

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



**Veronika Hochová**

Potravní a hostitelská specializace u žahadlových blanokřídlých (Hymenoptera: Aculeata)

Food and host specialization in Aculeata (Hymenoptera)

Bakalářská práce

Školitelka: Mgr. Jana Habermannová

Konzultant: Mgr. Jakub Straka, Ph.D.

Praha 2015

**Prohlášení:**

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

V Praze, 15. 5. 2015

Podpis

## **Poděkování**

Ráda bych poděkovala zejména své školitelce Mgr. Janě Habermannové za její pomoc při zpracování mé bakalářské práce. Děkuji také Petře za pomoc s jazykovou úpravou textu a také ostatním členům rodiny za jejich podporu a trpělivost během mého studia.

## **Abstrakt**

Žahadloví blanokřídílí (Aculeata) je skupina hmyzu, jejíž zástupci se mezi sebou výrazně odlišují ve využívání zdrojů potřebných pro své přežití a rozmnožování. Do této skupiny patří býložravci živící se částmi rostlin, masožravci lovící jiné druhy hmyzu a všežravci. V žahadlových blanokřídílích se však vyskytují i druhy parazitické, jako například kleptoparazité, hnízdní parazité nebo parazitoidi.

Jednotlivé skupiny žahadlových blanokřídílích jsou na získávání zdrojů adaptovány, takové adaptace se vyskytují u dospělých i nedospělých stádií. Adaptacemi na zdroje může být uzpůsobení ústního ústrojí na lov kořisti nebo sběr nektaru, sběrné košíčky a specializované chloupky pro sběr pylu a oleje, nebo žihadlo k paralyzování hostitele nebo pro vlastní obranu.

Žahadloví blanokřídílí se mezi sebou liší v míře, v jaké jsou na potravu a hostitele specializovaní. U žahadlových nacházíme jak druhy úzce specializované, tak druhy generalizované.

V této bakalářské práci jsou shrnuté dosud známé poznatky o specializaci žahadlových blanokřídílích na potravu a hostitele.

**Klíčová slova:** hostitelská specializace, potravní specializace, adaptace, závody ve zbrojení, generalismus, kleptoparazitismus, Hymenoptera, Aculeata

## **Abstract**

Aculeata is a group of insects, its representatives vary significantly in the use of resources which are necessary for its survival and reproduction. Herbivores which live on parts of plants, carnivores which hunt other insects and omnivores are included in this group. There are also parasitic species such as cleptoparasites, brood parasites or parasitoids classified in Aculeata.

Particular groups of Aculeata are adapted to resourcing, these adaptations exist in adult and immature stages simultaneously. Adaptation to the kind of source can lead to adjustment of mouthpart for easier prey hunting or nectar collecting, corbicula and special hair intended for collecting pollen or oils, a sting used for incapacitate the host or a sting for defense. Aculeata varies to such an extent how they are specialized in food and the host. Aculeata incorporates closely specialized species together with generalized species.

The known information about the specialization Aculeata on food and host is summarized in this thesis.

**Key words:** host specialization, food specialization, adaptation, arms races generalization cleptoparasitism, Hymenoptera, Aculeata

# Obsah

1	Úvod .....	1
2	Definice pojmů .....	2
3	Vývoj specializace .....	6
3.1	Teorie optimálního výběru .....	6
3.2	Závody ve zbrojení (Arms races).....	6
3.3	Teorie červené královny .....	8
4	Žahadloví blanokřídli (Aculeata) .....	9
4.1	Zařazení žahadlových blanokřídlych do řádu Hymenoptera .....	9
4.2	Obecné vlastnosti žahadlových blanokřídlych .....	9
4.3	Skupiny žahadlových blanokřídlych .....	10
4.3.1	Zlatěnky (Chrysidoidea).....	10
4.3.2	Vosy (Vespoidea).....	11
4.3.3	Včelotvaří (Apoidea).....	12
5	Zdroje.....	13
5.1	Získávání potravy.....	13
5.1.1	Vliv sociality na míru specializovanosti .....	14
5.1.2	Specializace na individuální úrovni .....	14
5.1.3	Specializace na rostlinnou stravu.....	15
5.1.4	Uzpůsobení ústního ústrojí .....	17
5.1.5	Speciální chování na získávání pylu .....	18
5.2	Adaptace na lov kořisti a hostitele .....	18
5.2.1	Adaptace dospělých stádií – predátoři, parazité, kleptoparazité.....	19
5.2.2	Adaptace u nedospělých stádií kukaččích druhů .....	20
5.2.3	Kořist jako potrava pro larvy - predátoři.....	20
5.2.4	Hostitel pro vývoj potomstva - parazitoidi .....	21
5.2.5	Kleptoparazitismus.....	22
6	Závěr .....	26
7	Přehled použité literatury .....	28

# 1 Úvod

Žahadloví blanokřídlí (Aculeata) řadíme do řádu Hymenoptera a do podřádu štíhloпасích (Apocrita). Do žahadlových blanokřídlých spadají 3 nadčeledi: zlatěnky (Chrysidoidea), vosy (Vespoidea) a včelotvaří (Apoidea) (Brothers 1999).

Hlavním společným morfologickým znakem této skupiny je žihadlo, podle kterého získala skupina název, a štíhlý pas. V mnoha znacích se však tato skupina odlišuje. Odlišení mohou být spojena se snahou získávat co nejefektivněji své zdroje, jde tedy o určitou specializaci na zdroje.

Skupina žahadlových blanokřídlých je zajímavá právě z pohledu adaptací a specializací na zdroje, protože v tomto směru je velmi různorodá. Můžeme zde nalézt jedince živící se rostlinnou stravou, jedince masožravé nebo všežravé. Typ stravy se dokonce může lišit mezi jednotlivými vývojovými stádii jedince. Kromě jedinců sbírajících a lovících si potravu se ve skupině žahadlových blanokřídlých nacházejí i parazitičtí jedinci, kteří se snaží získat co nejlepšího hostitele.

Chování mezi jedinci získávající stejné zdroje je také velmi různorodé, jedinci si navzájem konkurují, každý se snaží získat, co nejvíce může, proto se snaží vyvinout co nejlepší strategii na získání daného zdroje, a tím být lepší než ostatní.

Míra specializace se také u jednotlivých druhů žahadlových blanokřídlých liší, nalézáme zde druhy specializované, generalizované i druhy specializované na individuální úrovni.

V následujícím textu se budu detailněji věnovat specializacím na potravu a hostitele u žahadlových blanokřídlých. Cílem práce je porovnání adaptací a míry specializace mezi žahadlovými blanokřídlými, jejich rozdíly v morfologii a chování spojené se snahou získat co nejefektivněji potravu a hostitele.

## 2 Definice pojmů

Práce se zaměřuje na specializace, které napomáhají žahadlovým blanokřídlým získávat své zdroje. Mezi takové zdroje patří potrava a hostitelé. Jako hostitele mohou žahadloví blanokřídlí získávat buď jedince, nebo hostitelské hnízdo.

Ve spojení se specializacemi a získáváním zdrojů se používají určité pojmy, které jsou vysvětlené v následujících odstavcích.

### Zdroj

Tilman (1982) označuje zdroje jako veškeré věci, které jsou organismy konzumovány. Tato definice je však příliš úzká, protože mezi zdroje nepatří jen potrava, ale například i místo ke hnízdění nebo hostitel (Begon et al. 2006). Zdroje tedy mohou být buď biotické, nebo abiotické součásti prostředí, které jsou organismy konzumovány jako potrava nebo i jinak využívány (Townsend 2003).

Zdroje jsou subjekty, které organismus potřebuje ke svému životu. Nedostatek potřebného zdroje může vést ke snížení aktivity organismu nebo dokonce ke smrti (Begon et al. 2006).

### Generalista

Generalista může být označován také jako polyfág, to znamená, že má možnost přijímat potravu z mnoha různých zdrojů. Generalismus se však netýká pouze získávání potravy, ale také ostatních důležitých složek potřebných k životu, které mohou jedinci získávat z široké nabídky zdrojů. Jedinci tedy mohou být obecně generalisté, nebo mohou být generalisté jen v určitém směru, například potravní generalisté nemusí být generalisté i co se týče hostitelů, ale mohou být na hostitele specializovaní (Begon et al. 2006).

Oproti specialistům mají generalisté výhodu v tom, že se nezaměřují na určitý zdroj, a proto jsou zcela nezávislí na existenci tohoto zdroje (Begon et al. 2006). Generalisté mohou využívat více zdrojů a mohou přežívat ve více rozdílných prostředích. Díky těmto schopnostem se poměrně dobře vyrovnávají s náhlými změnami (Van Tienderen 1991). Další výhodou generalistů je dostupnost zdrojů, které mohou využít. Schopnost generalisty, využívat zdroje ze širší nabídky, šetří energii a čas, které by na hledání určitého zdroje spotřeboval. (Michener 2006). Generalista má tedy kolem sebe mnoho využitelných zdrojů, může se tedy rozhodnout pro nejvíce vyhovující zdroj v danou chvíli (Begon et al. 2006).



Být generalistou s sebou přirozeně nese určité nevýhody. Generalisté lovíci kořist, jsou pravděpodobně nakaženi více druhy parazitů než lovíci specialisté. Každá konzumovaná kořist může být nakažena jiným druhem parazita a s rostoucím počtem druhů kořisti se tak přenáší na predátora větší množství různých druhů parazitů (Bolnick et al. 2003). Další nevýhodou generalistů je větší zatížení škodlivými mutacemi. Škodlivá mutace je taková, která například brání efektivnímu využívání určitého zdroje, ale protože si generalisté mohou vybírat z mnoha zdrojů, nejsou tolik nuceni takovou mutaci eliminovat (Whitlock 1996).

## **Specialista**

Napříč druhy existuje různá míra specializace. Specializace na určitý zdroj probíhá jako adaptace morfologických nebo fyziologických znaků organismu (Bolnick et al. 2003). Ke specializaci dochází, pokud si jednotlivé druhy začnou vybírat určité zdroje a ignorovat ostatní zdroje. Specializace vede k diferenciaci druhů ve smyslu získávání odlišných zdrojů (Stearns 2005). Jsou druhy, které se specializují jen na určitou část kořisti, ale nezáleží jim na druhovém zařazení. Mezi takové druhy patří například herbivoři, kteří se specializují na určitou část rostliny. Určení herbivoři se živí například listy z mnoha různých druhů rostlin. Dále existují druhy, které se specializují na určitý druh nebo několik málo druhů. Budeme-li hovořit o potravě, druhy které konzumují jeden určitý druh, jsou také nazýváni jako monofágní druhy (Begon et al. 2006).

Druhy se pomocí specializace stávají více přizpůsobeni věcem, které ostatní jedince omezují. Mezi taková omezení u žahadlových blanokřídlých patří například složení pylu, které nemusí všem plně vyhovovat. Podobně struktura květu u rostlin nedovoluje každému získat potravu (Michener 2006).

