* (Eberhard 2001)

#### 4.1.1.2 . *Hymenoepimecis robertsae* a *H. bicolor*

Gonzaga et al. (2010) sledovali změny chování a stavby sítí pavouka *Nephila clavipes* způsobené parazitoidy *Hymenoepimecis robertsae* (Gauld, 1991) a *H. bicolor* (Brulle, 1846) (Hymenoptera: Ephialtini). Dále pak porovnali odolnosti „kokonových“ pavučin s normálními. „Kokonové“ pavučiny obsahují méně spirálních vláken a jsou o něco menší. Tím snižují riziko poškození letícím hmyzem nebo padajícími organickými zbytky (listím). Zároveň je tak zmenšen i povrch na který může působit vítr nebo na kterém se může například kondenzovat vodní pára. Gonzaga et al. (2010) tak potvrdili, že změny ve stavbě pavučiny indukované parazitoidem zvyšují jejich odolnost vůči těmto vlivům.

Testem s hladovějícími pavouky pak Gonzaga et al. (2010) přinesli argumenty proti alternativní teorii, že změny ve stavbě sítí jsou pouze následkem oslabení napadeného hostitele (Gonzaga & Sobczak 2007). Dále byla nastíněna teorie možné obrany hostitele proti parazitoidní larvě. Zaznamenán byl případ, kdy mladá samička *N. clavipes* s přilepeným

vajíčkem parazitoidea prošla ekdyzí, ačkoli to podle hubeného zdečku ještě neměla zapotřebí (Gonzaga et al. 2010).

Stejně jako uvádí Eberhard (2000a), že „kokonová“ pavučina pro *H. argyraphaga* je složena z mnohonásobných repetitivních počátků stavby „lapací“ pavučiny, tak i Gonzaga et al. (2010) poukazují, že „kokonová“ pavučina je až nápadně podobná pavučině, kterou *N. clavipes* používá při svlékání. Bylo také zaznamenáno, že indukované změny u *N. clavipes* se objevují postupně dva až tři dny před smrtí hostitele, na rozdíl od *L. argyra* (Araneae: Tetragnathidae), kde ke změnám dochází náhle (Eberhard 2000a,b; Gonzaga et al. 2010).

#### 4.1.1.3 . *Hymenoepimecis japi*

Při popisování nových druhů rodu *Hymenoepimecis* pozorovali Sobczak et al. (2009) pavouka *Leucauge roseosignata* (Araneae: Tetragnathidae) parazitovaného parazitoidní vosičkou *Hymenoepimecis japi* (Sobczak, Loffredo, Pentead-Dias & Gonzaga, 2009) (Hymenoptera: Ephialtini). Kromě popisu morfologického vymezení druhu uvádí také životní cyklus a dopady na chování pavouka. Ten je velice dobře srovnatelný s výše uvedeným případem *H. argyraphaga*. Larva je přichycena k dorzální straně abdomenu a saje hemolymfu. Než dospěje do posledního larválního instaru, vykazuje hostitel normální chování včetně budování „lapací“ pavučiny. Pozorován byl poslední instar larvy sající hemolymfu mrtvému pavoukovi na speciální „kokonové“ pavučině. Ta se na rozdíl od „lapací“ pavučiny skládala pouze ze tří velice pevných vláken sbíhajících se v jednom místě a pravděpodobně byla, stejně jako u *L. argyraphaga*, postavena několikanásobným opakováním počáteční fáze budování pavučiny. Larva si pak kokon zavěsila pod tímto místem pavučiny (Sobczak et al. 2009).

#### 4.1.1.4 . *Hymenoepimecis veranii*

Druh *Hymenoepimecis veranii* (Loffredo and Pentead-Dias, 2009) (Hymenoptera: Ephialtini) (Sobczak et al. 2011) byl pozorován na hostiteli *Araneus omnicolor* (Keyserling, 1893) (Araneae: Araneidae) (Gonzaga & Sobczak 2007). *A. omnicolor* si kromě „lapací“ pavučiny ze svých vláken buduje v blízkosti také úkryt pod ohnutým listem. Po napadení parazitoidem však byla popsána pouze defektní nebo zcela chybějící „lapací“ pavučina. Tento fakt však Gonzaga & Sobczak (2007) přisuzují spíše vyčerpání hostitele následkem parazitace než cílené manipulaci hostitelským organizmem. Sami však později přicházejí s argumenty proti této teorii (Gonzaga et al. 2010). Larva *H. veranii* si svůj kokon utká v pavučině úkrytu mrtvého hostitele, kde je kryta ohnutým listem.

#### 4.1.1.5 . *Zatypota petronae*

Podobně vypadá i vztah lumka *Zatypota petronae* (Gauld, 1991) (Hymenoptera: Polysphinctini) a hostitele *Theridion evexum* (Keyserling, 1884) (Araneae: Theridiidae). Pavouk také buduje v blízkosti „lapací“ pavučiny úkryt umístěný pod ohnutým listem. Vajíčko je hostiteli „přilepeno“ na anteriorní část abdomenu potom, co je hostitel napaden před svým úkrytem a paralyzován. Larva po vylíhnutí saje hemolymfu a bylo popsáno i budování „sedla“ při přechodu do druhého instaru a jeho odstranění po usmrcení pavouka (Weng & Barrantes 2007). Pavouk přestává lovit kořist, která se zachytí na lepkavých vláknecích „lapací“ pavučiny, když larva dospěje k závěru předposledního instaru. Lepkavost nových vláken silně poklesne. Poslední instar larvy se na mrtvém pavoukovi živí asi osm hodin a pak si v jeho úkrytu utká kokon (Weng & Barrantes 2007). Bylo pozorováno tvoření nadpočetných nelepivých vláken ve vchodu do úkrytu i uvnitř úkrytu. Evidentně bránila potencionálním predátorům v přístupu ke kokonu, který si larva uvnitř usnovala (Weng & Barrantes 2007).

#### 4.1.1.6 . *Brachyzapus nikkoensis*

Hostitelem vosičky *Brachyzapus nikkoensis* (Uchida, 1928) (Hymenoptera: Polysphinctini) je pavouk *Agelena limbata* (Thorell, 1897) (Araneae: Agelenidae), který si staví trychtýřové tunelové úkryty. Nepoužívá lepivá vlákna, ale hbitě útočí na kořist, která se mu nachvílí zamotá do vláken u ústí jeho příbytku. Na stropní část tunelu používá poněkud jiná, pevnější vlákna, která brání zhroucení úkrytu nápirem napadaných organických zbytků. Svůj příbytek neustále udržuje a opravuje. Stačí jen několik dní bez údržby a tunel se zhroutí (Matsumoto 2009).

Pavouk je zpravidla napaden u vchodu do svého příbytku, kam je vylákan parazitoidem *B. nikkoensis* v domnění, že se jedná o neopatrnou kořist. Stejně jako v předchozích případech je pavouk napaden a paralyzován bodnutím. Vajíčko je nakladeno na zadní část dorzální strany hlavohrudi (Matsumoto 2009). Larva se vylíhne a postupně se vyvíjí na pavoukovi, sajíc jeho hemolymfu. Pavouk vykazuje normální chování včetně lovu a údržby svého příbytku až do doby, kdy se larva parazitoida vyvine do předposledního instaru (Matsumoto 2009). Tehdy pavouk pod vlivem larvy přehradí východy z úkrytu odolnými vlákny, která běžně používá k vystužení „stropu“ svého příbytku. Poté zůstává ve své vlastní hrobce nehybný, dokud ho neobyčejně rychle rostoucí larva posledního instaru během dvou dní úplně nevysaje a neutká si vlastní kokon, ve kterém se zakuklí (Matsumoto 2009). Pavučiny blokující východy označuje Matsumoto (2009) jako „závoje“. Doba kuklení

*B. nikkoensis* je dostatečně dlouhá na to, aby se během ní strop neudržovaného úkrytu prolomil a dospělý jedinec jej mohl po vykuklení bez problému opustit (Matsumoto 2009).

