

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**



**Biologie žlabatek rodu *Diplolepis* spp. (Hymenoptera:  
Cynipidae) v palearktické oblasti**

bakalářská práce

**Jakub Vitáček**

**školitel: Mgr. Petr Janšta**

Praha, 2012

## **Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem tuto 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, 14.5.2012

Podpis

## **Poděkování**

Chtěl bych poděkovat svému školiteli za odborné vedení, trpělivost a cenné připomínky při zpracování této práce.

## Abstrakt

Tato bakalářská práce se zaměřuje na popis biologie žlabatek rodu *Diplolepis* spp. (Hymenoptera: Cynipidae) v palearktické oblasti s důrazem na některé zajímavé fenomény v jejich životním cyklu. Žlabatky indukují háčky výhradně na růžích (*Rosa* spp.) a jsou široce rozšířeny v celé holarktické oblasti. Mnoho autorů se věnovalo výzkumu parazitoidů, kteří využívají larvy žlabatek jako potravní zdroj. Byli odhaleni také inkvilíni, kteří schopnost indukce háčky ztratili. Jejich vývoj je však na háčkách stále závislý, protože se živí rostlinným pletivem uvnitř háček. Žlabatky rodu *Diplolepis* spp. se rozmnožují převážně nepohlavně. Samice klade neoplozená vajíčka a samci jsou velmi vzácní. V poslední době s rozvojem moderních technik bylo také autorům umožněno studovat infekci bakterií rodu *Wolbachia* a její spojitost právě s jejich partenogenetickým vývojem žlabatek. Z této práce je patrný velký rozdíl mezi našimi znalostmi o jednotlivých druzích. O evropských žlabatkách máme poměrně rozsáhlé znalosti, naproti tomu biologie některých druhů asijských žlabatek zůstává stále dosti nepoznaná.

**Klíčová slova:** žlabatka růžová, háčky, rozšíření, ekologie, inkvilíni, parazitoidi

## Abstract

This bachelor thesis is focussed on description of biology of gall wasps from the genus *Diplolepis* spp. (Hymenoptera: Cynipidae) in the paleartic region with the emphasis on some interesting phenomenons in their life cycle. These wasps induce galls obligatory on roses (*Rosa* spp.) and are widely distributed in the holarctic region. Many authors focussed on research of parasitoids, which use wasps larvae as food source. It was also recognized that inquiline lost their ability to induce own galls. However, their development is still dependent on galls tissues, because they feed on cells within galls. Rose gall wasps reproduce mostly without any mating. Female lay unfertilized eggs and males are very rare. Recently, development of modern techniques enable authors to study infection by bacteria of the genus *Wolbachia* and its role in the wasps parthenogenetic development. It is also apparent difference between the levels of our knowledge about individual species in this bachelor thesis. We have relative rich knowledges about European rose gall wasps, on the other hand biology of some Asian species is still very poor.

**Key words:** rose bedeguar gall wasp, gall, distribution, ecology, inquiline, parasitoids

## Obsah

1. Úvod .....	6
2. Systematika .....	7
3. Životní cyklus.....	9
4. Rozmnožovací systém .....	11
5. Biogeografie .....	13
6. Hálka .....	15
7. Hostitelské rostliny .....	17
7. 1. Přehled diverzity .....	17
7. 2. Vliv růže na žlabatky.....	17
7. 3. Vliv žlabatky na růži .....	19
8. Parazitoidi .....	20
8. 1. Přehled diverzity .....	20
8. 2. Ovlivňování hostitele .....	22
9. Inkvilíni .....	24
9. 1. Přehled diverzity .....	24
9. 2. Ovlivňování hostitele .....	25
10. Wolbachia.....	27
11. Závěr .....	29
12. Literatura.....	30

## 1. Úvod

Hálky žlabatek rodu *Diplolepis* spp. jsou rozšířeny napříč Evropou a jejich výskyt je vázán na růže. Tyto rostliny jsou ve velké míře pěstovány člověkem v parcích a zahradách a velmi často lemují také okraje silnic a dálnic. I u nás jsou hálky velmi rozšířené, a přesto unikají pozornosti většiny lidí. Vědecké studie se však hálkám věnují již velmi dlouhou dobu a jejich autoři o žlabatkách zjistili mnoho z jejich života.

Cílem této práce je shrnout zajímavé poznatky o palearktických druzích žlabatek rodu *Diplolepis* spp. a popsat některé více studované fenomény spojené s jejich životem. Žlabatky indukují na různých druhově specifické hálky, v evoluční biologii je to jeden z příkladů tzv. rozšířeného fenotypu. Háлка jim zajišťuje jak ochranu před vnějšími vlivy prostředí tak jediný zdroj potravy. Jsou tedy naprosto vázané na tyto hostitelské rostliny a jistě je zajímavé studovat, co tak těsný vztah oběma organizmům přináší. Larva žlabatky je však tímto přesně lokalizována v prostoru a to je velká výhoda pro její parazitoidy, kteří využívají právě larvy žlabatek jako svoji potravu. Parazitoidi jsou proto v hálkách velmi rozšířeni a jejich vztahu ke žlabatkám je věnováno mnoho pozornosti ve vědeckých studiích. Jedna z linií hálkotvorných druhů hmyzu během evolučního vývoje ztratila schopnost tvorby hálky. Vývoj těchto inkvilínů je však na hálky stále vázán, a proto musí klást svá vajíčka do hálek jiných druhů. Mnoho autorů se také zabývalo tím, jaký vliv má tento nový obyvatel hálky na jejího původce a na strukturu samotné hálky. V poslední době intenzivně studovaná infekce mnoha druhů hmyzu bakterií rodu *Wolbachia* je u žlabatek spojována se specifickým typem rozmnožování. Žlabatky se totiž rozmnožují nepohlavně, kdy samice klade neoplozená vajíčka a zdá se, že právě infekce touto bakterií je za to zodpovědná. Je tedy zřejmé, že rozmanitých zajímavostí v životě žlabatek je více než dost, a přestože o nejznámější žlabatce růžové víme už poměrně mnoho, biologie mnoha jiných palearktických žlabatek zůstává neprozkoumána.

## 2. Systematika

Žlabatky rodu *Diplolepis* Geoffroy, 1762 patří do čeledi Cynipidae (Liljeblad & Ronquist 1998). Geograficky původ této čeledi leží v oblasti západního palearktu, odkud se rozšířil i do oblasti nearktické (Ronquist & Liljeblad 2001). Průběh fylogeneze celé nadčeledi Cynipoidea, kam se řadí také čeleď Cynipidae, shrnul Ronquist (1999). Ve své práci podává výčet autapomorfních znaků podporujících její monofyletický charakter a rozebírá klasifikaci celé skupiny včetně zástupců fosilních. Na základě svých dřívějších studií (Ronquist 1995; Liljeblad & Ronquist 1998) uvádí též početní zastoupení jednotlivých taxonů - čeleď Cynipidae zahrnuje téměř 1 400 druhů v 77 rodech. Následující výčet tribů je podle Liljeblad & Ronquist (1998). První tribus se jmenuje „Aylacini“, kam patří 156 druhů indukujících háčky na více čeledích rostlin (tento tribus je podle Ronquist (1994) parafyletický, proto je jeho název ohraničen uvozovkami). Další je tribus Cynipini, kam patří 974 druhů tvořících háčky převážně na dubech (*Quercus*). Třetím tribem je tribus Eschatocerini, jehož tři druhy indukují háčky na rostlinách rodu *Acacia* a *Prosopis*. Tribus pouze se dvěma druhy vytvářejícími háčky na javorech (*Acer*) je tribus Pediaspidini. Žlabatky rodu *Diplolepis* patří společně s rodem *Liebelia* do tribu Rhoditini. Dohromady bylo popsáno 63 druhů a všichni tvoří háčky výhradně na růžích (*Rosa*). Konečně poslední tribus Synergini zahrnuje inkvilinní druhy, kteří žijí v háčkách jiných druhů. Inkvilínů je známo 170 druhů.

Podle Liljeblad & Ronquist (1998) se čeleď Cynipidae fylogeneticky rozděluje na tři hlavní linie. První tvoří inkvilíni, rody ze skupiny „Aylacini“ tvořící háčky na růžích a rod *Liposthenes* ze stejné skupiny (háčky tvoří na hluchavkovitých rostlinách). Druhá linie představuje druhy parafyletické skupiny „Aylacini“. Třetí linie zahrnuje postupně se odvětvující druhy skupiny „Aylacini“ tvořící háčky na mákovitých rostlinách, monofyletický komplex *Phanacis-Timaspis* ze stejné skupiny (háčky tvoří na hvězdicovitých, hluchavkovitých a miříkovitých rostlinách) a konečně monofylum označované jako „woody rosid galls“. Tato skupina je tvořena třemi liniemi, které odpovídají výše popsaným tribům. Bazální linie je tvořená sesterskou dvojicí Eschatocerini a Rhoditini, další je Pediaspidini a poslední Cynipini. Příbuznost skupin Rhoditini a Cynipini a jejich společný původ ve skupině „Aylacini“ je ve shodě i s dřívější studií (Kinsey 1920), provedenou pouze na třech morfologických a čtyřech biologických znacích.

V palearktické oblasti žijí tyto druhy rodu *Diplolepis* (Belizin 1957; Vyrzhikovskaya 1963; Pujade-Villar 1993; Abe & Melika 2007): *D. brunneipes* (Ashmead, 1904), *D. dispar* (Niblett, 1943), *D. eglanteriae* (Hartig, 1840), *D. fructuum* (Rübsaamen, 1896), *D. japonicus*

(Walker, 1874) (= *D. hakonensis* (Ashmead, 1904)), *D. mayri* (Schlechtendal, 1876), *D. nervosa* (Curtis, 1838) (= *D. andrei*, (Kieffer, 1904), *D. centifoliae* (Hartig, 1840), *D. kiefferi* (Loiselle, 1912), *D. rosarum* (Giraud, 1859)), *D. nigriceps* Vyrzhikovskaja, 1963, *D. nitidus* Vyrzhikovskaja, 1963, *D. radoszkowskii* Kieffer, 1904, *D. rosae* (Linnaeus, 1758), *D. spinosissima* (Giraud, 1859) a *D. variegatus* Vyrzhikovskaja, 1963.