Specializace vede k určitým výhodám. Jedinci se naučí lépe získávat dostupné zdroje a sbírat je ve větším množství (Stearns 2005). Aby mohli specialisté získávat více z vybraného zdroje, dochází u nich ke vzniku nových struktur, pomocí kterých mohou získávat zdroj efektivněji (Begon et al. 2006). Mezi další výhody specialistů patří rychlost fixace příznivých alel. U specialistů probíhá tato fixace rychleji než u generalistů, protože nová mutace je výhodná pro všechny jedince druhu, zatímco u generalistů může sloužit jen k využívání určitého zdroje. Výhodná alela se tak šíří v populaci specialistů rychleji a může například umožňovat snadnější získávání daného zdroje (Whitlock 1996).

Specializace s sebou nese i jisté nevýhody. Kdyby tomu tak nebylo, všechny druhy by se začaly na nějaký zdroj specializovat (Stearns 2005). Jednou z nevýhod specializace je dostupnost zdroje, protože daný zdroj nemusí být dostupný vždy a všude. Pokud není zdroj

dostupný, jedinec musí vyhledat alternativní zdroj (Stearns 2005). To však není pro specialistu snadné, protože specialista závislý na existenci určitého zdroje, se stává méně schopným se přizpůsobit změnám nebo novému zdroji (Williams 2003). Čím je specialista specializovanější, tím je pro něj obtížnější najít dostupný zdroj (Begon et al. 2006).

Je-li druh specializovaný, nedochází k takové konkurenci s okolními druhy, které nemají stejnou specializaci. Dochází ke snížení mezidruhové kompetice, naopak vnitrodruhová kompetice vzrůstá, čím si mezi sebou nebudou konkurovat druhy, ale začnou si mezi sebou konkurovat jedinci stejného druhu, protože mají zájem na stejném zdroji (Stearns 2005). Vnitrodruhová kompetice může být pro jedince limitující (Stearns 2005).

## **Parazitismus**

Existuje mnoho definic, které objasňují význam pojmu parazitismus. Parazitismus je v této práci vnímán jako závislost mezi dvěma organismy. V tomto vztahu jeden z organismů, během svého života, žije na úkor druhého organismu (Rothschild & Clay 1952). Tato definice je pro naše účely nejvýstižnější, protože v sobě zahrnuje i speciální formy parazitismu jako například kleptoparazitismus. Do užších definic totiž nemusí vždy kleptoparazitismus spadat z toho důvodu, že u kleptoparazitismu se parazit neživí přímo na jedinci.

Parazit se živí na jednom nebo na velmi málo hostitelích, zatímco jsou hostitelé naživu (Townsend 2003). Parazité, kteří svého hostitele využívají jako potravu, nekonzumují hostitele celého, ale jen jeho části. Hostiteli tím způsobují škody, tyto škody však nejsou v krátkém časovém úseku smrtelné (Begon et al. 2006). Parazit většinou bývá menší než jeho hostitel, brzdí životní procesy hostitele, poškozují mu zdraví a někdy i způsobuje smrt (Losos et al. 1985).

## **Kleptoparazitismus**

Kleptoparazité jsou jedinci, kteří kradou jedincům jiného druhu potravu, kterou si předem sami nasbírali nebo nalovili (Rothschild & Clay 1952). Ke kleptoparazitům můžeme řadit i kukaččí druhy, protože larvy kukaččích druhů se živí na zásobách hostitelského druhu (Michener 2006).

## **Hnízdní parazitismus**

Hnízdní parazité svěřují svá mláďata jedincům jiného druhu, kteří se o mláďata dále starají a krmí je (Rothschild & Clay 1952).

Hostitelé jsou často příbuzní s jejich hnízdními parazity (Schmid-Hempel 2011). Hnízdní parazit s hostitelem však nemusejí patřit jen do příbuzných druhů, ale dokonce se může jednat i o stejný druh (Begon et al. 2006).

## **Sociální parazitismus**

Sociální parazit je takový parazit, který využívá sociální strukturu hostitelské skupiny. Sociální parazity můžeme najít mezi druhy, které jsou kleptoparazitické nebo patří mezi hnízdní parazity (Schmid-Hempel 2011). Samička sociálního parazita zalézají dovnitř hostitelského hnízda, kam naklade svá vajíčka. Péče o vajíčka parazitické samičky se poté ujímají dělnice z hostitelského hnízda (Michener 2006).

## **Parazitoid**

Jedna z mnohých definic parazitoidů říká, že parazitoid je organismus mající volně žijící stádium, avšak juvenilní stádium žije v, nebo na hostiteli (Schmid-Hempel 2011).

Dospělé samice parazitoidů naleznou hostitele a nakladou do něj nebo do jeho blízkosti svá vajíčka (Hochberg & Ives 2000). Larvy parazitoidů se vyvíjejí uvnitř hostitele, kterému zpočátku způsobují jen drobné újmy, ale postupem času hostitele celého zkonsumují a tím způsobí jeho smrt (Begon et al. 2006). Podle Townsenda (2003) má parazitoid pouze jediného hostitele, kterého vždy zabíjí. Existují případy, kdy se uvnitř hostitele vyskytuje více než jeden parazitoid (Begon et al. 2006).

### **3 Vývoj specializace**

#### **3.1 Teorie optimálního výběru**

Každý jedinec se musí umět při získávání potravy nebo hostitele rozhodnout, zda má smysl na daném zdroji setrvat, nebo je to už nevýhodné a je efektivnější hledat nový zdroj. Za jak dlouhou dobu jedinec zdroj opustí a půjde hledat jiný, nezáleží pouze na hustotě zdroje, ale také velmi záleží na kvalitě zdroje a na způsobu, jakým jedinec zdroj získává (Royama 1970).

Rozhodnutí o vyhledávání nového zdroje závisí na čase, za který jedinec předpokládá, že se s dalším zdrojem setká. Pokud je zdroj dostatek, pravděpodobnost, že objeví přínosný zdroj, je vysoká, nechává méně hodnotný zdroj být a raději hledá kvalitnější zdroj (Krebs et al. 1977). K výběru kvalitnějšího zdroje jedince vede snaha o splnění dlouhodobých i krátkodobých cílů, kdy krátkodobým cílem je snaha maximalizovat přijímanou stravu, zatímco dlouhodobým cílem je snaha o co nejvyšší možné fitness (Krebs et al. 1977). Například predátoři se snaží o maximalizaci zisku z lovu. Parazitě mají snahu o minimalizaci spotřebovaného času potřebného k vyhledávání vhodného hostitele (Comins & Hassell 1979).

Podle Royama (1970) by se jedinci měli raději živit na místech, která jsou vysoce zásobena zdroji. Na místa zdrojově chudší by se měli vydávat až v tom případě, že míst s vysokým zastoupením zdroje ubývá. S postupem času z míst, která jsou jedincem obsazená, zdroje ubývají a je tedy nutné, aby se jedinec rozhodl, ve správný čas k opuštění místa a hledání nového. V ideálním případě by se měl jedinec v místě zdržet a získávat zdroje tak dlouho, dokud zisky, získávané z kořisti jsou vyšší, než ztráty času a energie, které přináší setrvání v místě (MacArthur & Pianka 1966). Čas, který predátor vkládá do své kořisti, můžeme rozdělit na dva druhy; na čas strávený vyhledáváním kořisti, a čas spotřebovaný na pronásledování, ulovení a konzumaci kořisti (MacArthur & Pianka 1966).

#### **3.2 Závodí ve zbrojení (Arms races)**

Během evoluce u organismů dochází k behaviorálním, morfologickým nebo fyziologickým změnám, přičemž tyto změny u jednoho organismu dále ovlivňují okolní organismy. Pokud se organismy začnou ovlivňovat vzájemně, vede to mezi nimi k závodům ve zbrojení (Dawkins & Krebs 1979). Závodí ve zbrojení mohou probíhat mezi hostitelem a parazitem, kořistí a predátorem, herbivorem a rostlinou. Kořist se snaží zlepšit svou obranu před predátorem, naopak predátor se zlepšuje ve způsobu, jak kořist ulovit a překonat její

obranu. Změny u kořisti a predátora mohou být morfologické, chemické, fyzické nebo behaviorální (Begon et al. 2006).

Závody ve zbrojení probíhají na úrovni jedinců i na úrovni druhů. Na individuální úrovni nemají ale takový evoluční význam, probíhají totiž ve stejném čase a na jednom místě, začínají a končí setkáním jednoho predátora s kořistí. Zatímco na úrovni druhů probíhají závody ve zbrojení na rozdílných místech a po delší časovou jednotku, nejedná se tedy jen o jedno setkání, ale počítá se i s budoucím konfliktem. Druhy se zlepšují, aby měly větší šanci při budoucí konfrontaci (Dawkins & Krebs 1979).

Jsou rozlišovány způsoby závodů ve zbrojení, zaprvé se závody ve zbrojení dělí na interspecifické a intraspecifické. Interspecifické závody ve zbrojení probíhají mezi druhy, zatímco intraspecifické probíhají mezi jedinci jednoho druhu. Závody ve zbrojení se také dělí na symetrické a asymetrické. U symetrických závodů ve zbrojení jde o změny, kterými se jedinci snaží zlepšit v získávání stejného zdroje, jedná se tedy o kompetici o zdroj. Asymetrický závod ve zbrojení vzniká ve vztahu predátora s kořistí, nebo parazita s hostitelem, jde tedy o zlepšení se v útoku predátora nebo zlepšení obrany kořisti (Dawkins & Krebs 1979). Kořist se snaží vyhnout tomu, aby byla ulovena predátorem. Pokud kořist v obraně selže, bude ulovena a nebude už mít šanci se rozmnožit, proto je selekční tlak na kořist daleko větší než na predátora. Na predátora nemusí být selekční tlak tak vysoký, protože jeden neúspěch při lovu neznamená znemožnění následné reprodukce (Slobodkin 1974).

Závody ve zbrojení mohou skončit několika způsoby. Pokud jedna strana výrazně vítězí, pak závod ve zbrojení může skončit extinkcí druhého. Závod ve zbrojení nemusí však vždy dopadnout extinkcí jednoho druhu, ale může vést k optimu, kdy budou podmínky výhodné pro obě zúčastněné strany. Takové optimum může také skončit mutualistickým vztahem. Příkladem takového mutualního optima je například vztah opylovače s rostlinou. Pokud nedojde ani k vítězství jedné strany ani k optimu, závod ve zbrojení se stane cyklickým (Dawkins & Krebs 1979).

Pro kořist je výhodné, když se stane vzácnou, protože pak se její predátor začne více zaměřovat a více specializovat na náhradní kořist (Slobodkin 1974). To, že být vzácný je výhodou, platí i pro hostitele, protože pokud bude hostitel oproti jiným hostitelům vzácný a bude se lišit například v genotypu, parazit se na něj bude hůře specializovat, než kdyby měl genotyp stejný jako ostatní (Moya & Font 2004).