Jak velký význam pro vývin larvy v dospělce má tato manipulace hostitelským chváním studoval Matsumoto (2009) ve svém experimentu, kdy odstraňoval pinzetou „závoje“ utkané pavoukem ve vchodu do svého úkrytu. Výsledky následně porovnal s kontrolními úkryty napadených pavouků, kde se „závoji“ nebylo manipulováno. Zjistil, že význam je značný. Z 29 hnízd obsahujících larvu parazitoida, pavouka a „závoje“ přehrazující východy byly z devatenácti „závoje“ odstraněny. Ve čtyřech z devatenácti manipulovaných hnízd se larvě podařilo dokončit vývoj v dospělce. Ve třinácti případech nebyly nalezeny žádné stopy po kokonu, larvě nebo pavoukovi. V jednom případě byl nalezen kokon se zbytky larvy a s mravencem *Leptothorax congruous* (Smith, 1874) (Hymenoptera: Formicidae) uvnitř. Ve zbývajícím případě byl nalezen kokon probodaný malými nepravidelnými dírkami se zbytky po kukle, larvě nebo možná dospělém jedinci uvnitř. V devíti z deseti kontrolních hnízd došlo k úspěšnému vývinu z larvy v dospělce. Z toho je patrné, že donucení pavouka ke stavbě „závoju“ ve vchodech do jeho příbytku je pro úspěšný životní cyklus *B. nikkoensis* zásadní (Matsumoto 2009).

#### 4.1.1.7 . *Reclinervellus* spp.

*Reclinervellus tuberculatus* (Uchida, 1932) a *R. masumotoi* (Matsumoto & Konishi, 2007) (Hymenoptera: Polysphinctini) jsou parazitoidi atakující stejný druh pavouka *Cyclosa octotuberculata* (Karsch, 1879) (Araneae: Araneidae). *C. octotuberculata* je pavouk budující dvourozměrné „lapací“ pavučiny s jednogeneračním cyklem ročně, přezimující jako nedospělý jedinec. *R. tuberculatus* klade vajíčka a dorzo-laterální stranu anteriorní části abdomenu hostitele, *R. masumotoi* klade vajíčka na dorzální stranu posteriorní části zadečku. Ke kladení dochází stejně jako u ostatních Polysphincta. Pavouk je paralyzován vpravením toxinů kladélkem do hlavohrudi a vajíčko je „přilepeno“ na hostitele z konce abdomenu samičky (Matsumoto & Konishi 2007). Životní cyklus je detailněji prozkoumán pouze u *R. tuberculatus*. Jedna generace přezimuje ve stádiu larvy na hostiteli. Na jaře předposlední instar larvy indukuje stavbu „kokonové“ pavučiny a poslední instar pavouka zabije a vysaje. Tento cyklus je *R. tuberculatus* schopen opakovat ještě dvakrát během sezóny, ovšem mnohem rychleji. „Kokonová“ pavučina je modifikovaná s redukcí spirálních vláken a repetice vlákna radiálních, vykazuje tak vyšší odolnost proti okolním vlivům.

#### 4.1.1.8 . *Polysphincta gutfreundi*

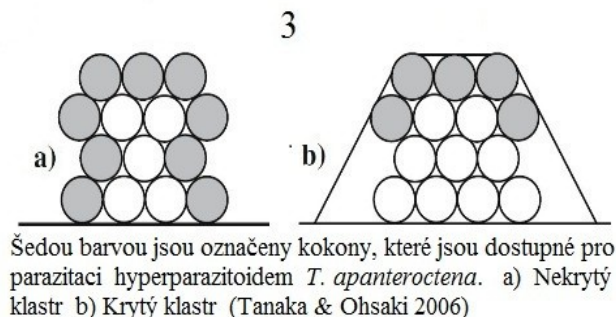
*Polysphincta gutfreundi* (Gauld, 1991) (Hymenoptera: Polysphinctini) využívá jako hostitele pavouka *Allocyclosa bifurca* (McCook, 1887) (Araneae: Araneidae). Pavouk je paralyzován vpravením jedu do hlavohrudí a vajíčko je přilepeno na dorzální stěnu abdomenu. Jeho vývin pokračuje v podstatě stejně jako u ostatních zástupců tribu Polysphinctini. Během vývinu prvních larválních stádií nejeví pavouk žádné změny v chování. Několik dní před smrtí pavouk začíná stavět modifikované síť. Vícekrát opakuje radiální spoje a vynechává spirální lepivá vlákna. Častěji do modifikované pavučiny zabudovává stabilimentum. Předposlední instar larvy nakonec pavouka usmrtí a vysaje. Poslední instar larvy si pak na modifikované „kokonové“ pavučině zavěsí kokon a zakuklí se v něm (Eberhard 2010). Možné účely stavby stabiliment, někdy označovaných jako dekorace, u neparazitovaných pavouků shrnuje Herberstein et al. (2000). Častější budování stabilimenta na „kokonové“ pavučině u *A. bifurca* přisuzuje Eberhard (2010) možné kamufláži kokonu před predátory nebo hyperparazitoidy. Porovnání úspěšně ukončeného vývoje *P. gutfreundi* v kokonech na „kokonových“ pavučinách se stabilimentem a bez něj však nebylo provedeno.

#### 4.1.2 . *Glyptapanteles* sp.

Housenka motýla *Thyriniteina leucocerae* (Rindge) (Lepidoptera: Geometridae) slouží jako zásoba potravy pro larvy a „bodyguard“ pro kukly parazitoida druhu *Glyptapanteles* sp. (Hymenoptera: Braconidae). Samička vosičky naklade vajíčka do prvního nebo druhého instaru housenky. Po parazitaci housenka nevykazuje žádné pozorovatelné změny chování. Teprve ve čtvrtém nebo pátém instaru hostitele, kdy larvy parazitoida dorostou do posledního instaru, se housenka přestane hýbat a její útroby opustí zhruba 80 larev (Grosman et al. 2008). Ty si vytvoří kokon a zakuklí se poblíž housenky na větvičce nebo listu. Housenka se nadále nekrmí a neopouští zakuklené larvy. Při vyrušení vykazuje agresivní chování prudkými pohyby přední části těla. Umírá až po vykuklení dospělců (Janssen et al. 2010). Prokazatelně tak snižuje úmrtnost na následky predace generalistickými predátory, jako jsou mravenci nebo dravé ploštice. Na míru hyperparazitismu však manipulovaná housenka nemá vliv (Grosman et al. 2008). Protože housenka zhruba dva týdny po parazitaci nevykazuje změny chování, je behaviorální manipulace přisouzena larvám parazitoida, nikoli samičce kladoucí vajíčka. Zkoumání housenek po zakuklení larev prokázalo přítomnost jedné až dvou živých larev v housence (Grosman et al. 2008). Lze tak předpokládat podobný model mozkové manipulace jako u *Dicrocoelium dendriticum* a mravenčího mezihostitele (SurrIDGE 2008).

