

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze
Katedra zoologie, Oddělení entomologie



Stanislava Koprlová

Biológia vybraných pre-disperzných predátorov semien dvoch druhov nevädzí
***Centaurea stoebe* L. a *Centaurea scabiosa* L. (Asteraceae)**

Diplomová práca

Praha, 2006

Vedúci práce: RNDr. Judita Kinkorová, CSc.

Odborný konzultant: Ing. Zdenka Martinková, CSc.

Prehlasujem, že som túto prácu vypracovala samostatne s použitím literatúry uvedenej v zozname.

.....
Božena Štefániková

Pod'akovanie

RNDr. Judite Kinkorovej za vedenie práce.

Ing. Zdenke Martinkovej, RNDr. Aloisovi Hoňkovi, Doc. Stanislavovi Pekárovi, Mgr. Pavlovi Saskovi, Ing. Janovi Mikulkovi za poskytnuté zázemie, metodické rady a pomoc so štatistickou analýzou údajov.

Prof. Pavlovi Štysovi a Prof. Stanislavovi Komárkovi za konzultáciu ohľadne mimetických javov.

RNDr. Marcele Skuhravej za cenné informácie o bejlomorkách.

Irenke, Honzovi, Hanke a Lucke z oddelenia herbológie za pomoc pri experimentoch.

Mgr. Jiřislavovi Skuhrovcovi za determináciu červotočov a Petrovi Janštovi za determináciu parazitoidov a podporu, a všetkým členom oddelenia entomológie.

RNDr. Pavlovi Čápovi za odbornú geologickú konzultáciu.

Barborke, rodičom

a ostatným ...

O B S A H

1. ÚVOD.....	1
2. LITERÁRNY PREHĽAD.....	5
2.1 Čel'ad' Tephritidae.....	5
2.2 Chovanie.....	5
2.3 Pre-disperzná predácia semien.....	9
2.4 Životné stratégie vrtulovitých.....	11
2.5 Fenológia hostiteľskej rastliny vs. výskyt tephritidov	11
2.6 Interakcie	12
2.7 Biologická kontrola.....	14
3. MATERIÁL A METODIKA.....	16
3.1 Popis lokalít.....	16
3.2 Materiál.....	17
3.2.1 Rastlinný materiál – hostiteľské rastliny <i>Centaurea stoebe</i> L. a <i>C. scabiosa</i> L.	17
3.2.1.1 Systematické zaradenie.....	17
3.2.1.2 Popis a charakteristika rastlín.....	17
3.2.2 Živočíšny materiál – zástupci č. Tephritidae.....	19
3.2.2.1 Systematické zaradenie.....	19
3.2.2.2 Dospelé štádiá vrtulovitých.....	19
3.2.2.3 Obecný popis samičích terminálií a pupária.....	20
3.2.2.4 Nedospelé štádiá.....	21
3.2.2.5 Základné bionomické údaje.....	23
3.3 Metodika.....	25
3.3.1 Metódy vzťahnuté k hostiteľským rastlinám.....	25
3.3.1.1 Práca v teréne.....	25
3.3.1.1.1 Rastové fázy hostiteľských rastlín <i>C. stoebe</i> a <i>C. scabiosa</i>	25
3.3.1.1.2 Zber kvetných úborov.....	26
3.3.1.2 Práca v laboratóriu.....	27
3.3.1.2.1 Rozbor rastlinného materiálu.....	27
3.3.1.2.2 Vplyv pre-disperzných predátorov na reprodukčnú schopnosť hostiteľských rastlín.....	28
3.3.1.2.3 Štatistické spracovanie dát.....	30
3.3.2 Metódy vzťahnuté k druhom vrtulovitých.....	30
3.3.2.1 Práca v teréne.....	30
3.3.2.1.1 Pozorovanie chovania.....	31
3.3.2.1.2 Zber a uchovávanie jedincov č. Tephritidae.....	32
3.3.2.2 Práca v laboratóriu.....	32
3.3.2.2.1 Chovy.....	32
3.3.2.2.2 Preparácia, determinácia a uchovávanie materiálu.....	32
4. VÝSLEDKY.....	34
4.1 Výskyt tephritidov vo vývojových fázach hostiteľskej rastliny.....	34
4.2 Niektoré aspekty biológie vybraných druhov vrtulovitých.....	36
4.2.1 Biológia vrtulovitých – výsledky pozorovaní z roku 2005	36
4.2.2 Mimikry.....	39
4.3 Pre-disperzní predátori a spôsob poškodenia hostiteľskej rastliny.....	41
4.3.1 Tephritidae.....	41
4.3.2 Ostatní pre-disperzní predátori semien <i>C. stoebe</i> L. a <i>C. scabiosa</i> L.	43
4.3.2.1 Cecidomyiidae.....	43

4.3.2.2 Anobiidae.....	43
4.3.2.3 Curculionidae.....	44
4.3.3 Parazitoidi.....	44
4.4 Vplyv zástupcov čeľade Tephritidae na reprodukčnú schopnosť hostiteľských rastlín.....	46
4.4.1 Miera napadnutia úborov vrtulovitými.....	46
4.4.2 Rozdiel v počte úborov a preferencia úborov malých alebo veľkých rastlín vrtulovitými.....	48
4.4.3 Rozdiely v objeme centrálnych a laterálnych úborov malých a veľkých rastlín.....	50
4.4.4 Celkový počet semien v kvetných úboroch rastlín.....	52
4.4.5 Podiel zdravých a poškodených semien v kvetných úboroch.....	53
4.4.6 Rozdiely v hmotnosti zdravých a poškodených semien medzi centrálnymi a laterálnymi úbormi veľkých a malých rastlín.....	54
4.4.7 Výsledky testov klíčivosti zdravých a poškodených semien.....	56
4.4.8 Rozdiely medzi nenapadnutými a napadnutými kvetnými úbormi v celkovom počte semien, hmotnosti a klíčivosti zdravých semien.....	56
5. DISKUSIA.....	60
5.1 Výskyt tephritidov vo vývojových fázach hostiteľskej rastliny.....	60
5.2 Niektoré aspekty biológie vybraných druhov vrtulovitých.....	62
5.2.1 Biológia vrtulovitých.....	62
5.2.1.1 Sexuálne chovanie.....	62
5.2.1.2 Ovipozičné chovanie.....	63
5.2.1.3 Postovipozičné chovanie.....	66
5.2.1.4 Stret dvoch samcov.....	66
5.2.2 Mímičky.....	67
5.3 Pre-disperzní predátori a spôsob poškodenia hostiteľskej rastliny.....	68
5.3.1 Tephritidae.....	68
5.3.2 Ostatní pre-disperzní predátori semien <i>C. stoebe</i> L. a <i>C. scabiosa</i> L.	70
5.3.3 Parazitoidi.....	71
5.4 Vplyv zástupcov č. Tephritidae na reprodukčnú schopnosť hostiteľských rastlín	71
5.4.1 Miera napadnutia úborov vrtulovitými.....	71
5.4.2 Preferencia úborov malých alebo veľkých rastlín vrtulovitými a rozdiely v objeme centrálnych a laterálnych úborov malých a veľkých rastlín.....	72
5.4.3 Celkový počet semien, podiel zdravých a poškodených semien v kvetných úboroch.....	73
5.4.4 Rozdiely v hmotnosti zdravých a poškodených semien medzi centrálnymi a laterálnymi úbormi veľkých a malých rastlín.....	73
5.4.5 Klíčivosť zdravých a poškodených semien.....	74
5.4.6 Rozdiely medzi nenapadnutými a napadnutými kvetnými úbormi.....	75
5.4.7 Posúdenie využiteľnosti vrtulovitých pri biologickej ochrane.....	75
6. ZHRNUTIE.....	77
6.1 Pre-disperzní predátori semien <i>C. stoebe</i> a <i>C. scabiosa</i> a niektoré vybrané aspekty biológie vybraných zástupcov č. Tephritidae.....	77
6.2 Vplyv zástupcov čeľade Tephritidae na reprodukčnú schopnosť hostiteľských rastlín	78
7. LITERATÚRA.....	79
PRÍLOHY	

1. ÚVOD

Čeľaď Tephritidae (Diptera), vrtivkovití (vrtulovití) je hospodársky významná čeľaď dvojkrídleho hmyzu, ktorá celosvetovo zahŕňa viac ako 4 000 druhov v 300 rodoch (White 1988). V Českej republike je táto čeľaď zastúpená 110 druhmi (Kinkorová 1997). V čeľadi vrtulovitých sú zastúpení hospodársky významní škodcovia, ako i druhy užitočné a indiferentné (Dirlbek 1986). V našich podmienkach je z vrtulovitých najvýznamnejším škodcom *Rhagoletis cerasi* (Linné, 1758), ktorá škodí na čerešniach a višniach. Väčšina druhov je však hospodársky neutrálnych. Významnú skupinu tvoria druhy využívané v biologickej regulácii burín a druhy, ktoré sú potenciálnymi adeptami na takéto využitie. Vo faunistických, ekologických i taxonomických prácach o vrtuliach sa objavujú zmienky o možnosti využitia a o význame niektorých druhov z č. Tephritidae v ochrane proti plevelným druhom i v Európe (Zwölfer 1968).

Podľa potravnjej špecializácie (White & Elson-Harris 1992) je v súčasnej dobe akceptované delenie na frugivorné a nefrugivorné druhy. Do skupiny frugivorných druhov vrtulí patria významní škodcovia najmä tropického ovocia. Skupinu nefrugivorných predstavujú druhy (hlavne z podč. Tephritinae), ktoré sa živia v kvetoch alebo vytvárajú háľky v kvetných úboroch rastlín prevažne z č. Asteraceae. Niektoré z nich sú využívané v biologickej regulácii nebezpečných burín (White 1988; Wilson & Randall 2003).

Do skupiny nefrugivorných druhov patria aj druhy študované na hostiteľskej rastline *Centaurea stoebe* L.: *Urophora affinis* (Frauenfeld, 1857), *Urophora quadrifasciata* (Meigen, 1826), *Terellia virens* (Loew, 1846) a druhy na hostiteľskej rastline *Centaurea scabiosa* L.: *Urophora cuspidata* (Meigen, 1826) a *Terellia colon* (Meigen, 1826). Ďalším možným kritériom ako rozdeliť nefrugivorných zástupcov č. Tephritidae je rozdeliť ich na druhy háľkotvorné (*U. affinis*, *U. quadrifasciata*, *U. cuspidata*) a neháľkotvorné (*T. virens*, *T. colon*). Larvy neháľkotvorných druhov svojou prítomnosťou v kvetnom úbore nestimulujú hostiteľskú rastlinu k tvorbe novotvarov.

Zwölfer (1983) in White (1988) rozlišuje 3 životné stratégie: polyfágne druhy (samice kladú vajíčka do ovocných plodov), potravných špecialistov (opäť druhy napádajúce ovocie) a druhy využívajúce vegetatívne a kvetné časti hostiteľských rastlín pre svoj vývoj. Uvedené 3 typy životných stratégií zahŕňujú škodlivé druhy (polyfágov aj potravných špecialistov) i druhy využívané v biologickej regulácii.

Centaurea stoebe L. a *Centaurea scabiosa* L. (Asteraceae) sú hostiteľskými rastlinami pre vybraných zástupcov čeľade Tephritidae. Obe rastliny patria do kategórie nebezpečných plevelných druhov v USA i Kanade (Story 2002). *C. stoebe* L. bola introdukovaná do Severnej Ameriky pred 120 rokmi a v súčasnosti je na zozname škodlivých, veľmi nebezpečných plevelov (dostupné na <http://www.plants.usda.gov/>) (rozšírenie rastlín v štátoch USA a Kanady, vid' Príloha 5). Vzhľadom k rýchlosti šírenia nevädzí a len obmedzenej možnosti zabrániť ich šíreniu chemickými prostriedkami (herbicídmi), je ich biologická regulácia jedným z ďalších možných nástrojov.

Sledované nefrugivorné druhy vrtulí sa zdajú byť perspektívne pre svoju schopnosť znížiť celkovú produkciu i kvalitu semien dvoch preferovaných hostiteľských rastlín. Svedčí o tom už realizovaná introdukcia troch druhov: v roku 1973 bola introdukovaná do USA *U. affinis*, *U. quadrifasciata* v roku 1980 a napokon v roku 1992 i *T. virens* ako potenciálne bioagens v biologickej kontrole burín (Wilson & Randall 2003). Úspešnosť aklimatizácie a šírenia, najmä *U. quadrifasciata*, a výrazná redukcia generatívneho potenciálu populácií nevädzí bola vysoká (Harris 2005), a preto sa testujú i ďalšie druhy vrtulí.

V práci je venovaná pozornosť spektru pre-disperzných predátorov, ktorí využívajú časť hostiteľskej rastliny (kvetný úbor) ako zdroj potravy a miesto pre svoj larválny vývoj. Na strane druhej pojednáva o možnosti využitia pre-disperzných predátorov v biologickej regulácii burín. Podáva zoznam pre-disperzných predátorov v úboroch dvoch rastlín z čeľade zložnokvetých a zameriava sa na stupeň poškodenia kvetného úboru hostiteľskej rastliny.

Prvá časť diplomovej práce je venovaná vybraným aspektom biológie hálkotvorných druhov *Urophora affinis*, *U. quadrifasciata*, *U. cuspidata* a nehálkotvorných zástupcov *Terellia virens* a *T. colon* (Diptera: Tephritidae) na dvoch hostiteľských rastlinách *C. stoebe* L. a *C. scabiosa* L. na dvoch vybraných lokalitách v Prahe: Motol a Prokopské údolí. Pozornosť je kladená hlavne na spôsob a mieru poškodenia nažiek hostiteľskej rastliny nielen vrtulovitými, ale i ďalšími pre-disperznými predátormi, zástupcami čeľadí Cecidomyiidae (Diptera), Anobiidae (Coleoptera) a Curculionidae (Coleoptera). Všimá si aj prítomnosti parazitoidov (Hymenoptera) a interšpecifických interakcií medzi druhmi hmyzu v kvetnom úbore.

V druhej časti diplomovej práce je pozornosť sústredená na zistenie vplyvu spoločenstva hmyzu na kvantitu a kvalitu (poškodenie, hmotnosť a klíčivosť) semien, a tým na reprodukčnú schopnosť hostiteľskej rastliny.

CIELE

Na počiatku práce som si vytýčila tento hlavný cieľ:

Sledovať pre-disperznú predáciu semien dvoch vybraných hostiteľských rastlín *C. stoebe* a *C. scabiosa* druhmi č. Tephritidae. Za týmto účelom som si stanovila nasledujúce parciálne kroky:

1. zistiť (determinovať) spektrum hmyzích druhov vyskytujúcich sa v úboroch nevädzí dvoch druhov na danej lokalite, determinovať a systematicky zaradiť
2. v danej fenologickej fáze hostiteľskej rastliny popísať vybrané aspekty biológie háľkotvorných druhov *U. affinis*, *U. quadrifasciata*, *U. cuspidata* a neháľkotvorných druhov *T. virens* a *T. colon* na ich hostiteľských rastlinách *C. stoebe* a *C. scabiosa* a ich vzájomné interakcie a porovnať so súčasnými poznatkami
3. zistiť ako vyššie uvedení zástupci č. Tephritidae ovplyvňujú generatívnu reprodukčnú schopnosť *C. stoebe* a *C. scabiosa*
4. zhodnotiť možnosť využitia sledovaných vrtulovitých ako potenciálnych bioagens pri obmedzovaní šírenia dvoch rastlín z č. Asteraceae: *C. stoebe* a *C. scabiosa*

PRACOVNÉ HYPOTÉZY

1. zástupci č. Tephritidae preferujú väčšie rastliny (mohutnejší vzrast a väčší počet menších úborov) a veľkosť kvetného úboru pozitívne koreluje s počtom semien v úbore
2. prítomnosť háľkotvorných druhov a ich životná stratégia spôsobuje hmotnostný úbytok semien, zatiaľ čo prítomnosť neháľkotvorných (semenožravých) druhov spôsobuje zníženie počtu semien
3. prítomnosť pre-disperzného predátora ovplyvňuje kvantitu i kvalitu semien (menej semien, ale lepšia klíčivosť), a tým teda i reprodukčný potenciál hostiteľskej rastliny
4. širšie spektrum pre-disperzných predátorov a ich vzájomná interšpecifická interakcia znamená účinnejšie pôsobenie bioagens

Práca prispieva:

- k zisteniu spektra pre-disperzných predátorov v úboroch rastlín
- k rozšíreniu poznatkov o pre-disperznej predácii semien dvoch hostiteľských rastlín *C. stoebe* a *C. scabiosa*, o biológii piatich druhov č. Tephritidae v našich podmienkach na dvoch hostiteľských rastlinách a ich vzájomnej interakcii
- k zhodnoteniu možného využitia pre-disperzných predátorov ako činiteľov v biologickej kontrole burín.

Diplomová práca bola vypracovaná na Oddělení entomologie Katedry zoologie Přírodovědecké fakulty UK a v spolupráci s Výzkumným ústavem rostlinné výroby (Praha – Ruzyně). Práca bola podporená grantom GA UK 1166/2005-IV a grantom NAZV MZe ČR 1R55010.

2. LITERÁRNY PREHĽAD

2.1 Čel'ad' Tephritidae

Recentnými prácami venujúcimi sa systematike, determinácii a rozšíreniu vrtulovitých sú databáza druhov č. Tephritidae (Thompson 1998) a celosvetový prehľad tejto čel'ade (Aluja & Norrbom 2000). V prácach White (1988) a Merz (1994) je č. Tephritidae komplexne spracovaná vrátane kľúča na určovanie európskych druhov.

Zoznam zástupcov č. Tephritidae pre Českú a Slovenskú republiku je uvedený v Check liste radu Diptera (Kinkorová 1997). Naväzujúcou prácou je spracovanie doposiaľ známych údajov o českých a slovenských tephritidoch (Kinkorová 1999). Prehľad stredoeurópskych zástupcov podč. Terelliinae poskytuje Kinkorová & Chvála (2000).

Zo širokej škály ostatných autorov sa problematiky diplomovej práce týkajú predovšetkým tieto práce: taxonomickú štúdiu rodu *Urophora* Robineau-Desvoidy, 1830, vypracoval Steyskal (1979), revíziu tephritidov rodu *Urophora* východného palearktu podáva práca Korneyev & White (2000).

štúdium č. vrtulovitých v ČR

Intenzívny výskum vrtulovitých v ČR začal v roku 1958. Štúdie boli zamerané na biológiu vrtulovitých (Dirlbek et al. 1987), sledovanie ich hostiteľských rastlín (Dirlbek & Dirlbeková 1985) a význam vrtulovitých v integrovanej ochrane rastlín (Dirlbek 1983; Dirlbek 1986).

2.2 Chovanie

kopulačné chovanie

Historický pohľad na chovanie tephritidov je obsiahnutý v práci Díaz-Fleischer & Aluja (2000). Christenson & Foote (1960) opisujú základné biologické vlastnosti vrtulovitých, venujú sa hospodársky významným druhom.