### 3.3 Teorie červené královny

Organismy svou existencí mohou snižovat fitness a také stabilitu okolních populací například tím, že sbírají potravu, kterou by mohl sbírat i jiný organismus, zabírají místo k životu jiného organismu, nebo jiné organismy přímo loví. To vyvolává mezi organismy konkurenci (kompetice) a jedinci si pak mohou konkurovat buď přímo, nebo nepřímě. U přímé kompetice (interferenční kompetice) spolu konkurenti přímo zápasí, zatímco při nepřímé kompetici (exploatační kompetice) nedochází k přímému boji, ale k využívání stejného zdroje (Pianka 1981).

Aby měl jedinec převahu nad okolím, snaží se lépe adaptovat na daný zdroj, protože čím více bude umět jedinec využívat určitý zdroj, tím více ze zdroje získá. Druhy kolem se však také snaží zdokonalit, tím dochází k soutěžím o zdroje a fitness, což vede ke koevolučním zápasům (Stearns 2005), takovými ději se zabývá teorie červené královny. Teorie červené královny říká, že organismy se musí přizpůsobovat alespoň tak rychle jako ostatní, protože pokud organismy nedrží krok s okolím, nezvládají okolí konkurovat a hrozí jim vymření (Van Valen 1973).

Pravděpodobnost vymření druhu nezáleží jen na jeho stáří. Některé druhy svými změnami, mohou způsobit extinkci jiných druhů, které se nezvládnou tak dobře přizpůsobit. Mohou tedy vymřít i relativně mladé druhy, zatímco jiné druhy, které se lépe přizpůsobují, přežívají o mnoho déle (Van Valen 1973). Přestože druhy během svého života procházejí změnami a snaží se zlepšovat, šance na přežití druhu během jeho existence zůstává neměnná (Van Valen 1973).

## 4 Žahadloví blanokřídlí (Aculeata)

### 4.1 Zařazení žahadlových blanokřídlých do řádu Hymenoptera

Žahadlový blanokřídlý hmyz (Aculeata) řadíme do řádu Blanokřídlí (Hymenoptera). Řád Blanokřídlí se dělí na dva podřády, širopasé (Symphyta) a štíhlopasé (Apocrita), do kterých jako infrařád patří právě žahadlový blanokřídlý hmyz (Aculeata) (Grimaldi & Engel 2005). Žahadlové dělíme do tří nadčeledí: zlatěnky (Chrysidoidea), vosy (Vespoidea), včelotvaří (Apoidea) (Brothers 1999).

### 4.2 Obecné vlastnosti žahadlových blanokřídlých

Podřád Apocrita, do kterého řadíme Aculeata, se kromě jiného od řádu Symphyta odlišuje v morfologii těla, jednoho z nejdůležitějších znaků, podle kterého můžeme tyto podřády rozlišovat. Apocrita mají zúžený pas, vytvořený srůstáním prvního zadečkového článku s posledním hrudním článkem, navíc druhý zadečkový článek mají zúžený, tvoří takzvanou stopku (O'Neill 2001). Vytvoření štíhlého pasu umožňuje štíhlopasím přesnější manipulaci s kladélkem či žihadlem a také přesnější pohyblivost kladélka či žihadla (Goulet & Huber 1993).

Název Aculeata pochází z latiny, ze slova *aculus*, co v překladu znamená žihadlo. Žihadlo vzniká u samic přeměnou z kladélka (ovipositoru) (O'Neill 2001). Původní kladélko se nacházelo na 8. a 9. zadečkovém článku. Aby z kladélka mohlo vzniknout žihadlo, muselo dojít k významné přestavbě zadečkových článků. Poslední tři zadečkové články (8.-10.) se zanořily do žahadlové komory a jsou překryty zvětšeným sedmým zadečkovým článkem (Macek 2010). Žihadlo má oproti kladélku, které sloužilo ke kladení vajíček, funkci obranou a útočnou (Goulet & Huber 1993). Ztrátou kladélka žahadloví museli najít alternativní cestu ke kladení vajíček. Vajíčka jsou přemísťována skrz pohlavní otvor do žahadlové komory, která se nachází na bázi žihadla (Bogusch et al. 2007). Žihadlo slouží k ochromování nebo usmrcování nepřátel a kořisti. K ochromení kořisti jsou Aculeata vybaveni toxickými látkami uloženými v jedovém váčku, které jsou produkovány jedovými žlázami (Bogusch et al. 2007). Kromě jedových žláz mají Aculeata také Dufourový žlázy, které se nacházejí na bázi žihadla (Michener 2006). Produkty Dufourových žláz používají samičky při stavbě buněk v hnízdě (Cane 1981). Dále tyto žlázy mohou usnadňovat kladení vajíček, navíc mohou obsahovat feromony, které mají komunikační funkci mezi jedinci (Macek 2010). Mezi žahadlovými blanokřídlými však existují také jedinci, kteří žihadlo

sekundárně ztratili. Mezi ně patří například některé skupiny mravenců a většina solitérních vos (Chrysididae) (O'Neill 2001).

U většiny žahadlových blanokřídlých se larvy vyznačují tím, že jsou beznohé, nemají oči a mají slabě sklerotizovanou hlavu. Larvy žijí a vyvíjejí se převážně skrytě, nebo uvnitř hostitele jako parazitoid (Goulet & Huber 1993). Jak se larva postupně přeměňuje v dospělce, ústní ústrojí prochází velkými změnami. Čelisti a spodní pysk se vyvíjejí v sosák, díky kterému mohou dospělci sát tekutou stravu; například nektar z rostlin (O'Neill 2001). Původní potravní strategií žahadlových blanokřídlých byla masožravost, jejich lov byl zaměřen na ostatní hmyz a pavouky. Postupem času některé druhy vyměnily lov za sběr částí rostlin, těmito druhy se detailněji zabývá jedna z následujících kapitol zaměřující se na specializace na rostlinnou stravu (Goulet & Huber 1993). Infrařád Aculeata tedy potravu získává mnoha různými způsoby. Mezi žahadlovým hmyzem najdeme herbivory sbírající pyl nebo nektar, dravce lovcí hmyz a pavouky, parazity a parazitoidy, kteří se živí na hostiteli nebo ze zásob hostitele. Herbivoři navíc při sběru nektaru a pylu často opylovávají rostliny, proto hrají velice důležitou roli jako opylovači rostlin (Bogusch et al. 2007).

### **4.3 Skupiny žahadlových blanokřídlých**

Aculeata se dělí na tři nadčeledi: Chrysoidea jsou vývojově starší než zbylé dvě skupiny Vespoidea a Apoidea (Brothers 1999).

#### **4.3.1 Zlatěnky (Chrysoidea)**

Nadčeď Chrysoidea je rozdělena do sedmi čeledí: hbitěnkovití (Bethyloidea), zlatěnkovití (Chrysididae), lapkovití (Dryinoidea), Sclerogibbidae, Embolemidae, Plumariidae a Scolebythidae. Pro tuto nadčeď je charakteristické, že většina zástupců žije parazitickým způsobem života (Bogusch et al. 2007).

Kvůli parazitickému způsobu života, si samičky z čeledí Dryinoidea, Plumariidae nebo Bethyloidea mohly dovolit zakrnění nebo ztrátu křídel, přičemž změna vede samičky k vyhledávání hostitele bez letu, například v zemi. Samcům těchto čeledí však křídla zůstala plně vyvinutá (Evans 1966). Larvy čeledi Dryinoidea se vyvíjejí jako parazitoidi stejnokřídlého hmyzu (Homoptera) (Goulet & Huber 1993). Dospělé samičky této čeledi mají na předních nohách klíštky umožňující jim lépe uchopit hostitele (O'Neill 2001). Do hostitele buď nakladou vajíčko, nebo se živí jeho hemolymfou a tkáněmi (Bogusch et al. 2007). Čeď Bethyloidea a většina z čeledi Chrysididae jsou známy tím, že jsou parazitoidy. Část čeledi



Chrysididae patří mezi kleptoparazity jiných žahadlových blanokřídlých (Bogusch et al. 2007; O'Neill 2001). Obě dvě parazitické čeledi Plumariidae a Scolebythidae byly původně zařazeny do stejné čeledi. Hlavním důvodem špatného zařazení bylo, že u čeledi Plumariidae byli známi jen samci a naopak u čeledi Scolebythidae byly známy jen samičky, nějakou dobu se mylně usuzovalo, že samci Plumariidae a samičky Scolebythidae patří k sobě (Evans 1966). Čeď Sclerogibbidae parazituje na snovatkách (Embioptera), jsou jejich obligátní ektoparazité. Přestože jsou parazité, samičky mají zachována křídla, která pravděpodobně napomáhají při úniku po naklazení vajíček (Engel & Grimaldi 2006). Samičky z čeledi Embolemidae mohou být jak okřídlené, tak i bezkřídle. Samičky jsou parazitické, často se vyskytují v mravenčích hnízdech nebo v norách u malých savců (Goulet & Huber 1993).

### **4.3.2 Vosy (Vespoidea)**

Nadčeď Vespoidea je tvořena deseti čeleděmi: trněnkovití (Tiphidae), drvenkovití (Sapygidae), kodulkovití (Mutillidae), hrabalkovití (Pompilidae), mravencovití (Formicidae), žahalkovití (Scoliidae), vosovití (Vespidae), Sierolomorphidae, Rhopalosomatidae a Bradynobaenidae (Bogusch et al. 2007).

Většina zástupců ze skupiny Vespoidea jsou predátoři, ale můžeme zde nalézt také parazitoidy (Tiphidae, Mutillidae) a kleptoparazity (Sapygidae) (O'Neill 2001). V čeledi Vespidae se nachází podčeď Masarinae, která se vyznačuje tím, že se živí pylem a nektarem. Vespidae a Formicidae zahrnují i druhy eusociální (Bogusch et al. 2007). Druhy mravenců se mezi sebou liší tím, čím se živí. Mohou být všežravé, ale také se mohou živit jen rostlinnou stravou, například semeny nebo listy (Goulet & Huber 1993). Zbylé čeledi žijí jako ektoparazité. Sierolomorphidae parazitují na různém hmyzu, zatímco Rhopalosomatidae jsou ektoparazité cvrčků (Grylloptera) a Pompilidae parazitují na pavoucích (Araneae) (Goulet & Huber 1993). Do čeledi Scoliidae jsou řazeni také ektoparazité, tyto parazité se živí na broucích (Scarabaeidae) (O'Neill 2001). Čeď Bradynobaenidae parazituje na solifugách (Arachnida) (Goulet & Huber 1993).

### **4.3.3 Včelotvaří (Apoidea)**

Dvě vývojové linie kutilky (Spheciformes) a včely (Apiformes) tvoří nadčeled' Apoidea (Bogusch et al. 2007).