Druh *D. fructuum* byl někdy považován za geografický poddruh *D. mayri* (Belizin 1957), avšak Kierych (1966) definoval morfologické odlišnosti a zjistil, že *D. fructuum* je samostatný druh. Později Plantard et al. (1998b) za pomoci molekulárních technik taktéž potvrdil myšlenku, že jde o dva rozdílné druhy. Je také nutné zmínit, že háčky obou druhů jsou velmi odlišné (viz kapitola Háčky). Podle Pujade-Villar (1993) se dříve rozlišované druhy *D. kiefferi* a *D. rosarum* řadí do jednoho druhu *D. nervosa*. Navíc později Pujade-Villar & Plantard (2002) uvádějí, že i druhy *D. andrei* a *D. centifoliae* jsou rovněž synonymem druhu *D. nervosa*. Podle Yasumatsu & Taketani (1967) je druh *D. hakonensis* synonymum k *D. japonica*. Také existence druhu *D. brunneipes* je nejistá (Abe & Melika 2007). Pravděpodobně nejčastěji studovaným druhem je žlabatka růžová (*D. rosae*).



### 3. Životní cyklus

Vårdal et. al (2003) zjistili, že průměrná velikost snůšky žlabatky růžové je 408 vajíček. Stille & Davring (1980) uvádějí, že samice stejného druhu žlabatky v průměru produkuje 500 vajíček. Také zjistili, že v laboratorních podmínkách tato žlabatka klade 5 - 10 vajíček za hodinu. Optimální velikost snůšky u žlabatky růžové studovali László & Tóthmérész (2008). Zjistili, že se liší nejčastější velikost snůšky od velikosti, která vykazuje nejvyšší poměr vylíhnutých jedinců. Nejčastější jsou podle studie háčky s 25 - 30 komůrkami. Existuje tedy nějaký limitující faktor, který způsobuje, že se nejvíce vyskytují háčky menších velikostí, které jsou však z hlediska poměru vylíhnutého potomstva suboptimální na rozdíl od větších háček. Větší háčky jsou navíc odolnější vůči útoku parazitoidů (Stille 1984; László & Tóthmérész 2008). Testovaným faktorem v této studii (László & Tóthmérész 2008) bylo neúspěšné líhnutí z větších háček způsobené delší únikovou cestou z takové háčky. Autoři ovšem žádnou spojitost mezi tímto úhynem a frekvencí velikostí háček nepozorovali, a navrhují proto další testovatelné faktory jako predaci způsobenou ptáky.

Podle Vårdal et al. (2003) jsou vajíčka více než pětikrát delší (průměrně 318  $\mu\text{m}$ ) než široká (průměrně 59  $\mu\text{m}$ ) a délka pedunculu kolísá kolem 917  $\mu\text{m}$ . Tato práce zkoumala také strukturu vajíčka této žlabatky. Autoři zjistili, že tato vajíčka mají na posteriorním pólu porézní oblast, která svým umístěním odpovídá té části vajíčka, jež je při kladení zanořena v epidermální vrstvě buněk listu hostitelské rostliny. Podle dřívější interpretace (Bronner 1985) tato porézní oblast vajíčka slouží jako kotva. Podle Vårdal et al. (2003) může také usnadňovat líhnutí mladé larvy nebo sloužit jako cesta pro chemickou komunikaci mezi vajíčkem a listem hostitelské rostliny. Autoři ale v této studii nenašli podobnou oblast u jiných druhů hmyzu indukujících háčky a tak upozorňují, že embryo těchto druhů možná nehraje hlavní úlohu v procesu tvorby háčky.

Podle Blair (1951) se z neparazitovaných háček líhne velké množství žlabatek růžových (50 - 100 z jedné háčky). Je zjevné, že je zde velká variabilita v počtu kladených vajíček, což naznačuje, že samice nějakým způsobem odhadují kvalitu různých míst, na která kladou. O souvislosti míst kladení a vylíhnutí samice viz kapitola Hostitelské rostliny.

Larva nearktického druhu *D. spinosa* se z vajíčka líhne kolem desátého dne (Sliva & Shorthouse 2006). Následující popis larvy žlabatky růžové je podle Blair (1945). Larva je silná, směrem k abdomenu se zužuje silněji než k hlavě. Barva je bílá se zbarvením žluté zvláště na hrudi. Tělo je holé, hlava ne o moc menší než prothorax a kusadla silně chitinizovaná se třemi zuby podél vnitřního okraje. Morfologii larvy žlabatky růžové a

žlabatky druhu *D. mayri* popisuje také Nordlander (1973) a Zerova & Djakontshuk (1976).

Před zimou se larva výrazně zkrátí (Blair 1945). Zimu žlabatky přežívají v prepupálním stadiu, pro které je významným faktorem teplota (Williams et al. 2003). Podle této studie jsou vyšší teploty pro žlabatky škodlivé, neboť zvyšují metabolismus a jejich organismus tak přichází o energetické zásoby nutné pro další vývoj. Pupace probíhá na jaře (Blair 1945).

Ve studii Plantard et al. (1998a) se samice žlabatek *Diplolepis spinosissima* ve Francii líhnuly z hálek v dubnu nebo květnu a kladly vajíčka do nerozvinutých pupenů růže. Rizzo & Massa (2006) pozorovali líhnutí většiny samic žlabatek růžových na Sicílii již v březnu a menšího množství až do konce jara. Autoři brzké líhnutí přikládají teplejšímu podnebí v této oblasti. V roce 1965 byli v této studii zaznamenáni i samci, kteří se líhnuli v květnu a červnu společně se samicemi, což autoři dávají do kontrastu ke studii (Callan 1940), podle které se samci líhnuli dříve než samice. Dospělci žlabatek *Diplolepis fructuum* opouštěli háčky v Turecku začátkem května (Güçlü et al. 2008).

Po vylíhnutí samice kladou vajíčka na různé části růží (viz kapitolu - Háčka). Podrobný popis dospělých jedinců žlabatky růžové podali Ritchie & Peters (1981). Schröder (1967) zjistil, že větší počet vajíček kladou samice žlabatek růžových staré 5 - 7 dní než samice právě vylíhnuté.

## 4. Rozmnožovací systém

Podle Cook (1993) je nejrozšířenějším typem určení pohlavní u blanokřídlého hmyzu haplodiploidní systém. Při tomto typu množení se z neoplozených vajíček líhnou samci, zatímco z oplozených vznikají samice (Cook 1993). Takovýto typ rozmnožování se označuje termínem arrhenotokie. Plantard et al. (1998a) navrhuje existenci takového typu rozmnožování v populacích *Diplolepis spinosissima*, jejichž samice nebyly infikovány bakterií rodu *Wolbachia* Hertig, 1936. V těchto populacích zjistili 20 % - 30 % samců. Samice byly výrazně heterozygotní ve studovaných lokusech. Autoři proto předpokládají, že se populace rozmnožují pohlavně právě podle schématu haplodiploidního systému. Naproti tomu v populacích se samicemi touto bakterií infikovanými našli výrazně nižší zastoupení samců (1,3 %) a samice ve studovaných lokusech homozygotní. To je podle autorů významný doklad pro hypotézu, že právě infekce bakterií rodu *Wolbachia* indukuje u této žlabatky specifický typ partenogeneze, při které se samice rozmnožují nepohlavně kladením neoplozených vajíček. Z těch se líhnou opět pouze samice. Samci se tak v životním cyklu nevyskytují. Tento typ rozmnožování se nazývá thelytokie. Na základě tohoto zjištění předpokládají Plantard et al. (1999) podobnou variabilitu v rozmnožovacím systému u druhu *Diplolepis mayri*, u něhož zjistili přítomnost bakterií infikovaných samic v jedné ze dvou populací. Naproti tomu stejná studie zjistila infekci bakterií rodu *Wolbachia* ve všech studovaných populacích žlabatky růžové, což autoři považují za konzistentní s představou, že se tento druh žlabatky rozmnožuje pouze prostřednictvím neoplozených samic (thelytokie). Celkově pak autoři shrnují, že způsob rozmnožování u čeledi Cynipidae nepředstavuje fylogeneticky konzervovaný znak a infekce bakterií *Wolbachia* hraje zásadní roli ve strategii rozmnožování u těchto živočichů.

Plantard et al. (1999) zdůrazňují, že pro důkaz indukce partenogeneze zmiňovanou bakterií by bylo třeba zjistit, jak se rozmnožují samice pomocí antibiotik zbavené této bakteriální infekce. Poznávají však dále, že takový pokus je technicky náročný a žádný podobný experiment nebyl dosud pravděpodobně proveden. O infekci bakterií rodu *Wolbachia* bude blíže pojednáno v kapitole *Wolbachia*.

Zastoupení samců v populacích žlabatek je v prováděných studiích často dokumentovaným parametrem. Rizzo & Massa (2006) zjistili v roce 1965 na Sicílii 30,3 % samců žlabatky růžové v populaci, zatímco během let 1992 - 2005 nezaznamenali samce žádné. Je zajímavé, že právě v roce 1965 byl díky nižšímu stupni parazitace vyšší poměr vylíhnutých žlabatek a všech vylíhnutých jedinců než v letech 1992 - 2005. Celkově autoři

pro všechny zkoumané populace ve všech letech uvádějí 4,3 % samců v populaci. Rizzo & Massa (2006) zjistili v jednom vzorku v Maďarsku 23,8 % samců žlabatek růžových v populaci. Je zjevné, že v jednotlivých zkoumaných vzorcích se vyskytuje poměrně vysoké zastoupení samců. Vysvětlení v prostudovaných pracích chybí. Již Hoffmeyer (1925) si všiml, že početnější jsou samci v severních oblastech. Ve svých výzkumech v Dánsku zjistil 4 % samců žlabatek růžových v populaci. Výsledky odpovídající takové hypotéze publikoval Askew (1960). Podle těchto pozorování zjistil v severních oblastech Anglie 4,2 % samců žlabatek růžových, zatímco v Oxfordshire nezjistil samce žádné. Schröder (1967) nenašel žádného samce v oblastech Francie, Španělska, Švýcarska, Rakouska a jižního Německa. Nordlander (1973) zjistil v jižním Švédsku 1,5 % samců žlabatek růžových v populaci a podobně Stille (1984) v této oblasti u stejného druhu pozoroval 1,6 % samců. Ve směru sever - jih tedy podle této představy klesá v populaci relativní zastoupení samců žlabatky. Ačkoliv to některé zmíněné studie podporují, tato hypotéza selhává na Sicílii. Tam Rizzo & Massa (2006) zjistili velmi vysoké zastoupení samců v populacích (4,3 %). Autoři proto alternativně vysvětlují výskyt samců v populaci možnou kombinací environmentálních a biologických faktorů. Celkově tak (podle prostudovaných prací) výskyt samců žlabatek růžových v evropských populacích dosahuje od nuly do přibližně 4,5 %.