Najrozsiahlejšou a najdôležitejšou súčasnou prácou podrobne opisujúcou správanie je štúdia Headrick & Goeden (1994) zaoberajúca sa štúdiom reprodukčného správania kalifornských druhov čel'ade vrtulí a následne opisom a zrovnávaním kopulačného systému u tephritidov. Autori sa zamerali na kopulačné chovanie, vrátane špecifických pohybov krídiel (predvádzanie krídiel – „wing displays“), námluv, kopulácie, prijímania potravy a vylučovania. Autori predkladajú terminológiu správania, ktoré väčšinou

vykazovali samci sledovaných druhov. Sú popísané tzv. „aggregation displays“ (rozťahnutie abdominálnych pleur) a „wing displays“ („enation“, „hamation“, „lofting“, „supination“). Autori rozdeľujú vrtule podľa životných stratégií na druhy agregujúce („aggregative“, „rendezvous“) a druhy cirkumnatálne („circumnatal species“). Ďalej rozdeľujú samice do dvoch kategórií, toto členenie súvisí s fenológiou hostiteľskej rastliny:

- proovigenné druhy sa liahnu v tom čase, kedy je hostiteľská rastlina pripravená pre kladenie, samice sa liahnu so zrelými vajíčkami
- synovigenné samice sa liahnu s nezrelými pohlavnými orgánmi a v tom čase nie je hostiteľská rastlina ešte pripravená pre kladenie.

Evolúcii sexuálneho chovania u vrtulovitých sa venovali Sivinski et al. (2000). Študovali vplyv rozmiestnenia zdrojov na sexuálne chovanie, izoláciu druhov a načasovanie sexuálnych aktivít, nepriateľské chovanie medzi jedincami rovnakého druhu a jeho dôvody, akustické a vizuálne signály pri námluvách, vplyv predácie na evolúciu sexuálneho chovania, trofolaxiu, dĺžku kopulácie v súvislosti s kompetíciou spermii a samičím výberom. Zvlášť sa venujú fylogénéze a chovaniu, hodnotia prítomnosť či neprítomnosť rôznych typov sexuálneho chovania u približne osemdesiatich vybraných druhov č. Tephritidae. Sivinski et al. (2000) rozlišujú dve stratégie pri získavaní pohlavného partnera. Tieto stratégie sú odvodené od hojnosti výskytu miest vhodných pre kladenie. Miesta pre kladenie sú buď vzácne (obsadia ich samci, vyčkávajú na samice, ktoré s nimi radšej kopulujú a následne získavajú prístup k úboru / plodu, než aby venovali čas a námahu hľadaniu voľného zdroja) alebo naopak početné (samci samice hľadajú alebo sa ich snažia prilákať signálmi pôsobiacimi na diaľku). Sexuálne správanie čeladi príbuzných vrtulovitým mapuje Sivinski (2000).

ovipozičné chovanie

Evolúciou ovipozičného chovania v nadčeladi Tephritoidea sa zaoberá práca Díaz-Fleischer et al. (2000), podrobne popisujúca spôsoby využitia hostiteľskej rastliny v č. Tephritidae, evolúciu správania spojeného s výberom a značením hostiteľskej rastliny.

Klasifikáciou ovipozičného chovania vo vzťahu k rôznym aspektom, ako je napríklad tvar kladielka, fenologická fáza hostiteľskej rastliny atď., sa zaoberali hlavne Zwölfer (1987), Straw (1989a) a Basov & Nartshuk (1996). Títo popisujú typy kladenia u samíc vrtulí a s tým spojený typ kladielka z hľadiska jeho tvaru a spôsobu kladenia. Zároveň práca popisuje senzily s mechano- a chemoreceptívnou funkciou prítomné na kladielku a ich význam pri kladení.

samičie terminálie

Kinkorová & Jokeš (1997) použitím scannovej elektrónovej mikroskopie popisujú druhovo špecifické diagnostické znaky na aculeu samíc rodu *Oxyna* Robineau-Desvoidy, 1830. Ovipozitor vrtulovitých je prispôsobený prenikaniu do rastlinných častí a tak umožňuje klásť vajíčka do prostredia, kde sú chránené od vysychania, predátorov a parazitov a vznikajúca larva sa môže vyvíjať na rastlinných pletivách (Díaz-Fleischer et al. 2000). Aculeus (ovipozitor, 8. abdominálny segment) je štruktúra schopná penetrovať rastlinné pletivá, je zatiahnuteľná do oviskaptu (syntergosternit, 7. abdominálny segment). Kinkorová (2001) poukazuje na významný diagnostický znak v podčeľadi Terelliinae, ktorým je eversibilná membrána spájajúca oviscapt s aculeom.

morfológia nedospelých štádií

Popis morfológie nedospelých štádií je súčasťou prác White (1988), Merz (1994), Aluja & Norrbom (2000). Významnou je hlavne práca White & Elson-Harris (1992), v ktorej popisujú bionómiu vrtulovitých dôležitých z ekonomického hľadiska (najmä larvy druhov *Bactrocera* Macquart, 1835, *Rhagoletis* Loew, 1862).

potravné nároky lariev a dospelcov

Drew & Yuval (2000) sledovali evolúciu potravného chovania lariev a dospelcov vrtulovitých a upozorňujú na dôležitú skutočnosť, ako je evolúcia potravného chovania larvy úzko prepojená s evolúciou ovipozičného chovania samice. Popisujú potravné chovanie lariev a dospelcov, skúmajú vplyv potravy na reprodukčnú úspešnosť jedincov. Zwölfer (1983) in White (1988) rozlišuje 3 životné stratégie, ako už bolo spomínané v úvode:

1. polyfágne druhy (napr. rody *Anastrepha* Schiner, 1868, *Ceratitis* MacLeay, 1829 a *Dacus* Bezzi, 1909); samice kladú 800 – 3 000 vajíčiek do ovocných plodov, larva sa vyvíja od 5 do 25 dní a kuklia sa v pôde za 7 až 18 dní. Do roka môžu mať niekoľko generácií.
2. potravní špecialisti, druhy napádajúce ovocie (napr. *Dacus* a frugivorní trypetini); samice kladú 50 – 400 vajíčiek, larva sa vyvíja za 15 až 30 dní, puparizácia prebieha v pôde a trvá 30 až 330 dní.
3. druhy využívajúce vegetatívne a kvetné časti hostiteľských rastlín; samice kladú 50 až 150 vajíčiek, larválny vývoj trvá 20 až 40 dní, puparizácia prebieha v hostiteľovi. Prezimovávajú ako larvy tretieho instaru alebo ako kukly.

Druhy 3. kategórie sú ďalej členené podľa Merz (1994) na:

- druhy mívajúce v listoch
- druhy vyvíjajúce sa v stonke alebo v koreni
- druhy vyvíjajúce sa v kvetných úboroch (väčšinou v kvetných úboroch rastlín č. Asteraceae).

mimikry a kryptické sfarbenia

Vrtulovití sú biologicky zaujímavými muchami, ktoré využívajú nielen špecifické krídelné vzory a pohyby, ale i stavbu a sfarbenie svojho tela, a to nielen pri námluvách, ale i v mimetických javoch.

batesiánske mimikry

Napriek tomu, že druhy č. Tephritidae sú známe najmä rôznofarebnou a pestrou kresbou krídiel, práč zabývajúci sa mimikrami u Tephritidae nie je mnoho. Najdetailnejšie preštudované sú batesiánske mimikry, kedy vrtulovití využívajú svojej špecifickej krídelnej kresby a pohybov krídiel (pohyb pruhovaných krídel pripomína pohybujúce sa nohy pavúka), pripodobňujú sa teritoriálnemu chovaniu pavúkov z čeľadi Salticidae a Lycosidae a majú tak zaistenú prirodzenú ochranu. Mather & Roitberg (1987) popisujú spôsob, ktorým sa môže *Rhagoletis zephyria* Snow, 1894, vyhnúť predácii pavúkom *Salticus scenicus* (Clerck, 1757). Pruhované krídla vrtule napodobňujú nohy pavúka. Batesiánske mimikry sú opisované i u vrtule *Zonosemata vittigera* Coquillett, 1899, a pavúka *Phidippus apacheanus* Chamberlin & Gertsch, 1929, (Salticidae) (Greene et al. 1987). Míčková (2004) popisuje batesiánske mimikry u druhu *Chaetostomella cylindrica* Robineau-Desvoidy, 1830.

aposematické sfarbenie

Sivinski et al. (2000) popisuje aposematickú ochranu vrtulovitých, kedy tropické rody *Toxotrypana* Gerstaecker, 1860, a *Anastrepha* Schiner, 1868, napodobňujú stavbou tela a žltočiernym sfarbením akuleátne blanokrídle.

fytomiméza

Do kategórie príbuzných javov možno začleniť aj kryptické sfarbenia, teda tie typy vonkajšieho habitatu živočicha, ktoré slúžia k jeho zmiznutiu alebo obtiažnemu rozpoznaní opticky sa orientujúcim pozorovateľom (Komárek 2000). U Tephritidae je to

jav pomerne častý, v literatúre mu však nie je venovaná prílišná pozornosť.

2.3 Pre-disperzná predácia semien

Kvetný úbor nevädzí obsahuje veľké množstvo semien. Jedným z dôležitých faktorov ovplyvňujúcich mortalitu semien je i pre-disperzná predácia (Bevill et al. 1999).

Predátorov môžeme klasifikovať dvoma hlavnými spôsobmi. Najbežnejšia je klasifikácia taxonomická (mäsožravci, byľinožravci, všežravci). Druhá možnosť ako klasifikovať predátorov je funkčná klasifikácia (Thompson 1982 in Begon 1990). Podľa nej rozlišujeme pravých predátorov, spásačov, parazitoidov a parazitov.

Termín „predácia semien“ prvýkrát použil Janzen (1971). Predátorov semien môžeme ďalej klasifikovať na pre-disperzných a post-disperzných. Študované živočíšne druhy patria do skupiny pre-disperzných predátorov, ktorí sa podieľajú na redukcii semien hostiteľskej rastliny ešte pred ich šírením v čase (vegetačné obdobie) a v priestore (kvetný úbor).

Pre-disperznú predáciu semien *Carduus nutans* L. (Asteraceae) a jej porovnanie v pôvodných populáciách s miestami úspešnej biologickej kontroly plevelov opisuje Sheppard et al. (1994). Fenner et al. (2002) hľadajú vzťah medzi veľkosťou kvetného úboru Asteraceae a pre-disperznou predáciou semien hmyzími larvami. Pre-disperzná predácia bola študovaná u semien *Taraxacum officinale* G. H. Weber ex Wiggers (Asteraceae) (Honěk & Martinková 2005). Koprlová & Martinková (2006) opisujú, aký vplyv majú pre-disperzní predátori na počet, hmotnosť a klíčivosť semien *C. scabiosa* L., opisujú dominantný druh *T. colon* (Diptera: Tephritidae) v kvetných úboroch. Münzbergová (2005) sa zaoberá otázkou, aký je vplyv predácie semien na performancie (vzhľad) dvoch druhov rodu *Cirsium* Mill. a či sa pomocou predácie semien dajú vysvetliť rozdielnosti vo vzácnosti medzi dvoma druhmi, popisuje metodiku rozboru kvetných úborov rastlín pcháča.

ostatní pre-disperzní predátori vyskytujúci sa v kvetnom úbore spolu s tephritidmi

Okrem vyššie uvedených pre-disperzných predátorov z č. Tephritidae, do skupiny pre-disperzných predátorov semien dvoch vybraných druhov nevädzí (*C. stoebe* a *C. scabiosa*) patria i zástupci č. Cecidomyiidae (Diptera), Anobiidae (Coleoptera) a Curculionidae (Coleoptera).

Redfern (1995) v úboroch bodliakov popisuje bežné druhy bejlmoriek (Diptera:

Cecidomyiidae): *Dasineura* Rondani, 1840, *Clinodiplosis* Kieffer, 1895, a *Lestodiplosis* Kieffer, 1894. Podľa Campobasso et al. (1999) v kvetných úboroch *C. scabiosa* a ani *C. stoebe* sa ale bejlomorky nevyskytovali.

Wilson & Randall (2003) popisujú 3 zástupcov č. Curculionidae (Coleoptera) na *C. stoebe* L.: *Larinus minutus* Gyllenhal, 1836, *L. obtusus* Gyllenhal, 1836, a *Bangasternus fausti* (Reitter, 1890) (larva mínuje v kvetnom pupeni alebo stonke a tuneluje do pupeňa). *L. minutus* bol introdukovaný do USA v roku 1991, *L. obtusus* v roku 1993, *B. fausti* v roku 1992 (Wilson & Randall 2003). Nosatce môžu skonzumovať od 95 do 100% semien. Podľa Campobasso et al. (1999) zo zástupcov č. Curculionidae na *C. stoebe* sa vyskytujú: *L. minutus* Gyllenhal 1836, *Cyphocleonus achates* (Fåhraeus, 1842) a *Otiorhynchus ovatus* (Linnaeus, 1758) a na *C. scabiosa*: *L. jaceae* (Fabricius, 1775).

Ďalší pre-disperzní predátori vyskytujúci sa v kvetných úboroch *C. scabiosa* sú zástupci č. Anobiidae (Coleoptera). Zwölfer (1987) popisuje prítomnosť týchto polyfágov v kvetných úboroch Carduinae a Centaureinae, podľa Campobasso et al. (1999) však žiadny zo zástupcov č. Anobiidae nie je prítomný v kvetných úboroch *C. scabiosa* a ani *C. stoebe*.

parazitoidi

Na reguláciu populácie vplyvajú jednak faktory klimatické, prítomnosť pre-disperzných predátorov a ich parazitoidov, kompetícia o potravinové zdroje a miesto v úbore, infestácia hýfami húb (Freidberg 1984).

Parazitoidom vrtulovitých sa všeobecne venujú vo svojich prácach White (1988), Freidberg (1984) a Redfern (1995). Freidberg (1984) uvádza zoznam čeľadí parazitických osičiek zaznamenaných z vrtulích hálok. Sú to: Ichneumonidae, Braconidae, Cynipidae, Eulophidae, Eupelmidae, Eurytomidae, Pteromalidae a Torymidae. Zdôrazňuje, že okrem parazitácie sú dôležitými faktormi ovplyvňujúcimi mortalitu i predácia (stavovcami i bezstavovcami) a klimatické faktory. Na regulácii populácií vrtulí (larválna a pupálna mortalita) sa významne podieľajú blanokřídlí parazitoidi, ktorí podľa White (1988) patria do č. Braconidae (podč. Alysiniinae a Opiinae) a č. Pteromalidae (podč. Miscogasterinae). Zoznam parazitoidov atakujúcich *U. affinis* (Frauenfeld, 1857) je v práci Lang & Richard (1998). Parazitáciu *U. quadrifasciata* (Meigen, 1826) parazitoidom *Pteromalus* sp. opisuje práca Lang et al. (2003). Podľa Campobasso et al. (1999) boli z kvetných úborov *C. stoebe* vychovaní zástupci čeľadí Braconidae (*Bracon* sp.), Eurytomidae (*Eurytoma tibialis* Boheman, 1836) a Ormyridae (*Ormyrus punctiger* Westwood, 1832) a z kvetných úborov

C. scabiosa to bola *Eurytoma robusta* Mayr, 1878 (Eurytomidae).

2.4 Životné stratégie vrtulovitých

Bohatosť a rozmanitosť životných stratégií, ako aj široké spektrum hositeľských rastlín viedli niektorých autorov ku snahe nájsť prehľadné členenie a spôsob klasifikácie životných stratégií vrtulí.

U zástupcov č. Tephritidae je možných niekoľko členení podľa životnej stratégie. Významnou je práca Straw (1989a), ktorý popisuje vzťah palearktických tephritidov a hositeľskej rastliny, v ktorej kvetnom úbore sa nachádzajú, interakciu medzi typom životnej stratégie a veľkosťou kvetného úboru. Rozpoznáva tri životné stratégie asociované s určitou fázou vývoja kvetného úboru u kmeňa alebo podčeľade Tephritini (Tephritinae), Terelliini (Tephritinae) a Myopitinae. Podľa neho existuje pozitívny vzťah medzi veľkosťou kvetného úboru a diverzitou asociovaných tephritidov. Podľa Straw (1989a) zástupci rodu *Urophora* Robineau-Desvoidy, 1830, tvoria háľky zo stien vyvíjajúcej sa nažky (ovary) alebo pletív kvetného lôžka, nastupujú po zástupcoch tzv. „early attack“ (neháľkotvorní zástupci tribu Tephritini). Vajíčka sú kladené nad kvietky ešte v nedozretých kvetných úboroch, larva sa usadzuje v jednej z malých nevyvinutých nažiek pred kvitnutím. Zástupci rodu *Terellia* Robineau-Desvoidy, 1830, vykazujú typ životnej stratégie označovanú ako tzv. „late attack“ asociovanú s dozrievaním nažiek a vývojom úborov. Larva žije vnútri plne vyvinutej nažky, táto vysoko špecializovaná metóda získania potravy je možná iba v úboroch s veľkými nažkami. Larva rodu *Terellia* Robineau-Desvoidy, 1830, začína svoj vývoj v jednej nažke a postupne atakuje i susediace nažky, poprípade i pletivá kvetného lôžka.

Obsiahlou prácou je biológia háľkotvorného hmyzu (Freidberg 1984), kde autor opisuje hositeľské rastliny, polohu a štruktúru hálok tephritidov. Pre pochopenie opisuje životné stratégie, ekológiu, fenológiu a počet generácií, poškodenie rastlín a hospodársky význam, a nakoniec i evolúciu hálok. Háľkotvorné a neháľkotvorné Diptery porovnáva Hawkins (1988), schopnosť tvoriť háľky považuje za úspešnú životnú stratégiu fytofágneho hmyzu.

2.5 Fenológia hositeľskej rastliny vs. výskyt tephritidov

Nielen ovipozičné chovanie samíc vrtulí, dĺžka aculeu, ale i vývojová fáza hositeľskej rastliny sú dôležitým kritériom pri výbere kvetného úboru.

Straw (1989b) skúma načasovanie ovipozície a larválny rast a vývoj *Tephritis bardanae* (Schrank, 1803) a *Terellia (Cerajocera) tussilaginis* (Fabricius, 1775) vo vzťahu k vývoju hostiteľskej rastliny *Arctium minus* (Hill) Bernh. (Asteraceae). Story et al. (1992) u *U. affinis* (Frauenfeld, 1857) a *U. quadrifasciata* (Meigen, 1826) zaznamenávajú ich prvú a druhú generáciu a synchronizáciu ich výskytu s fenológiou hostiteľskej rastliny, ktorá aj podľa Headrick & Goeden (1994) ovplyvňuje biológiu a ekológiu vrtulí. Rivero-Lynch & Jones (1993) diskutujú o synchronizácii vývoja hostiteľskej rastliny a ovipozície. Voľba kvetného úboru na hostiteľskej rastline *Cirsium palustre* (L.) vhodného pre kladúcu samicu *Terellia ruficauda* (Fabricius, 1794) je ovplyvnená nielen stavom vývoja úboru, ale i dĺžkou aculeu a ovipozičným chovaním. Fondriest & Price (1996) sledujú výskyt *Orellia occidentalis* (Snow, 1894) na hostiteľskej rastline *Cirsium wheeleri* (Grey) Petrak, zaujíma ich fenológia rastliny.