### 4.1.3 . *Cotesia glomerata*

Vosička *Cotesia glomerata* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Braconidae) je parazitoid housenek běláška zelného *Pieris brassicae* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Pieridae). Lokální populaci motýla je schopna snížit až o 100% (Laing & Levin 1982). *C. glomerata* se snaží vyhnout hyperparazitismu ze strany chalcidky *Trichomalopsis apanteroctena* (Crawford, 1911) (Hymenoptera: Pteromalidae), a proto manipuluje chováním svého hostitele. Do prvního až třetího instaru hostitelské housenky *P. brassicae* bývá nakladeno přibližně 25 vajíček (Harvey et al. 2003), záleží však na roční době (Pörschmann & Spieth 2011). Z vajíček se vylíhnou larvy, které se živí a vyvíjejí v hostitelské hemolymfě. Po vylezení z housenky okamžitě zakládají agregaci svých kokonů, takzvané kokonové klastry (Brodeur & Vet 1994; Tanaka & Ohsaki 2006). Housenka umírá po několika málo dnech (Harvey et al. 2003), během kterých se zdržuje poblíž kokonového klastru a pokryje jej ochranou vrstvou vlákna. Takovýto povlak nemá výrazné ochranné vlastnosti proti větším predátorům, nicméně snižuje hyperparazitaci od chalcidek *T. apanteroctena* (Tanaka & Ohsaki 2006). Hyperparazitaci jsou vždy vystaveny kokony při okraji klastru, protože na kokony uvnitř klastru nedosáhne kladélko *T. apanteroctena*. Pokrytí kokonového klastru ochranným povlakem vytváří prostory mezi povlakem a kokonovým klastrem, což je na překážku kladení vajíček hyperparazitoida (Obr.3) (Tanaka & Ohsaki 2006). Tanaka & Oshaki (2009) pak zkoumali také vliv přítomnosti živé housenky na úspěšnost dospívání *C. glomerata* v laboratoři i volně v přirozených podmínkách. Zjistili, že doba strávená kladením vajíček *T. apanteroctena* do kokonů *C. glomerata* byla prokazatelně kratší v přítomnosti živé housenky. Důvodem je agresivní chování housenky vůči přítomnosti jiných živočichů a vůči podráždění (Tanaka & Ohsaki 2006). Pokud předpokládáme, že ochranný povlak zhoršuje schopnost *T. apanteroctena* rozpoznat kvalitu jednotlivých kokonů v klastru, přispívá tato kombinace k výraznému zvýšení fitness *C. glomerata* (Tanaka & Ohsaki 2006; 2009). Prokazatelně je tak vyšší pravděpodobnost úspěšného vývinu v dospělce *C. glomerata* pokud je přítomna živá hostitelská housenka (Tanaka & Ohsaki 2009). Zde narážíme také na zajímavý trade-off . Čím více vajíček parazitoida *C. glomerata* je do housenky nakladeno, tím kratší dobu po vylezení parazitoidních larev hostitelská housenka přežije. „Nehlídá“ pak u klastru kokonů dostatečně dlouho a nemusí ani dojít k vytvoření ochranného povlaku (Tanaka & Ohsaki 2009).





#### 4.1.4 . *Aphidius nigripes*

Mšice *Macrosiphium euphorbiae* (Thomas, 1878) (Hemiptera: Aphididae) je hostitelem parazitoida *Aphidius nigripes* (Ashmead, 1901) (Hymenoptera: Braconidae). Samička klade do mšice pouze jedno vajíčko. Vyvíjející se larva konzumuje vnitřnosti mšice a na konci jejího larválního vývoje zbude ze mšice pouze kutikula, ve které se larva zakuklí (Brodeur & McNeil 1992). Během vývoje larva parazitoida svým hostitelem manipuluje. Pokud jsou vnější podmínky nepříznivé, larva vstoupí do diapauzy a mšice vyhledá bezpečný úkryt mimo hostitelskou rostlinu bramboru *Solanum tuberosum* (Linnaeus, 1753) (Scrophulariales: Solanaceae), ve kterém je larvou parazitoida „mumifikována“ (Brodeur & McNeil 1989). Pokud jsou však podmínky příznivé, larva nevstupuje do diapauzy, mšice opouští kolonii 24 až 36 hodin před smrtí a je „mumifikována“ většinou na horní straně listů, obvykle ve spodní části rostliny bramboru (Brodeur & McNeil 1989). Brodeur & McNeil (1992) se domnívají, že tato manipulace snižuje míru hyperparazitismu. Provedli proto pokus, ve kterém porovnávali parazitované mšice, které byly „mumifikovány“ na spodní straně listu a na vrchní straně listu. Ze tříletého pokusu jim vyšel pouze jeden rok signifikantně. Larvy v mšicích na svrchních stranách listů trpěly hyperparazitismem méně. Celková mortalita vyšla prokazatelně nižší pro larvy zakuklené ve mšicích na svrchní straně listu po celé tři roky.

#### 4.1.5 . *Asobara spp.*

Seyahoei et al. (2009) zkoumali rozdíly v místě kuklení u *Drosophila melanogaster* (Meigen, 1830) (Diptera: Drosophilidae) ve spojitosti s parazitací lumčičky rodu *Asobara* a vlhkostí. Pokusy byly provedeny v nádobách, které měly ve spodní části větší vlhkost než v horní části. Největší rozdíl oproti neparazitovaným kontrolám se objevil u druhu *A. citri* (Fischer, 1963) (Hymenoptera: Braconidae), který se kuklil výše, a druhu *A. tabida* (Nees, 1834) (Hymenoptera: Braconidae), který se v chovné nádobě kuklil níže. Autoři předpokládají, že jde o cílenou manipulaci hostitelem, protože *A. citri* a *A. tabida* se v přírodě nacházejí v prostředích s různou vlhkostí a jejich vývin je na takové podmínky adaptován. Tomu napovídají i výsledky získané pokusem, při němž byly parazitované kukly *D. melanogaster* v nádobách přemísťovány na místa s jinou vlhkostí. To prokazatelně snížilo pravděpodobnost úspěšného dokončení životního cyklu parazitoida. Manipulaci kuklením larvy *D. melanogaster* přisuzují Seyahoei et al. (2009) ovlivňování „for-genů“ hostitele. „For-geny“ ovlivňují chování hostitelských larev. Vyskytují se ve dvou alelách a rozlišují tak larvy na pohyblivé při krmení (rovers) a nepohyblivé při krmení (sitters) (Sokolowski 1980). „Rovers“ se oproti „sitters“ nejen více pohybují, ale také se zpravidla výše kuklí.

## 4.2 . Nepřímé ovlivnění hostitele

Do této kategorie patří především případy, kdy hostitel není ovlivněn přímo samotným parazitoidem a jeho produkty. Jde především o manipulaci imunitním systémem, endokrinním systémem nebo metabolismem. Tyto změny mohou být indukovány například symbiotickými viry parazitoidea nebo symbiotickými bakteriemi aplikovanými parazitoidem zpravidla při kladení vajíček. Stresové reakce na parazitaci bezesporu hostitele také ovlivňují, nicméně nejsou důkazy, že by prokazatelně zvyšovaly fitness parazitoidea, a proto se nedají považovat za adaptaci parazitoidea na hostitele.

Koinobiontní endoparazitoidi z čeledí Ichneumonidae a Braconidae používají k ovlivnění hostitelského prostředí mimo jiné i symbiotické viry. Ty jsou fylogeneticky rozděleny stejně jako vosičky na Ichnoviry a Bracoviry (Federici & Bigot 2003). Jedná se o polydnaviry, které se množí ve speciálních buňkách vaječnicků samičky (Asgari et al. 1996; Kaeslin et al. 2005b) a jsou aplikovány při kladení vajíček společně s proteiny jedových žláz, které po omezenou dobu zajišťují pasivní ochranu vajíčka před imunitní reakcí hostitele. Jsou naprosto zásadní pro úspěšný životní cyklus parazitoidea (Asgari & Schmidt 1994).