## 5. Biogeografie

Podle Krombein et al. (1979) je popsáno kolem 30 druhů rodu *Diplolepis* spp. v Severní Americe a z nich jsou dva introdukované. Žlabatka růžová byla introdukována v Severní Americe v roce 1868 (Weld 1926). V palearktické oblasti se vyskytuje kolem 14 druhů. K těmto údajům je však třeba připomenout, že není zcela jasné, které lze považovat za samostatné druhy. Z druhů obývajících palearktickou oblast je uváděno v Evropě 8 druhů (Pujade-Villar 1993) a v Asii 9 druhů (Belizin 1957; Vyrzhikovskaya 1963). Vzhledem k synonymizaci několika druhů (viz kapitolu Systematika) je však tento počet pravděpodobně nižší. Geografický původ rodu *Diplolepis* předpokládají Plantard et al. (1998b) v nearktické oblasti, odtud se pak podle autorů pravděpodobně rozšířil přes Beringovu úžinu do východní Asie a poté až do západní Evropy.

Přehledně zpracovali shromážděná data o výskytu jednotlivých druhů žlabatek rodu *Diplolepis* spp. Güçlü et al. (2008). Jejich přeložená a upravená (vzhledem k synonymizaci několika druhů Pujade-Villar (1993); Pujade-Villar & Plantard (2002) a Yasumatsu & Taketani (1967)) tabulka viz Tab. 1.

Tab.: 1. Záznamy o výskytu žlabatek rodu *Diplolepis* spp. v palearktické oblasti. Podle Güçlü et al. (2008), upraveno podle Pujade-Villar (1993); Pujade-Villar & Plantard 2002 a Yasumatsu & Taketani (1967).

Druh	Oblast	Autoři
<i>D. dispar</i>	bývalý Sovětský svaz, Anglie	Belizin (1957)
<i>D. eglanteriae</i>	západní, severní a střední Evropa, bývalý Sovětský svaz, Turecko	Ross (1911), Belizin (1957), Pujade-Villar (1993); Karaca (1956); Bayram et al. (1998)
<i>D. fructuum</i>	západní a střední Evropa ?, Turecko	Belizin (1957); Pujade-Villar (1993)
<i>D. japonicus</i> (= <i>D. hakonensis</i> )	bývalý Sovětský svaz	Belizin (1957)
<i>D. mayri</i>	západní, severní a střední Evropa, bývalý Sovětský svaz, Turecko, severní Afrika	Ross (1911); Belizin (1957); Pujade-Villar (1993)
<i>D. nervosa</i> (= <i>D. andrei</i> , <i>D. centifoliae</i> , <i>D. kiefferi</i> , <i>D. rosarum</i> )	západní, severní a střední Evropa, severní Afrika, bývalý Sovětský svaz, Turecko	Ross (1911); Belizin (1957); Bodenheimer (1958); Pujade-Villar (1993)
<i>D. nigriceps</i>	centrální Asie, Kazachstán	Vyrzhikovskaja (1963)
<i>D. nitidus</i>	centrální Asie, Kazachstán	Vyrzhikovskaja (1963)
<i>D. radoszkowskii</i>	bývalý Sovětský svaz	Belizin (1957)
<i>D. rosae</i>	západní, severní a střední Evropa, bývalý Sovětský svaz, Asie, Turecko	Ross (1911); Belizin (1957); Pujade-Villar (1993); Alkan (1952); Schimitschek (1953); Karaca (1956); Tuatay et al. (1972); Kilincer (1983); Özbek et al. (1996, 1998, 1999); Bayram et al. (1998)
<i>D. spinosissimae</i>	západní, severní a střední Evropa, bývalý Sovětský svaz, Turecko	Ross (1911); Belizin (1957); Pujade-Villar (1993); Karaca (1956)
<i>D. variegatus</i>	centrální Asie, Kazachstán	Vyrzhikovskaja (1963)

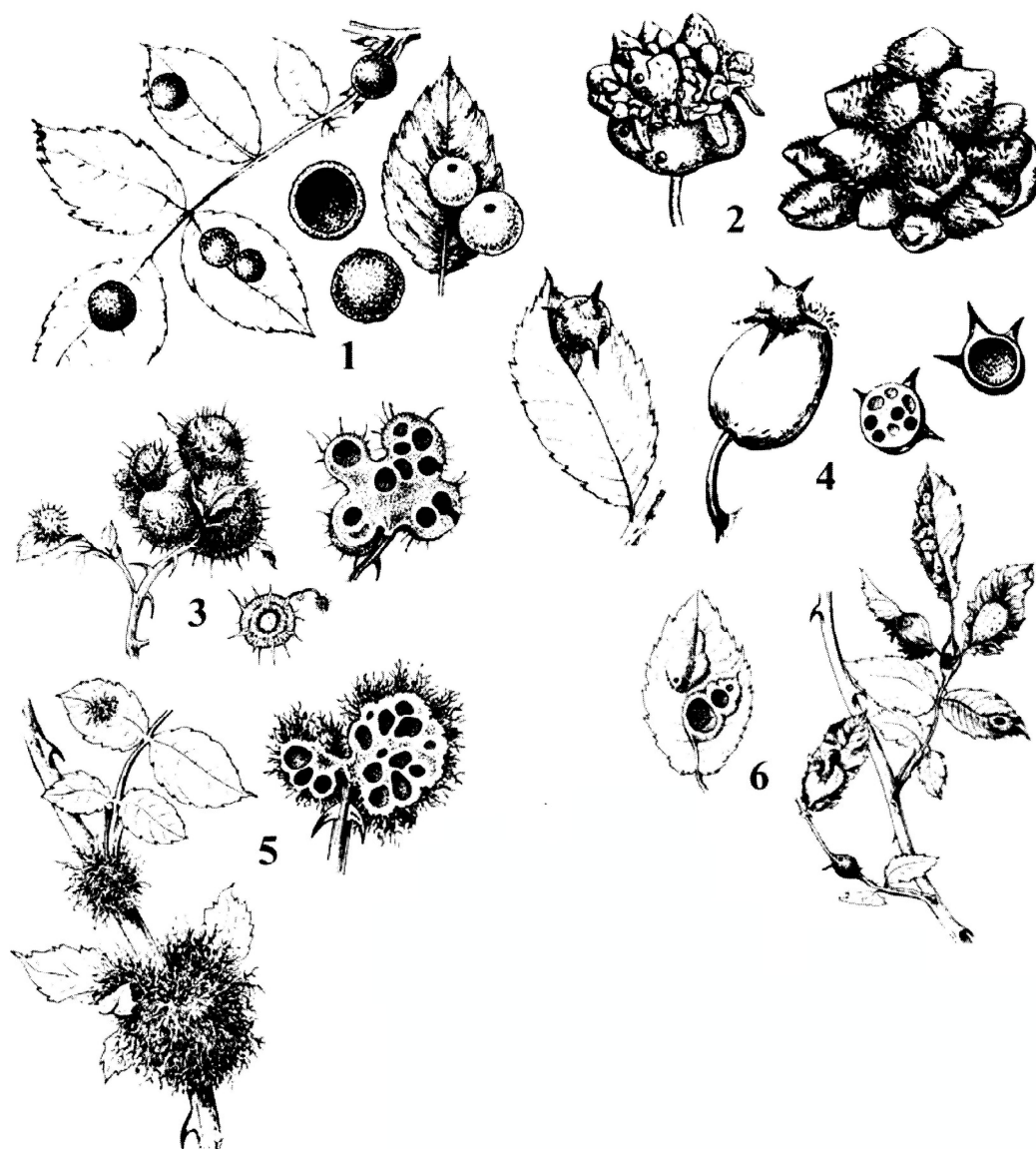
## 6. Hálka

Hálku definují Gordh & Headrick (2001) jako strukturu vzniklou abnormálním růstem rostlinného pletiva, který indukují organismy z rozmanitých taxonomických skupin. Ronquist & Liljeblad (2001) uvádějí, že původní strategií v čeledi Cynipidae byla tvorba jednkomůrkatých hálek v reprodukčních orgánech rostlin z čeledi mákovitých nebo hluchavkovitých. Hálky *D. fructuum* vznikají uvnitř plodů růží (Güçlü et al. 2008). Druhy *D. eglanteriae*, *D. mayri*, *D. rosae* a *D. spinosissimae* indukují hálky především na listech (Güçlü et al. 2008; Katilmiş & Kiyak 2010).

Podrobně se vnitřní stavbou hálky zabývali Sliva & Shorthouse (2006). Uvádějí, že uspořádání rostlinných pletiv je velmi podobné. Jde o koncentricky uspořádané distinktní vrstvy pletiv, které uzavírají komůrku larvy žlabatky. Podle jejich studie je tvorbou hálky pozměněn vývoj buněk prokambia a kortexu. Popis stavby hálky je podle Sliva & Shorthouse (2006) a Shorthouse (1998). Přítomnost vajíček způsobuje odumírání zasažených rostlinných buněk a čerstvě vylíhnutá larva je obklopena vrstvou proliferaujících buněk. Komůrka žlabatek je tvořena vrstvou těchto nutritivních buněk s hustou cytoplazmou a zvětšeným jádrem. Tyto buňky představují pro larvu jediný zdroj potravy. Během konzumace těchto buněk larvou, jsou později nahrazovány buňkami další vrstvy. Je to vrstva vakuolizovaných parenchymatických buněk, které se přeměňují ve zmíněné buňky nutritivní. Tato parenchymatická vrstva je také napojena na cévní systém rostliny. Během dozrávání hálky vzniká také vrstva lignifikovaného sklerenchymu.