2.6 Interakcie

Hostiteľská rastlina môže byť pre-disperznými predátormi rôzne využívaná. V prípade, ak sa jedná o ich prítomnosť v jednej časti hostiteľskej rastliny, je potreba uvažovať o interakciách (interšpecifické interakcie vrtulí, interšpecifické interakcie medzi tephritidmi a ostatnými pre-disperznými predátormi a v konečnom dôsledku i o interakcii pre-disperzných predátorov vo vzťahu k hostiteľskej rastline).

a) Tephritidae – interšpecifické interakcie

Bohaté sú literárne údaje o interšpecifickej interakcii dvoch háľkotvorných druhov *U. affinis* (Frauenfeld, 1857) a *U. quadrifasciata* (Meigen, 1826) vyvíjajúcich sa na spoločnej hostiteľskej rastline (*C. stoebe* L. alebo *C. diffusa* Lamk.), pôvodom z Európy, introdukovaných do USA a Kanady.

O behaviorálnych a fenologických odlišnostiach medzi druhmi *U. affinis* (Frauenfeld, 1857) a *U. quadrifasciata* (Meigen, 1826) a interšpecifickej kompetícii medzi nimi na *C. diffusa* Lamk. pojednáva Berube (1980). Myers & Harris (1980) sledujú rozšírenie háľok druhu *U. affinis* (Frauenfeld, 1857) a *U. quadrifasciata* (Meigen, 1826) v kvetných úboroch *C. diffusa* Lamk. a *C. stoebe* L., zvyrazňujú ich účinnosť ak sú prítomné v kvetnom úbore súčasne. Uvádzajú niektoré poznatky, ktoré dokazujú, že si tieto druhy navzájom nekonkurujú. Podobnou je i štúdia Nowierski et al. (1987), v ktorej zisťujú pomerné zastúpenie háľok zmienených dvoch bioagens, informujú o tom, že oba

druhy majú tendenciu atakovať apikálne úbory, a preto je pri zbere nutné zozbierať náhodne kvetné úbory z celej rastliny. Úlohou interšpecifických interakcií v dynamike populácií tephritidov sa zaoberá vo svojej práci Fitt (1989), zvlášť zaujímavou je kapitola o interakcii *U. affinis* a *U. quadrifasciata* na *C. diffusa* – zaoberajú sa otázkou, čo spôsobuje rozdiely v početnosti hálok týchto dvoch druhov a aký je mechanizmus využívania kvetného úboru pre-disperznými predátormi nielen v ich prvých, ale i v druhých generáciách.

b) Tephritidae vs. ostatní pre-disperzní predátori

Tephritidae vs. Cecidomyiidae

Okrem fytofágov, niektoré saprofágne alebo fungivorné druhy (napr. *Clinodiplosis*) sú bežné v kvetných úboroch bodliakov (Zwölfer 1987). Ako popisuje Redfern (1995) z úborov bodliakov, larvy *Dasineura* Rondani, 1840, sa často nachádzajú medzi zákrovnými listeňmi, živia sa nažkami a môžu spôsobiť redukciiu semien. Larvy *Lestodiplosis* Kieffer, 1894, sú predátormi *Dasineura* i *Clinodiplosis* Kieffer, 1895, a lariev vrtulí.

Tephritidae vs. Curculionidae

Nosatci patria do skupiny fytofágov, ktorí buď atakujú hostiteľskú rastlinu v skorej alebo neskoršej fenologickej fáze (kvitnúce úbory). Larvy žerú nažky alebo pletivá kvetného lôžka (Zwölfer 1987) a spolu s tephritidmi výrazne redukujú počet semien v kvetnom úbore. Larvy nosatcov sú agresívne a môžu napadnúť ostatné larvy nosatcov i ostatného hmyzu (Wilson & Randall 2003).

Tephritidae vs. Anobiidae

Ak sa zástupci rodu *Lasioderma* dostanú do kontaktu s kompetujúcim fytofágom, stanú sa karnivormi alebo kanibalmi (Zwölfer 1987).

2.7 Biologická kontrola

Tephritidae vs. hostiteľská rastlina

Plevelné rastliny patrili v minulosti a stále patria medzi najvýznamnejšie škodlivé činitele. V minulosti boli odstraňované prevažne ručnou prácou, neskôr mechanicky a v poslednej dobe prevažne chemicky pomocou herbicídov (Mikulka et al. 2005). Pri ich regulácii je významná i biologická kontrola. Základnými prácami o biologickej kontrole plevelov a biologických metódach kontroly plevelov sú práce Batra (1981) a Rosenthal et al. (1984).

Problematika biologickej regulácie nevädzí je zvlášť aktuálna v Severnej Amerike a Kanade, kde boli nevädze zavlečené, nemajú tam prirodzených nepriateľov a v súčasnosti patria do kategórie veľmi nebezpečných plevelov. Nielen aplikácia herbicídov, ale aj infestácia kvetných úborov pre-disperznými predátormi prispieva k úspechu biologickej kontroly burín (Müller-Schärer & Schroeder 1993). Rozsiahlych prác o biologickej kontrole nevädzí je niekoľko (napr. Wilson & Randall 2003; Story 2002). Vymyslický (2005) opisuje populačnú biológiu plevelného druhu *Centaurea cyanus* L., ďalšie uvedené štúdie reprezentujú predovšetkým práce amerických a kanadských herbológov a entomológov.

Bateman (1972) v práci o ekológii tephritidov pojednáva o možnosti využitia vrtulovitých ako potenciálnych bioagens pri biologickej kontrole, popisuje ich chovanie a vplyv biotických a abiotických faktorov na ich biologické vlastnosti. Medzi staršie práce popisujúce úspešnú introdukciiu a šírenie bioagens (*U. affinis*, *U. quadrifasciata*) patria práce Story & Anderson (1978) a Story et al. (1987), v ktorej autori sledujú šírenie uvedených bioagens introdukovaných na biologickú kontrolu *C. stoebe* v Montane. Populácie týchto dvoch druhov úspešne prezimovali a šírili sa z miesta vypustenia, dobre dopadla i synchronizácia ontogenetického vývoja s rastovými fázami hostiteľskej rastliny. Neskôr bol tento program biologického boja v USA rozšírený na ďalší druh nevädze *C. diffusa*. Watson & Clement (1986) uvádzajú, že sa tak podarilo obmedziť vývoj nažiek obidvoch druhov nevädzí o 80 – 90%. Rieder et al. (2001) vo svojej práci tvrdí, že úspech biologickej kontroly snažiacej sa redukovať hustotu plevelov závisí na distribúcii pre-disperzných predátorov infestujúcich jednotlivé rastliny alebo rastlinné časti, tak ako aj na priemernej úrovni infestácie. Popisovaná je infestácia kvetných úborov *C. virgata* Lam. hálkotvorným druhom *U. quadrifasciata* (Meigen, 1826). O vplyve abiotických faktorov na prežívanie druhov *U. quadrifasciata* a *U. affinis* pojednáva Nowierski et al. (2001).

Mieru poškodenia semien *C. stoebe* larválnym požerom *Terellia virens* (Loew, 1846) zmiňuje Woods et al. (2002). Mays & Kok (2003) sledujú populačnú dynamiku a disperziu druhov *U. affinis* a *U. quadrifasciata* v juhozápadnej Virginii od roku 1986 do roku 2000, riešia i otázku interšpecifickej kompetície medzi bioagens. Rozšírenie druhu *U. quadrifasciata* v USA, škálu hostiteľských rastlín a kompetitívny výskyt spolu s druhom *U. affinis* sumarizuje Kinkorová (2004).

Program biologického boja presiahol hranice USA do južných oblastí Kanady. Harris (1980a) popisuje, ako prítomnosť hálok druhov *U. affinis* a *U. quadrifasciata* vplýva na produkciu semien v napadnutých kvetných úboroch *C. stoebe* L. a *C. diffusa* Lamk, na priemernú hmotnosť semien, na biomasu, na celkovú produkciu semien. Zistil pokles produkcie nažiek na 1 m² z 25 000 na 1 500. Ďalej pojednáva o účinku hálok zmienených dvoch druhov na kalorickú hodnotu napadnutých kvetných úborov a o vplyve larválnej hustoty v úboroch na hmotnosť lariev rodu *Urophora*. Popisuje rozšírenie, hostiteľské rastliny, biológiu a účinnosť zmieňovaných bioagens (Harris 1980b) na biologickú kontrolu *C. stoebe* L. a *C. diffusa* Lamk. v Kanade. Harris (2005) opisuje metódy biologickej kontroly použitím dvoch úspešných bioagens, zmienených dvoch hálkotvorných druhov *U. affinis* a *U. quadrifasciata*, ktoré patria k najčastejšie a najúspešnejšie využívaným druhom vo svete pri obmedzovaní šírenia nevädzí. Groppe et al. (1990) poľnými pokusmi overujú hostiteľskú špecificitu potenciálnych bioagens *C. solstitialis* L., *C. stoebe* L. a *C. diffusa* Lamk. Wheeler & Varady-Szabo (2002) popisujú úspešnú introdukciiu *U. quadrifasciata* vo východnej Kanade a hodnotia možnosť využívať iné druhy rodu *Centaurea* L. ako hostiteľskú rastlinu.

3. MATERIÁL A METODIKA

3.1 Popis lokalít

Práca v teréne prebiehala na dvoch vybraných lokalitách v Prahe:

lokalita Motol pre hostiteľské rastliny nevädze metlinatej *Centaurea stoebe* L. a lokalita Prokopské údolí s rastlinami nevädze hlaváčovitej *Centaurea scabiosa* L. Podrobný geologický popis oboch lokalít je uvádzaný kvôli nárokom hostiteľských rastlín na typ substrátu.

MOTOL (CZ – Bohemia centr. 5951/5952, Praha, 50°03'N, 14°19'E, 330 m. n. m.)

Vek: silúr – liteňské súvrstvie – motolské vrstvy

Regionálna jednotka: Tepelsko-barrandienská oblasť – Barrandien – severozápadné krídlo barrandienského synklinoria

Geologické podložie lokality je tvorené mocnou ložnou žilou diabasu, ktorý vznikol v období spodného silúru a priraduje sa k liteňskému súvrstviu. Typický je guľovitý rozpad diabasu, ktorý môžeme pozorovať na skalných odkryvoch vychádzajúcich vo svahu oproti motolskému krematóriu. Jedná sa o bázickú horninu, ktorá intrudovala do sedimentárnych bridlíc, ktoré teda tvoria jej bezprostredné nadložie i podložie.

Neďaleko sú odkryté čierne graptolitové bridlice, ktoré tu vytvárajú nadložie diabasového telesa.

Popisy hornín sú čerpané zo základnej geologickej mapy 1:25 000 (Králik 1983).

PROKOPSKÉ ÚDOLÍ (CZ – Bohemia centr. 5952, Praha, 50°02'N, 14°23'E, 220 – 326 m. n. m.)

Vek: kvartér, devón

Regionálna jednotka: Tepelsko-barrandienská oblasť – Barrandien – severozápadné krídlo barrandienského synklinoria

Podložie lúky na ľavom brehu Dalejského potoka je tvorené horizontálne uloženými kvartérnymi (holocénnymi) sedimentami. Jedná sa o fluvialne, prevažne piesčitohlinité uloženie (Králik 1988).

Podložie kvartérnych uložení je tvorené devónskym sledom hornín stupňa emsu (viď stratigrafia devónu, napr. Chlupáč et al. 2002). Horniny sú uložené šikmo, mládnú smerom východným (šedé organodetrické a mikritické vápence zlíčovské, zelené a šedé vápnité bridlice dalejské, červené a šedé mikritické vápence třebovské).

Popisy hornín sú čerpané zo základnej geologickej mapy 1:25 000 (Cháb 1990).

3.2 Materiál

3.2.1 Rastlinný materiál – hostiteľské rastliny *Centaurea stoebe* L. a *C. scabiosa* L.

3.2.1.1 Systematické zaradenie

Centaurea stoebe L. a *C. scabiosa* L., patria do čeľade zložnokvetých (Asteraceae), do rodu nevädza (*Centaurea* L.). Čeľaď Asteraceae sa rozdeľuje na dve podčeľade: Asteroideae a Cichorioideae (Kubát et al. 2002). Zástupci podč. Asteroideae, kam patrí i rod *Centaurea*, majú na rozdiel od zástupcov podč. Cichorioideae heterogamné kvetné úbory a v úboroch sú prítomné jak trubkovité, tak i jazykovité kvety. V prvom roku vegetácie prezimujú vytvorené listové ružice, v ďalších rokoch rastliny kvitnú a vytvárajú semená a plody. Kvetný úbor je plný nažiek, predstavuje zdroj potravy a miesto pre vývoj pre-disperzných predátorov. Produkujú veľké množstvo dobre klíčivých semien s nízkou primárnou dormanciou a nízkou životnosťou (Grime 1990). Rozmnožujú sa pohlavne (generatívne) semenami (Grime 1990); reprodukčný potenciál obidvoch druhov nevädzí je značný. Vysoká reprodukčná schopnosť druhu nemusí zodpovedať jeho nebezpečnosti ako buriny. Pre prežitie druhu na lokalite sú podstatné i faktory ako obdobie kľudu po dozretí (dormancia), životnosť semien v pôde alebo rytmus vzhádzania behom vegetačnej sezóny (Mikulka et al. 1999).

3.2.1.2 Popis a charakteristika rastlín

Centaurea stoebe L.

syn. *Acosta rhenana* (Boreau) Soják

Nevädza metlinatá (chrpa latnatá, greater knapweed, skabiosen-flockenblume) je dvojročná až vytrvalá bylina. Byľ je priama, až 100 cm vysoká, od polovice chocholičnato vetvená. Listy v prízemnej ružici sú stopkaté, v obryse vajcovito podlhé. Ostatné listy sú prisadlé, čiarkovito kopinaté, jednoducho perovito-dielne až nedelené. Úbory na konci vetiev jednotlivé alebo vytvárajú rozmanité kvetenstvá (hroznovité, klasnaté alebo vrcholíkované), obr. 1 v Prílohe 7a. Zákrovy vajcovité až guľovito vajcovité, 13 mm dl. x 8 – 10 mm šir. Listene s 5 – 7 žilkami, privesky s čiernym stredom, s 6 – 8 párami brv a s terminálnou brvou nanajvýš 0,5 mm (obr. 2, 3 v Prílohe 7a). Nažky 3 – 3,5 mm dl., páper 1,5 až 1,8 mm dl. (obr. 4, 5 v Prílohe 7a). V každom kvetnom úbore *C. stoebe* je okolo 30 semien (Story et al. 1995). Kvety sú ružové. Kvitne od júla do septembra.

Preferuje slnečné kamenité stráne, zarastené skaly, lomy, medze, pastviny a úhory, rastie pozdĺž ciest. Rastie hlavne na stanoviskách teplejších a vápenatých. V teplejších oblastiach hojne rozšírená, v ČR rastie roztrúsene od nížin do pahorkatín (Dostál 1989; Kubát et al. 2002).

V Európe je rozšírená od stredného Francúzska východne do južného Nemecka a severného Talianska (Tutin et al. 1976). V západnej a strednej Európe a v Ázii je pôvodná *Centaurea stoebe* L. subsp. *stoebe* – synonymami pre ňu sú *Centaurea maculosa* L. (popísaná zo stredného Francúzska) a *C. rhenana* Boreau (Ochsmann 2001).

Do Severnej Ameriky bola introdukovaná z juhovýchodnej Európy v polovici 19. storočia. V súčasnej dobe je nebezpečným plevelným druhom v USA a Kanade. Rastliny nevädze metlinatej v Severnej Amerike sú uvádzané ako *C. maculosa* L., podľa novej nomenklatúry je správnym názvom *Centaurea stoebe* L. subsp. *micranthos* (Gugler) Hayek so synonymami *C. biebersteinii* a *C. micranthos* (Ochsmann 2001).

***Centaurea scabiosa* L.**

syn. *Colymbada scabiosa* (L.) Holub

Nevädza hlaváčovitá (čekánek obecný, chrpa čekánek, spotted knapweed, rispen-flockenblume) je viacročná rastlina. Byľ je vysoká 30 až 100 cm, chocholičnato vetvená, listnatá, drsná (obr. 1, Príloha 8a). Listy nedelené až 2x perenodielne, po oboch stranách a na okraji drsné; dolné sú stopkaté, horné prisadlé a menšie. Úkrojky listov podlhé až kopinaté. Úbory na dlhej stopke, guľovité, na konci vetiev jednotlivo, v priemere ± 3 cm. Zákrovy v priemere ± 18 až 25 mm, vajcovito guľovité, zákrovné listene bez výrazných žiliek. Prívesky prostredných listov 3 – uhlé, hnedé, po stranách široko zbiehavé. Nažky 4 mm dl., hnedé (vid' obr. 4, 5 v Prílohe 8a). Páper biely, \pm rovnako dhy ako nažka. Kvety sú fialové, zriedkavo biele, vonkajšie paprskujúce. Kvitne od júla do septembra.

Preferuje slnečné lokality, kypré a vápenité pôdy. Rastie na mierne suchých až suchých lúkach, na okraji ciest, na trávnatých a krovinatých stráňach, medziach a lesných okrajoch. V ČR je hojne rozšírená (Dostál 1989; Kubát et al. 2002).

V Európe je rozšírená od stredného Španielska, stredného Talianska a Bulharska severne (Tutin et al. 1976).

rozdiely medzi druhmi

Medzi zmieňovanými dvoma nevädzami sú výrazné morfológické odlišnosti, prejavujúce sa i na kvetnom úbore, ktorý je hlavnou skúmanou rastlinnou časťou. Rozdiely sú hlavne v dĺžke a šírke zákrovov (*C. scabiosa* má „väčšie“ úbory), žilkovaní zákrovných listeňov a morfológii nažiek. *C. scabiosa* má jednotlivé úbory na konci vetiev, *C. stoebe* má obvykle početné úbory v latovitom kvetenstve.