V recentních zdrojích jsou polydnaviry často označovány jako symbiotické viry s dsDNA genomem, které se replikují a enkapsidují ve speciálních buňkách endoparazitických vosiček. Jejich DNA je přenášena vertikálně jako provirus a polydnaviriony jsou vpraveny do hostitele. Zde infikují většinou hemocyty, ve kterých je pak exprimován polydnavirový genom (Federici & Bigot 2003). Federici & Bigot (2003) si však myslí, že takovéto symbiotické viry už v podstatě žádnými viry nejsou. Podle nich jde spíše o organelový systém, který se z virů vyvinul a který produkuje takzvané suppressony. Rovnou navrhuje i jeho popis.

„Endoparazitické vosičky potlačují hostitelskou imunitu pomocí suppressonů, částic vpravených do hostitele, obsahujících geny a proteiny k potlačení a obejití hostitelské imunitní odpovědi.

Produkce suppressonů je vosičkou regulována a probíhá ve specializovaných buňkách. Po aplikaci hostiteli suppressony pronikají do hemocytů a dalších buněk, kde dochází k expresi genů pro imunosupresivní proteiny.“

Schopnost symbiotických virů potlačit imunitní odpověď hostitele byla prvně prokázána na housence *Heliothis virescens* (Fabricius, 1777) (Lepidoptera: Noctuidae) nakažené purifikovaným polydnavirem z vosičky *Campoletis sonorensis* (Cameron, 1886) (Hymenoptera: Ichneumonidae) (Edson et al. 1981).

#### 4.2.1 . *Chelonus inanitus*

*Chelonus inanitus* (Linnaeus, 1767) (Hymenoptera: Braconidae) je koinobiontním endoparazitoidem housenek motýla *Spodoptera littoralis* (Boisduval, 1833) (Lepidoptera: Noctuidae), který v mediterání oblasti působí značné škody na venkovní i skleníkové úrodě (Bayoumi et al. 1998). Vždy je kladeno pouze jedno vajíčko parazitoida na jedno vajíčko hostitele. Samička klade vajíčka pod vnější obal, nikoli do žloutku, čerstvě nakladených vajíček motýla. Vajíčko hostitele se vyvíjí 3,5dne, zatímco vajíčko parazitoida se vyvíjí pouze 16 hodin. Vajíčko hostitele může být nakaženo kdykoli během svého vývinu v housenku (Kaeslin et al. 2005a). Až později první instar larvy parazitoida penetruje do žloutku (Rechav & Orion 1975). Parazitovaná housenka *S. littoralis* se vyvíjí a roste pomaleji než neparazitovaná a končí vývin v pátém instaru místo šestého (Kaeslin et al. 2005c). Přestane se krmit, opouští rostlinu a v půdě si začne budovat komůrku pro svou kuklu. Tehdy ji třetí instar *C. inanitus* usmrtí, mandibulami se prokouše ven a nadále housenku konzumuje zvnějšku. Potom si v komůrce usnove vlastní kokon a zakuklí se zhruba na osm dní. Krátce po vylíhnutí je dospělá samička schopna opět klást vajíčka, oplodněná i neoplodněná (Rechav & Orion 1975). Tento zdánlivě jednoduchý vztah má však velmi zajímavé fyziologické pozadí.

Kaeslin et al. (2005b,c) zjišťovaly rozdíly v metabolismu parazitovaných a neparazitovaných housenek *S. littoralis*. Pro určení příčin použily kromě parazitovaných a neparazitovaných také housenky infikované produkty jedových žláz a produkty vaječníků, tedy nakažené polydnavirem, pro jednoduchost je budu nadále označovat jako „nemocné“. „Nemocné“ housenky jsou získávány tak, že vajíčka jsou vystavena parazitaci samičkami *C. inanitus*, které byly nejprve ozářeny rentgenovým zářením, což způsobilo jejich neplodnost. Jejich chování to nemění a do vajíčka hostitele vpraví vše včetně vajíčka, které se však nevyvíjí (Soller & Lanzrein 1996). Předčasný vývin do pátého instaru můžeme pozorovat pouze u housenek nakažených parazitoidem. Způsobují ho teratocyty, buňky serózní membrány larvy parazitoida (Gelman et al. 2005). Zabrždění vývoje před zakuklením housenky způsobuje polydnavirus (Soller & Lanzrein 1996). „Nemocné“ housenky dospívají do šestého instaru, ale váží prokazatelně méně než nenakažené. Důvodem je méně

zkonsumované potraviny v posledním instaru. Stejný jev, ale umocněný larvou parazitoida, předčasným vývinem do pátého instaru a zabrzděním vývinu, pozorujeme i u parazitovaných housenek. Tento jev můžeme přisoudit polydnaviru (Kaeslin et al. 2005c).

Dále byly pozorovány změny ve složení hemolymfy hostitele a dopad na vývin parazitoida po umělém zředění hemolymfy. Kaeslin et al. (2005b) prokázali, že parazitované housenky měly evidentně nižší koncentrace proteinů v hemolymfě než „nemocné“ nebo neparazitované. Koncentrace volných cukrů se ve všech případech rapidně zvýšila v posledním instaru housenky, který v zemi vykopává jamku pro kuklení. Nutno podotknout, že pro parazitovanou housenku to znamená pátý instar, zatímco pro „nemocnou“ a neparazitovanou šestý instar. Prokazatelně nejvíce se koncentrace volných cukrů zvýšila u „nemocných“ housenek. U parazitovaných byla nejnižší, což se však přisuzuje larvě, která se těmito volnými cukry v hemolymfě živí. Kaeslin et al. (2005c) z toho usuzují, že koncentrace volných cukrů je zvýšena polydnavirem, aby se jimi mohla larva parazitoida živit. Koncentrace zásobních látek jako jsou glykogen a lipidy v housenkách také vzrůstaly, ne však tak výrazně. To se ale nedá říci o larvě parazitoida. Zde byl naopak zaznamenán rapidní nárůst glykogenu a lipidů od posledního larválního instaru po kuklu. Pokud byla uměle zředěna hemolymfa hostitele, mortalita parazitoidních larev signifikantně vzrostla. Je tedy jasné, že parazitoid pomocí polydnaviru účelově manipuluje metabolismem svého hostitele a připravuje si tak zásoby pro vlastní metamorfózu v dospělce (Kaeslin et al. 2005c).

#### 4.2.2 . *Glyptapanteles liparidis*

*Glyptapanteles liparidis* (Bouché, 1834) (Hymenoptera: Braconidae) je hojný parazitoid housenek bekyně velkohlavé *Lymantria dispar* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Lymantriidae), kalamitního škůdce dubohabrových porostů (Schopf & Steinberger 1996). Vosička klade vajíčka do prvního až třetího instaru hostitele v počtu 5-50 vajíček na housenku v závislosti na instaru hostitele (Hoch & Schopf 2001). Larvy parazitoida se z housenky vylíhnou po dvou až třech týdnech a rovnou se svlékají do třetího instaru a tkají si kokon pro svou kuklu. Housenka zůstává naživu poblíž kokonového klastru pět až sedm dalších dní, aniž by se krmila (Schafellner et al. 2004). Oproti konstatování, že housenka prováděla nekoordinované pohyby (Schopf & Steinberger 1996) musím upozornit na jejich možný význam, stejně jako je tomu u parazitované housenky *Thyrintina leucocerae* (Grosman et al. 2008). To bohužel zatím nebylo blíže prozkoumáno.