Následující popis vzhledu hálek jednotlivých druhů žlabatek je podle Güçlü et al. (2008). Žlabatka *D. eglanteriae* tvoří na abaxiální straně listů velmi malé (4 - 5 mm) hálky, které jsou jednkomůrkaté. Jejich barva závisí na stupni vývoje hálky od zelené po červenou. Hálky žlabatky *D. fructuum* jsou uvnitř šípků a mohou tak mít na hostitelskou rostlinu negativní vliv (viz kapitolu Hostitelské rostliny). Samice *D. mayri* vzácně klade vajíčka do květních pupenů, což je jeden z důvodů směšování druhů *D. fructuum* a *D. mayri* (viz kapitolu Systematika). Obvykle samice druhu *D. mayri* klade vajíčka do listových pupenů. Hálky tohoto druhu jsou mnohkomůrkaté, vyskytují na listech i na stoncích. Jejich velikost je průměrně 2,5 cm. Povrch těchto hálek je hladký nebo pokrytý kratšími jemnými ostny. Nezralé hálky jsou měkké a zelené, dospělé křehké a hnědé až šedé, některé zůstávají na keři přes zimu. Hálky žlabatky růžové (*D. rosae*) se v angličtině označují jako bedeguar gall nebo robin's pin cushion. Mají různou velikost od jednkomůrkatých až po hálky, které mohou obsahovat až 200 komůrek. Mohou se vyskytovat na adaxiální straně listu a větší hálky

obalují stoněk, takže známky po původním listu mizí. Barva je různá od červené po zelenou. Povrch je kryt dlouhými mechovitými výběžky. Nedospělé hálky obsahují vysoký obsahem vody. Výjimečně se hálky tohoto druhu formují také na šípkových plodech. Konečně žlabatka druhu *D. spinosissima* tvoří hálky mnohokomůrkaté. Lze je nalézt na adaxiální i abaxiální straně listů, přičemž se někdy vyskytuje i více hálek společně na povrchu listů. Povrch této hálky je hladký jen s krátkými ostrými výběžky a barva se mění podle zralosti od zelené po červenou. Vzhled hálek nejběžnějších druhů žlabatek rodu *Diplolepis* spp. viz Obr. 1.



Obr. 1.: Hálky žlabatek rodu *Diplolepis* spp. 1. *D. eglanteriae*, 2. *D. fructuum*, 3. *D. mayri*, 4. *D. nervosa*, 5. *D. rosae*, 6. *D. spinosissima*. Převzato a upraveno z Melika (2006).



## 7. Hostitelské rostliny

### 7. 1. Přehled diverzity

Žlabatky rodu *Diplolepis* spp. jsou svým vývojem vázány na růže rodu *Rosa* spp. Linnaeus, 1753, celkově je z Evropy známo 26 druhů těchto rostlin, na kterých se žlabatky vyskytují (Pujade-Villar 1993). Růže šípková (*Rosa canina* Linnaeus, 1753) hostí široké spektrum druhů - *D. eglanteriae* (Katilmiş & Kiyak 2010), *D. fructuum* (Lotfalizadeh et al. 2006; Katilmiş & Kiyak 2010), *D. mayri* (Daneshvar et al. 2009; Katilmiş & Kiyak 2010), *D. rosae* (Stille 1984; Katilmiş & Kiyak 2010; Kohnen et al. 2011) *D. spinosissima* (Katilmiş & Kiyak 2010).

Studie (Stille 1984) provedená na žlabatce růžové ukázala, že schopnost napadat určité druhy růží pravděpodobně není obecnou vlastností jedinců tohoto druhu. Populace žlabatek nenapadají na jihu Švédska růži druhu *Rosa majalis* Herrmann, 1762 (Stille 1984), zatímco ten samý druh žlabatky ve Finsku ano (Hellén 1937). Podobně není v jižním Švédsku růže *Rosa rugosa* Thunberg, 1784 hostitelem žlabatky růžové, ovšem Schröder (1967) našel na této růži ve Švýcarsku hálky zmíněného druhu. Celkově se tak podle Stille (1984) zdá, že schopnost této žlabatky napadat určité druhy růží závisí na dlouhodobém soužití s konkrétním druhem hostitelské rostliny. Autor toto vysvětlení také podporuje pozorováním různého stupně parazitace u různých druhů růží.

Žlabatka růžová se v severní Americe, kam byla introdukována (Weld 1926), vyskytuje na růžích druhu *Rosa eglantaria*.

### 7. 2. Vliv růže na žlabatky

Stille (1984) pozoroval, že keře růží, které byly již dříve žlabatkou růžovou parazitovány, jsou častěji znovu napadány než růže bez hálek. Autor navrhuje dvě vysvětlení, která mohou také platit současně. První předpokládá, že některé keře jsou pro žlabatky atraktivnější, druhé předpokládá, že z hlediska reprodukčního úspěchu je výhodnější, když samice naklade alespoň některá vajíčka na stejný keř, na kterém se sama vylíhla. Podle autora lze totiž předpokládat, že vývoj hálky je závislý na konkrétních vlastnostech individuální rostliny, jako je její fyziologický stav nebo rezistence ke žlabatce. Z tohoto důvodu se lze tedy domnívat, že rostlina, která se již jednou ukázala pro žlabatku vhodná k parazitaci, může být opakovaně napadána. Navíc kladením vajíček na takový keř samice minimalizuje čas strávený přesuny mezi jednotlivými rostlinami. Během takových přesunů se vystavuje většímu nebezpečí zabití. Stejný jev pozorovali také Kohnen et al. (2011), kteří našli genetickou

strukturaci populace žlabatek růžových na malém měřítku (zhruba do 50 m na jedné lokalitě). Příbuzní jedinci žlabatky byli agregováni oproti nepříbuzným. Podle autorů to souvisí s rychlým životním cyklem, kdy samice po vylíhnutí klade nová vajíčka na stejný nebo blízký keř, z jehož hálek se vylíhla.

Stille (1984) dále tvrdí, že stupeň parazitace na růži závisí na jejím stáří a na aktuálním fyziologickém stavu. Podle vlastního pozorování uvádí, že mladé a poškozené růže hostí více a větší háčky než starší a nepoškozené keře. Ty totiž produkují menší výhonky a velké háčky jsou u nich méně časté. To podle autora může vysvětlovat častý výskyt hálek na růžích podél frekventovaných silnic, kde lze předpokládat jejich poškození a oslabení obranyschopnosti proti žlabatkám.

Kohnen et al. (2011) studovali, zda parazitace na odlišných druzích růží může vést u žlabatky růžové ke genetické diferenciaci mezi jednotlivými populacemi, která by mohla být potenciálním prvním krokem sympatrické speciace. Tři studované druhy růží (*R. canina*, *R. corymbifera*, *R. rubiginosa* Linnaeus, 1771) se lišily znaky pro žlabatku potenciálně významnými jako je celkový habitus rostlin nebo doba rašení pupenů a vzniku plodů. Dalším faktem, který by podle autorů mohl navrženou hypotézu podpořit, bylo zjištění, že více než 99 % žlabatek je infikovaných bakterií rodu *Wolbachia*, která způsobuje partenogenetický způsob rozmnožování (viz kapitolu *Wolbachia*). Partenogeneze by v tomto případě mohla omezit genový tok a tak podpořit genetickou diferenciaci. Navíc podle jiných prací (Stireman et al. 2005) lze očekávat, že genetická diferenciaci je pravděpodobnější u druhů se specifickým vztahem k hostitelským rostlinám. Navzdory těmto zjištěním však autoři (Kohnen et al. 2011) nenašli genetickou diferenciaci populací žlabatek mezi jednotlivými druhy růží. Autoři výsledek vysvětlují tvrzením, že hybridizace mezi jednotlivými druhy růží vede k existenci jedinců se středními hodnotami vlastností rodičovských druhů. Takové rostliny by pak mohly být žlabatkami parazitovány, usnadňovat tak jejich genový tok a tím zamezovat genetické diferenciaci. Druhé vysvětlení předkládané autory spočívá v konstatování, že formulovaná hypotéza je prostě chybná, protože u jiných druhů pozorovaná genetická diferenciaci závislá na hostiteli není jednoduše zobecnitelná pro všechny druhy hmyzu se specifickým těsným vztahem k hostitelské rostlině.

Na tomto místě je zajímavé zmínit studii Plantard et al. (1998a), která naopak v souvislosti s infekcí bakterií rodu *Wolbachia* předpokládá nízký genový tok mezi populacemi žlabatek *Diplolepis spinosissima* ve Francii. Více o této studii viz kapitolu *Wolbachia*.

Podle zmíněné studie (Kohnen et al. 2011) je díky těsnému vztahu mezi hostitelskou rostlinou a žlabatkou růžovou možné předpokládat, že rozšíření žlabatky je silně závislé na rozšíření růží. Autoři uvádí, že široké rozšíření růží v Evropě, způsobené také pěstitelskou činností člověka, umožňuje také široké rozšíření parazitických žlabatek.

### **7. 3. Vliv žlabatky na růži**

Protože žlabatka indukuje tvorbu hálky na růži, je možné předpokládat, že to nějakým způsobem bude rostlinu omezovat. Navíc, jak již bylo uvedeno (Stille 1984), jednou napadená rostlina má větší šanci být znovu hostitelem další generace žlabatek než rostlina nenapadená.

Stille (1984) však uvádí, že vliv žlabatky růžové na hostitelský keř pravděpodobně není nijak výrazný. Předpokládá to proto, že hálky zasahující plody růže jsou spíše vzácné a vzhledem k celkovému počtu šípků na jedné rostlině, je jejich ztráta způsobená žlabatkou pravděpodobně zanedbatelná. Podle Schröder (1967) žlabatka růžová může škodit při větších četnostech. Jiná je ovšem situace u žlabatky *Diplolepis fructuum*, jejíž hálky jsou přímo uvnitř plodů růží a takový napadený plod je pak zničen (Güçlü et al. 2008). Podle autorů (Güçlü et al. 2008) je v některých oblastech Turecka na růžích napadeno až 90 % šípků, takže tento druh žlabatky je pro hostitelskou rostlinu vážným škůdcem.

## 8. Parazitoidi

### 8. 1. Přehled diverzity

Hálky neslouží jako životní prostředí pouze pro jejich původce. László & Tóthmérész (2011) pozorovali, že ze vzorku hálek žlabatky růžové se jich líhne jen 25 % z celkového počtu jedinců opouštějících hátku, zbylých 75 % jedinců tvoří parazitoidi (46 %) a inkvilini s jejich vlastními parazitoidy (29 %). Podle Gordh & Headrick (2001) představují parazitoidi strategii mezi parazitismem a predací. Autoři uvádějí výčet znaků, kterými se odlišují od parazitů, z nichž je v této souvislosti důležitá především schopnost larválních stadií zabít svého hostitele.