Jedinci z linie kutilek jsou často predátory, ale patří sem i druhy, které jsou kleptoparazité jiných kutilek (O'Neill 2001). Apiformes se od Spheciformes liší ve způsobu stravy a stavbě těla. Včely (Apiformes) jsou herbivoři živící se pylem a nektarem z rostlin. Pyl a nektar sbírají také pro své larvy. Dospělci kutilek nesbírají pyl, místo toho loví hmyz a pavouky. Včely mají tělo více mohutné a chlupatější než kutilky, přítomnost chlupů napomáhá včelám právě při sbírání pylu (Michener 2006).

## 5 Zdroje

Každý žijící organismus musí přijímat nebo jinak využívat zdroje ke svému přežití a reprodukci. Mezi zdroje, které žahadlový blanokřídlý hmyz získává, řadíme potravu, hostitele nebo také místo ke hnízdění (Begon et al. 2006).

### 5.1 Získávání potravy

U žahadlových blanokřídлых můžeme najít jedince jak býložravé, tak masožravé i všežravé. Býložravci přijímají z rostlin pyl, nektar nebo oleje. Masožravci se živí na jiných organismech, nazýváme je dravci nebo parazité a živí se hemolymfou nebo tkáněmi (Begon et al. 2006).

Z dravého způsobu života přešly na rostlinnou stravu včely (Apiformes) živící se pylem a nektarem, a částečně vosy (Vespoidea), u kterých je hlavní složkou rostlinné stravy nektar a sbírání pylu je u nich spíše vzácné. U včel se pylem a nektarem živí dospělci i larvy, zatímco u většiny vos se rostlinnou stravou živí jen dospělci a larvy zůstávají dravé (Bogusch et al. 2007).

Výhodou nektaru, pylu a oleje z rostlinné stravy je jejich nutriční složení. Nektar je důležitým zdrojem cukrů (Baker & Baker 1973), pyl obsahuje velké množství proteinů (Todd & Bretherick 1942) a oleje poskytují lipidy (Buchmann 1987).

Druhy sbírající pyl můžeme rozdělit do tří skupin podle toho, z jak široké nabídky rostlin pyl sbírají. Dělí se na druhy polylektické, oligolektické a monolektické. Polylektické druhy jsou takové, které sbírají pyl z mnoha druhů nepříbuzných rostlin. Druhy, které se více specializují na příbuzné druhy, se označují jako oligolektické. Nejvíce specializované jsou druhy monolektické, které se specializují na sbírání pylu jediného rostlinného druhu, přestože jsou přítomné i jiné blízké příbuzné druhy tohoto druhu rostlin (Michener 2000).

Pro sběr rostlinné potravy je důležité vyhledání správné rostliny. Orientovat se mohou pomocí zraku nebo pachu (Thorp 1979). K rozpoznání pachu slouží jedinci chemoreceptory, které se nachází na ústním ústrojí, nohách a tykadlech (Michener 1974). Ve výběru hraje roli také zbarvení rostlin. Žahadloví blanokřídli mají dva typy zrakových pigmentů, první typ je na vnímání zeleného a žlutého světla, druhý typ na vnímání modrého a ultrafialového světla (Michener 1974).

Další důležitou schopností pro získání potravy je orientace v prostoru pomocí orientačních bodů. Pomocí orientace je samička schopna zapamatovat si polohu hnízda, nebo opět najít místo, kde zanechala například část své kořisti (Collett 1996).

### **5.1.1 Vliv sociality na míru specializovanosti**

V rámci žahadlových blanokřídlých převládají potravní generalisté. Mezi generalistické druhy spadají všechny eusociální druhy žahadlových blanokřídlých a některé druhy žijící soliterně. Druhy, které se řadí mezi specialisty, bývají solitérní (Engel & Dingemans-Bakels 1980; Richter 1990; Michener 2006). Jednou z vlastností, která umožňuje generalismus je například schopnost manipulace se zdroji. Jedinci, kteří jsou schopni se zdrojem manipulovat, například změnit tvar nebo velikost zdroje, nejsou limitováni velikostí zdroje. Mezi druhy, které umí se zdroji manipulovat, patří hlavně sociální druhy žahadlových blanokřídlých (Richter 1990). Schopnost manipulace se zdrojem umožňuje snadnější transport zdroje do hnízda (Coelho & Hoagland 1995). Dalším důvodem, proč jsou eusociální druhy generalisté je jejich aktivita. Eusociální druhy jsou aktivní po delší část sezóny oproti solitérním druhům. Protože specializace na zdroj přináší omezení vzhledem k omezené existenci zdroje v sezóně (Wolda & Roubik 1986).

### **5.1.2 Specializace na individuální úrovni**

Generalisté však mají určitou možnost částečného specializování se na zdroj, jde o specializaci samotného jedince, tedy o specializaci na individuální úrovni (Bolnick et al. 2003). S individuální specializací si můžeme setkat například u druhů, které sbírají pyl z rostlin; tento druh specializace nazýváme floral constancy. Floral constancy je však naučené chování, oproti přímé specializaci na rostliny, která je vrozená (Michener 2006). Tím, že floral constancy je chování naučené, výběr rostliny, ze které bude pyl primárně sbírán, se mezi jedinci stejného druhu může lišit. Dokonce i jedinec si během svého života může vybrat několik různých druhů rostlin (Grant 1950; Free 1963). Floral constancy napomáhá zvýšení zisků jedince, protože se naučí lépe manipulovat s určitým druhem rostliny a tím efektivněji z této rostliny získává pyl (Michener 1974). Avšak podle Sedivého et al. (2008) volba zdroje není až tak flexibilní, jak by se mohlo dosud zdát, nemůže tedy být až tak snadno jedincem měněna.

### 5.1.3 Specializace na rostlinnou stravu

Aby sběr rostlinných zdrojů byl co nejefektivnější, existují u žahadlových blanokřídlých různé adaptace. Mezi takové adaptace patří například kartáče chloupků na povrchu těla (Thorp 1979).

#### Pyl

Některé skupiny žahadlových blanokřídlých tyto chloupky využívají ke sběru pylu. Aby se na chloupkách udrželo pylu co nejvíce, bývají chloupky na těle rozvětvené. Navíc mají na povrchu elektrostatický potenciál (Thorp 1979). Mezi jedince sbírající pyl pomocí chloupků řadíme včely (Apiformes) a medovosy (Masarinae) patřící do vosovitých (Vespidae) (O'Neill 2001). Medovosy však nebudou jediné ze skupiny vosovitých, které mají pyl jako složku potravy. Pyl byl také objeven v trávicím traktu několika dalších podčeledí čeledi vosovitých, mezi tyto podčeledi patří drvenkovití (Sapygidae), jízlivky (Eumeninae), vosíci (Polistinae) a vosy (Vespinae) (Hunt et al. 1991; Goulet & Huber 1993).

Některé včely jsou morfologicky uzpůsobeny přímo na určité rostliny. Na hrubý pyl vyskytující se u rostlin slézovitých (Malvaceae) nebo kaktusovitých (Cactaceae) jsou uzpůsobeny stepnice (Eucerini) a Emphorini (oboje z čeledi Apidae). Jejich uzpůsobení spočívá v tom, že jejich chloupky na těle jsou řídké a často hrubě rozvětvené (Michener 2006). Samičky mající chloupky řídké a jednoduché, se specializují na velká pylová zrna. S nimi se můžeme setkávat například u rostlin z čeledi pupálkovitých (Onagraceae). A mezi takto specializované samičky patří například ploskočelky (Halictinae) patřící do čeledi Ploskočelkovití (Halictidae) nebo stepnice (Eucerini) (Thorp 1979).

Druhy, které se nezaměřují na určitou velikost nebo strukturu pylu, mohou pyl smíchávat s nektarem, co pyl zvlhčí a umožní přenášet naráz pylu různých velikostí z více rostlin. To vede v populaci ke zvýšení generalizace (Thorp 1979). Včely, které zvlhčují pyl nektarem, patří do čeledí pískorypkovitých (Andrenidae), pilorožkovitých (Melittidae) a včelovitých (Apidae) (Thorp 1979).

Nasbíraný pyl mohou včely (Apiformes) do hnízda přenášet na chloupkách, nebo v korbikulách, které se u některých čeledí včel speciálně vyvinuly (Thorp 1979). Korbikuly si můžeme představit jako sběrné košíčky, které mají včely umístěné na vnější straně zadní holeně, a které slouží k ukládání pylu před transportem (Michener 1999). Mezi čeledi, u kterých se vyvinuly sběrné košíčky, patří například ploskočelkovití (Halictidae), Stenotritidae, pískorypkovití (Andrenidae), hedvábnicovití (Colletidae) a včelovití (Apidae)

(Michener 1999). Na rozdíl od včel transportujících pyl na povrchu těla, medvosy pyl stírají předními nohama ze specializovaných chloupků na hlavě, případně pyl sbírají přímo na přední nohy, pomocí kterých pyl přenášejí do ústního ústrojí (Houston 1995). Pyl tedy požírají a přenášejí do hnízda ve volátku (Torchio 1970; Hunt et al. 1991). Medvosy sbírají pyl jen z určitých rostlin z čeledí hvězdnicovitých (Asteraceae), zvonkovitých (Campanulaceae), kosmatcovitých (Aizoaceae) a krtičníkovitých (Scrophulariaceae) (Gess 1996).

Pokud je nedostupný určitý druh pylu, je nutné nalezení náhradního pylu. Williams (2003) pozoroval jedince z čeledi čalounicovitých (Megachilidae) reagující na změnu pylu; dospělci specialistů měli problém přijmout náhradní pyl, pokud nebyl alespoň namíchaný s pylem původním, zatímco dospělci generalistů přijali jak pyl namíchaný, tak náhradní pyl samotný. Co bylo zajímavé, že u specializovaných larev, které byly krmené namíchaným pylem, nedošlo ke změně kvality nebo rychlosti vývoje, zatímco larvy generalistů sena náhradním pylu vyvíjely pomaleji.

U včel je také patrný rozdíl v rychlosti odpovědi na množství dostupného pylu mezi sociálními a solitárními druhy. Solitární druhy reagují se zpožděním, zatímco druhy sociální reagují ihned (Crone 2013). Míra květu se u rostlin mezi jednotlivými roky liší. Nastane-li rok, kdy daná rostlina více kvete a je tedy více dostupného pylu, sociální druhy zareagují okamžitě a budou tento druh rostliny navštěvovat častěji, zatímco solitární druhy tuto rostlinu budou více navštěvovat až následující rok (Crone 2013).

## **Rostlinný olej**

Chloupky na těle nemusí být využívány jen ke sběru pylu, ale slouží rovněž ke sběru rostlinných olejů; na tento zdroj se specializují především některé čeledi včel (Apoidea), mezi tyto čeledi patří například pilorožkovití (Melittidae) a včelovití (Apidae) (Buchmann 1987). Druhy včel, které sbírají rostlinný olej, patří ve většině případů k solitárním druhům (Alves-dos-Santos et al. 2007).