Recentní studie ohledně vosičky *G. liparidis* se zabývají především účinky symbiotického polydnaviru na hostitele *L. dispar*. Tillinger et al. (2004) použili pro zkoumání

účinků polydnaviru, stejně jako Kaeslin et al. (2005c), sterilní samičky. Zde však místo rentegenového záření použili gamma-záření z kobaltových zdrojů. Pro jednoduchost budu hostitele napadené sterilní samičkou opět označovat jako „nemocné“. Larva parazitoida se v těle hostitele potřebuje vyhnout imunitní reakci a zároveň manipulovat hostitelským vývinem. Pro larvy *G. liparidis* je důležité, aby se housenka svlékla ve chvíli, kdy budou hostitele opouštět. Neprokousali by se totiž tuhou kutikulou housenky, kdyby k tomu nedošlo (Schafellner et al. 2004). Parazitované i „nemocné“ housenky *L. dispar* vykazovaly nižší schopnost hemocytické enkapsulace cizích předmětů. Pro demonstraci jim byla implantována malá plastová trubička. Tento jev je připisován polydnaviru nebo proteinům jedových žláz (Tillinger et al. 2004). Potlačení melanizace cizích agens se u parazitovaných i „nemocných“ vyskytovala dva až tři dny po parazitaci, ačkoli u „nemocných“ byla potlačována méně. Po jedenácti dnech už nebyl rozdíl v melanizaci mezi „nemocnými“ a neparazitovanými patrný, zatímco parazitované stále vykazovaly potlačení melanizace. Spíše bych se tedy přikláněl k hypotéze, že potlačení melanizace způsobují produkty jedových žláz, následně produkty parazitoidní larvy, nikoli polydnavirus. Manipulace vývinem housenky *L. dispar* probíhá přes juvenilní hormon a juvenilní hormon esterázu a umožňuje larvám parazitoida průnik z hostitele (Schafellner et al. 2004; 2007).

#### 4.2.3 . *Cotesia rubecula*

Vosička *Cotesia rubecula* (Marshall, 1885) (Hymenoptera: Braconidae) využívá jako hostitele housenky běláška řepového *Pieris rapae* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Pieridae), v menší míře i housenky běláška zelného *Pieris brassicae* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Pieridae) (Harvey et al. 1999). *C. rubecula* je solitérní koinobiontní endoparazitoid. Tedy klade jedno vajíčko na jednoho hostitele. Vajíčka jsou kladena do prvního až třetího instaru housenky (Harvey et al. 1999). Stejně jako ostatní parazitoidní vosičky čeledi Braconidae požívá polydnavirus k překonání hostitelské imunitní odpovědi. Zhruba šest hodin po naklazení vajíčka můžeme detekovat změny v hostitelských hemocytech, zajišťujících imunitní odpověď hostitele (Asgari et al. 1996). Hemocyty mění svůj tvar a ztrácí své adhezivní schopnosti. Rapidně ubývá granulocytů. Protože změny ve vlastnostech hemocytů nebyly pozorovány nikdy dříve než za 4 hodiny po parazitaci, můžeme předpokládat, že se nejedná o účinky proteinů jedových žláz vpravených do hostitele spolu s vajíčkem. Naopak můžeme předpokládat, že se jedná o účinky exprimovaného polydnaviru taktéž vpraveného při kladení vajíčka (Asgari et al. 1996). Vajíčko parazitoida je však během prvních hodin po naklazení chráněno právě proteiny jedových žláz (Asgari & Schmidt 1994).

#### 4.2.4 . *Leptopilina heterotoma*

*Drosophila melanogaster* je hostitelem parazitoida *Leptopilina heterotoma* (Thomson, 1862) (Hymenoptera: Figitidae). *L. heterotoma* parazituje na larvách a vyhýbá se hostitelské imunitě pomocí VLP (virus-like particles). VLP jsou do těla vpraveny z přídatných žláz fertilmí samičky společně s vajíčkem parazitoida (Rizki et al. 1990). VLP způsobí destrukci lamelocytů, které zajišťují obalení a melanizaci cizorodých agens. Proto je aktivní faktor VLP nazýván jako lamelolysin (Rizki & Rizki 1990). Už pár hodin po infekci ztrácí lamelocyty svůj typický tvar a stávají se neschopnými spojovat se do shluků obalujících cizorodé částice (Rizki et al. 1990). VLP pronikají do cytoplasmy lamelocytů, což předpokládá receptory pro VLP na povrchu lamelocytů (Rizki & Rizki 1990). Je zajímavé, že VLP byly detekovány pouze v cytoplasmě lamelocytů, nikoli v cytoplasmě plasmocytů. Rizki & Rizki (1990) to přisuzují schopnosti plasmocytů zničit VLP ve svém fagosomu. VLP tak inaktivují pouze specifickou část imunitního systému hostitele a ten je tak schopen bránit se jiným patogenům, které by mohly poškodit nejenom hostitele, ale i larvu parazitoida.

### 4.3 . Ovlivnění parazitoida jiným organismem

I parazitoidi se mohou stát hostiteli jiných organismů. Často se jedná o hyperparazitismus, jemuž se právě pomocí manipulace hostitelem snaží parazitoid vyhnout (Tanaka & Ohsaki 2006). Hyperparazitoidi parazitických blanokřídlých jsou většinou idiobionti a generalisté (Harvey et al. 2004; Nakamatsu & Tanaka 2004).

Je známo, že většina blanokřídlého hmyzu má ve svém těle bakterie, které svého hostitele významně ovlivňují. Jedná se například o bakterie rodu *Wolbachia*, které způsobují například cytoplazmatickou inkompatibilitu, feminizaci geneticky determinovaných samců nebo mohou indukovat partenogenezi celého druhu, což jsou manipulace ovlivňující celý druh (Cook & Butcher 1999). Méně se ví, že jsou známy případy, kdy symbiotické bakterie brání svého hostitele před následky parazitace parazitoidem tím, že zabrání vajíčku parazitoida ve vývinu. Bakterie rodu *Spiroplasma* (Entomoplasmatales: Spiroplasmataceae) prokazatelně zvyšují úspěšnost přežívání mouchám *Drosophila hydei* (Sturtevant, 1921) (Diptera: Drosophilidae) parazitovanými vosičkou *L. heterotoma* (Xie et al. 2010). Bakterie *Buchnera aphidicola* (Munson, Baumann & Kinsey, 1991) (Enterobacteriales: Enterobacteriaceae) poskytují odolnost mšicím *Acyrtosiphon pisum* (Harris, 1776) (Hemiptera: Aphididae) proti mšicemarovi *Aphidius ervi* (Haliday, 1834) (Hymenoptera: Braconidae) (Oliver et al. 2003).

*Leptopilina boulardi* (Barbotin, Carton & Keiner-Pillault, 1979) (Hymenoptera: Figitidae) se mnohem častěji dopouští superparazitace na larvách much rodu *Drosophila*, pokud je nakažena extrachromozomálním segmentem DNA rozmnožujícím se v oviductu samičky. Evidentně se jedná o manipulaci parazitoidem ku zvýšení horizontálního přenosu tohoto extrachromozomálního segmentu DNA (Patot et al. 2010; Varaldi et al. 2003; 2005) a pro *L. boulardi* nemá přínos. Pouze jedna larva v hostiteli může úspěšně dokončit vývin (Rizki et al. 1990) a kladení dalších vajíček do již parazitované mouchy je pro *L. boulardi* pouze plýtváním.