Schröder (1967) uvádí, že složení společenstva vázaného na hálky žlabatky růžové je v Evropě podobné. Podobně Zerova & Djakontshuk (1976) uvádí, že u žlabatky *D. mayri* je komplex parazitoidů široce rozšířen v oblasti bývalého Sovětského svazu.

Parazitoidi tvoří velice bohatou skupinu druhů různého fylogenetického postavení. Jejich diverzitou a vazbou na jednotlivé původce hálek se zabývalo několik autorů (pro ilustraci uvádím pouze několik těchto prací s výčtem nejčastějších druhů parazitoidů). Nieves-Aldrey & Askew (2002) zmapovali vazby jednotlivých druhů parazitoidů na hátkotvorné hostitele v oblasti Španělska. Autoři zjistili v hálkách šesti druhů rodu *Diplolepis* spp. široké spektrum parazitoidů z řádu blanokřídlých (Hymenoptera) z čeledi Eurytomidae (*Eurytoma rosae* Nees, 1834), Torymidae (*Glyphomerus stigma* (Fabricius, 1793), *Torymus bedeguaris* (Linnaeus, 1758), *Torymus microstigma* (Walker, 1833), *Torymus rubi* (Schrank, 1781), Pteromalidae (*Caenacis inflexa* (Walker, 1848), *Pteromalus bedeguaris* (Thomson, 1878)), Eupelmidae (*Eupelmus urozonus* Dalman, 1820, *Eupelmus vesicularis* (Retzius, 1783)), Eulophidae (*Aprostocetus aurantiacus* (Ratzeburg, 1848), *Aprostocetus eurytomae* (Nees, 1834), *Aprostocetus* sp. Westwood, 1833). Jednotlivé druhy žlabatek se mezi sebou lišily počtem parazitujících druhů. Nejvíce jich hostily hálky druhů *D. mayri* a žlabatka růžová. Naopak jen jeden druh parazitoval u žlabatky *Diplolepis nervosa*. První z dvojice autorů se věnoval výzkumu v této oblasti již dříve, kdy studoval složení společenstva parazitoidů v hálkách žlabatky růžové (Nieves-Aldrey 1980). K vyjmenovaným druhům parazitoidů tak lze podle této jeho práce připočítat ještě druh čeledi Ichneumonidae (*Orthopelma mediator* (Thunberg, 1822) - rovněž řád blanokřídlí (Hymenoptera). Pro srovnání podobně zaměřená studie provedená v oblasti Iránu (Daneshvar et al. 2009) zkoumala složení společenstva parazitoidů u druhu *Diplolepis mayri*. Kromě některých zmíněných evropských parazitoidů zjistili autoři výskyt ještě dalších druhů čeledi Eurytomidae (*Eurytoma pistaciae* Rondani,

1877) a Ichneumonidae (*Exeristes roborator* (Fabricius, 1793)). Celkově zjistili 8 druhů parazitoidů. U stejného druhu žlabatky (*D. mayri*) našli Zerova & Djakontshuk (1976) 10 druhů parazitoidů v oblasti bývalého Sovětského svazu a Özbek et al. (1999) pak u této žlabatky v Turecku zjistili 9 druhů parazitoidů. Ze srovnání uvedených prací se zdá, že kromě početně i geograficky nejrozšířenějších druhů parazitoidů, kteří se vyskytují u více druhů žlabatek, existuje několik druhů parazitoidů, jejichž výskyt je zaznamenán pouze u některých žlabatek. Askew et al. (2006) ve své práci shromáždil údaje o druzích vázaných na háčky žlabatek *Diplolepis eglanteriae*, *D. mayri*, *D. nervosa*, *D. rosae* a *D. spinosissima*.

Jak autoři (např. Askew 1960; Laszló 2001) uvádějí, je třeba dodat, že ne všichni jsou skutečně parazitoidi žlabatek. Část z nich tvoří parazitoidi inkvilínů (viz kapitulu Inkvilíni - Přehled diverzity) a část hyperparazitoidi. V každém případě jde o velmi početnou skupinu druhů svým životním cyklem vázaných na háčkovitnou aktivitu žlabatek, což dokládá jejich významné postavení v ekosystému. Například druh *Pteromalus bedeguaris* může být podle Noyes (2011) parazitoidem druhů *Glyphomerus stigma*, *Orthopelma mediator*, *Torymus bedeguaris* i inkvilína *Periclistus brandtii* (Ratzeburg, 1831). Kromě toho je to také parazitoid larev žlabatek rodu *Diplolepis* spp. (Noyes 2011). Zmíněný druh *Torymus bedeguaris* může být však zároveň parazitoidem *Orthopelma mediator* (Askew 1960). Dalším parazitoidem rodu *Orthopelma* sp. Taschenberg, 1865 může být i druh *Glyphomerus stigma* (Laszló 2001). Jak je z výše uvedeného patrné, celkový obraz vztahů v tomto společenstvu je značně komplikovaný a přesahuje rámec této rešerše.

Plantard (1996) v této souvislosti rozdělil skupinu těchto druhů do několika trofických úrovní. Jednotlivé příklady druhů přiřazovaných k těmto úrovním podávají Lotfalizadeh et al. (2006). První představují fytofágové. K nim můžeme v tomto případě počítat inkvilíny rodu *Periclistus*. Další skupinou jsou pak primární parazitoidi. Mezi ně patří druhy jako např. *Orthopelma mediator*. Třetí trofickou úroveň představují fakultativní parazitoidi, kteří mohou napadat jak žlabatky rodu *Diplolepis* spp. tak jejich inkvilíny. Do této skupiny můžeme přiřadit zmíněného parazitoidea *Pteromalus bedeguaris*. Konečně poslední skupinou jsou specializovaní parazitoidi jako je *Eurytoma rosae* (parazitoid rodu *Diplolepis* spp.).

Parazitoidi se také liší početním zastoupením u svých hostitelů. Velmi početný je v háčkách žlabatky růžové parazitoid *Orthopelma mediator* (Askew 1960; Rizzo & Massa 2006; vlastní pozorování). Stejný výsledek uvádí i Stille (1984). Podle jeho studie jsou nejčastějšími parazitujícími druhy u této žlabatky *Orthopelma mediator* a druhy rodu *Torymus* Dalman, 1820. Další autoři (Laszló & Tóthmérész 2011) pozorovali u stejného druhu žlabatky jako nejčastější parazitoidy *Glyphomerus stigma* a *Orthopelma mediator*, naproti tomu výskyt

druhů *Torymus bedeguaris* a *Pteromalus bedeguaris* zaznamenali výrazně nižší. U druhu *Diplolepis mayri* byli jako nejčastější parazitoidi zjištěny druhy *Pteromalus bedeguaris*, *Eurytoma rosae* a *Orthopelma mediator* (Daneshvar et al. 2009).

Blair (1944) uvádí, že z hálek žlabatky růžové se v jednom případě vylíhly také larvy druhu *Curculio villosus* Fabricius, 1781 (Coleoptera: Curculionidae), přičemž se autor domnívá, že se tyto larvy živí pletivem hálky v časném stadiu vývoje.

Z hálek se výjimečně mohou vylíhnout i druhy, které jinak nejsou na hálky vázané. Takto uvádí Blair (1944) výskyt druhu *Bethylus cephalotes* (Foerster, 1860) (Hymenoptera: Bethyridae) v hálkách žlabatky růžové. Podobně Askew (1960) se zmiňuje o nálezu druhu *Spaniopus dissimilis* Walker, 1833 (Hymenoptera: Pteromalidae) v hálce a předpokládá, že se jedná o přezimujícího jedince.

Özbek et al. (1999) zjistili, že přirozeným nepřítelem larev žlabatky *D. mayri* jsou také vrabci (*Passer* spp) Brisson, 1760.

## 8. 2. Ovlivňování hostitele

Vlivem parazitoidů na reprodukci jejich hostitelů se zabýval Stille (1984), ve své práci uvádí, že až 75% larev žlabatky růžové může být díky parazitaci ztraceno. Parazitoidi tak jistě představují významný biotický faktor v životním cyklu žlabatek.

Složení společenstva parazitoidů u žlabatky růžové a vliv parazitace na různé parametry jejich hálek studovalo několik autorů. Laszló (2001) zkoumal početní stavy parazitoidů v závislosti na množství jedinců žlabatky růžové v hálce. Pozoroval signifikantní pozitivní vztah mezi počtem jedinců žlabatky a počtem parazitoidů v jejich hálkách. Podobný vztah ve většině případů vykazovali také jednotliví parazitoidi mezi sebou, což může souviset s jejich vlastními parazitickými vztahy. Konkrétně na příkladu druhů *Orthopelma* sp., *Torymus bedeguaris* a *Glyphomerus stigma* autor díky zjištěným vztahům uvažuje o hyperparazitickém vztahu (viz kapitolu Inkvilíni - Přehled diverzity). Právě *Orthopelma mediator* je podle Nordlander (1973) hlavním parazitoidem žlabatky. Navzdory očekávání však Laszló (2001) ve zmiňované studii nepozoroval negativní korelaci mezi žlabatkou růžovou a tímto parazitoidem. Autor také zjistil, že s rostoucím objemem hálky klesá relativní počet parazitoidů a roste reprodukční úspěch žlabatky. Ke stejnému výsledku ve své studii dospěl i Stille (1984), který zjistil, že reprodukční úspěch (zde chápaný jakožto poměr vylíhnutých jedinců žlabatky ku celkovému součtu vylíhnutých jedinců žlabatky a hlavních parazitoidů *Orthopelma mediator* a *Torymus* spp.) žlabatky růžové rychle roste se zvyšující se

hmotností háčky. Ovšem pouze do hmotnosti přibližně dvou gramů. Při vyšších hodnotách je míra parazitace víceméně konstantní. Avšak podle jeho výsledků také pravděpodobnost ztráty potomstva klesá s rostoucím počtem háček. Z celkového pohledu se tedy podle autora zdá být nejlepší strategií investice do většího množství spíše menších háček. Laszló (2001) dále zjistil negativní korelaci mezi počtem všech vylíhnutých jedinců a výškou umístění háčky na keři nad zemí. To může být podle Wiebes Rijks & Shorthouse (1992) způsobeno vlivem nízkých teplot na vysoko umístěné háčky. Naproti tomu Laszló (2001) nezjistil závislost mezi vzdáleností háčky od okraje růže a poměrem parazitoidů přítomných v hálce a ani objem háčky nekoreloval s touto vzdáleností. V této práci také zmínil vliv ekotonů, kde se vyskytuje více háček nebo jsou háčky větší. Na základě výsledků tak navrhuje, že společenstvo parazitoidů v těchto oblastech není jednotné. Studie ale byla prováděná pouze na třech místech.