Jedinci sbírající olej mají většinou chloupky na těle umístěné na předním a středním páru nohou, používají takzvaný systém „four legged“, umístění chloupků na nohách se však může mezidruhově lišit (Buchmann 1987). Chloupky specializované na sběr olejů bývají dlouhé, ploché a na koncích rozvětvené (Buchmann 1987), ale umístění a struktura chloupků se může lišit, podle květu rostliny, ze které jedinec olej získává (Neff & Simpson 1981). Například *Rediviva Friese* (Melittidae) je jedna ze včel, která sbírá rostlinný olej. Specializuje se na rostlinu *Diascia longicornis* (Scrophulariaceae) (Vogel & Michener 1985) a tomu

odpovídá její stavba těla. Přední končetiny má nápadně prodloužené s vyvinutými holenními sběracími kartáči a s hustými jemnými chloupky na chodidlech (Vogel & Michener 1985). Samice sbírají olej z rostlin na prodloužený přední pár nohou, kterými olej přenáší na zadní pár nohou, kde olej ukládají k transportu (Steiner & Whitehead 1990). Jiný způsob získávání olejů můžeme vidět u rodu *Ctenoplectra* (Apidae), kde samičky získávají olej z rostliny speciálními houpavými pohyby, při kterých namáčejí chloupky v oleji, a tím se na jejím těle olej zachytává (Vogel 1981).

Mezi rostliny, ze kterých včely sbírají olej, patří například rostliny z čeledí malpighiovitých (Malpigiaceae), tykvovitých (Cucurbitaceae), prvosenkovitých (Primulaceae) (Buchmann 1987; Rabelo et al. 2012), jitrocelovitých (Plantaginaceae) (Aguiar & Melo 2009) a Scrophulariaceae (Vogel & Michener 1985).

#### **5.1.4 Uzpůsobení ústního ústrojí**

Ústní ústrojí žahadlových blanokřídlých je lízavě-kousacího typu, je složeno z kusadel a sosáku. Kusadla jsou využívána ke zpracování pevné potravy, například při zpracování ulovené kořisti, zatímco sosák je využíván ke sběru cukerných roztoků, mezi které patří nektar nebo medovice (Macek 2010).

#### **Cukerné roztoky**

Důležitou součástí sosáku je jazýček, na jehož délce závisí, z jakých rostlin budou žahadloví nektar sbírat. Původně byl jazýček kratší, tato forma se zachovala například u kutilek (Spheciformes), se vznikem rostlin s hlubokými květy se začal jazýček u žahadlových protahovat (Michener 1944). Ústní ústrojí se tedy u žahadlových blanokřídlých liší v délce jazýčku, ale i v pohyblivosti některých jeho částí. Pokud sají nektar jedinci s krátkým jazýčkem, dochází k prodlužování a následnému zasouvání částí pysků, zatímco u jedinců s dlouhým jazýčkem k žádnému takovému pohybu nedochází (Harder 1983). Dlouhý jazýček se zdá být výhodný pro druhy s větší velikostí těla, protože takové druhy jsou limitovány velikostí květu. Velcí jedinci s krátkým jazýčkem nedosáhnou v hlubších květech na nektar. U malých druhů nezáleží tolik na délce jazýčku, tedy sběr nektaru s krátkým jazýčkem nebo s dlouhým jazýčkem je u malých druhů stejně efektivní, protože díky své malé velikosti mohou do některých květů zalézt a dosáhnout tak na nektar i s krátkým jazýčkem (Harder 1983). Mezi čeledi s krátkým jazýčkem patří pískorypkovité (Andrenidae), hedvábnicovité (Colletidae), ploskočelkovité (Halictidae), pilorožkovité (Melittidae) a Stenotritidae. Čeleď čalounicovitých (Megachilidae) a včelovitých (Apidae) patří mezi čeledě

s dlouhým jazýčkem (Michener 1999). Cukernaté látky nesbírají jen včely (Apiformes), ale sbírají je i dospělá stádia kutíkovitých (Crabronidae) která patří mezi kutilky (Spheciformes). Většina z kutíkovitých sbírajících nektar mají krátký jazýček, proto sbírají nektar z rostlin mající mělké květy, specializují se například na rostliny rdesnovité (Polygonaceae) a miříkovité (Umbelliferae) (Bohart & Menke 1976). Z vos (Vespoidea) sbírají cukernaté látky dospělci čeledí trněnkovití (Tiphidae), žahalkovití (Scoliidae), mravencovití (Formicidae), vosovití (Vespidae) a hrabalkovití (Pompilidae) (O'Neill 2001; Bogusch et al. 2007). Vosy sbírající nektar obecně navštěvují rostliny, které nemají nektar uvnitř květu, ale vystavují ho na povrchu v kapičkách, které vosy olizují. Na sání nektaru zevnitř květu mají totiž vosy krátký jazýček (Johnson 2005). Z nadčeledi zlatěnek (Chrysoidea) se cukernatými látkami živí jedinci z čeledi zlatěnkovití (Chrysididae) (Macek 2010).

### **5.1.5 Speciální chování na získávání pylu**

Některé druhy včel získávají pyl z tubulárních květů, aby mohly pyl z tyčinek takových květů získat, musejí tyčinky rozvibrovat. Takovému chování se říká sonikace (Engel & Dingemans-Bakels 1980). Vibrace je vyvolána třesem hrudníkových svalů. Vibrace z hrudníku se přenesou na tyčinky v květu, pyl z prašníků pak odlétává ven a přichycuje se na tělo včely (Buchmann 1978). Mezi včely využívající sonikaci patří například čmeláci (Bombini), čalounice (*Megachile*) a drvodělky (*Xylocopa*) (Buchmann 1985). Druhy, které nevyžívají sonikaci, tuto schopnost pravděpodobně sekundárně ztratily (Michener 2006). Sonikace byla původně používána při stavbě hnízda. Mezi včely, které schopnost sonikace ztratily, patří například vlastní včely (Apini), které původně sonikaci využívaly ke stavbě hnízda z půdy a kamínků, ale když změnily stavební materiál na vosk, sonikaci přestaly využívat, až tuto schopnost zcela ztratily (Michener 2006).

## **5.2 Adaptace na lov kořisti a hostitele**

Jedinci z řad žahadlových blanokřídlých z různých důvodů vyhledávají kořist nebo hostitele, mezi které patří hmyz nebo pavouci. Některé samičky loví kořist jako potravu pro své larvy (Richter 1990), samičky druhů jejichž larvy se vyvíjejí jako parazitoidi, hledají hostitele pro naklazení svých vajíček (Hochberg & Ives 2000), kleptoparazitické samičky hledají hostitele kvůli potravě, kterou hostitel vlastní, a kukaččí samičky vyhledávají hostitele kvůli jeho hnízdu, do kterého poté nakladou svá vajíčka (Rothschild & Clay 1952).



Existují ovšem dospělci žahadlových, kteří loví kořist i jako svou vlastní potravu. Mezi takové patří kutilky (Spheciformes), které jsou predátoři pavouků a hmyzu jako například chvostoskoků (Collembola), švábů (Blattodea) a rovnokřídlých (Orthoptera) (Goulet & Huber 1993). Do této skupiny řadíme čeleď kutíkovitých (Crabronidae), kteří loví hmyz a někteří jedinci se specializují na pavouky; přímo na rod křížáků (Araneus) (Araújo & Gonzaga 2007). Dalšími predátory jsou lovci kříسů (Auchenorrhyncha) z čeledi Dryinidae (Goulet & Huber 1993).

### **5.2.1 Adaptace dospělých stádií – predátoři, parazité, kleptoparazité**

U parazitů a predátorů ze skupiny žahadlových blanokřídlých dochází k mnoha změnám, které napomáhají jejich způsobu života. Parazité se od neparazitických druhů liší například v morfologii těla. Parazitující samičky, narozdíl od svých neparazitujících příbuzných, ztratily kartáče chloupků na svém těle, které u neparazitických forem slouží ke sběru pylu (Michener 1944). U některých druhů dochází dokonce k redukci ústního ústrojí, které původně sloužilo k získávání nektaru z rostlin (Michener 1970). Dalším znakem, který byl redukován, jsou pygidiální a holenní destičky, které původně napomáhaly při stavbě buněk v hnízdě. Samičky, které kladou svá vajíčka do hostitelských hnízd, už takové destičky nepotřebují (Michener 2006).

Přizpůsobení parazitickému způsobu života neznamena pouze ztráty určitých znaků, které mají neparazitické druhy, ale současně se tvoří znaky nové. Adaptacemi samiček parazitů a predátorů mohou být mohutná kusadla s mohutnými svaly, která poskytují různá využití. Samičky je používají na zabití hostitele při průniku do jeho hnízda (Michener 2006), při kladení vajíčka do uzavřených buněk, které si kusadly otevírají (Garófalo & Rozen 2001). Pomocí kusadel mohou také manipulovat s hostitelem nebo kořistí, mohou ho například omezit v pohybu. Kusadla také používají k rozdělení kořisti na menší části, aby si usnadnili transportování kořisti do hnízda (Bohart & Menke 1976; Day 1988; Jervis 1998). Pro manipulaci s kořistí jsou uzpůsobené také samičky lapkovitých (Dryinidae) a to speciálními klíšťkami, které slouží na přidržení kořisti (Goulet & Huber 1993). Uzpůsobením parazitických včel je například žihadlo, které je nápadně delší a silnější, což může přinášet výhody při kladení vajíček do hostitelských buněk nebo při útoku na hostitelské jedince (Michener 1944). Na útok hostitele mohou být parazité také uzpůsobeni výrazně silnější kutikulou na svém těle (Michener 2006). Mezi další adaptace, patří například chemické mimikry. Jejich funkcí je pravděpodobně napodobení pachu hostitelské samičky,

což snižuje riziko odhalení kukaččí samičky při vstupu do hostitelského hnízda (Strohm et al. 2008).

Ne u všech parazitů a predátorů u žahadlových došlo ke ztrátě nebo zisku zmíněných znaků, jednotlivé adaptace závisí na druhu kořisti nebo hostitele.

## **5.2.2 Adaptace u nedospělých stádií kukaččích druhů**

### **Adaptace vajíčka**

Vajíčka kukaččích parazitů bývají malé velikosti, co hostitelské samičce snižuje šanci na objevení parazitického vajíčka. Malá velikost vajíčka má tedy v tomto směru podstatnější význam pro kukaččí druhy, jejichž samičky kladou vajíčka do otevřených buněk, kde hrozí kontrola hostitelskou samičkou (Rozen 2003). Další výhodou malých vajíček je, že samička má k dispozici ke kladení větší počet vajíček (Rozen 1994).