3.2.2 Živočíšny materiál – zástupci č. Tephritidae**3.2.2.1 Systematické zaradenie**

rad: Diptera

podrad: Brachycera

divízia: Cyclorrhapha

sekcia: Schizophora

podsekcia: Acalyprata

nadčel'ad': Tephritoidea

čel'ad': **Tephritidae****3.2.2.2 Dospelé štádiá vrtulovitých**a) hálkotvorné druhypodč. Myopitinae: ***Urophora*** Robineau-Desvoidy, 1830:

Urophora affinis (Frauenfeld, 1857), *U. quadrifasciata* (Meigen, 1826)
a *U. cuspidata* (Meigen, 1826)

Podč. Myopitinae zahrňuje dva rody: *Myopites* Blot, 1827, a *Urophora* Robineau-Desvoidy, 1830, (White 1988). U rodu *Urophora* na rozdiel od rodu *Myopites* proboscis a palpi nepresahujú okraj ústneho otvoru. Telo je prevažne čierne, scutelum žlté uprostred, tibia a tarsus žlté, u pozorovaných druhov sú krídla s priečnymi pásmi.

U. affinis: preapikálne a apikálne priečne pruhy na krídlach obvykle od seba široko oddelené, často zachovaný zbytok subbazálneho priečneho pruhu (obr. 3 Príloha 9a). Aculeus so zreteľným primárnym a nezreteľným sekundárnym zárezom, hrot aculeu tupý.

U. quadrifasciata: scutum od báze čierne lesklé, bazálne scutelárne sety obvykle na hranici medzi žltou a čierne sfarbenou časťou scutela. Aculeus je hladký s ostrým hrotom.

U. cuspidata: vzdialenosť medzi bazálnymi a diskálnymi priečnymi pruhmi na coste užšia ako vzdialenosť medzi subbazálnymi a diskálnymi priečnymi pruhmi, často sa takmer

dotýkajú costy (obr. 3 v Prílohe 12a). Femury často s čiernym sfarbením na okrovej báze. Aculeus s rozširujúcim sa hrotom.

b) neháľkotvorné druhy

podč. Terelliinae: ***Terellia*** Robineau-Desvoidy, 1830:

Terellia virens (Loew, 1846), *T. colon* (Meigen, 1826)

Do podč. Terelliinae na území ČR patria 4 rody: *Chaetostomella* Hendel, 1927, *Chaetorellia* Hendel, 1927, *Orellia* Robineau-Desvoidy, 1830, a *Terellia* Robineau-Desvoidy, 1830. Kľúč na rody a druhy publikovali Kinkorová & Chvála (2000).

V kvetných úboroch oboch hostiteľských rastlín boli prítomní len zástupci rodu *Terellia*. Zástupci rodu *Terellia* nemajú na rozdiel od zástupcov rodu *Chaetostomella* lesklú čiernu škvrnu na apexe scutela a jeho dorzocentrálne sety sú na scutu umiestnené v čiernych poliach. Oproti rodu *Orellia* nemá *Terellia* dve čierne škvrny na úrovni priečnej sutúry.

krídla hyalinné, poprípade tmavé miesta na stigme a pozdĺžnych žilkách

T. colon: dospelci farebne variabilní od žltavej až k tmavohnedej, stredne veľký druh, na zadočku terga 3 a 4 rovnomerne pokryté čiernymi setami.

T. virens: zelený druh, s dĺžkou tela najviac 3,4 mm. Apikálny výbežok análneho políčka nezreteľný (obr. 3 Príloha 11a), palpi nepresahujú ústny otvor, thorakálna pleura (anapisternum) s nezreteľným striebřistým pásikom.

3.2.2.3 Obecný popis samičích terminálií a pupária

a) samičie terminálie

Sledovala som tvar a dĺžku aculeu samíc. Tieto parametre sú dôležitými diagnostickými znakmi a v prípade druhov vyvíjajúcich sa v kvetnom úbore dĺžka ovipozitoru koreluje s veľosťou kvetného úboru (Zwölfer 1983 in White 1988).

Aculeus (ovipozitor, 8. abdominálny segment) je štruktúra schopná penetrovať rastlinné pletivá, je zatahnutelná do oviskaptu (syntergosternit, 7. abdominálny segment). Eversibilná membrána spojuje 7. a 8. abdominálny segment.

Pri kladení je dôležitý tvar a dĺžka aculeu a v nemešnej miere i rôzne zúbkovaná špička aculeu (pri penetrácii rastlinných pletív).

b) pupárium

Morfológia nedospelých štádií je prvým krokom ku správnej identifikácii bioagens. Pri rozbere kvetných úborov v teréne a rovnako i v laboratóriu boli nachádzané pupária, ktoré uzatvárali kuklu.

Kukla vrtulovitých je pupa coarctata. Je súdkovitého tvaru, svetlo okrovo až čierne sfarbená. Na kaudálnom konci je pupárium výrazne tmavšie. Na povrchu v prednej časti pupária sú viditeľné predné dýchacie stigamata (anterior spiracles – párový orgán tvorený prstíkovitými tubulmi) a na konci pupária štruktúra abdominálnej doštičky ukončujúca kaudálny segment; tam sú umiestnené zadné dýchacie stigamata (posterior spiracles). Análny otvor je umiestnený v strede spodnej časti abdominálnej doštičky.

i) hálkotvorné druhy

Druhy rodu *Urophora* majú pupárium čierne, hladké bez akýchkoľvek povrchových štruktúr, pri tvorbe háľky nie je používaný páper.

ii) nehálkotvorné druhy

Nehálkotvorné druhy (napr. *Terellia* spp.) majú výrazne povrchovo štruktúrované pupárium (vystupujúce obkružujúce línie, povrch medzi líniami posiaty papilárnymi výbežkami). Pupárium je uložené v zámotku z páperu.

3.2.2.4 Nedospelé štádiá

Vytvorila som kľúč na určovanie larválnych a kukelných štádií pre-disperzných predátorov z úborov hostiteľských rastlín použitím kľúča Wilson & Randall (2003), Redfern (1995), White (1988) a Merz (1994). Kľúč uľahčuje identifikáciu pre-disperzných predátorov v teréne a pri rozbere kvetných úborov.

KLÚČ PRE LARVY

1 hlavová kapsula prítomná	Coleoptera
1.1 apódna	Curculionidae
1.2 oligopódna	Anobiidae
2 bez hlavovej kapsule	Diptera
2.1 väčšinou 3 mm dlhé alebo menej, oranžové alebo žlté larvy	Cecidomyiidae

- 2.2 viac ako 3 mm dlhé, biele alebo svetlohnedé, apódne, v hálke alebo kokóne
z páperu Tephritidae

KLÚČ PRE KUKLY

1 pupa aedeptica exarata, všetky telové prívesky sú voľné

- 1.1 s rypákom Coleoptera: Curculionidae
- bez rypáka Coleoptera: Anobiidae
1.2 pupa parazitoida, na alebo vnútri hostiteľa, bez rypáka Hymenoptera

2 pupa coarctata, voľná kukla uložená v pupáriu súdkovitého tvaru
..... Diptera: Cyclorrhapha

2a) kľúč pre pupáriu z kvetných úborov *C. stoebe*

1 anteriorné spirákulá so 6 – 8 otvormi,

žltohnedé pupárium uložené voľne v kokóne z páperu, spravidla na báze kvetného úboru
..... *Terellia virens* (Loew, 1846)

- anteriorné spirákulá každý s 2 otvormi 2

2 análna ploška je kruhová,

pupárium v tvrdej drevnatej hálke; kukla hnedá, 3 mm dlhá
..... *Urophora affinis* (Frauenfeld, 1857)

- tmavohnedá, eliptická análna ploška

larvu obklopuje tenká, papierová hálka; kukla hnedá, 3 mm dlhá
..... *Urophora quadrifasciata* (Meigen, 1826)

2b) kľúč pre pupáriu z kvetných úborov *C. scabiosa*

1 anteriorné spirákulá každý s 8 otvormi,

žlté pupárium uložené voľne v kokóne z páperu, spravidla na báze kvetného úboru
..... *Terellia colon* (Meigen, 1826)

- anteriorné spirákulá každý s 2 otvormi,

pupárium v tvrdej čiernej uni- alebo multikomôrkovej hálke so zbytkom páperu
..... *Urophora cuspidata* (Meigen, 1826)

3.2.2.5 Základné bionomické údaje

Druhy zahrnuté do kategórie pre-disperznej predácie nažiek nevädzí sú hlavne zástupci čeľade Tephritidae (Diptera), ktorí využívajú kvetné úbory nevädzí pre svoj larválny vývoj.

V danej diplomovej práci boli študované nasledujúce druhy vrtulovitých. Základné bionomické údaje sú podľa Merz (1994) a Kinkorová (1999).

a) na *Centaurea stoebe* L.

Urophora affinis (Frauenfeld, 1857) (banded knapweed gall fly)

Larvy žijú v multikomôrkových hálkach v kvetných úboroch *C. stoebe*, 1 generácia do roka, imága lietajú od júna do júla v nadmorských výškach 250 až 1200 m.

Urophora quadrifasciata (Meigen, 1826) (UV knapweed seedhead fly)

Široké spektrum hostiteľských rastlín, larvy sa vyvíjajú v kvetných úboroch. Larva žije v hálke, ktorá je vytvorená z jednej nažky. Do roka má 2 generácie, prezimováva ako 3. larválny instar v kvetnom úbore, dospelci sa vyskytujú od júna do augusta v nadmorských výškach 250 až 1000 m.

Terellia virens (Loew, 1846) (green knapweed clearwing fly, verdant knapweed seed fly)

Larvy žijú v kvetných úboroch, 1 až 2 generácie do roka, prezimováva v larválnom štádiu, vyskytuje sa od mája do augusta v nadmorských výškach 250 až 1200 m.

b) na *Centaurea scabiosa* L.

Urophora cuspidata (Meigen, 1826)

Larvy žijú v uni – alebo multikomôrkových hálkach v kvetných úboroch. Do roka má 1 až 2 generácie, dospelci sa vyskytujú od mája do augusta v nadmorských výškach 200 až 2 100 m.

Terellia colon (Meigen, 1826)

Larvy žijú v kvetných úboroch *C. scabiosa* v zámotku z páperu. *T. colon* prezimováva ako larva, imága lietajú od mája do augusta, vyskytuje sa v nadmorských výškach 200 až 1200 m.

Uvedení zástupci vrtulovitých prezimovávajú v hálke alebo v zámotku z páperu (neháľkotvorné druhy), ako tretí larválny instar.

Zoznam hostiteľských rastlín pre študované druhy vrtulovitých je v Prílohe 2.

Zoznam zistených druhov z č. Tephritidae v úboroch vybraných dvoch hostiteľských rastlín *C. stoebe* a *C. scabiosa* je uvedený v Prílohe 3.

3.3 Metodika

3.3.1 Metódy vzťahnuté k hostiteľským rastlinám

3.3.1.1 Práca v teréne

Bol sledovaný vplyv pre-disperzných predátorov na reprodukčný potenciál hostiteľských rastlín vzhľadom k postaveniu úboru na rastline a k veľkosti úboru. Podľa postavenia úboru bol na každej náhodne vybranej a označenej rastline rozlišovaný úbor centrálny (apikálny, terminálny) a laterálne (vedľajšie) úbory.

Na základe získaných výsledkov v roku 2004 boli metódy v roku 2005 upravené a upresnené. Rastliny boli pred zberom rozdelené na „malé“ a „veľké“. Za malú rastlinu *C. scabiosa* bola považovaná rastlina s počtom laterálnych úborov v rozmedzí od 1 – 10 a za malú rastlinu *C. stoebe* rastlina s počtom laterálnych úborov v rozmedzí od 2 – 15. Malé rastliny oboch druhov spravidla rástli izolovane, väčšie rastliny rástli v spoločenských. Rastliny *C. stoebe* mali byť 10 cm (do 15 cm malé rastliny) až 100 cm vysokú, u rastlín *C. scabiosa* bola byť 25 cm (do 30 cm malé rastliny) až 90 cm vysoká. Boli zisťované rozdiely v spektre pre-disperzných predátorov a v miere napadnutia malých a veľkých hostiteľských rastlín.

3.3.1.1.1 Rastové fázy hostiteľských rastlín *C. stoebe* a *C. scabiosa*

Rastliny boli určené podľa kľúčov Kubát et al. (2002) a Dostál (1989). Ďalšie doplňujúce charakteristiky boli získané na internetovej adrese <http://www.botanika.wendys.cz/>.

Fenológia hostiteľských rastlín bola sledovaná a zaznamenávaná od mája 2005 na oboch lokalitách. Rastliny boli zaznamenané v hlavných vývojových fázach podľa stupnice BBCH (Věstník Státní Rostlinolékařské Správy 2005).

Podľa stupnice rastových fáz dvojkličnolistých burín boli hostiteľské rastliny *C. stoebe* a *C. scabiosa* zaznamenané v týchto vývojových fázach:

- 38 ružica dosiahla 80% konečného priemeru
- 39 ružica dosiahla konečného priemeru
- 41 zberateľné vegetatívne časti rastliny sa začínajú vyvíjať
- 43 zberateľné vegetatívne časti rastliny dosiahli 30% konečnej veľkosti

- 45 zberateľné vegetatívne časti rastliny dosiahli 50% konečnej veľkosti
- 47 zberateľné vegetatívne časti rastliny dosiahli 70% konečnej veľkosti
- 49 zberateľné vegetatívne časti rastliny dosiahli konečnej veľkosti
- 51 viditeľné kvetenstvá alebo kvetné pupene
- 55 prvé jednotlivé kvety sú viditeľné (ešte zatvorené)
- 59 prvé korunné plátky viditeľné
- 61 začiatok kvitnutia: 10% kvetov otvorených alebo 10% kvitnúcich rastlín
- 63 30% kvetov otvorených alebo 30% kvitnúcich rastlín
- 65 plný kvet, 50% kvetov otvorených alebo 50% kvitnúcich rastlín, prvé korunné plátky odpadávajú alebo zasychajú
- 67 dokvitanie, väčšina kvetných plátkov opadnutých alebo zaschnutých
- 69 koniec kvitnutia, viditeľné nasadenie plodov

3.3.1.1.2 Zber kvetných úborov

Rastliny určené na zber úborov boli vybrané náhodne, označené farebnými šnúrkami a číslom. Na prelome júla a augusta boli zozbierané kvetné úbory určené pre neskorší rozbor.

sezóna 2004

Na konci júla 2004 boli náhodne zozbierané centrálné a laterálne kvetné úbory 30 rastlín *C. stoebe* (celkom 141 kvetných úborov) z lokality Motol a 69 rastlín *C. scabiosa* (celkom 263 úborov) z lokality Prokopské údolí.

sezóna 2005

Na konci júla 2005 boli odobrané centrálné a laterálne kvetné úbory z 15 malých a 15 veľkých rastlín *C. stoebe* a *C. scabiosa*.

Bolo odobraných celkom 75 úborov z malých rastlín *C. stoebe* a celkom 90 úborov z rastlín veľkých (spolu 165 úborov), celkom 56 úborov z malých rastlín *C. scabiosa* a celkom 86 úborov z rastlín veľkých (spolu 142 úborov).

V oboch rokoch boli zbierané odkvitnuté kvetné úbory, plné, nevysemenené, so zrelými nažkami. Z analýzy boli vylúčené rastliny, kde nebol centrálny úbor, bol prázdny alebo neúplný. Zvlášť boli zbierané centrálny úbor a úbory laterálne. Ako prvý bol izolovaný centrálny úbor, laterálne úbory boli zbierané postupne podľa stupňa zrelosti nažiek. Kvetné

úbery boli následne uložené do papierových vreciek s označením C/L (centrálny/laterálny), číslo rastliny, lokalita, dátum zberu. Fotodokumentácia bola zhotovená použitím digitálneho fotoaparátu Olympus (*C. stoebe*) a Nikon Coolpix 3 200 (*C. scabiosa*).

3.3.1.2 Práca v laboratóriu

3.3.1.2.1 Rozbor rastlinného materiálu

Rozbor a ďalšie spracovanie kvetných úborov rastlín oboch druhov prebiehal v laboratórnych podmienkach a sledované boli nasledujúce znaky:

- a) parameter objem úboru V (počítaný ako objem valca; $V = \pi * (d/2)^2 * l$
 d = priemer kvetného lôžka
 l = veľkosť kvetného úboru od bázy kvetného lôžka až po najdlhší zákrovný list
- b) rozdelenie úborov na nenapadnuté a napadnuté pre-disperzným predátorom (predátormi). U každého jedného úboru (centrálneho alebo laterálneho, úboru z malej alebo veľkej rastliny) boli ďalej zisťované tieto parametre:
- c) rozdelenie semien z každého úboru na zdravé a poškodené
 - zdravé semená sú zrelé, plne vyvinuté a bez viditeľného poškodenia spôsobeného pre-disperzným predátorom alebo akýmkoľvek iným spôsobom; zdravé semená sa nachádzali v nenapadnutých i v napadnutých kvetných úboroch
 - poškodené semená v úboroch *C. stoebe*: vplyvom prítomnosti hálok dvoch druhov vrtulí *U. affinis* a *U. quadrifasciata* alebo larválnym požerom *T. virens*
 - poškodené semená v úboroch *C. scabiosa*: vplyvom prítomnosti hálky *U. cuspidata* alebo larválnym požerom *T. colon*
- d) počet zdravých a poškodených semien
- e) hmotnosť zdravých a poškodených semien
- f) klíčivosť zdravých semien z napadnutých i nenapadnutých kvetných úborov a klíčivosť poškodených semien *C. scabiosa*
- g) spôsob poškodenia kvetného úboru a nažky v dôsledku prítomnosti pre-disperzných predátorov (kvetné lôžko poškodené larvami červotočov, nažky poškodené larválnym požerom červotočov alebo vrtulí, prítomnosť hálky)
- h) niektoré aspekty životných stratégií hálkotvorných a nehálkotvorných druhov z čeľade Tephritidae

3.3.1.2.2 Vplyv pre-disperzných predátorov na reprodukčnú schopnosť hostiteľských rastlín

Poškodenie semien pre-disperznými predátormi bolo sledované v kvetných úboroch dvoch hostiteľských rastlín *C. stoebe* a *C. scabiosa*. Bol sledovaný vplyv pre-disperznej predácie na počet, hmotnosť a klíčivosť semien z úborov, ktorých kategórie sú uvedené v nasledujúcej tabuľke:

<i>C. stoebe</i>		<i>C. scabiosa</i>	
2004	C	2004	C
	L		L
2005	Cv	2005	Cv
	Cm		Cm
	Lv		Lv
	Lm		Lm

C/L centrálny/laterálny úbor

Cv/Lv centrálny/laterálny úbor z veľkej rastliny

Cm/Lm centrálny/laterálny úbor z malej rastliny

V obidvoch sezónach dva mesiace po zbere kvetných úborov bola zmeraná veľkosť každého kvetného úboru a priemer kvetného lôžka. Bol určený počet zdravých a poškodených semien. Bol spočítaný pomer poškodených ku všetkým semenám („poškodenie“) u úborov *C. scabiosa*; u úborov *C. stoebe* bolo navyše potrebné definovať poškodenie prítomnosťou hálok druhov *U. affinis* a *U. quadrifasciata*.