## 9. Inkvilíni

### 9. 1. Přehled diverzity

Jako inkvilíny označujeme takové druhy, kteří žijí v již vytvořených hálkách jiných hálkotvorných druhů (Gordh & Headrick 2001). Inkvilíni asociovaní s hálkami rodu *Diplolepis* spp. tvoří v rámci taxonu Cynipoidea monofyletický tribus Synergini (Ronquist 1999). O inkvilínech obecně pojednává Sanver & Hawkins (2000) v kompilační práci, kde analyzují literární data o vazbě těchto živočichů na hálkotvorný hmyz. Stille (1984) pozoroval, že téměř 37 % všech druhů vylíhnutých z háčky tvořili jedinci druhu *Periclistus brandtii*, tito inkvilíni tak tvoří významnou ekologickou skupinu v rámci hálek.

Významnou skupinou inkvilínů jsou zástupci rodu *Periclistus* Förster 1869, jejichž úspěšný vývoj je vázán na přítomnost jedinců rodu *Diplolepis* spp. (Shorthouse 1998). Většina druhů z tohoto rodu je pak vázána na druhy s jednodomrkovými hálkami, pouze druh *Periclistus brandtii* je závislý na vícekomrkových hálkách tvořených žlabatkou růžovou (Shorthouse 1998) a žlabatkou *Diplolepis mayri* (Nordlander 1973). George Melika (pers. com. in László & Tóthmérész 2006) však informuje také o vychování inkvilínů druhu *Periclistus caninae* (Hartig, 1840) z mnohodomrkatých hálek žlabatky růžové a žlabatky *Diplolepis mayri*. Tento druh inkvilína je jinak známý z hálek druhů *Diplolepis eglanteriae* a *Diplolepis nervosa* (Askew et al. 2006). Třetí druh tohoto rodu *Periclistus spinosissima* Dettmer, 1924 je uveden z hálek *Diplolepis spinosissima* (Askew et al. 2006). Pro srovnání lze uvést, že v nearktické oblasti se vyskytuje 10 druhů rodu *Periclistus* (Ritchie 1984).

Další skupinou inkvilínů z taxonu Synergini jsou druhy rodu *Synergus* spp. Hartig, 1840, kteří jsou obecně považováni za inkvilíny druhů tvořících háčky na dubech (*Quercus* sp.) (Wiebes-Rijks & Shorthouse 1992). Ovšem Blair (1944) našel jedince druhu *Synergus ruficornis* Hartig, 1840 také v hálkách žlabatky růžové.

Zbylé rody skupiny Synergini jsou považovány za inkvilíny druhů tvořících háčky na rostlinách rodů *Quercus* sp. (inkvilíni rodů *Ceroptres* sp. Hartig, 1840 a *Saphonecrus* sp. Dalla Torre & Kieffer, 1910) a *Rubus* sp. (inkvilíni rodu *Synophromorpha* sp. Ashmead, 1903) (Askew 1961; Wiebes-Rijks & Shorthouse 1992).

V hálkách se vyskytují také druhy vázané na inkvilíny. Podle Nordlander (1973) jsou pravděpodobně striktními parazitoidy inkvilína *Periclistus brandtii* druhy *Caenacis inflexa* a *Eurytoma rosae*. To potvrzuje také studie (László & Tóthmérész 2006), ve které je uvedeno, že výskyt těchto druhů je vázán na přítomnost inkvilína *Periclistus brandtii*. Rovněž Nieves-Aldrey & Askew (2002) uvádějí druh *Caenacis inflexa* jako parazitoida *Periclistus brandtii*.



Laszló (2001) ale ve své studii nepozoroval mezi těmito druhy a zmiňovaným inkvilínem negativní korelaci, kterou lze díky jejich předpokládanému vztahu očekávat. Hyperparazitoidi inkvilína *Periclistus brandtii* pak podle Laszló (2001) nejsou známi.

## 9. 2. Ovlivňování hostitele

Podle Blair (1943) se háčka žlabatek růžových sestává jednak z komůrek původce háčky a také z komůrek inkvilína rodu *Periclistus brandtii*. Tyto komůrky jsou podle autora menší, tenkostěnné a většinou srostlé dohromady. Také uvádí, že se inkvilín *P. brandtii* v háčkách žlabatky vyskytuje velmi často a občas z komůrky žlabatku i vytlačí. Shorthouse (1998) uvádí, že samice klade vajíčka na vnitřní povrch komůrky (u jednodomůrkových háček) a původce háčky vždy zabije. Takovéto háčky s inkvilíny a mrtvým původcem pak pokračují v růstu, na rozdíl od háček s mrtvým původcem a bez vajíček inkvilína (Shorthouse 1998). Ve stejné studii je také uvedeno, že inkvilín způsobuje další proliferaci parenchymu háčky, což vede k uzavření jeho larvy do vlastní komůrky a poté diferenciaci vlastních nutritivních buněk inkvilína. V případě mnohodomůrkatých háček jako u žlabatky růžové však inkvilíni pravděpodobně tak významný vliv na mortalitu larev nemají (Stille 1984).

Vliv inkvilína *Periclistus brandtii* na strukturu háčky žlabatky růžové studovali László & Tóthmérész (2006). Podle výsledků jejich studie mají háčky obsazené inkvilínem prokazatelně větší průměr než háčky bez inkvilínů. Autoři však uvádějí, že nárůst velikosti háčky není tak velký jako u háček jednodomůrkových, pravděpodobně díky existenci množství komůrek neobsazených inkvilínem. Zjistili, že v rámci háčky se inkvilín vyskytuje asi v pětině komůrek, přičemž každou z nich svojí aktivitou rozdělí průměrně na pět komůrek vlastních. Nárůst velikosti jednodomůrkových háček rodu *Diplolepis* sp. obsazených inkvilínem byla potvrzena v dřívějších studiích (Shorthouse 1998). László & Tóthmérész (2006) dále u háček s inkvilínem zjistili vyšší celkový počet jedinců opouštějících háčku a jejich vyšší celkovou diverzitu. Vyšší počet jedinců asociovaných s háčkou je v souladu s předpokladem, že inkvilínem obsazené háčky představují významnější zdroj potravy pro další druhy hmyzu (Wiebes-Rijks & Shorthouse 1992). Výskyt inkvilína v háčce tak umožňuje přítomnost dalších parazitoidů (viz kapitolu Inkvilíni - Přehled diverzity). Práce také poprvé přináší informace o tom, že neexistuje závislost mezi velikostí háčky napadené inkvilínem a celkovým počtem vylíhnutých jedinců. Autoři to vysvětlují chováním inkvilína, který mění strukturu komůrek uvnitř háčky a výsledkem jeho chování je potom jak existence háček s mnoha komůrkami napadenými inkvilínem tak mnoha háček jen s několika obsazenými komůrkami.

Stille (1984) pozoroval, že se jen mírně liší i počet vylíhnutých jedinců žlabatky růžové v závislosti na přítomnosti inkvilína *Periclistus brandtii*. Autor však nepozoroval vliv přítomnosti inkvilína na vztah mezi počtem všech vylíhnutých jedinců a hmotností hálky.

## 10. *Wolbachia*

Bakterie rodu *Wolbachia* je velmi úzce spjatá s evolucí mnoha druhů členovců (O'Neill et al. 1992; Werren et al. 1995;). U svých hostitelů zapříčiňuje několik zajímavých odlišností v rozmnožování. Jedná se především o cytoplazmatickou inkompatibilitu, změnu pohlaví (O'Neill et al. 1992; Rousset et al. 1992) a partenogenezi (Stouthamer et al. 1993). Velmi široké rozšíření (více než 99 %) touto bakterií infikovaných jedinců žlabatky růžové v populaci zjistili ve své studii Kohnen et al. (2011).

Souvislost partenogenetického způsobu rozmnožování u žlabatky růžové s infekcí bakterií rodu *Wolbachia* zmiňují již Stouthamer & Kazmer (1994). Autoři studovali spojitost partenogeneze u druhů rodu *Trichogramma* spp. Westwood, 1833 (Hymenoptera: Trichogrammatidae) s infekcí touto bakterií a zjistili, že infekce touto bakterií vyvolává fúzi neoplozených samičích gamet. Podobný mechanismus obnovy diploidního stavu duplikací pohlavních buněk, který vede k vysoké úrovni homozygotnosti, studovali u žlabatky růžové již dříve Stile & Davring (1980). Spojitost mezi partenogenetickým rozmnožováním (thelytokie- viz kapitola Rozmnožovací systém) a infekcí touto bakterií popsal u žlabatky růžové van Meer et al. (1995).

Podrobnější výsledky o souvislosti partenogeneze (thelytokie) a této infekce získali ve své studii Plantard et al. (1998a), když porovnávali způsob rozmnožování různých populací druhu *Diplolepis spinosissima* v závislosti na tom, zda jejich příslušníci hostili nitrobuněčného parazita. Populace s jedinci bez bakterií obsahovaly vyšší zastoupení samců než populace s infikovanými jedinci. Populace neinfikované, v nichž se vyskytovali haploidní samci a heterozygotní samice, jsou tedy haplodiploidní (arrhenotokie- viz kapitola Rozmnožovací systém). Naproti tomu v populacích s infikovanými jedinci byli samci výrazně vzácnější a partenogenetické samice vykazovaly vyšší míru homozygotnosti. Podobné výsledky a doklad o významném rozšíření infikující bakterie získal stejný kolektiv autorů také u širšího spektra druhů rodu *Diplolepis* (Plantard et al. 1999). Při testování sedmi evropských druhů zjistili přítomnost infikovaných jedinců u pěti druhů. U třinácti zkoumaných nearktických druhů rodu *Diplolepis* pak našli šest druhů s infikovanými jedinci.