### **Adaptace Larev**

Larvy, jejichž vajíčka byla nakladena ve větším množství nebo do uzavřených buněk hostitele, musejí být přizpůsobené na zbavení se konkurence svých sourozenců, hostitelského vajíčka nebo larvy. K tomuto účelu bývá nejčastěji uzpůsobené první stádium larvy (Rozen 1991). Taková larva má sklerotizovanou hlavovou kapsuli, kusadla dlouhá, špičatá a dopředu vyčnívající (Rozen 1996). Mezi larvy uzpůsobené na zabití hostitele patří například larvy nomád (Nomadinae), Melectini, Protepeolini a dalších kukaččích podčeledí patřící do čeledi včelovitých (Apidae) (Rozen 1991).

## **5.2.3 Kořist jako potrava pro larvy - predátoři**

Hmyz jako potravu pro své larvy loví nejčastěji sociální vosy z čeledi vosovitých (Vespidae), které jsou obecně generalisty, avšak bývají specializovaní na individuální úrovni na svou kořist (Richter 1990). Zajímavý je vliv sezónnosti na míru specializace u lovcích vos. Zatímco specializace na vybraný taxon zůstává po celý rok stejná, specializace na velikost kořisti se mění a dosahuje nejvyšší hodnoty v období sucha (Araújo & Gonzaga 2007).

Vosy po ulovení kořisti kořist zabijí kusadly a snaží se ji co nejlépe uzpůsobit pro transport do svého hnízda. S kořistí pomocí kusadel různě manipulují a žvýkají ji. Pokud je kořist větších rozměrů, musí ji kousáním rozdělit na vícero kusů a letět tak s kořistí vícekrát (Richter 1990). Při prvním odletu z místa probíhá takzvaný učební let, při kterém se samička

snaží zachytit orientační body, aby svou kořist při dalším letu bez problému našla (Collett 1996). Mezi jednotlivými lety hrozí nebezpečí krádeže kořisti jinými druhy vos nebo mravenci (Richter & Jeanne 1991). Zajímavé je, že pokud je kořist větších rozměrů, než samička potřebuje, je ochotná se rozdělit s ostatními vosami (Richter 1990).

Samičky ulovenou kořist uskladňují v komůrkách, ve kterých se budou vyvíjet jejich larvy. Komůrky zásobují ulovenou kořistí buď naráz, nebo postupně, množství kořisti záleží na velikosti uloveného hostitele a liší se i mezi jednotlivými druhy žahadlových blanokřídlých (Taylor 1922).

#### **5.2.4 Hostitel pro vývoj potomstva - parazitoidi**

Jako parazitoidy můžeme označit druhy, jejichž samičky loví hostitele pro své larvy, které se poté vyvíjejí v hostiteli nebo na jeho těle. Významnou skupinou parazitoidů jsou zlatěnky (Chrysidoidea), ale parazitoidy můžeme najít i v čeledi hrabalkovitých (Pompilidae) patřící do vos (Vespoidea) a mezi některými zástupci kutilkovitých (Sphecidae) (Goulet & Huber 1993). Hostitelem bývají různé druhy hmyzu, podle specializace konkrétních druhů, primitivnější druhy si vybírají spíše hemimetabola, pokročilejší si za hostitele vybírají holometabola (Goulet & Huber 1993).

Samičky parazitoidů se liší v tom, zda kladou vajíčka na nebo do hostitele (Hochberg & Ives 2000), liší se však také v tom, zda si na kladení vybírají hostitelské vajíčko, hostitelskou larvu nebo dospělé stádium. Hostitelská larva bývá nejčastější stádium, které je parazitováno žahadlovým hmyzem, samičky si ve většině případů vybírají středně staré až starší vývojová stádía larev (Hawkins et al. 1997). Čeleď zlatěnkovití (Chrysididae) tvoří jedinou výjimku v žahadlových blanokřídlých, neboť jejich samičky kladou vajíčka do hostitelských vajíček (Turner 2007). Samičky kladoucí vajíčka do larvy nebo dospělého stádía mohou hostitele buď úplně paralyzovat, nebo ho paralyzovat jen na dobu potřebnou k nakladení vajíček, v takovém případě může hostitel odejít, přežívá do té doby, než ho zabije larva parazitoida uvnitř (O'Neill 2001). Rozdíly mezi jednotlivými druhy jsou také v množství kladených vajíček a množství hostitelů. Samičky vos (Vespoidea), které patří mezi parazitoidy, kladou vždy jedno vajíčko na nebo do jednoho hostitele, zatímco čeledi hbitěnkovití (Bethyridae) nebo lapkovití (Dryinidae) spadající do Chrysidoidea kladou více než jedno vajíčko do jednoho hostitele (Goulet & Huber 1993).

Larvy se mohou vyvíjet jak uvnitř těla, tak na povrchu, některé i střídavě. Počáteční stádía se mohou vyvíjet uvnitř hostitele, starší z hostitele vylézají a vyvíjejí se vně hostitele

(Grimaldi & Engel 2005). Starší stádia larev některých druhů parazitoidů si vytváří vak (thylacium), tvořený tělem hostitele a svlečkami předchozích stádií parazitoida. Thylacium si tvoří například jedinci z čeledi lapkovitých (Dryinidae) nebo Rhopalosomatidae (Goulet & Huber 1993). Larvy parazitoidů se mohou vyvíjet dvěma způsoby. Pokud je vajíčko nakladeno do mladší hostitelské larvy, pak parazitoid sečkává v prvním stádiu larvy. A nepřijímá potravu až do doby, než její hostitel dospěje. V případě, že samička nakladla vajíčko do středně staré nebo starší larvy, larva ihned po vylíhnutí konzumuje hostitele (O'Neill 2001).

Samičky hrabalkovitých (Pompilidae) a některých kutilkovitých (Sphecidae) se specializují na pavouky jako své hostitele. Samička pavouka uloví a poté s ním jde do hnízda, nebo k transportu využívá skákavý let (Bohart & Menke 1976). Po transportování pavouka do hnízda, klade samička vajíčko na jeho zadeček (Bohart & Menke 1976). Tyto dvě skupiny se liší v množství pavouků odnesených do hnízda: zatímco hrabalky své larvy zásobují jedním větším pavoukem, samička kutilkovitých loví více menších pavouků (Coville 1987). Některé druhy kutilkovitých (Crabronidae) se specializují přímo na pavouky; na čeled' křížákovitých (Araneidae) (Araújo & Gonzaga 2007).

Mezi další čeledi, které jsou specializované na jednoho určitého hostitele, patří například čeled' trněnkovití (Tiphidae), žahalkovitých (Scoliidae), Rhopalosomatidae a mnoho dalších. Samičky trněnkovitých (Tiphidae) se specializují na larvy brouků vrubounovitých (Scarabaeidae), které vyhledávají v půdě. Larvu brouka paralyzují žihadlem na dobu potřebnou pro naklazení svých vajíček (Clausen 1940). Na larvy brouků vrubounovitých (Scarabaeidae) se také specializují samičky žahalkovitých (Scoliidae), které vyhledávají larvy brouků v půdě pomocí schopnosti cítit jejich vibrace (O'Neill 2001). Samičky z čeledi Rhopalosomatidae loví nymfy cvrčků (Grylloptera) (Goulet & Huber 1993).

### 5.2.5 Kleptoparazitismus

Kleptoparazité kradou jiným jedincům (hostitelům) potravu, na jejíž sběr hostitel vynaložil svou energii (Rothschild & Clay 1952). Takoví parazité sami potravu nesbírají, ale vyhledávají hostitelské hnízdo jiných žahadlových. Například někteří Meliponini z podčeledi Apinae mají ve svých řadách takzvané skauty, kteří mají za úkol hnízdo hostitele najít a poté k němu přivést další jedince ze své kolonie (Wittmann et al. 1990). Někteří jedinci mohou okrást svého hostitele o veškeré zásoby, hostitel poté hladoví, to může vést až ke snížení počtu členů hostitelské kolonie nebo dokonce vymření kolonie (Bohart 1970). Kleptoparazitismus je chování, které je dosti běžné u čeledi včelovitých (Apidae) (Bohart 1970), často se rovněž vyskytuje u vosovitých (Vespidae) (Richter 1990) nebo mravencovitých (Formicidae) (Richter & Jeanne 1991), kteří často kradou část kořisti jiným vosám, které velkou kořist neunesou, proto jí rozporcují a odnášejí postupně (Richter 1990).

Speciálním druhem kleptoparazita jsou hnízdní parazité, které můžeme označit také jako kukačky (Michener 2006). Kukaččí druhy bývají ve většině případů hostitelsky specializovaní, samičky tedy vyhledávají jednoho určitého hostitele, nebo několik málo příbuzných hostitelů (Bogusch 2003). Důvodem specializace kukaček na hostitele mohou být fyziologická, neurologická nebo morfologická omezení, která brání ve využívání ostatní hostitelů (Habermannová et al. 2013). Fyziologické omezení je způsobeno rozdíly ve složení pylu, protože ne každý hostitelský druh sbírá takový pyl, který je vhodný pro správný vývoj určité kukaččí larvy. Morfologické omezení spočívá ve velikosti parazita a hostitele. Je-li hostitel menší velikosti, parazit se nemusí vejít do vchodu hnízda, pokud se přeci jenom vejde, pak dalším omezením může být množství nahromaděné stravy v buňce pro vývoj larvy. Množství stravy je přizpůsobeno pro vývoj hostitelské larvy, ale nemusí být dostačující pro vývoj kukaččí larvy (Habermannová et al. 2013). Včely jsou dále omezeny neurologicky a to množstvím informací, které jsou schopny z prostředí přijmout a zpracovat (Bernays & Wcislo 1994). Hostitelé se však chovají mnoha způsoby a tím vysílají různé podněty, proto se liší i strategie včel, kterými daného hostitele vyhledávají. Včely se ale mohou soustředit jen na určité informace, například čichové nebo vizuální podněty, a proto nemohou nalézt jakéhokoli hostitele, mohou nalézt jen hostitele vysílajícího takové podněty, které daná včela právě přijímá (Habermannová et al. 2013).

Generalisté kukaččích druhů, které mohou mít více hostitelů, bývají často specializovaní na individuální úrovni, samičky si tedy vybírají hostitele, kterému do hnízda nakladou vajíčka (Bogusch et al. 2006).

U včel (Apiformes) se kukaččí druhy vyskytují v čeledi hedvábnicovitých (Colletidae), ploskočelkovitých (Halictidae), čalounicovitých (Megachilidae) a včelovitých (Apidae) (Michener 1944; Michener 2006). Mezi nejvíce početnou a rozmanitou kleptoparazitickou skupinu včel patří nomády (Nomadinae), které náleží do čeledi včelovitých (Apidae). Hostitelem této skupiny je mnoho druhů solitérních včel (Bohart 1970; Rozen 1996). Mezi další zástupce kukaččích včel z čeledi včelovitých patří například druhy *Epeolus* a *Tripeolus*. Samičky z druhu *Epeolus* se specializují na hedvábnice (Colletes) a hostitelé druhu *Tripeolus* jsou zaměřené na stepnice (Eucerini) (Michener 1944). Jako kukačky se však nechovají jen včely, ale tohoto chování si můžeme všimnout i u zlatěnek (Chrysidinae), které mají jako své hostitele některé druhy kutilek (Spheciformes), včel (Apiformes) nebo jízlivek (Eumeninae) (O'Neill 2001).