vplyv pre-disperzných predátorov na hmotnosť semien

Zdravé a poškodené semená z úborov obidvoch rastlín boli zvážené na analytických váhach.

a) *C. stoebe*

V roku 2004 boli zvážené všetky nažky (zdravé nažky a nažky poškodené larválnym požerom *T. virens*) z každého centrálného úboru. Nažky z laterálnych úborov

každej rastliny boli zmiešané a náhodne bola vybraná ¼ nažiek na zváženie. V roku 2005 boli zvážené všetky nažky z každého centrálného i laterálneho úboru.

b) *C. scabiosa*

V roku 2004 u 18 rastlín vybraných pre analýzu boli zvážené všetky nažky z každého centrálného úboru. Nažky z laterálnych úborov každej rastliny boli zmiešané (zvlášť nažky z nenapadnutých a nažky z napadnutých úborov) a náhodne bolo vybraných 50 nažiek na zváženie. U napadnutých úborov *C. scabiosa* bol zisťovaný podiel poškodených nažiek v úbore. U poškodených nažiek *C. scabiosa* bol zisťovaný spôsob požeru nažiek larvami vrtulí a červotočov, po zistení hmotnosti nažiek bola otestovaná ich klíčivosť. V druhom roku trvania pokusu boli zvážené všetky nažky (zdravé i poškodené nažky) z každého centrálného a z každého laterálneho úboru samostatne, s dôrazom na zistenie rozdielu priemernej hmotnosti nažiek z nenapadnutých a napadnutých úborov.

vplyv pre-disperzných predátorov na klíčivosť semien

Klíčivosť nažiek bola testovaná v laboratórnych podmienkach po 4 mesiacoch od rozboru kvetných úborov po uložení v podmienkach after-ripeningu (semená boli zrelé) z dôvodu ukončenia primárnej dormancie semien (pri teplote 25° C a relatívnej vlhkosti 40%). Nažky boli testované na Petriho miskách o priemere 9 cm, na navlhčenom filtračnom papieri (Filtrak®, Bärenstein, Germany) (4,5 ml vody). Počet nažiek z jednotlivých úborov bol u *C. stoebe* max 65, u *C. scabiosa* max. 50 na Petriho misku. Klíčivosť prebiehala pri teplote 20° C a fotoperióde 17/7 (L/D), nažky boli kontrolované dvakrát denne po 12-tich hodinách a prvý odpočet bol po 20-tich hodinách. Pokus trval 4 až 5 dní. Za rovnakých podmienok boli testované aj poškodené nažky *C. scabiosa*.

a) *C. stoebe*

V roku 2004 a rovnako i v roku 2005 bola testovaná klíčivosť zdravých nažiek z nenapadnutých a napadnutých kvetných úborov *C. stoebe*.

b) *C. scabiosa*

Zvlášť bola testovaná klíčivosť zdravých a poškodených semien *C. scabiosa* v prvom roku, ďalej sa sledovala iba klíčivosť zdravých nažiek z napadnutých a nenapadnutých kvetných úborov *C. scabiosa*.

spektrum pre-disperzných predátorov v kvetných úboroch hostiteľských rastlín

Bola sledovaná prítomnosť nasledujúcich hmyzích druhov: zástupcov č. Tephritidae v každom kvetnom úbore, ďalej zástupcov č. Cecidomyiidae (Diptera), Anobiidae (Coleoptera) a blanokrídlych parazitoidov (z nadčel'adí Cynipoidea, Chalcidoidea a Ichneumonoidea).

V kvetných úboroch *C. stoebe* a *C. scabiosa* bola zisťovaná prítomnosť, počet pre-disperzných predátorov a spôsob poškodenia hostiteľskej rastliny. U zástupcov čel'ade Tephritidae boli sledované potravné nároky larvy a vývojová stratégia hálkotvorných a nehálkotvorných druhov (semenožravé druhy). Larválne instary, pupária, háľky vrtulí a parazitoidi boli uchovávaní v sklenených epruvetách. Larvy červotočov boli uložené v 70% alkohole. Larválne instary a kukly vrtulí boli identifikované podľa kľúča Wilson & Randall (2003), imága podľa Merz (1994), bejlomorky podľa Redfern (1995) a červotoči podľa Stehr (1992). Pri determinácii parazitoidov boli použité tieto kľúče: Noyes (2005), Zerova & Seryogina (1998), Claridge (1959), Bouček (1957), Gibson et al. (1997).

3.3.1.2.3 Štatistické spracovanie dát

Data boli analyzované metódami v programe R (R Development Core Team 2004) v spolupráci s Doc. Pekárom (Ústav botaniky a zoologie, MU Brno). Nezávislé odbery boli porovnané Welchovou verziou t-testu v dôsledku nehomogénneho rozptylu. Nakoľko úbory (centrálne a laterálne) pochádzali z rovnakých rastlín (boli vhnieszené – priestorovo na sebe závislé), bol v analýzach použitý zmiešaný model (Linear Mixed Effect Models – LME). Hierarchické vhnieszenie bolo definované argumentom random. Tento model je založený na normálnom rozložení, preto boli data pochádzajúce z alternatívnych rozložení (Poissonovho či binomického) transformované vhodnou funkciou (logaritmicou pre počty a angulárnou pre proporcie). Homogenita rozptylu bola testovaná vložení argumentu weights = varIdent. Chýbajúce hodnoty neboli v analýze použité (Crawley 2002). V jednom prípade bol použitý všeobecný lineárny model s binomickým rozložením (GLM-b). Aby boli data v tomto prípade nezávislé, boli hodnoty centrálnych a laterálnych úborov pre jednotlivé rastliny spriemerované.

3.3.2 Metódy vzťahnuté k druhom vrtulovitých

3.3.2.1 Práca v teréne

Zber dát prebiehal v teréne v rokoch 2004 a 2005 od mája do septembra.

V roku 2004 boli vytipované lokality a označené rastliny pre neskorší zber a rozbor kvetných úborov. Sledovaná bola prítomnosť vrtulovitých nielen na vybraných druhoch hostiteľských rastlín, ale metódou smýkania bol získaný aj materiál dospelcov z iných významných druhov hostiteľských rastlín, ktoré boli na lokalitách taktiež prítomné (hlavne *Cirsium* Mill., *Tragopogon* L., *Leucanthemum* Mill.).

V roku 2005 som sledovala prítomnosť pre-disperzných predátorov (zástupci čeľadí Tephritidae (Diptera), Cecidomyiidae (Diptera), Anobiidae (Coleoptera)) a ich parazitoidov (Hymenoptera) v úboroch hostiteľských rastlín, ich výskyt v danej fenologickej fáze hostiteľskej rastliny, ktorá je rozhodujúcim faktorom ovplyvňujúcim životné stratégie jednotlivých druhov pre-disperzných predátorov. Rastliny oboch druhov, *Centaurea stoebe* a *C. scabiosa*, boli členené na „malé“ a „veľké“ (malé rastliny rástli na lokalite väčšinou solitérne, mali počet laterálnych úborov menší ako 16 u *C. stoebe* a menší ako 11 u *C. scabiosa*), označené pre neskorší zber a rozbor kvetných úborov. Interval kontrol bol 7 až 14 dní. Pozornosť bola venovaná sledovaniu chovania vybraných piatich druhov vrtulovitých, hlavne však na hostiteľskej rastline *C. stoebe*. U hálkotvorných druhov vrtulí na obidvoch hostiteľských rastlinách som sledovala špecifické krídelné vzory („wing patterns“) a hlavne u samcov sledovaných druhov špecifické krídelné pohyby („wing displays“).

3.3.2.1.1 Pozorovanie chovania

Druhy prítomné na *C.stoebe* boli pozorované predovšetkým v dopoludňajších hodinách (9:00 – 12:00), druhy na *C.scabiosa* boli aktívnejšie v popoludňajších hodinách (13:00 – 15:00). Výskyt a aktivita jedincov závisela i na podmienkach počasia (teplotné optimum 25° C, bezvetrie, slnečno).

Pri popisoch typov chovania (lákanie sexuálneho partnera, prekopulačné, kopulačné, postkopulačné, ovipozičné a postovipozičné chovanie, stret dvoch samcov, mimetizácia, pohyby po rastline), „wing patterns“ a „wing displays“ (špecifických vzorov a pohybov krídiel) bola použitá terminológia a klasifikácia podľa Headrick & Goeden (1994). Špecifické krídelné pohyby („wing displays“) sú rozdelené v zmysle terminológie Headrick & Goeden (1994) na: „enantion“, „hamation“, „lofting“ a „supination“.

3.3.2.1.2 Zber a uchovávanie jedincov č. Tephritidae

Dospelci boli získavaní na oboch lokalitách v oboch sezónach (2004, 2005) smýkaním, ostatné jedince boli vychované z kvetných úborov v laboratórnych podmienkach. Imága boli vychované i z kvetných úborov rastlín z Mix lokalít (podrobnejšie vid' kapitola 3.3.2.2.1).

Pri zbieraní dospelcov bola použitá smýkačka a exhaustor, jedince boli premiestnené do plastových nádob v chovoch a bolo sledované ich chovanie. Pre následnú determináciu boli usmrtené chladom.

3.3.2.2 Práca v laboratóriu

3.3.2.2.1 Chovy

Kvetné úbory boli uložené každý jednotlivo do papierového vrečka a uskladnené v laboratórnych podmienkach pri teplote 25° C a relatívnej vlhkosti 40% pre ďalšie spracovanie.

Nazbierané kvetné úbory z označených rastlín boli neskôr rozoberané (vid' kapitoly 3.3.1.1.2 a 3.3.1.2.1). Ďalej boli zbierané kvetné úbory pre pokus o vychovanie jedincov z hostiteľských rastlín. Do papierových vreciek boli umiestnené časti hostiteľskej rastliny alebo iba samostatné kvetné úbory, k vrecúškam boli gumičkou pripevnené sklenené nádoby o objeme 500 až 3 000 ml. Boli skladované v laboratórnych podmienkach pri teplote 22° C. Vychované imága vrtulí boli použité k etologickým pozorovaniam a následne determinované.

Analogicky boli zbierané i kvetné úbory rastlín *C. stoebe* a *C. scabiosa* z lokalít Mořina, Radotín a Motol (MIX lokality 24.8. 2004, 14.12. 2004, 12.3. 2005) – boli to lokality, kde sa súčasne vyskytovali obidve hostiteľské rastliny. Vychované imága boli určené a použité na overenie preferencií sledovaných vrtulovitých k dvom hostiteľským rastlinám.

3.3.2.2.2 Preparácia, determinácia a uchovávanie materiálu

Všetky jedince, zástupci vrtulovitých, (zosmýkaný alebo vychovaný materiál, materiál z označených kvetných úborov) bol pre účely determinácie a ďalšieho štúdia preparovaný: lepený na entomologické štítky o veľkosti T 12x4 lepidlom Herkules; materiál bol pred preparáciou dôsledne očistený, poprípade zvlhčený. Štítky s dospelcami boli napichované na entomologické špendlíky o veľkosti 2, vypreparovaný materiál bol

opatrený lokalitnými a determinačnými štítkami a je uložený v entomologických krabiciach. Materiál pre zbierkové účely je uložený v zbierkach Přírodovědecké fakulty UK v Prahe.

Použitím scannovej elektrónovej mikroskopie boli študované kladielka samíc vybraných druhov a pupáriá. Veškerá práca súvisiaca s prípravou a samotná SCAN mikroskopia bola realizovaná v spolupráci s Elektroskanovou laboratoří IMCH AV (Inštitút Makromolekulárnej Chémie AV ČR, Praha) použitím elektrónového mikroskopu JEOL JSM 6400.

samičie kladielka

Samičie vonkajšie genitálie boli študované použitím scannovej elektrónovej mikroskopie (SCAN), bol sledovaný tvar kladielka v súvislosti so spôsobom kladenia do kvetných úborov. Samice pre elektrónovú mikroskopiu boli získané smýkaním alebo vychované z pupárií z hostiteľských rastlín. Pupáriá z rozobraných kvetných úborov boli umiestnené na Petriho misky na suchý filtračný papier a ponechané v režime 21° C a fotoperióde 12/12 (L/D). Vyľahnuté samice boli ponechané na umelej výžive (voda, kvasnice a med), kým nemali úplne sklerotizované kladielka a následne boli usmrtené chladom. Posledné abdominálne segmenty s oviscaptom aj aculeom boli uložené do 10% KOH na 12 hodín pri teplote 20° C. Nasledovalo vytiahnutie aculeu, ktorý bol fixovaný v 70% etanole. Materiál bol ďalej spracovaný v Elektroskanové laboratoří IMCH AV ČR podľa nich štandardne používaných metód.

pupáriá

Ďalej boli študované povrchové štruktúry a morfológia pupárií háľkotvorných a neháľkotvorných druhov. Materiál určený k elektrónovej skenovacej mikroskopii bol buď suchý alebo uchovaný v 70% alkohole. Ďalší postup prípravy bol rovnaký ako pri mikroskopii samičích terminálií.

Dospelci a pupáriá boli fotografované použitím binokulárnej lupy Olympus BX 40 a krídla pomocou mikroskopu Olympus SZX 9. Bol použitý digitálny fotoaparát Olympus 5,1 Mega Pixel a softwarové vybavenie Quick Photo Micro 2.0 a Helicon Focus 3.20.

4. VÝSLEDKY

4.1 Výskyt tephritidov vo vývojových fázach hostiteľskej rastliny

Fenológia hostiteľských rastlín bola podrobne odsledovaná v roku 2005, od mája v pravidelných týždenných intervaloch. Tabuľka č. 1 je výčtom najdôležitejších dní, kedy rastlinné spoločenstvá prekonal najviditeľnejšie zmeny v raste a vývoji, s čím súvisel i výskyt sledovaných pre-disperzných predátorov. Malé a veľké rastliny sa výrazne líšili v priemernom počte laterálnych úborov. Malé rastliny *C. stoebe* mali v priemere 6,9 laterálnych úborov, veľké 32,5. Malé rastliny *C. scabiosa* mali v priemere 3,3 laterálnych úborov a veľké rastliny 20,4 laterálnych úborov.

Hlavné vývojové fázy hostiteľských rastlín sú charakterizované podľa Obecnej stupnice BBCH (charakteristika jednotlivých vývojových fáz vid'. kapitola 3.3.1.1.1).

Tab. 1 Fenológia hostiteľských rastlín podľa BBCH vs. výskyt vrtulí

dátum	<i>C. stoebe</i> L. (BBCH) / lokalita Motol	<i>C. scabiosa</i> L. (BBCH)/ lokalita Prokopské údolí
21.5. 2005	zelené prízemné ružice (38, 39) až výhony (41)	listy tvoria prízemné ružice (38, 39), vyrastajú prvé stonky (41)
22.5.– 10.6.	(43, 45, 47, 49)	(43, 45, 47, 49)
11.6. 2005	vytvorené pupene (51), úbory o priemere 0,3 cm <i>U. affinis</i>	vytvorené pupene (51) <i>U. cuspidata</i>
25.6. 2005	veľké pupene o priemere 0,5 – 0,7 cm, na slnečných miestach začína rokviť centrálny úbor (55, 59) <i>U. affinis</i> <i>U. quadrifasciata</i>	kvitnú centrálné úbory (59, 61) <i>U. cuspidata</i> <i>T. colon</i>
29.6.2005	rozkvitajú laterálne úbory (61, 63) <i>U. affinis</i> <i>U. quadrifasciata</i> <i>T. virens</i>	rozkvitajú laterálne úbory (63, 65) <i>U. cuspidata</i> <i>T. colon</i>
6.7. 2005	odkvitajú centrálné úbory (od	odkvitajú centrálné úbory (od obvodu

	obvodu do stredu), kvitnú a postupne dozrievajú laterálne úbory (65) <i>U. affinis</i> <i>U. quadrifasciata</i> <i>T. virens</i>	do stredu), kvitnú a postupne dozrievajú laterálne úbory (65) <i>U. cuspidata</i> <i>T. colon</i>
12.7. 2005	začínajú odkvitať laterálne úbory postavené najbližšie k úboru centrálnemu (67) <i>U. affinis</i> <i>U. quadrifasciata</i> <i>T. virens</i>	začínajú odkvitať laterálne úbory postavené najbližšie k úboru centrálnemu (67) <i>U. cuspidata</i> <i>T. colon</i>
13.7.– 26.7.	(69)	(69)
27.7. 2005	zber plných nevysemenených a zreých centrálnych úborov z malých i veľkých rastlín <i>U. affinis</i> <i>U. quadrifasciata</i> <i>T. virens</i>	zber plných nevysemenených a zreých centrálnych úborov z malých i veľkých rastlín <i>U. cuspidata</i> 2. generácia <i>T. colon</i>
6.8. 2005	zber plných nevysemenených a zreých laterálnych úborov z malých i veľkých rastlín <i>U. quadrifasciata</i> 2. generácia <i>T. virens</i>	zber plných nevysemenených a zreých laterálnych úborov z malých i veľkých rastlín <i>U. cuspidata</i> 2. generácia <i>T. colon</i>
12.8. 2005	posledný zber laterálnych úborov <i>U. quadrifasciata</i> 2. generácia <i>T. virens</i>	posledný zber laterálnych úborov <i>U. cuspidata</i> 2. generácia <i>T. colon</i>

4.2 Niektoré aspekty biológie vybraných druhov vrtulovitých

4.2.1 Biológia vrtulovitých – výsledky pozorovaní z roku 2005

a) na *Centaurea stoebe*

C. stoebe je hostiteľskou rastlinou pre troch zástupcov č. Tephritidae: *U. affinis*, *U. quadrifasciata* a *T. virens*.

Urophora affinis

Na rastlinách nevädze metlinatej sa ako prví objavili samci *U. affinis* 11.6. 2005. *U. affinis* prezimováva ako 3. larválny instar, puparizuje za 14 dní a liahne sa v tom čase, kedy sú kvetné úbory vo fáze pupeňa (v roku 2005 začiatkom júna). Na pozorovaných rastlinách boli 2 – 3 samci, na bočnej strane kvetného pupeňa (v tom čase väčšinou centrálného úboru, laterálne úbory nemali požadovanú veľkosť vhodnú pre kladúce samice *U. affinis*) alebo na stonke tesne pod ním hlavou otočenou smerom dolu (smerom k báze kvetného lôžka). Nohami 2. a 3. páru sa prichycovali v zákrovných listeňoch a prednými nohami si čistili hlavu. Samci navzájom viedli boje o pozíciu na rastline na bočnej strane úboru alebo stonke, často si samec zmýlil druhého samca so samicou v snahe o kopuláciu. Ak boli samci na laterálnych úboroch, preferovali laterálne úbory vyššie, v smere k centrálnemu úboru. Z daných pozorovaní vyplýva, že samci nijak nepreferovali centrálnu ani laterálnu úbory (preferencia výšky úborov nad vegetáciou pred kategóriou centrálnu alebo laterálnu úboru).