Vertikální přenos bakterie probíhá pouze z matky na potomstvo a to skrze cytoplazmu vajíčka, díky širokému rozšíření u mnoha druhů hmyzu se však předpokládá, že se bakterie dokáže také šířit mezi jednotlivými druhy horizontální cestou (Werren et al. 1995).

Podle představ některých autorů (Werren et al. 1995) může být cestou horizontálního přenosu této bakterie parazitace na infikovaných jedincích. Tuto hypotézu potvrdili u

parazitických vosiček rodu *Nasonia* Ashmead, 1904 spp. (Hymenoptera: Pteromalidae) a jejich hostitelích z rodu *Protocalliphora* Hough, 1899 sp. (Diptera: Calliphoridae).

Podle Plantard et al. (1999) mohou být dokladem pro tento přenos u rodu *Diplolepis* spp. fylogenetické vztahy mezi bakteriemi parazitujícími u různých druhů tohoto rodu. Ty totiž podle výsledků studie netvoří monofyletickou skupinu přiřaditelnou k monofyly žlabatek a například bakterie evropských druhů žlabatek jsou geneticky bližší bakteriím parazitujícím u druhu *Liposthenes glechomae* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Cynipidae: „Aylacini“) než bakteriím některých severoamerických žlabatek tribu Rhoditini. Autoři to vysvětlují možnou úlohou parazitoidů v horizontálním přenosu. Tento mechanismus přenosu prostřednictvím asociovaných symbiontů testovali Schilthuizen & Stouthamer (1998) u žlabatky růžové a s ní spojenou guildou parazitoidů a inkvilínů, avšak jejich výsledky uvedenou cestu přenosu bakterie *Wolbachia* nepotvrdily. To je podle autorů překvapující díky velmi specifickému vztahu parazita a hostitele, který je pravděpodobně evolučně velmi starý (Schilthuizen & Stouthamer 1998). Autoři však upozorňují na možnou nedostatečnou dobu symbiózy mezi žlabatkou růžovou a parazitickou bakterií a také na fakt, že vzniklé apomorfní substituce mohly překrýt znaky po tomto přenosu, pokud proběhl před dostatečně dlouhou dobou.

## 11. Závěr

Hálky poutají pozornost vědců již velmi dlouho. Mnoho pozornosti bylo věnováno hálkám, které indukují jejich původci na dubech. Hálky vznikající na růžích však byly taktéž předmětem mnoha studií. V dnešní době tak již máme poměrně široké znalosti o stavbě i indukcii hálky, ovšem tyto znalosti pocházejí ze studia úzkého okruhu druhů, z těch evropských jde nejčastěji o žlabatku růžovou. Díky zmiňovanému širokému rozšíření žlabatky růžové v Evropě se biologii tohoto druhu věnovalo mnoho autorů a to již více jak 120 let. Lze dobře sledovat, jak se s postupem času a rozvíjejícími možnostmi techniky rozšiřovaly také oblasti zájmu o tyto druhy hmyzu. Práce z počátku první poloviny 20. století často mapují druhové složení parazitoidů, poté postupně přibýly práce zkoumající rozšíření jednotlivých druhů a také jejich podrobnější morfologický popis. S nástupem moderních technik se otevřela možnost studovat genetickou strukturu populací, infekci jedinců bakterií rodu *Wolbachia*, fylogenetickou příbuznost žlabatek a mnoho dalších fenoménů spojených s jejich životem. Mezi další častěji studované palearktické druhy žlabatek patří *D. eglanteriae*, *D. fructuum*, *D. mayri*, *D. nervosa*, a *D. spinosissima*. U těchto druhů dnes známe detailní morfologický popis, víme, jaké druhy parazitoidů a inkvilínů hostí i jak vypadají jejich hálky. Výše jmenované druhy žlabatek se vyskytují v Evropě. O asijských žlabatkách však máme velmi neúplné poznatky. Například hálky druhu *Diplolepis andrei* jsou neznámé, typový materiál nedostupný, takže někteří autoři (Pujade-Villar & Plantard 2002) uvažují, že se ani o samostatný druh nejedná. Tato práce tedy také poukazuje na tento propastný rozdíl v poznání jednotlivých druhů.

## 12. Literatura

\* takto jsou označeny převzaté citace

ABE Y. & MELIKA G. 2007: The diversity and phylogeography of cynipid gallwasps (Hymenoptera: Cynipidae) of the Oriental and Eastern Palearctic regions, and their associated communities. *Oriental Insects* **41**: 169-212.

ASKEW R. R. 1960: Some observations on *Diplolepis rosae* (L.) (Hym., Cynipidae) and its parasites. *Entomologist's Monthly Magazine* **95**: 191-192.

ASKEW R. R. 1961: On the biology of the inhabitants of oak galls of Cynipidae (Hymenoptera) in Britain. *Transactions of the Society for British Entomology* **14**: 237-268.

ASKEW R. R. 1980: The diversity of insect communities in leaf-mines and plant galls. *Journal of Animal Ecology*. **49**: 817-829.\*

ASKEW R. R., PLANTARD O., GÓMEZ J. F., NIEVES M. H. & NIEVES-ALDREY J. L. 2006: *Catalogue of parasitoids and inquilines in galls of Aylacini, Diplolepidini and Pediaspidini (Hym., Cynipidae) in the West Palearctic*. Zootaxa 1301, Magnolia Press, Auckland, New Zealand. 60 pp.

BELIZIN V. I. 1957: Gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae) in the USSR fauna developed on roses. *Entomologicheskoe Obozrenie* **36**: 925-934.

BLAIR K. G. 1943: On the rose bedeguar gall and its inhabitants. *Entomologist's Monthly Magazine* **79**: 231-233.

BLAIR K. G. 1944: A note on the economy of the rose bedeguar gall, *Rhodites rosae* L. *Proceedings and transactions of the South London Entomological and Natural History Society* **1943-44**: 55-59.

BLAIR K. G. 1945: Notes on the economy of the rose-galls formed by *Rhodites* (Hymenoptera: Cynipidae). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London (A)* **20**: 26-31.

BLAIR K. G. 1951: *Eupelmus eurozonus* Dahlb. (Hym., Chalcididae) in galls of *Rhodites rosae* L. (Hym., Cynipidae). *Entomologist's Monthly Magazine* **87**: 174-175.\*

BRONNER R. 1985: Anatomy of the ovipositor and oviposition behaviour of the gall wasp *Diplolepis rosae* (Hymenoptera, Cynipidae). *The Canadian Entomologist* **117**: 849-858.

CALLAN E. M. 1940: On the occurrence of males of *Rhodites rosae* L. (Hymenoptera: Cynipidae). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London (A)* **15**: 21-26.\*

COOK J. M. 1993: Sex determination in the Hymenoptera: a review of models and evidence. *Heredity* **71**: 421-435.

DANESHVAR S., TALEBI A. A. & FATHIPOUR Y. 2009: The wasps associated with seeds and galls of *Rosa canina* in Iran. *Advances in Environmental Biology* **3**: 61-68.

GORDH G. & HEADRICK D. 2001: *A Dictionary of Entomology*. CABI Publishing, Wallingford. 1032 pp.

GÜÇLÜ S., HAYAT R., SHORTHOUSE J. D. & TOZLU G. 2008: Gall-inducing wasps of the genus *Diplolepis* (Hymenoptera: Cynipidae) on shrub roses of Turkey. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **110**: 204-217.

HELLÉN W. 1937: Zur Kenntnis der phytophagen Cynipiden Finlands (Hym.). *Notulae Entomologicae* **17**: 31-38.\*

HOFFMEYER E. B. 1925: Bemaerkninger om danske Galhvespe. *Entomologiske Meddelelser*. **16**: 1-8.\*

KATILMIŞ Y. & KIYAK S. 2010: Distribution, phenology and effects of *Diplolepis* spp. (Hymenoptera:

- Cynipidae) on *Rosa canina* in the inland Western Anatolian. *Journal of Entomological Research Society* **12**: 31-36.
- KIERYCH E. 1966: The problem of specific distinctness of *Diplolepis fructuum* (Rübs.) (Hymenoptera, Cynipidae). *Bulletin de l'Académie Polonaise des Sciences* **14**: 495-500.\*
- KINSEY A. C. 1920: Phylogeny of cynipid genera and biological characteristics. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **42**: 357-402.
- KOHNE A., WISSEMANN V. & BRANDL R. 2011: No host-associated differentiation in the gall wasp *Diplolepis rosae* (Hymenoptera: Cynipidae) on three dog rose species. *Biological Journal of the Linnean Society* **102**: 369-377.
- KROMBEIN K. V., HURD P. B., SMITH D. R. & BURKS B. D. 1979: *Catalogue of Hymenoptera in North America North of Mexico*. Vols 1 and 2. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- LASZLÓ Z. 2001: The parasitic complex of *Diplolepis rosae* (LINNAEUS, 1758) (Hymenoptera, Cynipidae): influencing factors and interspecific relationships. *Entomologica romanica* **6**: 133-140.
- LÁSZLÓ Z. & TÓTHMÉRÉSZ B. 2006: Inquiline effects on a multilocular gall community. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **52**: 373-383.
- LÁSZLÓ Z. & TÓTHMÉRÉSZ B. 2008: Optimal clutch size of the gall wasp *Diplolepis rosae* (Hymenoptera: Cynipidae). *Entomologica Fennica* **19**: 168-175.
- LÁSZLÓ Z. & TÓTHMÉRÉSZ B. 2011: Parasitoids of the bedeguar gall (*Diplolepis rosae*): effect of host scale on density and prevalence. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* **57**: 219-232.
- LILJEBLAD J. & RONQUIST F. 1998: A phylogenetic analysis of higher-level gall wasp relationships (Hymenoptera: Cynipidae). *Systematic Entomology* **23**: 229-252.
- LOTFALIZADEH H., RASPLUS J.Y., DELVARE G. 2006: Rose gall wasps and their associated fauna (Hymenoptera) in Iran. *Redia* **89**: 73-85.
- MELIKA G. 2006: Gall wasps of Ukraine Cynipidae. *Vestnik zoologii*. Vol. 2. p- 579.
- NIEVES-ALDREY J. L. 1980: Datos sobre *Diplolepis rosae* (L.) (Hym., Cynipidae) y sus himenópteros parásitos en Salamanca. *Boletín de la Asociación Española de Entomología* **4**: 107-113.
- NIEVES-ALDREY J. L. & ASKEW R. R. 2002: Calcidoideos (Hym., Chalcidoidea) asociados a agallas de Aylacini y Diplolepidini (Hym., Cynipidae) en España. *Boletín de la Asociación Española de Entomología* **26**: 11-37.
- NORLANDER A. G. 1973: Parasitsteklar i galler av *Diplolepis rosae* (L.) och *D. mayri* Schlechtd. (Hym. Cynipidae) (Hym. Ichneumonoidea, Chalcidoidea, Cynipoidea). *Entomologisk Tidskrift* **94**: 148-176.
- NOYES J.S. 2011: Universal Chalcidoidea Database. World Wide Web electronic publication. <http://www.nhm.ac.uk/chalcidoids>
- O'NEILL S. L., GIORDANO R., COLBERT A. M. E., KARR T. L. & ROBERTSON H. M. 1992: 16S rRNA phylogenetic analysis of the bacterial endosymbionts associated with cytoplasmic incompatibility in insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **89**: 2699-2702.
- ÖZBEK H., GÜÇLÜ Ş. & TOZLU G. 1999: Biology and natural enemies of *Diplolepis mayri* Schl. (Hymenoptera: Cynipidae), a pest of *Rosa canina* L. in Erzurum Province. *Türkiye Entomoloji Dergisi* **23**: 39-50.
- PLANTARD O. 1996: Ecologie des communautés de parasitoïdes associés aux Cynipidae galligènes (Hymenoptera): Rôle des caractéristiques des galles, de la structure des populations et de la phylogénie des hôtes