### **Chování kukaččích druhů**

Existuje mnoho odlišných způsobů chování kukaččích druhů. Jednotlivé druhy se liší ve vyhledávání hostitelského hnízda, jak se dostávají dovnitř hnízda, ve výběru buněk, do kterých poté kladou vajíčka, i v chování larev.

Při vyhledávání hostitelského hnízda létají kukaččí samičky pomalu, nízko nad zemí, mohou se také schovávat v malých trsech trávy, kde předpokládají přítomnost vchodu do hostitelského hnízda (Rozen & McGinley 1991; Rozen 1992; Rozen 2001). Některé kukaččí samičky přímo pronásledují hostitelskou samičku, která je nechtěně dovede až ke svému hnízdu (Rozen 2001).

Pokud kukaččí samička nalezne hnízdo, má dvě možnosti vstupu dovnitř. První možností je vstoupit nepozorovaně, kdy využije nepřítomnosti hostitele, takové chování preferuje většina kleptoparazitických samiček (Rozen 1994; Sick et al. 1994; Garófalo & Rozen 2001). Druhý způsob vstupu do hnízda spočívá v tom, že kukaččí samičce nezáleží na tom, zda hostitel hnízdo opustil. Pokud je hostitel přítomen, je kukaččí samičkou zabit. Takovým chováním se vyznačuje například *Specodes monilicornis* (Kirby, 1802) (Sick et al. 1994).

Kukaččí samičky se také liší ve způsobu kladení vajíček. Vajíčka kladou uvnitř hostitelského hnízda, výjimku tvoří samičky zlatěnek (Chrysidinae), které nemusí klást svá vajíčka jen uvnitř hnízda hostitele, ale některé zlatěnky kladou vajíčka na kořist, kterou

si hostitel ulovil, ale ještě ji nestačil odnést do svého hnízda (Tyner 2007). Samičky kladoucí vajíčka v hostitelských hnízdech, mohou klást vajíčka do již uzavřených buněk, nebo do ještě otevřených buněk (Michener 2006). Samičky kladoucí vajíčka do otevřených buněk se snaží vajíčko co nejvíce schovat, aby nebylo odhaleno hostitelskou samičkou (Rozen 1992). Hostitelská samička naklade svá vajíčka až těsně před uzavřením buňky, tato vajíčka jsou poté zabita kukaččí larvou (Rozen 1996). Pokud samička klade do již uzavřených buněk, které jsou v té době už plně zásobené, musí do takové buňky vytvořit otvor, aby tam mohla naklásť své vajíčko (Garófalo & Rozen 2001). V takovém případě samička také odstraňuje hostitelské larvy, které jsou v buňce nakladené (Michener 2006). Po naklazení svého vajíčka musí otvor v buňce znovu utěsnit (Garófalo & Rozen 2001). Poté kukaččí samička urychleně opustí hnízdo, než se stihne hostitelská samička vrátit (Rozen 1996).

## 6 Závěr

Jak je patrné z této práce, žahadloví blanokřídlí jsou specializováni na získávání různých zdrojů v různé míře. Mezi žahadlovým hmyzem nalézáme jak specialisty, tak generalisty, ale i druhy, které se specializují na individuální úrovni. Každá z těchto strategií přináší své výhody a nevýhody (Begon et al. 2006).

Míra specializace také závisí na tom, zda je druh soliterní nebo sociální. Obecně mezi žahadlovým hmyzem převládají generalisté. Sociální druhy bývají velmi často generalisty, specialisty tedy můžeme najít mezi druhy soliterními (Engel & Dingemans-Bakels 1980; Richter 1990)

Mezi žahadlovými existuje velké množství zdrojů, na které se mohou druhy specializovat. Nalézáme zde masožravce, kteří svou kořist loví. Kořistí bývá nejčastěji hmyz nebo pavouci (Bohart & Menke 1976; Goulet & Huber 1993). Dále mezi žahadlový hmyz patří herbivoři sbírající pyl, nektar nebo rostlinné oleje z různých druhů rostlin, kleptoparaziti kradoucí potravu u jiných druhů, ve většině případů příbuzných druhů (Begon et al. 2006; Michener 2006)

Míra specializace také záleží na tom, na jaký zdroj se daný druh specializuje. Zatímco jedinci sbírající pyl jsou většinou generalisté (Thorp 1979; Michener 2006), ti co sbírají z rostlin olej, bývají spíše specialisté (Neff & Simpson 1981; Vogel & Michener 1985; Buchmann 1987). Největší specializaci nacházíme u parazitických druhů, například u parazitoidů (Clausen 1940; Bohart & Menke 1976; Goulet & Huber 1993; O'Neill 2001; Araújo & Gonzaga 2007).

Do žahadlových blanokřídlých patří zlatěnky (Chrysidoidea), vosy (Vespoidea) a včelotvaří (Apoidea), tyto tři skupiny se obecně liší ve zdrojích, na které se specializují.

Zlatěnky jsou z těchto skupin vývojově nejstarší (Brothers 1999), proto u nich nalézáme mnoho masožravých forem, protože masožravost je u žahadlových původním typem potravy (Goulet & Huber 1993). Mezi zlatěnkami nacházíme velké množství parazitů a parazitoidů. Přestože životní strategie této skupiny jsou rozmanité a velmi zajímavé, z těchto tří čeledí jsou zlatěnky nejméně prozkoumané (Bogusch et al. 2007). Naopak nejvíce prozkoumanou skupinou jsou včelotvaří, kteří jsou také vývojově nejmladší (Brothers 1999). Nejznámější a pro lidi nejvýznamnější zástupce včelotvarých je včela medonosná (*Apis mellifera* Linnaeus, 1758). Včelotvaří jsou známí hlavně sbíráním pylu a nektaru, čím opylují rostliny, ale můžeme zde nalézt i kleptoparazitické druhy a hnízdní parazity, které potravu získávají od jiných druhů. Ne všechny druhy včelotvarých jsou tedy významnými



opylovači rostlin (Michener 2006). Třetí skupinou jsou vosy, které jsou v získávání zdrojů nejvíce rozmanité. U vos nalézáme velké množství masožravců, ale i vosy, které jedí pyl a nektar, hnízdní parazity i parazitoidy (O'Neill 2001).

## 7 Přehled použité literatury

- Aguiar AJC & Melo GAR. 2009.** Notes on oil sources for the bee genus *Caenonomada* (Hymenoptera, Apidae, Tapinotaspidini). *Revista Brasileira de Entomologia* **53**: 154–56.
- Alves-dos-Santos I, Machado IC & Gaglianone MC. 2007.** História natural das abelhas coletoras de óleo. *Oecologia Brasiliensis* **11**: 544–57.
- Araújo MS & Gonzaga MO. 2007.** Individual specialization in the hunting wasp *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *albonigrum* (Hymenoptera, Crabronidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **61**: 1855–63.
- Baker HG & Baker I. 1973.** Amino-acids in nectar and their evolutionary significance. *Nature* **241**:543-45
- Begon M, Townsend CR & Harper JL. 2006.** Ecology: From Individuals to Ecosystems. Wiley-Blackwell: 752pp.
- Bernays EA & Wcislo WT. 1994.** Sensory capabilities, information processing, and resource specialization. *Quarterly Review of Biology* 187–204.
- Bogusch P. 2003.** Hosts, foraging behaviour and distribution of six species of cleptoparasitic bees of the subfamily Anthophorinae (Hymenoptera: Apidae). *Acta Societas Zoologicae Bohemicae* **67**: 65–70.
- Bogusch P, Kratochvíl L & Straka J. 2006.** Generalist cuckoo bees (Hymenoptera: Apoidea: *Sphecodes*) are species-specialist at the individual level. *Behavioral ecology and sociobiology* **60**: 422–29.
- Bogusch P, Straka J & Kment P. 2007.** Annotated checklist of the Aculeata (Hymenoptera) of the Czech Republic and Slovakia. Komentovaný seznam žahadlových blanokřídlých (Hymenoptera: Aculeata) České republiky a Slovenska. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae, Supplementum* **11**: 1-300
- Bohart GE. 1970.** The evolution of parasitism among bees. *Utah State University 41st Faculty Honor Lecture*: 1-33
- Bohart RM & Menke AS. 1976.** Sphecid wasps of the world: a generic revision. *University of California Press*.
- Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulsey CD & Forister ML. 2003.** The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist* **161**: 1–28

- Brothers DJ. 1999.** Phylogeny and evolution of wasps, ants and bees (Hymenoptera, Chrysidoidea, Vespoidea and Apoidea). *Zoologica Scripta* **28**: 233–50
- Buchmann SL. 1985.** Bees use vibration to aid pollen collection from non-poricidal flowers. *Journal of the Kansas Entomological Society* 517–25
- Buchmann SL. 1987.** The Ecology of Oil Flowers and their Bees. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**: 343–69
- Buchmann SL. 1978.** Vibratile („buzz“) pollination in angiosperms with poricidally dehiscent anthers.
- Cane JH. 1981.** Dufour’s gland secretion in the cell linings of bees (Hymenoptera: Apoidea). *Journal of chemical ecology* **7**: 403–10
- Clausen CP. 1940.** Entomophagous insects. *Entomophagous insects*
- Coelho JR. 2011.** Effects of prey size and load carriage on the evolution of foraging strategies in wasps. *Predation in the Hymenoptera: an evolutionary perspective* 23– 8
- Coelho JR & Hoagland J. 1995.** Load-lifting capacities of three species of yellowjackets (*Vespa*) foraging on honey-bee corpses. *Functional ecology* 171–74
- Collett TS. 1996.** Insect navigation en route to the goal: multiple strategies for the use of landmarks. *The Journal of Experimental Biology* **199**: 227–35
- Comins HN & Hassell MP. 1979.** The dynamics of optimally foraging predators and parasitoids. *The Journal of Animal Ecology* 335–51.
- Coville RE. 1987.** Spider-hunting sphecid wasps. *Ecophysiology of spiders* 309–18
- Crone EE. 2013.** Responses of Social and Solitary Bees to Pulsed Floral Resources. *American Naturalist* **182**: 465–73.
- 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
- Day MC. 1988.** Spider wasps. *Handbooks for the identification of British insects* **6**: 1–60
- Engel MS & Grimaldi DA. 2006.** The first Cretaceous sclerogibbid wasp (Hymenoptera: Sclerogibbidae). *American Museum Novitates*, 1–7
- Engel MS & Dingemans-Bakels F. 1980.** Nectar and pollen resources for stingless bees (Meliponinae, Hymenoptera) in Surinam (South America). *Apidologie* **11**: 341–50
- Evans HE. 1966.** Discovery of the female *Plumarius* (Hymenoptera, Plumariidae). *Psyche: A Journal of Entomology* **73**: 229–37
- Free JB. 1963.** The flower constancy of honeybees. *The Journal of Animal Ecology* 119–31