Samice sa objavili o 3 až 4 dni neskôr, obsadzovali laterálne úbory vzdialenejšie smerom od centrálnu úboru. Samice sa pohybovali po stonkách, postupovali smerom k úboru, kde sedeli spravidla na vrcholku, postupne sa počas celého dňa premiestňovali na bočnú stranu úboru. Samica pripravená ku kopulácii lákala samca ku kopulácii vystrčením a zdvihnutím kladielka. Námluvy a kopulácia prebiehali vždy na hostiteľskej rastline *C. stoebe* (časté boli i prelety medzi rastlinami). Prekopulačné chovanie bolo krátke, samec usiloval o kopuláciu ihneď po stretnutí so samicou. Pomerne časté bolo vyrušenie kopulujúcej dvojice. Kopulujúci pár býval často rušený ďalším samcom, ten často vyčkával na samicu, a po kladení sa s ňou snažil kopulovať, ale neúspešne. Kopulácia trvala rôzne dlho (až 3 hodiny). Kopulujúci pár sa často presúval vrámci rastliny, z úboru na stonku, z úboru na úbor. Po ovipozícii si samica čistila kladielko, krídla i hlavu, pred ďalšími preletmi a kopuláciami odpočívala na stonke alebo pupeni hlavou obrátenou

smerom dolu.

Samec i samica (vid' obr. 1 a 2 v Prílohe 9a) udržiavali krídla v kľudovej polohe pri tele, pri kopulácii ich mierne roztvárali. V súlade s terminológiou Headrick & Goeden (1994), jednalo sa o tzv. „enation“ (krídla sa pohybovali od seba a k sebe, strihanie krídlami). Ak bolo krídlo namierené zvislo smerom k pozdĺžnej ose tela tak, že kostálny okraj krídla bol dorzálne, hovoríme o tzv. synchronnej supinácii („synchronous supination“). Ak sa obidve krídla pohybovali rovnakým smerom zo strany na stranu, jedná sa o tzv. „hamation“ (Headrick & Goeden 1994).

Samica kládla vajíčka v skupinách medzi kvety úboru. Kladielko zasúvala medzi zákrovné listene a penetrovala stenu pupeňa. Kladielko má dĺžku 1,2 – 1,9 mm (n = 20). Samice zasúvali kladielko medzi zákrovné listene a hľadali potenciálne miesto pre kladenie. Samice *U. affinis* boli schopné klásť vajíčka do úborov veľkých v priemere 0,3 cm. Larva sa liahla z vajíčka po 3 až 4 dňoch, posúvala sa smerom k bázi kvetného lôžka, larválnym požerom indukovala tvorbu drevnatých hálok. Kuklila sa behom 33 dní (n = 20).

Urophora quadrifasciata

U malých rastlín s počtom laterálnych úborov do 10 sa dospelci *U. affinis* i *U. quadrifasciata* v prvých dňoch od objavenia nevyskytovali, objavovali sa na rastlinách približne o týždeň neskôr.

Prví sa opäť objavovali samci (25.6. 2005). Po 14 dňoch od objavenia *U. affinis* u niektorých rastlín začínal vykvítať centrálny úbor, pupene mali v priemere 5 – 7 mm a stali sa vhodným miestom pre kladúce samice *U. quadrifasciata*. *U. quadrifasciata* prezimováva ako 3. larválny instar v tenkostennej hálke utvorenej z jedného semena.

Samci i samice *U. quadrifasciata* (vid' obr. 1 a 2 v Prílohe 10a) sa na rastline pohybovali vždy s rozťahnutými krídlami, skladali ich až na pupeni. Podľa terminológie Headrick & Goeden (1994) jednalo sa o tzv. „enation“ a „lofting“ (jedinec krúži otvorenými a vysoko zdvihnutými krídlami). Tieto krídelné pohyby využili samci *U. quadrifasciata* interšpecificky, v konkurenčných bojoch so samcami *U. affinis*, vždy ale víťazili samci *U. quadrifasciata* nad samcami *U. affinis* (samci *U. quadrifasciata* zväčšovali plochu tela ešte rozťahnutím krídiel).

Samica kládla v priemere 2 vajíčka jednotlivo medzi kvety úboru. Kladielko je 1,3 až 2,1 mm dlhé (n = 20), hladké s ostrým hrotom (obr. 5 v Prílohe 10a). Larva sa liahla do 3 až 4 dní. Z priestorových dôvodov (prítomnosť až 5 hálok *U. affinis* v kvetnom úbore)

bola larválnym požerom indukovaná tvorba tenkostennej hálky v jednom semene. Zakuklenie trvalo okolo 14 dní. Aj v našich podmienkach mala až 2 generácie, samice druhej generácie kladú vajíčka do neskôr sa formujúcich pupeňov (samci druhej generácie sa objavili začiatkom augusta). Prezimováva tak ako 3. larválny instar v tenkostennej hálke.

Terellia virens

Výskyt *T. virens* bol sledovaný v dvoch sezónach. V roku 2004 sa jedinci *T. virens* prvýkrát objavili už začiatkom mája, v druhom roku až na konci júna (na *C. stoebe* prevažovali v polovici augusta spolu s druhou generáciou *U. quadrifasciata*). Prezimováva ako kukla vertikálne uložená nad kvetným lôžkom obalená v zámotku z páperu.

Na rastline sa dospelci (viď obr. 1 a 2 v Prílohe 11a) vyskytovali na spodnej časti stoniek a listov, často v pazuchách listov. Samica sa občasne zastavovala na stonke a vysunovala kladielko, pri strete so samcom sa otáčali hlavou k sebe.

Samica kládla vajíčka do kvitnúcich kvetných úborov jednotlivo medzi kvety, z vajíčiek sa za 3 až 5 dní liahol 1. larválny instar. Po nakladení vajíčiek sedela samica až 10 minút na úbore a feromónovo značila zákrovne listene a listy (feromónová substancia z kladielka) a znemožňovala kladenie ostatným samiciam (vnútrodruhový feromón). U nás má do roka 1 až 2 generácie, prezimováva ako larva v zámotku z páperu.

b) na *Centaurea scabiosa*

C. scabiosa je hostiteľskou rastlinou pre *T. colon* a *U. cuspidata*.

Urophora cuspidata

Samci *U. cuspidata* (obr. 2 v Prílohe 12a) sa objavili 11.6. 2005, v čase, kedy už boli vytvorené centrálné kvetné pupene hostiteľskej rastliny.

Samica (obr. 1 v Prílohe 12a) má penetrujúce kladielko o dĺžke 2,8 až 3,5 mm (n = 20) s rozširujúcim sa hrotom (obr. 5 v Prílohe 12a). Larválny požer indukuje tvorbu silnostennej hnedočiernej tvrdej hálky (podobná stratégia ako u *U. affinis*). Do roka má až 2 generácie, samice druhej generácie kladú vajíčka do neskôr sa formujúcich laterálnych pupeňov (samci druhej generácie sa objavili koncom júla). Prezimováva tak ako 3. larválny instar v hálke, ktorá zabezpečuje ochranu pupária pred mechanickým poškodením a čiastočne i parazitoidmi.

Terellia colon

Dospelci prvej generácie *T. colon* sa začínali objavovať od 25.6. 2005 na rozkvitnutých úboroch so zrelými naškami, prví sa objavovali opäť samci. Prezimováva ako larva v zámotku z páperu, bola pozorovaná iba jedna generácia počas roku.

Samci aj samice (viď obr. 1 a 2 v Prílohe 13a) boli ťažko pozorovateľní, vzhľadom k telesnej veľkosti sú pomerne rýchli a obratní letci. Kopulácie boli časté a opakované.

Samica kládla vajíčka medzi jednotlivé kvety, do jedného kvetného úboru aj viackrát, väčšinou bolo ale v úbore prítomné len jedno pupárium. Samice feromónovo značili zákrovne listene a listy, tak ako tomu bolo v prípade *T. virens*. Dĺžka aculeu 2,1 až 2,9 mm (n = 20), preapikálne sety blízko k apexu aculeu.

Vyskytovali sa častejšie na veľkých rastlinách s tendenciou rásť v spoločenstve. Objavovali sa svetlé i tmavé formy (rozdiel vo sfarbení tela).

4.2.2 Mimikry

Z pozorovaní chovania druhov *U. affinis* a *U. quadrifasciata* na hostiteľskej rastline *C. stoebe* je zrejmé, že sa u týchto zástupcov prekrývajú batesiánske mimikry a fytomiméza.

a) fytomiméza**dospelci *U. affinis* na *C. stoebe***

Najexpresívnejším príkladom je fytomiméza u druhu *U. affinis*, pripodobňuje sa kresbou krídiel ku kresbe zákrovných listeňov a tým sa zneviditeľňuje pred potenciálnym predátorom (vtáci, ploštice, jašterice).



Zákrovy *C. stoebe* sú vajcovité až guľovité vajcovité, zákrovne listene sú výrazne zeleno žilkované s 5 – 7 žilkami, prívesky s čiernym stredom, s 6 – 8 párami brv a s terminálnou brvou. Ak samica *U. affinis* sedela na vrcholku úboru (za účelom nájst' miesto pre kladenie a ovipozícia), hlavu mala obrátenú smerom dolu, pri pohľade z boku sa javila takto: vystrčené kladielko splývalo s terminálnou brvou, pruhy na krídlach splývali s príveskami zákrovných listeňov. Podobná je situácia i u kopulujúcej dvojice. (obrázok prevzatý z: <http://www.nysaes.cornell.edu/ent/biocontrol/weedfeeders/urophora.html>)

pupárium *U. quadrifasciata* v úboroch *C. stoebe*

U. affinis má pupárium uložené v tvrdej lignifikovanej hálke, je tak mechanicky

chránené pred predátorom. *U. quadrifasciata* má pupárium v nažke, zachováva si teda podobu nažky a zaniká medzi ostatnými nažkami v úbore. (obrázok prevzatý z: http://www.nysaes.cornell.edu/ent/biocontrol/weedfeeders/urophora_quad.html)



b) batesiánske mimikry

Sfarbenie, priečne pruhy a špecifické krídelné pohyby *U. quadrifasciata*, výrazne žltá farba štítku – mimetizácia pavúkov z č. Salticidae a Lycosidae a tým si získava miesto na inak obsadenej rastline, kvetnom úbore, jedincami *U. affinis*. Samci *U. quadrifasciata* boli schopnejší v konkurenčných bojoch. Samci i samice *U. quadrifasciata* sa po rastline pohybovali so široko otvorenými krídlami (na rozdiel od samcov a samíc *U. affinis*, ktorí sa po rastline pohybovali spravidla so zloženými krídlami), strihali krídlami („enantion”), ohýbali apex krídla do oblúka („arching”); po rastline sa pohybovali pomaly (môžu však zintenzívniť pohyby krídiel), avšak rýchle preletovali medzi rastlinami či na rastline z jedného na druhý úbor. Samci *U. quadrifasciata* boli úspešnejší ako samci *U. affinis*.

4.3 Pre-disperzní predátori a spôsob poškodenia hostiteľskej rastliny

Zoznam zistených pre-disperzných predátorov v kvetných úboroch *C. stoebe* a *C. scabiosa* je uvedený v Prílohe 1. Pre-disperzní predátori využívali hostiteľskú rastlinu v **priestore** (využívali kvetný úbor) a v **čase** (v súlade s vývojovou fázou hostiteľskej rastliny, s ktorou koreluje dostupnosť živín).

Úbory rastlín boli zbierané náhodne. Pri rozbere kvetných úborov bola zisťovaná prítomnosť pre-disperzných predátorov. Bol odsledovaný spôsob poškodenia kvetného úboru a nažky v dôsledku prítomnosti jednotlivých druhov pre-disperzných predátorov. U zástupcov č. Tephritidae boli sledované niektoré aspekty životných stratégií háľkotvorných a neháľkotvorných druhov.

4.3.1 Tephritidae

a) na *Centaurea stoebe* L.

Urophora affinis

Poškodenie úborov hostiteľskej rastliny *U. affinis* nebolo patrné, až pri rozbere úborov boli nachádzané žlté sfarbené tvrdé lignifikované háľky terminálne s otvorom v počte od 1 do 5 háľky na jeden kvetný úbor. Háľky boli dobre hmatateľné, umiestnené po obvode úboru až vyplňajúce celý úbor (obr. 2 v Prílohe 9b).

Larva sa hneď po vyliahnutí snažila dosiahnuť kvetného lôžka vyvíjajúceho sa úboru, požerom semien indukovala vznik a tvorbu háľky, ktorá neskôr obklopila a tak následne chránila pupárium s hladkým povrchom (viď obr. 1 a 3 v Prílohe 9b).

V prípade, že malý úbor bol „preplnený“ háľkami druhu *U. affinis* (až 4 háľky v úbore) vzhľadom k svojej veľkosti, pupeň sa ani nerozvinul.

Urophora quadrifasciata

Tenkostenná háľka *U. quadrifasciata* tvorená jedným semenom, s páperom na povrchu bola lokalizovaná medzi jednotlivými semenkami (1 až 2 háľky v kvetnom úbore), viď obr. 1 a 2 v Prílohe 7b. Larva sa vyskytovala v dozrievajúcich úboroch.

Larva ničila požerom kvietky a priľahlé sa nevyvíjali, indukovala vznik háľky. Háľky druhu *U. quadrifasciata* boli v úboroch, kde boli prítomné i háľky *U. affinis*, ale vyskytovali sa i v úboroch bez prítomnosti háľok *U. affinis*. Háľky nepozastavovali nutričný tok, mali minimálny vplyv na fitnes rastliny (podrobnejšie viď kapitola 4.4).

Povrch pupária bol hladký (obr. 1 a 2 v Prílohe 10b).

Terellia virens

Populácia *T. virens* bola v roku 2004 menej početná (3x menej zosmýkaných i vychovaných jedincov) v porovnaní s rokom 2005. Je to druh neháľkotvorný, larvy sa živia vyvíjajúcimi sa semenami, 3. larválny instar žerie okolité semená a môže požerom narušiť i kvetné lôžko. Pri rozbere bolo nachádzané pupárium v zámotku z páperu umiestnené kolmo nad kvetným lôžkom a s nápadnými vystupujúcimi obkružujúcimi líniami (1 až výnimočne 4 pupáriá v úbore), vid' obr. 1 – 3 v Prílohe 11b.

Prítomnosť larvy spôsobila zníženie počtu semien (v priemere až 3,8 poškodených semien na úbor), nemala ale vplyv na počet a klíčivosť ostatných semien v kvetnom úbore.

b) na *Centaurea scabiosa* L.

Urophora cuspidata

Poškodenie hostiteľskej rastliny bolo zvlášť nápadné v prítomnosti hálok druhu *U. cuspidata*. Napadnuté úbory boli väčšie, hálky (1 až 2) boli dobre viditeľné a hmatateľné. Háľky boli v priemere až 1 cm veľké, tmavé, zostával na nich zbytok páperu, jedno až multikomôrkové. V háľkach bolo umiestnené pupárium s hladkým povrchom (vid' obr. 1 – 5 v Prílohe 12b).

Larválna stratégia je podobná ako u *U. affinis* a *U. quadrifasciata*. Larva sa snažila dosiahnuť kvetného lôžka vyvíjajúceho sa úboru, požerom semien indukovala vznik a tvorbu háľky, konzumovala semená medzi háľkami. Spôsobila výrazný úbytok počtu semien (úbytok semien až 14,7 na kvetný úbor), ten sa ešte zvyšoval za prítomnosti lariev *T. colon* (v priemere až 32,3 poškodených semien).

Terellia colon

V kvetných úboroch hostiteľskej rastliny *C. scabiosa* sa častejšie vyskytovali pupáriá *T. colon* (až 70% kvetných úborov) v zámotku z páperu (od $n = 1 - 3$), výrazne povrchovo štruktúrované (vid' obr. 1 – 4 v Prílohe 13b). Larva spôsobila výrazné poškodenie dozrievajúcich semien. Larva *T. colon*, rovnako ako i larva semenožravého druhu *T. virens* začali s požerom nažky v smere od vzrastného vrcholu.

Pupárium v zámotku bolo oveľa väčšie v porovnaní s pupáriom *T. virens*, zámotok bol hmatateľný v blízkosti kvetného lôžka. Je to druh neháľkotvorný.

c) na hostiteľských rastlinách z Mix lokalít

Na overenie preferencií sledovaných vrtulovitých k hostiteľským rastlinám boli vychované imága z rastlinného materiálu zobieraného na lokalitách, kde sa súčasne vyskytovali obe hostiteľské rastliny. V porovnaní s lokalitami Motol a Prokopské údolí (iba s jednou hostiteľskou rastlinou, *C. stoebe* alebo *C. scabiosa*) neboli zaznamenané rozdiely v spektre vrtulí. Zoznam zistených pre-disperzných predátorov v kvetných úboroch rastlín z Mix lokalít je uvedený v Prílohe 1.

4.3.2 Ostatní pre-disperzní predátori semien *C. stoebe* L. a *C. scabiosa* L.

4.3.2.1 Cecidomyiidae

V úboroch hostiteľských rastlín sa ojedinele vyskytovali i zástupcovia č. Cecidomyiidae (Diptera). Bola zaznamenaná ich prítomnosť, ďalej neboli podrobne študované. Väčšinou 3 mm dlhé alebo menej, oranžové alebo žlté larvy bez pseudopód (pravdepodobne sa jedná o larvy rodu *Clinodiplosis*) medzi páperom. Vyskytovali sa bežnejšie v poškodených alebo otvorených úboroch *C. scabiosa*, pravdepodobne sa živia hýfami húb. Samička má vakovité kladielko, ktoré zasúva v okolí kvetného lôžka (Skuhravá pers. comm.).

V kvetných úboroch nevädzí sa však môžu vyskytovať i iné druhy bejломoriek, ktoré sú buď predátormi semien alebo lariev vrtulí.

4.3.2.2 Anobiidae

Viditeľné poškodenie úborov *C. scabiosa* spôsobil požer semien larvami červotočov, ktorý na prvý pohľad pripomínal poškodenie úboru larvami nosatcov. Typicky oligopódne larvy *Lasioderma* sp. (Anobiidae) s hnedou hlavovou kapsulou boli nachádzané na báze kvetného lôžka, ich prítomnosť signalizoval čierny trus. Červotoči boli prítomní v 36 zo 142 kvetných úborov. V úbore sa nachádzali 1 – 4 chlpaté larvy s veľkým posledným abdominálnym článkom a thoraxom nie až tak nápadným. Po vyliahnutí dospelcov zostala typická diera v strede napadnutých úborov.

Spôsob poškodenia nažky by sa dal prirovnať poškodeniu larvou *T. virens* alebo *T. colon*, ale larva *Lasioderma* sp. poškodzuje nažku smerom od dolnej časti až k páperu (obr. 6, Príloha 8b) na rozdiel od larvy vrtule, ktorá začína požer od vzrastného vrcholu (obr. 1 – 5 v Prílohe 8b).