## 5. Shrnutí

Manipulace hostitelem ku prospěchu cizopasného organismu je evidentně fenomén napříč živočišným spektrem, ať už se jedná o pozorovatelné změny v chování nebo ovlivňování metabolismu hostitele. Každý výše zmíněný případ je vysoce komplexní vztah mezi dvěma organismy a žádný z nich není bez nezodpovězených otázek. Navíc na každou takovou interakci se můžeme dívat z mnoha různých pohledů. Vztahy mezi parazitoidy a jejich hostiteli jsou totiž ovlivňovány i mnoha vnějšími faktory. Jsou to především klimatické podmínky, složení společenstva daného stanoviště nebo třeba setkání s predátorem hostitele. Například u vosičky rodu *Glyptapanteles* a jejího hostitele *T. leucocerae* byla v terénu provedena analýza dopadu prostředí na úspěšnost dospívání parazitoida (Janssen et al. 2010). Je to asi jediná práce zabývající se vztahem hostitel-parazitoid v enviromentálním kontextu.

Ve skupině rodů *Polysphincta* jsou často velmi detailně popsány změny v chování pavouků a rozdíly v budování pavučin. Často je uvedeno i porovnání parazitovaných s neparazitovanými hostiteli, případně dopady na fitness parazitoida. Je zajímavé, že všichni zástupci tribu *Polysphinctini* jsou ektoparazitoidi pavouků, ale přes jejich množství víme pouze málo o jejich životních cyklech a dopadech na jejich hostitele. Rod *Hymenoepimecis* je kvůli velice podobnému životnímu cyklu jeho zástupců zařazen do skupiny rodů *Polysphincta*, ale Gauld & Dubois (2006) dokazují, že tato skupina je parafyletická a rod *Hymenoepimecis* nepatří do tribu *Polysphinctini*, nýbrž do tribu *Ephialtini*. Tím spíše bychom si měli položit otázku, jak vznikly tolik podobné strategie ve dvou nepříbuzných rodech a proč právě u rodu *Hymenoepimecis*. Úroveň současného poznání je v tomto ohledu nevelká. Recentní studie jsou omezeny na popis životních cyklů, a to pouze u malého procenta popsaných druhů. Studií popisujících podrobně dopady parazitoidů ze skupiny rodů *Polysphincta* na jejich hostitele je pak ještě méně. Autoři se však snaží přiblížit mechanismy ovlivňování hostitele parazitoidem. Pro přesné pořadí účinků a následných dopadů domělych účinných látek byly provedeny separace parazitoidních larev (*removal test* – Eberhard 2000a,b), ale naprosto chybí biochemické analýzy toxinů a popis jejich produkce parazitoidem. Přesnější popis fyziologického pozadí biologických změn bohužel chybí u všech přímých ovlivnění hostitele. Vždy je však nastíněno vysvětlení užitku těchto změn pro parazitoida.



Naopak recentních studií zabývajících se biochemií a fyziologií je dostatek u nepřímého ovlivňování hostitele (Asgari et al. 1996; Harvey et al. 1999; Hoch & Schopf 2001; Kaeslin et al. 2005a,b,c; Schafellner et al. 2004; Schopf & Steinberger 1996). Vychází to samozřejmě ze samotné podstaty interakcí, kdy polydnaviry ovlivňují imunitu hostitele a kdy dochází dokonce k manipulacím metabolismu bílkovin, lipidů a cukrů. Polydnaviry u lumků a lumčků, které jsou nedílnou součástí jejich životního cyklu postupem evoluce v podstatě ztratili význam skutečných patogenů a slouží pouze jako nástroj manipulace hostitelem (Federici & Bigot 2003). Váhal jsem zda zařadit mezi nepřímé ovlivnění hostitele i VLP produkované vosičkou *Leptopilina heterotoma*. Jedná se totiž o součást jedu vpraveného do těla hostitele společně s vajíčkem, která je produkovaná ve speciálních žlázách přímo parazitoidem (Rizki & Rizki 1990, Rizki et al. 1990). Nicméně VLP ovlivňují specifickou část imunitního systému a takováto změna není přímo pozorovatelná na chování hostitele. Proto jsem se rozhodl VLP zařadit mezi nepřímé ovlivnění hostitele.

Ne vždy musí být manipulace hostitelským chováním pro parazitoidea výhodná. Například přítomná živá housenka, hlídající kokony svého parazitoidea může naopak přilákat jiné větší pradátory, což by mohlo mít fatální následky pro celou jednu snůšku (Janssen et al. 2010), případně upozornit hyperparazity (Tanaka & Ohsaki 2009). Opět tedy upozorňuji, že tyto vztahy nejsou pouze interakcí hostitele s parazitoidem, ale také interakcí s okolním prostředím.

Je popsána řada vztahů mezi parazitoidy a bakteriemi (Cook & Butcher 1999) nebo parazitoidy a extrachromosomálními segmenty DNA (Patot et al. 2010; Varaldi et al. 2003; 2005). Jsou to samozřejmě interakce ovlivňující také primární hostitele, avšak zatím nebyly příliš podrobně zkoumány. Tyto agens často manipulují spíše parazitoidem a to za účelem horizontálního přenosu vlastní genetické informace. Mnoho prací se zabývá symbiotickými bakteriemi a jejich interakcemi s hostitelskými organizmy. Tato oblast je stále ještě hodně neprobádaná a vztahy zde nabývají velice rozličných podob. Případy, kdy bakterie brání svého hostitele proti parazitoidovi (Oliver et al. 2003; Xie et al. 2010) a případy ovlivňování parazitoidea (Cook & Butcher 1999) mě utvrzují v názoru, že je pouze otázkou času, než bude objeven symbiotický vztah mezi parazitickým blanokřídlým a bakterií poskytující výhodou parazitoidovi.

## **6. Poděkování**

Na tomto místě bych rád poděkoval svému školiteli Mgr. Petru Janšovi za ochotu, nemalou trpělivost a cenné rady, kterými mi velmi pomohl.

Za trefné připomínky a gramatickou korekturu vděčím také Bc. Janu Raškovi, kterému tímto také děkuji.