- Garófalo CA & Rozen JG Jr. 2001.** Parasitic behavior of *Exaerete smaragdina* with descriptions of its mature oocyte and larval instars (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). *American Museum Novitates* **3349**: 1–26
- Gess SK. 1996.** The pollen wasps: ecology and natural history of the Masarinae. *Harvard University Press*.
- Goulet H & Huber JT. 1993.** Hymenoptera of the world: an identification guide to families. *Research Branch, Agriculture Canada*.
- Grant V. 1950.** The flower constancy of bees. *The Botanical Review* **16**: 379–98
- Grimaldi D & Engel MS. 2005.** Evolution of the Insects. *Cambridge University Press*.
- Habermannová J, Bogusch P & Straka J. 2013.** Flexible host choice and common host switches in the evolution of generalist and specialist cuckoo bees (Anthophila: *Sphecodes*). *PloS one* **8**: e64537
- Harder LD. 1983.** Functional differences of the proboscides of short- and long-tongued bees (Hymenoptera, Apoidea). *Canadian Journal of Zoology* **61**: 1580–86
- Hawkins BA, Cornell HV & Hochberg ME. 1997.** Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations. *Ecology* **78**: 2145–52
- Hochberg ME & Ives AR. 2000.** Parasitoid population biology. *Princeton, New Jersey: Princeton University Press*.
- Houston TF. 1995.** Notes on the ethology of *Rolandia maculata* (Hymenoptera: Vespidae: Masarinae), a pollen wasp with a psammophore. *Records-Western Australian Museum* **17**: 343–50
- Hunt JH, Brown PA, Sago KM & Kerker JA. 1991.** Vespid wasps eat pollen (Hymenoptera: Vespidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 127–30
- Jervis M. 1998.** Functional and Evolutionary Aspects of Mouthpart Structure in Parasitoid Wasps. *Biological Journal of the Linnean Society* **63**: 461–93
- Johnson SD. 2005.** Specialized pollination by spider-hunting wasps in the African orchid *Disa sankeyi*. *Plant Systematics & Evolution* **251**: 153–60
- Krebs JR, Erichsen JT, Webber MI & Charnov EL. 1977.** Optimal prey selection in the great tit (*Parus major*). *Animal Behaviour* **25**: 30–38
- Losos B, Maget J & Ryšavý J. 1985.** Ekologie živočichů. *Státní pedagogické nakladatelství*.
- MacArthur RH & Pianka ER. 1966.** On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 603–9
- Macek J. 2010.** Blanokřídlí České republiky. *Atlas. Praha: Academia*.

- Michener ChD. 1970.** Social parasites among African allodapine bees (Hymenoptera, Anthophoridae, Ceratinini). *Zoological Journal of the Linnean Society* **49**: 199–215
- Michener ChD. 1999.** The corbiculae of bees. *Apidologie* **30**: 67–74
- Michener ChD. 2006.** Bees of the World. *Baltimore, Maryland, USA: Johns Hopkins University Press.*
- Michener ChD. 1944.** Comparative external morphology, phylogeny, and a classification of the bees (Hymenoptera). *Bulletin of the American Museum of Natural History*
- Michener ChD. 1974.** The social behavior of the bees: a comparative study. *Harvard University Press.*
- Michener ChD. 2000.** The bees of the world. *The Johns Hopkins University Press.*
- Moya A & Font E. 2004.** Evolution: from molecules to ecosystems. *Oxford biology. New York: Oxford University Press.*
- Neff JL & Simpson BB. 1981.** Oil-collecting structures in the Anthophoridae (Hymenoptera): morphology, function, and use in systematics. *Journal of the Kansas Entomological Society* **95**: 95–123
- O'Neill KM. 2001.** Solitary wasps: behavior and natural history. *Cornell University Press.*
- Pianka ER. 1981.** Competition and niche theory. *Ariel* **128**: 205.172
- Rabelo LS, Vilhena AMGF, Bastos Emaf & Augusto SC. 2012.** Larval food sources of *Centris (Heterocentris) analis* (Fabricius, 1804) (Hymenoptera: Apidae), an oil-collecting bee. *Journal of Natural History* **46**: 1129–40
- Richter MR. 1990.** Hunting social wasp interactions: influence of prey size, arrival order, and wasp species. *Ecology* **10**: 18–30
- Richter MR & Jeanne RL. 1991.** Hunting behaviour, prey capture and ant avoidance in the tropical social wasp *Polybia severicea* (Hymenoptera: Vespidae). *Insectes Sociaux* **38**: 139–47
- Rothschild M & Clay T. 1952.** Fleas, Flukes and Cuckoos. A Study of Bird Parasites. *Collins, London.*
- Royama T. 1970.** Factors governing the hunting behaviour and selection of food by the great tit (*Parus major L.*). *The Journal of Animal Ecology* **6**: 19–68
- Rozen JG Jr. 1991.** Evolution of cleptoparasitism in Anthophorid bees as revealed by their mode of parasitism and first instars (Hymenoptera, Apoidea). *American Museum novitates* **3029**: 1-36
- Rozen JG Jr. 1992.** Biology of the bee *Ancylandrena larreae* (Andrenidae, Andreninae) and its cleptoparasite *Hexepeolus rhodogyne* (Anthophoridae, Nomadinae): with a review

- of egg deposition in the Nomadinae (Hymenoptera, Apoidea). *American Museum Novitates* **3038**: 1-15
- Rozen JG Jr. 1994.** Biology and immature stages of some cuckoo bees belonging to Brachynomadini, with descriptions of two new species (Hymenoptera: Apidae: Nomadinae). *American Museum novitates* **3089**: 1-23
- Rozen JG Jr. 1996.** Phylogenetic analysis of the cleptoparasitic bees belonging to the Nomadinae based on mature larvae (Apoidea, Apidae). *American Museum novitates* **3180**: 1-38
- Rozen JG Jr & McGinley RJ. 1991.** Biology and larvae of the cleptoparasitic bee *Townsendiella pulchra* and nesting biology of its host *Hesperapis larreae* (Hymenoptera, Apoidea). *American Museum novitates* **3005**: 1-11
- Rozen JG Jr. 2001.** Ovarioles and oocytes of two old world cleptoparasitic bees with biological notes on *Ammobatoides* (Hymenoptera: Apidae). *American Museum Novitates* **3326**: 1–9
- Rozen JG Jr. 2003.** Eggs, ovariole numbers, and modes of parasitism of cleptoparasitic bees, with emphasis on neotropical species (Hymenoptera: Apoidea). *American Museum Novitates* **3413**: 1–36
- Sedivy C, Praz ChJ, Müller A, Widmer A & Dorn S. 2008.** Patterns of Host-Plant Choice in Bees of the Genus *Chelostoma*: The Constraint Hypothesis of Host-Range Evolution in Bees. *Evolution* **62**: 2487–2507
- Schmid-Hempel P. 2011.** Evolutionary Parasitology: The Integrated Study of Infections, Immunology, Ecology, and Genetics. *New York: Oxford University Press.*
- Sick M, Ayasse M, Tengö J, Engels W, Lübke G & Francke W. 1994.** Host-parasite relationships in six species of *Sphecodes* bees and their halictid hosts: Nest intrusion, intranidal behavior, and Dufour's gland volatiles (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of Insect Behavior* **7**: 101–117
- Slobodkin LB. 1974.** Prudent predation does not require group selection. *American Naturalist* 665–78
- Stearns SC. 2005.** Evolution: an introduction. *New York: Oxford University Press.*
- Steiner KE & Whitehead VB. 1990.** Pollinator Adaptation to Oil-Secreting Flowers *Rediviva* and *Diascia*. *Evolution* 1701–7
- Strohm E, Kroiss J, Herzner G, Laurien-Kehnen C, Boland W, Schreier P & Schmitt T. 2008.** A cuckoo in wolves' clothing? Chemical mimicry in a specialized cuckoo wasp

- of the European beewolf (Hymenoptera, Chrysididae and Crabronidae). *Frontiers in zoology* **5**: 2
- Taylor LH. 1922.** Notes on the biology of certain wasps of the genus *Ancistrocerus* (Eumenidae). *Psyche: A Journal of Entomology* **29**: 48–65
- Thorp RW. 1979.** Structural, behavioral, and physiological adaptations of bees (Apoidea) for collecting pollen. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 788–812
- Tilman D. 1982.** Resource competition and community structure. *Monographs in population biology* 17. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Todd FE & Bretherick O. 1942.** The composition of pollens. *Journal of Economic Entomology* **35**: 312–17.
- Torchio PF. 1970.** The ethology of the wasp, *Pseudomasaris edwardsii* (Cresson), and a description of its immature forms (Hymenoptera: Vespoidea, Masaridae). *Contributions in Science, Los Angeles County Museum* 202
- Townsend CR. 2003.** Essentials of ecology. Wiley-Blackwell
- Tyrner P. 2007.** Chryridoidea: Chrysididae (zlatěnkovití). *Annotated checklist of the Aculeata (Hymenoptera) of the Czech Republic and Slovakia. Komentovaný seznam žahadlových blanokřídých (Hymenoptera: Aculeata) České republiky a Slovenska. Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae, Supplementum* **11**: 1–300
- Van Tienderen PH. 1991.** Evolution of generalists and specialist in spatially heterogeneous environments. *Evolution* 1317–31
- Van Valen L. 1973.** A new evolutionary law. *Evolutionary theory* **1**: 1–30
- Vogel S. 1981.** Abdominal Oil-Mopping - a New Type of Foraging in Bees. *Naturwissenschaften* **68**: 627–28
- Vogel S & Michener ChD. 1985.** Long bee legs and oil-producing floral spurs, and a new *Rediviva* (Hymenoptera, Melittidae; Scrophulariaceae). *Journal of the Kansas entomological Society* 359–64
- Whitlock MC. 1996.** The red queen beats the jack-of-all-trades: the limitations on the evolution of phenotypic plasticity and niche breadth. *American Naturalist* S65–77
- Williams NM. 2003.** Use of novel pollen species by specialist and generalist solitary bees (Hymenoptera: Megachilidae). *Oecologia* **134**: 228–37
- Wittmann D, Radtke R, Zeil J, Lübke G & Francke W. 1990.** Robber bees (*Lestrimelitta limao*) and their host chemical and visual cues in nest defense by *Trigona* (*Tetragonisca*) *angustula* (Apidae: Meliponinae). *Journal of chemical ecology* **16**: 631–41

**Wolda H & Roubik DW. 1986.** Nocturnal bee abundance and seasonal bee activity in a Panamanian forest. *Ecology* 426–33