Kvetný úbor rastlín z č. Asteraceae je asi pôvodným miestom výskytu *Lasioderma* sp. (Zahradník pers. comm.).

4.3.2.3 Curculionidae

V kvetných úboroch *C. stoebe* ani v kvetných úboroch *C. scabiosa* v obidvoch sezónach 2004 a 2005 neboli pri rozbere nájdené larvy nosatcov.

4.3.3 Parazitoidi

V laboratóriu bola zaznamenaná prítomnosť parazitických osičiek z čeľadí Cynipidae, Eulophidae, Eurytomidae, Ormyridae z jednotlivých kvetných úborov (v čase od zberu do rozboru úborov), boli uskladnené v sklenných epruvetách a určené. V teréne sa objavovali parazitické osičky na kvetných úboroch obidvoch hostiteľských rastlín na konci júla.

Jedná sa o ekto- alebo endoparazitov, solitérnych alebo gregarinných, larválnych alebo larválno – pupálnych. V prípade, že je larva parazitovaná, kuklí sa skôr ako larva neporušená (Freidberg, 1984). Pri rozbere úborov *C. scabiosa* boli nachádzané parazitované pupária *T. colon* (obr. 5 v Prílohe 13b).

Parazitoidi boli častejší z úborov *C. stoebe*, v roku 2004 bolo parazitovaných 19,9% úborov a v roku 2005 15,8% úborov. V roku 2004 bolo parazitovaných 0,4% úborov *C. scabiosa*, v roku 2005 6,3% úborov.

V tabuľke 2 sú uvedené počty pre-disperzných predátorov v kvetných úboroch nevädze metlinatej a nevädze hlaváčovitej.

Tab. 2 Počty pre-disperzných predátorov v úboroch hostiteľských rastlín

<i>C. stoebe</i>		počet úborov	UA	UQ	TV	PPV	Hymenoptera
2004	C	30	33	2	2	1,23	11
	L	111	142	4	2	1,33	22
2005	Cv	15	29	1	1	2,07	8
	Cm	15	19	3	3	1,67	2
	Lv	75	141	18	12	2,28	21
	Lm	60	66	12	8	1,43	6

<i>C. scabiosa</i>		počet úborov	TC	UC	Anobiidae	PPV	Hymenoptera
2004	C	52	29	5	9	0,65	1
	L	211	158	12	35	0,81	0
2005	Cv	15	13	2	6	1,00	3
	Cm	15	16	3	3	1,27	0
	Lv	71	56	13	31	0,97	8
	Lm	41	40	3	14	1,05	2

C/L centrálny/laterálny úbor

Cv/Lv centrálny/laterálny úbor z veľkej rastliny

Cm/Lm centrálny/laterálny úbor z malej rastliny

UA počet hálok druhu *U. affinis*

UQ počet hálok druhu *U. quadrifasciata*

UC počet hálok druhu *U. cuspidata*

TV počet pupárií druhu *T. virens*

TC počet pupárií druhu *T. colon*

Anobiidae – počet lariev

Hymenoptera – počet parazitických osičiek z č. Cynipidae, Eulophidae, Eurytomidae,
Ormyridae

PPV – priemerný počet vrtulovitých v kvetnom úbore

4.4 Vplyv zástupcov čeľade Tephritidae na reprodukčnú schopnosť hostiteľských rastlín

Sledovali sme poškodenie semien hostiteľských rastlín (poškodenie požerom larvami vrtulí, vplyv prítomnosti vrtulích hálok na ostatné semená v úbore) a teda vplyv vrtulí na reprodukčný potenciál rastlín – zostávajúci počet zdravých semien v kvetnom úbore so zachovanou schopnosťou vyklíčiť. Porovnávali sme úbory z nenapadnutých rastlín a z rastlín, kde boli v úboroch prítomní zástupci č. Tephritidae.

Časť výsledkov z roku 2004 bola pre *C. scabiosa* spracovaná v pôvodnej vedeckej práci (viď Príloha 6).

4.4.1 Miera napadnutia úborov vrtulovitými

Miera napadnutia úborov bola vyjadrená ako pomer nenapadnutých a napadnutých úborov.

a) úbory *C. stoebe*

»Napadnuté úbory *C. stoebe* boli tie, ktoré obsahovali háľky druhov *U. affinis*, *U. quadrifasciata* alebo pupárium (pupária) *T. virens*. Naprostá väčšina úborov obsahovala háľky druhu *U. affinis*.

Tabuľka ilustruje napadnutie *C. stoebe*, kedy boli v kvetných úboroch prítomné iba háľky druhu *U. affinis*:

<i>C. stoebe</i>		UA
2004	C	56,7%
	L	61,3%
2005	Cv	86,7%
	Cm	33,3%
	Lv	40,0%
	Lm	60,0%

C/L centrálny/laterálny úbor

Cv/Lv centrálny/laterálny úbor z veľkej rastliny

Cm/Lm centrálny/laterálny úbor z malej rastliny

UA percento kvetných úborov, ktoré obsahovali iba háľky druhu *U. affinis*

b) úbory *C. scabiosa*

»Nenapadnuté úbory *C. scabiosa* neobsahovali semená poškodené larválnym požerom vrtulí. Vo väčšine napadnutých úborov boli pri rozbere nachádzané pupáriá druhu *T. colon*.

V tabuľke je uvedené percento kvetných úborov, v ktorých boli prítomné pupáriá neháľkotvorného druhu *T. colon*:

<i>C. scabiosa</i>		TC
2004	C	42,3%
	L	53,1%
2005	Cv	53,3%
	Cm	73,3%
	Lv	43,7%
	Lm	53,7%

C/L centrálny/laterálny úbor

Cv/Lv centrálny/laterálny úbor z veľkej rastliny

Cm/Lm centrálny/laterálny úbor z malej rastliny

TC percento kvetných úborov, ktoré obsahovali pupáriá *T. colon*

V tabuľke 3 je uvedený podiel nenapadnutých a napadnutých úborov z celkového počtu 711 úborov zozbieraných v oboch sezónach.

Tab. 3 Podiel napadnutia centrálnych a laterálnych úborov rastlín *C. stoebe* a *C. scabiosa*

<i>C. stoebe</i>		počet úborov	nenapadnuté úbory		napadnuté úbory	
2004	C	30	10	33,3%	20	66,7%
	L	111	38	34,2%	73	65,8%
2005	Cv	15	4	26,7%	11	73,3%
	Cm	15	5	33,3%	10	66,7%
	Lv	75	10	13,3%	65	86,7%
	Lm	60	24	40,0%	36	60,0%

<i>C. scabiosa</i>		počet úborov	nenapadnuté úbory		napadnuté úbory	
2004	C	52	20	38,5%	32	61,5%
	L	211	58	27,5%	153	72,5%
2005	Cv	15	1	6,7%	14	93,3%
	Cm	15	2	13,3%	13	86,7%
	Lv	71	14	19,7%	57	80,3%
	Lm	41	4	9,8%	37	90,2%

C/L centrálny/laterálny úbor

Cv/Lv centrálny/laterálny úbor z veľkej rastliny

Cm/Lm centrálny/laterálny úbor z malej rastliny

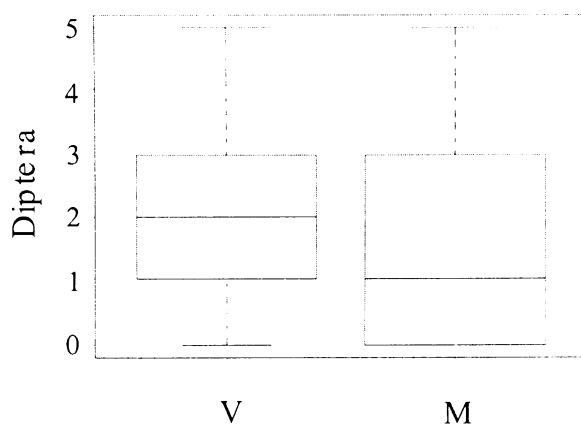
4.4.2 Rozdiel v počte úborov a preferencia úborov malých alebo veľkých rastlín vrtulovitými

a) *C. stoebe*

»Vrtuloviti (*U. affinis*, *U. quadrifasciata* a *T. virens*) významne preferovali úbory veľkých rastlín pred úbormi malých rastlín (LME, $F_{1,119} = 16,5$, $P < 0,0001$), graf č. 1. Pupária vrtulovitých sa vyskytovali v 84,4% úborov veľkých rastlín.

Graf č. 1: Rozdiel v preferencii úborov veľkých a malých rastlín *C. stoebe* vrtulovitými

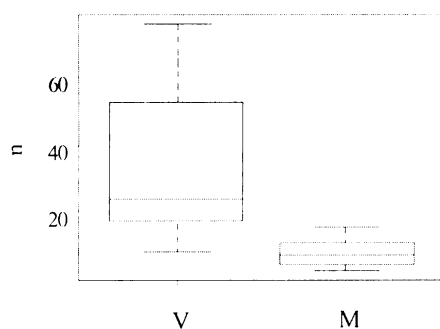
(Diptera – celkový počet hálok druhov *U. affinis* a *U. quadrifasciata* a pupárií *T. virens* v kvetnom úbore; V – úbory veľkých rastlín; M – úbory malých rastlín)



»Veľké rastliny mali 4x viac laterálnych úborov než malé rastliny (Welch t-test, $t_{15} = 4,6$, $P = 0,0004$), veľké rastliny mali v priemere 33,5 laterálnych úborov a malé rastliny 7,9 úborov. Rozdiel v počte laterálnych úborov medzi veľkými a malými rastlinami ilustruje graf č. 2.

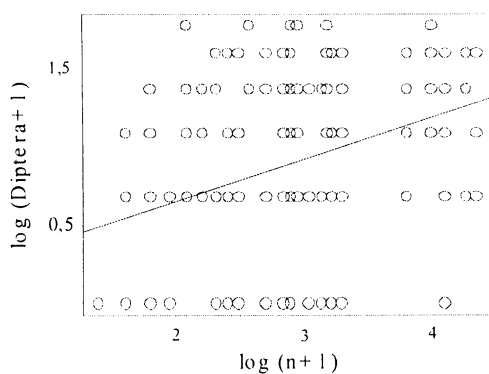
Graf č. 2: Počet laterálnych úborov veľkých a malých rastlín *C. stoebe*

(n – počet laterálnych úborov; V – úbory veľkých rastlín; M – úbory malých rastlín)



»Počet zástupcov č. Tephritidae (*U. affinis*, *U. quadrifasciata* a *T. virens*) v jednom kvetnom úbore sa menil s počtom laterálnych úborov na rastline (LME, $F_{1,119} = 22,4$, $P < 0,0001$, $\log[y+1] = 0,12 + 0,27 \log[x+1]$), ako je vidieť z grafu č. 3.

Graf č. 3: Vzťah medzi počtom zástupcov č. Tephritidae v úbore a počtom laterálnych úborov (Diptera – počet zástupcov č. Tephritidae; n – počet laterálnych úborov)



b) *C. scabiosa*

»Vrtulovití (*T. colon* a *U. cuspidata*) nepreferujú úborov veľkých rastlín pred úborom malých rastlín (LME, $F_{1,28} = 1,31$, $P = 0,26$). Vrtulovití sa vyskytovali v 73,3% úborov veľkých rastlín a v 82,1% úborov malých rastlín.

»Veľké rastliny *C. scabiosa* mali 5x viac úborov ako malé rastliny (Welch t-test, $t_{15} = 5,1$, $P = 0,0001$). Veľké rastliny mali v priemere 21,4 laterálnych úborov a malé rastliny 4,3 úborov.

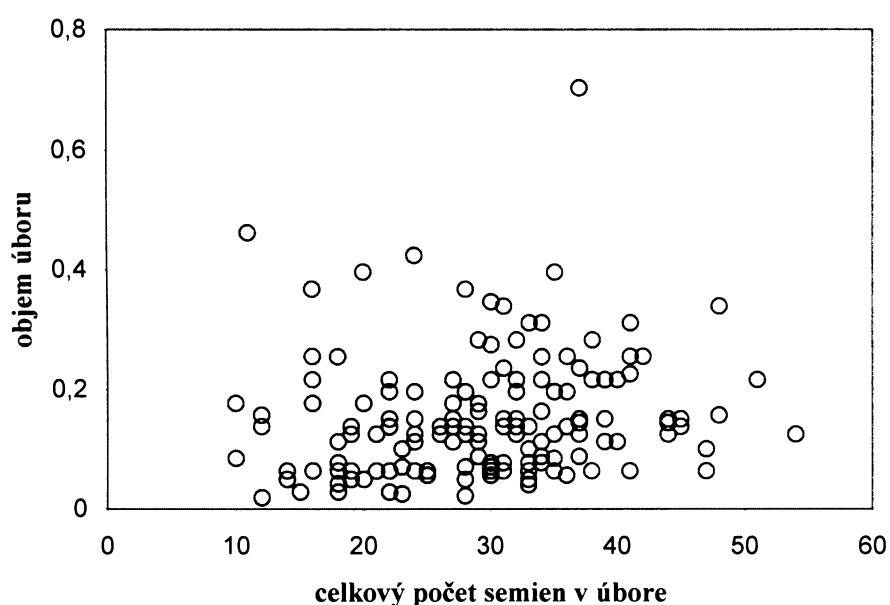
»Počet zástupcov č. Tephritidae (*T. colon* a *U. cuspidata*) nezávisel na počte kvetných úborov na rastline (LME, $F_{1,28} = 2,9$, $P = 0,09$), ich počet v jednom kvetnom úbore sa nemenil s počtom laterálnych úborov na hostiteľskej rastline *C. scabiosa*.

4.4.3 Rozdiely v objeme centrálnych a laterálnych úborov malých a veľkých rastlín

a) *C. stoebe*

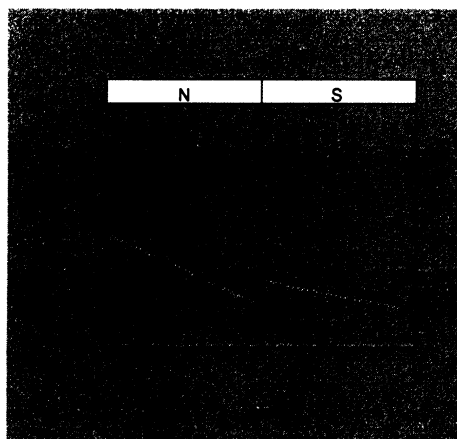
»Objem úboru narastá pozitívne s počtom semien v úbore (LME, $F_{1,109} = 5,3$, $P < 0,02$, $y = 0,12 + 0,002x$), vid'. graf č. 4.

Graf č. 4: Závislosť objemu úboru na celkovom počte semien (zdravých i poškodených) v úbore



»Objem úboru bol menší u malých než u veľkých rastlín (LME, $F_{1,118} = 20,9$, $P < 0,0001$), malé rastliny mali úbory o priemernom objeme $0,13 \text{ cm}^3$, veľké rastliny o priemernom objeme $0,18 \text{ cm}^3$. Centrálné úbory boli objemnejšie v porovnaní s laterálnymi úbormi (LME, $F_{1,14} = 15,1$, $P = 0,002$), vid' graf č. 5. Rozdiel medzi centrálnymi a laterálnymi úbormi bol u malých rastlín $0,11 \text{ cm}^3$ a u veľkých rastlín bol rozdiel v objeme $0,4 \text{ cm}^3$.

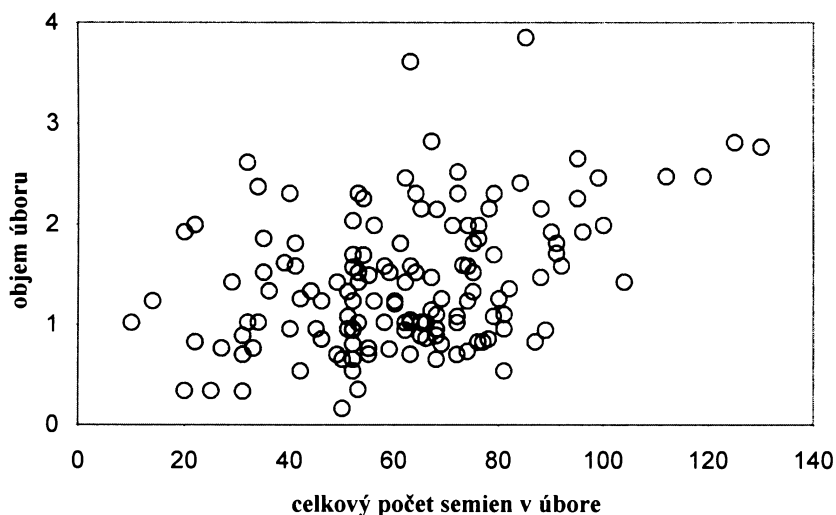
Graf č. 5: Rozdiely v objeme centrálnych a laterálnych úborov malých a veľkých rastlín (volum – objem úboru; N – veľká rastlina; S – malá rastlina; C – centrálny úbor; L – laterálne úbory)



b) *C. scabiosa*

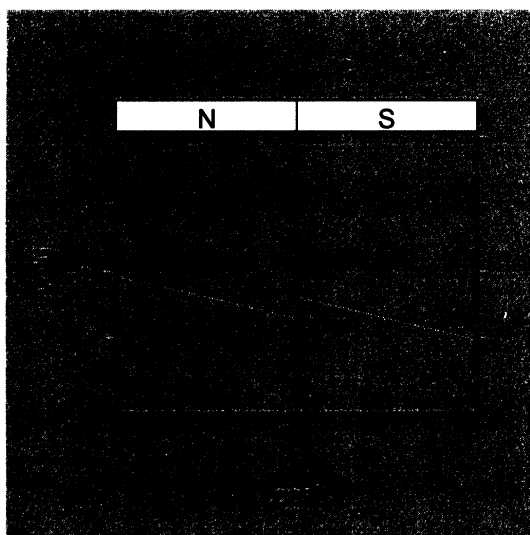
»Objem úboru narastá pozitívne s počtom semien v úbore (LME, $F_{1,111} = 17,2$, $P < 0,0001$, $y = 0,62 + 0,012x$). Čím je v úbore viac semien, tým je objemnejší, graf č. 6.

Graf č. 6: Závislosť objemu úboru na celkovom počte semien (zdravých i poškodených) v úbore



»Objem úboru nebol rozdielny medzi malými a veľkými rastlinami (LME, $F_{1,28} = 4,0$, $P = 0,06$), ($1,25 \text{ cm}^3$ vs. $1,56 \text{ cm}^3$): Centrálne úbory boli spravidla objemnejšie v porovnaní s laterálnymi – $1,80 \text{ cm}^3$ bol priemerný objem centrálnych úborov veľkých rastlín a $1,51 \text{ cm}^3$ bol priemerný objem laterálnych úborov veľkých rastlín (LME, $F_{1,28} = 6,8$, $P = 0,01$). Centrálne úbory malých rastlín mali objem väčší v priemere o $0,3 \text{ cm}^3$ v porovnaní s priemerným objemom laterálnych úborov, vid' graf č. 7.