## 7. Použitá literatura

\* sekundární citace jsou označeny hvězdičkou

1. Andersen SB, Gerritsma S, Yusah KM, Mayntz D, Hywel-Jones NL, et al. (2009) The life of a dead ant: The expression of an adaptive extended phenotype. *American Naturalist* 174: 424-433.
2. Asgari S, Hellers M, Schmidt O (1996) Host haemocyte inactivation by an insect parasitoid: Transient expression of a polydnavirus gene. *Journal of General Virology* 77: 2653-2662.
3. Asgari S, Schmidt O (1994) Passive protection of eggs from the parasitoid *Cotesia rubecula* in the host *Pieris rapae*. *Journal of Insect Physiology* 40: 789-795.
4. Bayoumi E, Balañ a-Fouce R, Sobeiha K, Hussein MK (1998) The biological activity of some chitin synthesis inhibitors against the cotton leafworm *Spodoptera littoralis* (Boisduval), (Lepidoptera: Noctuidae). *Boletín de Sanidad Vegetal Plagas* 24: 499-506.
5. Brodeur J, McNeil JN (1989) Seasonal microhabitat selection by an endoparasitoid through adaptive modification of host behavior. *Science* 244: 226-228.
6. Brodeur J, McNeil JN (1992) Host behavior modification by the endoparasitoid *Aphidius nigripes*: A strategy to reduce hyperparasitism. *Ecological Entomology* 17: 97-104.
7. Brodeur J, Vet LEM (1994) Usurpation of host behavior by a parasitic wasp. *Animal Behaviour* 48: 187-192.
8. Cook JM, Butcher RDJ (1999) The transmission and effects of *Wolbachia* bacteria in parasitoids. *Researches on Population Ecology* 41: 15-28.
9. Dawkins R, Krebs JR (1979) Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 205: 489-511.
10. Eberhard WG (2000a) Spider manipulation by a wasp larva. *Nature* 406: 255-256.
11. Eberhard WG (2000b) The natural history and behavior of *Hymenoepimecis argyraphaga* (Hymenoptera: Ichneumonidae) a parasitoid of *Plesiometa argyra* (Araneae: Tetragnathidae). *Journal of Hymenoptera Research* 9: 220-240.
12. Eberhard WG (2001) Under the influence: Webs and building behavior of *Plesiometa argyra* (Araneae, Tetragnathidae) when parasitized by *Hymenoepimecis argyraphaga* (Hymenoptera, Ichneumonidae). *Journal of Arachnology* 29: 354-366.
13. Eberhard WG (2010) Recovery of spiders from the effects of parasitic wasps: Implications for fine-tuned mechanisms of manipulation. *Animal Behaviour* 79: 375-383.
14. Edson KM, Vinson SB, Stoltz DB, Summers MD (1981) Virus in a parasitoid wasp: Suppression of the cellular immune response in the parasitoid's host. *Science* 211: 582-583.
15. Eggleton P, Gaston KJ (1990) Parasitoid species and assemblages: Convenient definitions or misleading compromises. *Oikos* 59: 417-421.
16. Federici BA, Bigot Y (2003) Origin and evolution of polydnaviruses by symbiogenesis of insect DNA viruses in endoparasitic wasps. *Journal of Insect Physiology* 49: 419-432.
17. Fincke OM, Higgins L, Rojas E (1990) Parasitism of *Nephila clavipes* (Araneae, Tetragnathidae) by an Ichneumonid (Hymenoptera, Polysphinctini) in Panama. *Journal of Arachnology* 18: 321-329.
18. Fritz RS (1982) Selection for host modification by insect parasitoids. *Evolution* 36: 283-288.
19. Gal R, Libersat F (2010) A wasp manipulates neuronal activity in the Sub-esophageal ganglion to decrease the drive for walking in its cockroach prey. *Plos One* 5: 10.

20. Gal R, Rosenberg LA, Libersat F (2005) Parasitoid wasp uses a venom cocktail injected into the brain to manipulate the behavior and metabolism of its cockroach prey. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 60: 198-208.
21. Gauld ID (2000) The re-definition of pimpline genus *Hymenoepimecis* (Hymenoptera: Ichneumonidae) with a description of a plesiomorphic new Costa Rican species. *Journal of Hymenoptera research* 9: 213-219.
- \*22. Gauld ID, Bolton B (1988) *The Hymenoptera*. Oxford: British Museum (Natural History) & Oxford University Press. 332 p., sec. rec. Eggleton & Gaston 1990
23. Gauld ID, Dubois J (2006) Phylogeny of the *Polysphincta* group of genera (Hymenoptera : Ichneumonidae; Pimplinae): A taxonomic revision of spider ectoparasitoids. *Systematic Entomology* 31: 529-564.
24. Gelman DB, Gerling D, Blackburn MB, Hu JS (2005) Host-parasite interactions between whiteflies and their parasitoids. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 60: 209-222.
25. Gonzaga MO, Sobczak JF (2007) Parasitoid-induced mortality of *Araneus omnicolor* (Araneae, Araneidae) by *Hymenoepimecis* sp. (Hymenoptera, Ichneumonidae) in southeastern Brazil. *Naturwissenschaften* 94: 223-227.
26. Gonzaga MO, Sobczak JF, Pentead-Dias AM, Eberhard WG (2010) Modification of *Nephila clavipes* (Araneae Nephilidae) webs induced by the parasitoids *Hymenoepimecis bicolor* and *H. robertsae* (Hymenoptera Ichneumonidae). *Ethology Ecology & Evolution* 22: 151-165.
27. Grosman AH, Janssen A, de Brito EF, Cordeiro EG, Colares F, et al. (2008) Parasitoid increases survival of its pupae by inducing hosts to fight predators. *Plos One* 3: 7.
28. Harvey JA, Jervis MA, Gols R, Jiang NQ, Vet LEM (1999) Development of the parasitoid, *Cotesia rubecula* (Hymenoptera : Braconidae) in *Pieris rapae* and *Pieris brassicae* (Lepidoptera : Pieridae): evidence for host regulation. *Journal of Insect Physiology* 45: 173-182.
29. Harvey JA, van Dam NM, Gols R (2003) Interactions over four trophic levels: foodplant quality affects development of a hyperparasitoid as mediated through a herbivore and its primary parasitoid. *Journal of Animal Ecology* 72: 520-531.
30. Harvey JA, Witjes LMA, Wagenaar R (2004) Development of hyperparasitoid wasp *Lysibia nana* (Hymenoptera : Ichneumonidae) in a multitrophic framework. *Environmental Entomology* 33: 1488-1496.
31. Henne DC, Johnson SJ (2007) Zombie fire ant workers: Behavior controlled by decapitating fly parasitoids. *Insectes Sociaux* 54: 150-153.
32. Herberstein ME, Craig CL, Coddington JA, Elgar MA (2000) The functional significance of silk decorations of orb-web spiders: A critical review of the empirical evidence. *Biological Reviews* 75: 649-669.
33. Hoch G, Schopf A (2001) Effects of *Glyptapanteles liparidis* (Hym.: Braconidae) parasitism, polydnavirus, and venom on development of microsporidia-infected and uninfected *Lymantria dispar* (Lep.: Lymantriidae) larvae. *Journal of Invertebrate Pathology* 77: 37-43.
- \*34. Hohorst W, Graefe G (1961) Ameisen - Obligatorische Zwischenwirte des Lanzettegels (*Dicrocoelium dendriticum*). *Naturwissenschaften* 48: 229-230., sec. rec. Libersat et al. 2009
35. Janssen A, Grosman AH, Cordeiro EG, de Brito EF, Fonseca JO, et al. (2010) Context-dependent fitness effects of behavioral manipulation by a parasitoid. *Behavioral Ecology* 21: 33-36.
36. Kaeslin M, Pfister-Wilhelm R, Lanzrein B (2005c) Influence of the parasitoid *Chelonus inanitus* and its polydnavirus on host nutritional physiology and implications for parasitoid development. *Journal of Insect Physiology* 51: 1330-1339.