sur leur cortège parasitaire. Ph.D. Thesis, Paris VI Université. 178 pp.\*

PLANTARD O., RASPLUS J.Y., MONDOR G., LE CLAINCHE I. & SOLIGNAC M. 1998a: *Wolbachia*-induced thelytoky in the rose gallwasp *Diplolepis spinosissimae* (Giraud) (Hymenoptera: Cynipidae), and its consequences on the genetic structure of its host. *Proceedings of the Royal Society of London (B)* **265**: 1075-1080.

PLANTARD O., SHORTHOUSE J. D. & RASPLUS J.Y. 1998b: Molecular phylogeny of the genus *Diplolepis* (Hymenoptera: Cynipidae). In: CSÓKA G., MATTSON W. J., STONE G. N. & PRICE P. W. (Eds.): *The biology of gall-inducing arthropods*. General Technical Report NC-199, U. S. Department of Agriculture, Forest Service, North Central Research Station, St. Paul, Minnesota, U.S.A. 329 pp.

PLANTARD O., RASPLUS J.Y., MONDOR G., LE CLAINCHE I. & SOLIGNAC M. 1999: Distribution and phylogeny of *Wolbachia* inducing thelytoky in Rhoditini and 'Aylacini' (Hymenoptera: Cynipidae). *Insect Molecular Biology* **8**: 185-191.

PUJADE-VILLAR J. 1993: Revisio de les especies del genere *Diplolepis* de l'Europe centro-occidental (Hym. Cynipidae) amb una especial atencio a la península Iberica. *Historia Animalium* **2**: 57-76.\*

PUJADE-VILLAR J. & PLANTARD O. 2002: About the validity of *Diplolepis fructuum* (Rübsaamen) and some new synonyms in *Diplolepis nervosa* (Curtis) (Hymenoptera: Cynipidae: Diplolepidini). Pp. 135-142. In: MELIKA G. & THURÓCZY C. (Eds.): *Parasitic wasps: evolution, systematics, biodiversity and biological control*. International symposium: „Parasitic Hymenoptera: Taxonomy and Biological Control“ (14-17 May 2001) Kőszeg, Hungary. 480 pp.

RITCHIE A. J. 1984: A review of the higher classification of the inquiline gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae) and a revision of the Nearctic species of *Periclistus* Forster. Ph.D. Thesis, Carleton University, Ottawa, Ontario. 368 pp.\*

RITCHIE A. J. & PETERS T. M. 1981: The external morphology of *Diplolepis rosae* (Hymenoptera: Cynipidae, Cynipinae). *Annals of the Entomological Society of America* **74**: 191-199.

RIZZO M. C. & MASSA B. 2006: Parasitism and sex ratio of the bedeguar gall wasp *Diplolepis rosae* (L.) (Hymenoptera: Cynipidae) in Sicily (Italy). *Journal of Hymenoptera Research* **15**: 277-285.

RONQUIST F. 1994: Evolution of parasitism among closely related species: phylogenetic relationships and the origin of inquilinism in gall wasps (Hymenoptera: Cynipidae). *Evolution* **48**: 241-266.

RONQUIST F. 1995: Phylogeny and early evolution of the Cynipoidea (Hymenoptera). *Systematic Entomology* **20**: 309-335.

RONQUIST F. 1999: Phylogeny, classification and evolution of the Cynipoidea. *Zoologica Scripta* **28**: 139-164.

RONQUIST F. & LILJEBLAD J. 2001: Evolution of the gall wasp-host plant association. *Evolution* **55**: 2503-2522.

ROUSSET F., BOUCHON D., PINTUREAU B., JUCHAULT P., SOLIGNAC M. 1992: *Wolbachia* endosymbionts responsible for various alternations of sexuality in arthropods. *Proceeding of the Royal Society of London (B)* **250**: 91-98.

SANVER D. & HAWKINS B. A. 2000: Galls as habitats: the inquiline communities of insect galls. *Basic and Applied Ecology* **1**: 3-11.

SCHILTZEN M. & STOUTHAMER R. 1998: Distribution of *Wolbachia* among the guild associated with the parthenogenetic gall wasp *Diplolepis rosae*. *Heredity* **81**: 270-274.

SCHRÖDER D. 1967: *Diplolepis* (= *Rhodites*) *rosae* (L.) (Hym.: Cynipidae) and a review of its parasite complex in Europe. *Technical Bulletin of the Commonwealth Institute of Biological Control* **9**: 93-131.\*

SHORTHOUSE J. D. 1998: Role of *Periclistus* (Hymenoptera: Cynipidae) inquilines in leaf galls of *Diplolepis*



- (Hymenoptera: Cynipidae) on wild roses in Canada. Pp. 61-81. In: CSÓKA G., MATTSON W. J., STONE G. N. & PRICE P. W. (Eds.): *The biology of gall-inducing arthropods*. General Technical Report NC-199, U. S. Department of Agriculture, Forest Service, North Central Research Station, St. Paul, Minnesota, U.S.A. 329 pp.
- SLIVA M. D. & SHORTHOUSE J. D. 2006: Comparison of the development of stem galls induced by *Aulacidea hieracii* (Hymenoptera: Cynipidae) on hawkweed and by *Diplolepis spinosa* (Hymenoptera: Cynipidae) on rose. *Canadian Journal of Botany* **84**: 1052-1074.
- STILLE B. 1984: The effect of hostplant and parasitoids on the reproductive success of the parthenogenetic gall wasp *Diplolepis rosae* (Hymenoptera: Cynipidae). *Oecologia* **63**: 364-369.
- STILLE B. & DÄVRING L. 1980: Meiosis and reproductive strategy in the parthenogenetic gall wasp *Diplolepis rosae* (L.) (Hymenoptera: Cynipidae). *Hereditas* **92**: 353-362.
- STIREMAN J. O., NASON J. D. & HEARD S. B. 2005: Host-associated genetic differentiation in phytophagous insects: general phenomenon or isolated exceptions? Evidence from a goldenrod-insect community. *Evolution* **59**: 2573-2587.
- STOUTHAMER R., BREEUWER J. A. J., LUCK R. F. & WERREN J. H. 1993: Molecular identification of microorganisms associated with parthenogenesis. *Nature* **361**: 66-68.
- STOUTHAMER R. & KAZMER D. J. 1994: Cytogenetics of microbe-associated parthenogenesis and its consequences for gene flow in *Trichogramma* wasps. *Heredity* **73**: 317-327.
- VAN MEER M. M. M., VAN KAN F. J. P. M., BREEUWER J. A. J. & STOUTHAMER R. 1995: Identification of symbionts associated with parthenogenesis in *Encarsia formosa* (Hymenoptera: Aphelinidae) and *Diplolepis rosae* (Hymenoptera: Cynipidae). *Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology of the Netherlands Entomological Society (N. E. V.) Amsterdam* **6**, 81-86.\*
- VÅRDAL H., SAHLÉN G. & RONQUIST F. 2003: Morphology and evolution of the cynipoid egg (Hymenoptera). *Zoological Journal of the Linnean Society* **139**: 247-260.
- VYRZHIKOVSKAJA A. V. 1963: New gall wasps (Hymenoptera, Cynipidae) from dog-rose in Central Asia and Kazakhstan. *Entomologicheskoe Obozrenie* **42**: 651-659.
- WELD L. H. 1926: Field notes on gall-inhabiting cynipid wasps with descriptions of new species. *Proceedings of the United States National Museum* **68**: 1-131.\*
- WERREN J. H., ZHANG W. & GUO L. R. 1995: Evolution and phylogeny of *Wolbachia*: reproductive parasites of arthropods. *Proceedings of the Royal Society of London (B)* **261**: 55-71.
- WIEBES-RIJKS A. A. & SHORTHOUSE J. D. 1992: Ecological relationships of insects inhabiting cynipid galls. In: SHORTHOUSE J. D. & ROHFRIETSCH O. (Eds.): *Biology of Insect-Induced Galls*. Oxford University Press, New York.\*
- WILLIAMS J. B., SHORTHOUSE J. D. & LEE R. E. JR. 2003: Deleterious effects of mild simulated overwintering temperatures on survival and potential fecundity of rose-galling *Diplolepis* wasps (Hymenoptera: Cynipidae). *Journal of Experimental Zoology* **298**: 23-31.
- YASUMATSU K. & TAKETANI A. 1967: Some remarks on the commonly known species of the genus *Diplolepis* Geoffroy in Japan. *Esakia* **6**: 77-86.\*
- ZEROVA M. D. & DJAKONTSHUK L. A. 1976: *Diplolepis mayri* Schlecht. (Hymenoptera, Cynipidae) and its parasites from the superfamily Chalcidoidea in the fauna of the USSR. *Entomologicheskoe obozrenie* **55**: 178-188.