37. Kaeslin M, Pfister-Wilhelm R, Molina D, Lanzrein B (2005b) Changes in the haemolymph proteome of *Spodoptera littoralis* induced by the parasitoid *Chelonus inanus* or its polydnavirus and physiological implications. *Journal of Insect Physiology* 51: 975-988.
38. Kaeslin M, Wehrle I, Grossniklaus-Burgin C, Wyler T, Guggisberg U, et al. (2005a) Stage-dependent strategies of host invasion in the egg-larval parasitoid *Chelonus inanus*. *Journal of Insect Physiology* 51: 287-296.
39. Kuris AM (1974) Trophic interactions - similarity of parasitic castrators to parasitoids. *Quarterly Review of Biology* 49: 129-148.
- \*40. Laing JE, Levin DB (1982) A review of the biology and a bibliography of *Apanteles glomeratus* (L.) (Hymenoptera: Braconidae). *Biocontrol News and Information* 3: 7-23., sec. rec. Pörschmann & Spieth 2011
41. Libersat F, Delago A, Gal R (2009) Manipulation of host behavior by parasitic insects and insect parasites. *Annual Review of Entomology* 54: 189-207.
42. Maitland DP (1994) A parasitic fungus infecting yellow dungflies manipulates host perching behavior. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 258: 187-193.
43. Manga-Gonzalez MY, Gonzalez-Lanza C, Cabanas E, Campo R (2001) Contributions to and review of dicrocoeliosis, with special reference to the intermediate hosts of *Dicrocoelium dendriticum*. *Parasitology* 123: S91-S114.
44. Matsumoto R (2009) "Veils" against predators: Modified web structure of a host spider induced by an Ichneumonid parasitoid, *Brachyzapus nikkoensis* (Uchida) (Hymenoptera). *Journal of Insect Behavior* 22: 39-48.
45. Nakamatsu Y, Tanaka T (2004) Food resource use of hyperparasitoid *Trichomalopsis apanteloctena* (Hymenoptera : Pteromalidae), an idiobiotic ectoparasitoid. *Annals of the Entomological Society of America* 97: 994-999.
- \*46. Nielsen E (1923) Contributions to the life history of the pimpline spider parasites (*Polysphincta*, *Zaglyptus*, *Tromatobia*). *Entomologiske Meddelelser* 14: 137-205., sec. rec. Eberhard 2000b
47. Oliver KM, Russell JA, Moran NA, Hunter MS (2003) Facultative bacterial symbionts in aphids confer resistance to parasitic wasps. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100: 1803-1807.
48. Patot S, Martinez J, Allemand R, Gandon S, Varaldi J, et al. (2010) Prevalence of a virus inducing behavioural manipulation near species range border. *Molecular Ecology* 19: 2995-3007.
49. Pörschmann U, Spieth HR (2011) Aestivation in *Pieris brassicae* (L.) affects the parasitoid load caused by *Cotesia glomerata* (L.). *Entomological Science* 14: 31-36.
50. Poulin R (1995) "Adaptive" changes in the behaviour of parasitized animals: A critical review. *International Journal for Parasitology* 25: 1371-1383.
51. Poulin R (2007) *Evolutionary ecology of parasites*. New Jersey: Princeton University Press. 332 p.
- \*52. Price PW (1984) *Insect ecology*. New York: Wiley., sec. rec. Eggleton & Gaston 1990
53. Rechav Y, Orion T (1975) The development of the immature stages of *Chelonus inanus*. *Annals of the Entomological Society of America* 68: 457-462.
54. Rizki RM, Rizki TM (1990) Parasitoid virus-like particles destroy *Drosophila* cellular-immunity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 87: 8388-8392.
55. Rizki TM, Rizki RM, Carton Y (1990) *Leptopilina heterotoma* and *L. boulardi*: Strategies to avoid cellular defense responses of *Drosophila melanogaster*. *Experimental Parasitology* 70: 466-475.

56. Ronquist F (1999) Phylogeny of the *Hymenoptera* (Insecta): The state of the art. *Zoologica Scripta* 28: 3-11.
57. Rott AS, Godfray HCJ (2000) The structure of a leafminer-parasitoid community. *Journal of Animal Ecology* 69: 274-289.
58. Schafellner C, Marktl RC, Nussbaumer C, Schopf A (2004) Parasitism-induced effects of *Glyptapanteles liparidis* (Hym., Braconidae) on the juvenile hormone titer of its host, *Lymantria dispar*: the role of the parasitoid larvae. *Journal of Insect Physiology* 50: 1181-1189.
59. Schafellner C, Marktl RC, Schopf A (2007) Inhibition of juvenile hormone esterase activity in *Lymantria dispar* (Lepidoptera, Lymantriidae) larvae parasitized by *Glyptapanteles liparidis* (Hymenoptera, Braconidae). *Journal of Insect Physiology* 53: 858-868.
60. Schopf A, Steinberger P (1996) The influence of the endoparasitic wasp *Glyptapanteles liparidis* (Hymenoptera: Braconidae) on the growth, food consumption, and food utilization of its host larva, *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae). *European Journal of Entomology* 93: 555-568.
61. Seyahooei MA, Kraaijeveld-Smit FJL, Kraaijeveld K, Crooijmans JBM, Van Dooren TJM, et al. (2009) Closely related parasitoids induce different pupation and foraging responses in *Drosophila* larvae. *Oikos* 118: 1148-1157.
62. Smith MA, Rodriguez JJ, Whitfield JB, Deans AR, Janzen DH, et al. (2008) Extreme diversity of tropical parasitoid wasps exposed by iterative integration of natural history, DNA barcoding, morphology, and collections. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 12359-12364.
63. Sobczak JF, Loffredo APS, Penteado-Dias AM (2011) Description of the male of *Hymenoepimecis veranii* Loffredo & Penteado-Dias 2009 (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae). *Brazilian Journal of Biology* 71: 225-226.
64. Sobczak JF, Loffredo APS, Penteado-Dias AM, Gonzaga MO (2009) Two new species of *Hymenoepimecis* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae) with notes on their spider hosts and behaviour manipulation. *Journal of Natural History* 43: 2691-2699.
- \*65. Sokolowski MB (1980) Foraging strategies of *Drosophila melanogaster* - A chromosomal analysis. *Behavior Genetics* 10: 291-302., sec. rec. Seyahooei et al. 2009
66. Soller M, Lanzrein B (1996) Polydnavirus and venom of the egg-larval parasitoid *Chelonus inanitus* (Braconidae) induce developmental arrest in the prepupa of its host *Spodoptera littoralis* (Noctuidae). *Journal of Insect Physiology* 42: 471-481.
67. SurrIDGE C (2008) Animal behaviour - Guardian caterpillars. *Nature* 453: 863-863.
68. Tanaka S, Ohsaki N (2006) Behavioral manipulation of host caterpillars by the primary parasitoid wasp *Cotesia glomerata* (L.) to construct defensive webs against hyperparasitism. *Ecological Research* 21: 570-577.
69. Tanaka S, Ohsaki N (2009) Does manipulation by the parasitoid wasp *Cotesia glomerata* (L.) cause attachment behaviour of host caterpillars on cocoon clusters? *Ethology* 115: 781-789.
70. Tillinger NA, Hoch G, Schopf A (2004) Effects of parasitoid associated factors of the endoparasitoid *Glyptapanteles liparidis* (Hymenoptera : Braconidae). *European Journal of Entomology* 101: 243-249.
71. Varaldi J, Bouletreau M, Fleury F (2005) Cost induced by viral particles manipulating superparasitism behaviour in the parasitoid *Leptopilina boulardi*. *Parasitology* 131: 161-168.
72. Varaldi J, Fouillet P, Ravallec M, Lopez-Ferber M, Bouletreau M, et al. (2003) Infectious behavior in a parasitoid. *Science* 302: 1930-1930.
73. Weisel-Eichler A, Haspel G, Libersat F (1999) Venom of a parasitoid wasp induces prolonged grooming in the cockroach. *Journal of Experimental Biology* 202: 957-964.

74. Weng JL, Barrantes G (2007) Natural history and larval behavior of the parasitoid *Zatypota petronae* (Hymenoptera : Ichneumonidae). *Journal of Hymenoptera Research* 16: 326-335.
75. Xie JL, Vilchez I, Mateos M (2010) Spiroplasma bacteria enhance survival of *Drosophila hydei* attacked by the parasitic wasp *Leptopilina heterotoma*. *Plos One* 5: 7.
76. Zelmer DA (1998) An evolutionary definition of parasitism. *International Journal for Parasitology* 28: 531-533.