Graf č. 7: Rozdiely v objeme centrálnych a laterálnych úborov malých a veľkých rastlín *C. scabiosa*
(volum – objem úboru; N – veľká rastlina; S – malá rastlina; C – centrálny úbor; L – laterálne úbory)

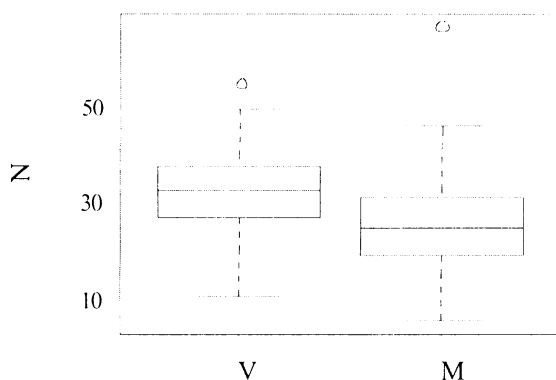


4.4.4 Celkový počet semien v kvetných úboroch rastlín

a) *C. stoebe*

»Celkový počet semien bol menší v úboroch malých rastlín než v úboroch veľkých rastlín (LME, $F_{1,108} = 22,9$, $P < 0,0001$), ako je vidieť z grafu č. 8. V úboroch veľkých rastlín bolo od 10 do 54 semien, v úboroch malých rastlín od 10 do 66 semien. Celkový počet semien sa nelíšil medzi centrálnymi a laterálnymi úbormi (LME, $F_{1,14} = 0,57$, $P = 0,46$).

Graf č. 8: Rozdiely v celkovom počte semien v úboroch malých a veľkých rastlín *C. stoebe* (N – celkový počet semien v úboroch; V – úbory veľkých rastlín; M – úbory malých rastlín)



b) *C. scabiosa*

»Celkový počet semien bol rovnaký v úboroch malých a veľkých rastlín (LME, $F_{1,28} = 0,11$, $P = 0,73$), ako aj v centrálnych a laterálnych úboroch (LME, $F_{1,28} = 0,01$, $P = 0,91$). Centrálné úbory veľkých a malých rastlín sa líšili v priemernom počte 5,8 semien, laterálne úbory veľkých a malých rastlín v priemere o 4,3 semien. V úboroch veľkých rastlín bolo od 14 do 125 semien, v úboroch malých rastlín od 10 do 130 semien.

4.4.5 Podiel zdravých a poškodených semien v kvetných úboroch

a) *C. stoebe*

»Z celkového počtu úborov iba 16 úborov *C. stoebe* obsahovalo poškodené semená. Poškodenie semien spôsobil larválny požer *T. virens*. Podiel poškodených semien bol pre malé a veľké rastliny rovnaký (LME, $F_{1,108} = 0,02$, $P = 0,87$), ako aj pre centrálné a laterálne úbory (LME, $F_{1,14} = 1,01$, $P = 0,32$).

b) *C. scabiosa*

»V kvetných úboroch *C. scabiosa* percento poškodených semien stúpalo s počtom lariev *T. colon* v úbore. Podiel poškodených semien bol v úboroch malých a veľkých rastlín rovnaký (LME, $F_{1,28} = 0,01$, $P = 0,91$), ako aj v centrálnych a laterálnych úboroch (LME, $F_{1,28} = 0,01$, $P = 0,90$). Poškodených bolo v priemere 44% semien z centrálnych a

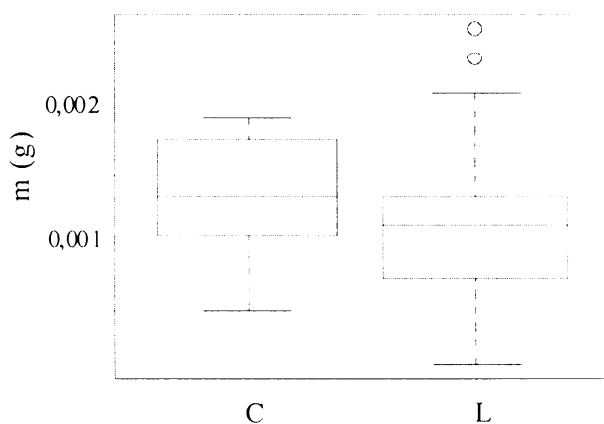
50% semien z laterálnych úborov.

4.4.6 Rozdiely v hmotnosti zdravých a poškodených semien medzi centrálnymi a laterálnymi úbormi veľkých a malých rastlín

a) *C. stoebe*

»Zdravé semená z úborov malých i veľkých rastlín mali rovnakú hmotnosť (LME, $F_{1,108} = 0,24$, $P = 0,62$), ale boli ťažšie v centrálnych než laterálnych úboroch (LME, $F_{1,14} = 8,0$, $P = 0,013$). Celková priemerná hmotnosť semien z jedného centrálného úboru bola 0,043 g a celková priemerná hmotnosť semien z jedného laterálneho úboru bola menšia o 0,012 g, vid' graf č. 9.

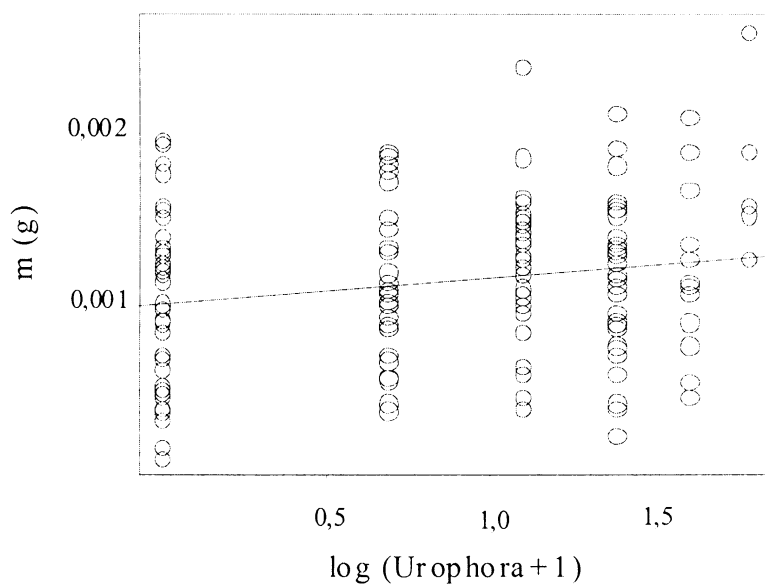
Graf č. 9: Rozdiely v hmotnosti zdravých semien z centrálnych a laterálnych úborov *C. stoebe* (m – hmotnosť zdravých semien; C – centrálny úbor; L – laterálny úbor)



»Odpoveďou na pre-disperznú predáciu bolo mierne zvýšenie hmotnosti zdravých semien v úboroch so zvyšujúcim sa počtom hálok druhov *U. affinis* a *U. quadrifasciata* (LME, $F_{1,109} = 5,4$, $P = 0,02$, $y = 0,001 + 0,00015 \log[x+1]$), čo ilustruje i graf č. 10.

Graf č. 10: Závislosť hmotnosti zdravých semien na počte hálok druhov *U. affinis* a *U. quadrifasciata* v kvetných úboroch *C. stoebe*

(m – hmotnosť zdravých semien; Urophora – počet hálok druhov *U. affinis* a *U. quadrifasciata*)



»Hmotnosť zdravých semien sa nemenila s počtom pupárií *T. virens* v úboroch (LME, $F_{1,109} = 3,6$, $P = 0,06$).

»Rovnako ako počet poškodených semien, ani ich hmotnosť v úboroch malých a veľkých rastlín nebola rozdielna (LME, $F_{1,3} = 0,7$, $P = 0,45$).

b) *C. scabiosa*

»Hmotnosť zdravých semien bola rovnaká v úboroch malých i veľkých rastlín (LME, $F_{1,28} = 0,34$, $P = 0,56$), ako aj v centrálnych a laterálnych úboroch (LME, $F_{1,27} = 0,18$, $P = 0,67$). Celková priemerná hmotnosť zdravých semien v jednom centrálnom úbore bola 0,135 g a v laterálnom úbore 0,113 g.

»Hmotnosť zdravých semien sa nemenila s počtom hálok druhu *Urophora cuspidata* (LME, $F_{1,72} = 0,01$, $P = 0,96$) a ani s počtom pupárií *T. colon* (LME, $F_{1,72} = 2,1$, $P = 0,15$). V kvetných úboroch *C. scabiosa* prítomnosť predátora neovplyvnila hmotnosť zdravých semien, tak ako tomu bolo v prípade *C. stoebe*.

»Hmotnosť poškodených semien v úboroch *C. scabiosa* bola pre malé a veľké rastliny rovnaká (LME, $F_{1,28} = 0,03$, $P = 0,87$), ako aj v centrálnych a laterálnych úboroch (LME, $F_{1,25} = 1,43$, $P = 0,24$), v priemere 0,046 g.

4.4.7 Výsledky testov klíčivosti zdravých a poškodených semien

a) *C. stoebe*

»Zdravé semená z úborov malých i veľkých rastlín mali rovnakú priemernú klíčivosť (LME, $F_{1,104} = 0,9$, $P = 0,32$), ako aj semená z centrálnych a laterálnych úborov (LME, $F_{1,14} = 0,3$, $P = 0,59$). Priemerná klíčivosť zdravých semien bola 53,2%.

b) *C. scabiosa*

»Zdravé semená z úborov malých i veľkých rastlín mali rovnakú priemernú klíčivosť (LME, $F_{1,28} = 0,87$, $P = 0,35$), ako aj semená z centrálnych a laterálnych úborov (LME, $F_{1,27} = 0,15$, $P = 0,69$). Priemerná klíčivosť zdravých semien bola 23,9%.

klíčivosť poškodených semien *C. scabiosa*

»Klíčivosť poškodených nažiek *C. scabiosa* bola testovaná v roku 2004. Bolo otestovaných 1 366 nažiek poškodených larválnym požerom *T. colon*. Z celkového počtu 1 366 poškodených nažiek vyklíčilo iba 6 nažiek (0,44%). Semená poškodené larválnym požerom *T. colon* si nezachovali schopnosť klíčiť.

4.4.8 Rozdiely medzi nenapadnutými a napadnutými kvetnými úbormi v celkovom počte semien, hmotnosti a klíčivosti zdravých semien

a) *C. stoebe*

»Celkový počet semien bol podobný pre nenapadnuté a napadnuté úbory (LME, $F_{1,109} = 0,12$, $P = 0,73$). Priemerný počet semien zo všetkých nenapadnutých úborov bol 30,8 a z napadnutých úborov 30,0.

»Hmotnosť zdravých semien bola podobná pre nenapadnuté a napadnuté úbory

(LME, $F_{1,109} = 3,7$, $P = 0,06$). Priemerná hmotnosť zdravých semien zo všetkých napadnutých úborov bola vyššia len o 0,003 g.

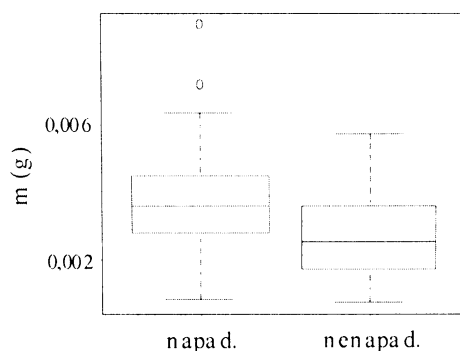
»Účinnosť pôsobenia zástupcov č. Tephritidae v úlohe bioagens som zisťovala porovnaním klíčivosti zdravých semien z nenapadnutých a napadnutých úborov. Klíčivosť semien sa nelíšila medzi nenapadnutými a napadnutými úbormi (52,8% vs. 53,7%) (LME, $F_{1,105} = 0,4$, $P = 0,51$).

b) *C. scabiosa*

»Celkový počet semien bol podobný v nenapadnutých i napadnutých úboroch (LME, $F_{1,81} = 0,01$, $P = 0,97$). Priemerný počet semien zo všetkých nenapadnutých úborov bol 84,8 a z napadnutých úborov 63 semien.

»Nenapadnuté úbory mali významne ľahšie semená než úbory obsahujúce háľku druhu *U. cuspidata* alebo pupárium druhu *T. colon* (LME, $F_{1,72} = 10,9$, $P = 0,0015$). Graf č. 11 porovnáva nenapadnuté a napadnuté úbory v priemernej hmotnosti prepočítanej na jedno semeno.

Graf č. 11: Rozdiel v hmotnosti semien z nenapadnutých a napadnutých úborov *C. scabiosa* (m – hmotnosť jedného semena; napad. – napadnuté úbory; nenapad. – nenapadnuté úbory)



»Klíčivosť bola podobná pre semená z nenapadnutých a napadnutých kvetných úborov (LME, $F_{1,71} = 2,3$, $P = 0,13$). 22,3% bola priemerná klíčivosť semien z nenapadnutých úborov, 24,5% bola priemerná klíčivosť semien z napadnutých kvetných

úborov *C. scabiosa*.

»Prítomnosť Anobiidae neovplyvnila napadnutie vrtulovitými (GLM-b, $\chi^1 = 0,18$, $P = 0,67$). Nepotvrdila sa tak pracovná hypotéza, že širšie spektrum pre-disperzných predátorov a ich vzájomná interšpecifická interakcia v úboroch znamená účinnejšie pôsobenie bioagens.

Tabuľka č. 4 sumarizuje rozdiely v parametroch medzi nenapadnutými a napadnutými úbormi obidvoch hostiteľských rastlín.

Tab. 4 Rozdiel v parametroch medzi nenapadnutými a napadnutými úbormi analyzovanými v roku 2005

<i>C. stoebe</i>	priemerný objem (cm ³)	priemerný počet semien	priemerná hmotnosť zdravých semien (g)	priemerná klíčivosť (%)
Cv_nenapadnuté	0,23	36,25	0,055	66,5
CvP_napadnuté	0,28	33,18	0,047	44,6
Cm_nenapadnuté	0,13	26,40	0,031	52,7
CmP_napadnuté	0,18	29,22	0,039	61,8
Lv_nenapadnuté	0,11	34,30	0,034	48,9
Lv_napadnuté	0,17	31,61	0,035	49,3
Lm_nenapadnuté	0,09	26,15	0,020	42,9
Lm_napadnuté	0,14	25,94	0,031	58,9

<i>C. scabiosa</i>	priemerný objem (cm ³)	priemerný počet semien	priemerná hmotnosť zdravých semien (g)	priemerná klíčivosť (%)
Cv_nenapadnuté	2,47	112,00	0,402	46,4
CvP_napadnuté	1,75	70,43	0,106	27,5
Cm_nenapadnuté	1,89	101,00	0,295	16,0
CmP_napadnuté	1,40	62,23	0,118	20,5
Lv_nenapadnuté	1,41	59,50	0,174	22,7

Lv_napadnuté	1,53	57,61	0,095	27,2
Lm_nenapadnuté	1,09	66,50	0,195	4,2
Lm_napadnuté	1,18	61,81	0,104	22,6

C/L centrálny/laterálny úbor

Cv/Lv centrálny/laterálny úbor z veľkej rastliny

Cm/Lm centrálny/laterálny úbor z malej rastliny

5. DISKUSIA

5.1 Výskyt tephritidov vo vývojových fázach hostiteľskej rastliny

Hostiteľské rastliny *Centaurea stoebe* a *C. scabiosa* majú dlhú dobu kvitnutia, od konca mája až do septembra (Dostál 1989; Kubát et al. 2002). V priebehu tejto doby sa kvetný úbor obidvoch rastlín stáva miestom pre larválny vývoj a prezimovanie háľkotvorných i neháľkotvorných zástupcov č. Tephritidae. Samice tephritidov atakujúcich kvetné úbory synchronizujú ovipozíciu s vývojom kvetného úboru (Rivero-Lynch & Jones 1993).

a) háľkotvorné druhy

Ako vyplýva z výsledkov, sledovaný ontogenetický vývoj tephritidov sa ukázal byť vo vzájomnom vzťahu k fenológii hostiteľskej rastliny. Navyše u vrtulí vytvárajúcich komplex hálok v kvetnom úbore je ovipozícia časovaná v dobe, kedy je larválny vývoj synchronizovaný s receptivitou rastlinných pletív, ktoré sú pozmenené pri tvorbe hálok (Straw 1989b). Príslušná synchronizácia medzi hmyzím atakom a vývojom hostiteľskej rastliny je pre tieto druhy nevyhnutnou, túto synchronizáciu dosahujú výberom kvetného úboru vhodného pre ovipozíciu (Berube 1980).

Prvé generácie háľkotvorných zástupcov (*U. affinis* na hostiteľskej rastline *C. stoebe* a *U. cuspidata* na *C. scabiosa*) sa objavili 11.6. 2005. V tejto dobe sa hostiteľské rastliny nachádzali vo vývojovej fáze kvetných pupeňov. Prvá generácia druhu *U. quadrifasciata* na *C. stoebe* nastúpila o dva týždne neskôr. V tom čase už bola hostiteľská rastlina *C. stoebe* vo vývojovej fáze, kedy boli ešte kvetné pupene zatvorené a dostatočne veľké pre kladúce samice *U. quadrifasciata*. Podľa Harris (2005) vývoj lariev druhu *U. quadrifasciata* vyžaduje úbory napadnuté druhom *U. affinis* alebo opelené kvetné úbory. Z výsledkov mojich pozorovaní ale vyplýva, že háľky druhu *U. quadrifasciata* sa vyskytovali i v úboroch bez prítomnej háľky druhu *U. affinis* (prítomné háľky druhu *U. affinis* nutričný tok do vyvíjajúcich sa úborov nepozastavili) a že druhé generácie samíc *U. quadrifasciata* kladli vajíčka opäť do uzatvorených kvetných pupeňov a nie do kvitnúcich úborov (druhé generácie druhu *U. quadrifasciata* kladú vajíčka do úborov, kde sú prítomné pupárie druhu *U. affinis* alebo využívajú neskôr sa vyvíjajúce úbory, ktorých je ešte na rastline dostatok).

Pozorované druhy vrtulí rodu *Urophora* patria do skupiny háľkotvorných druhov vrtulí. Podľa Freidberg (1984) je väčšina háľkotvorných druhov univoltinná, avšak v niektorých prípadoch je možná existencia druhej a dokonca i tretej generácie (ak majú samice k dispozícii miesto pre kladenie). Podľa Kinkorová (1999) sa imága *U. affinis* objavujú v júni a do roka majú iba jednu generáciu, čo je v súlade s mojimi pozorovaniami. Podľa Wilson & Randall (2003) a Harris (2005) sa môže u amerických a kanadských populácií objaviť i druhá generácia. Imága *U. quadrifasciata* sa tiež objavujú v júni a do roka majú 2 generácie (Kinkorová 1999). Až 2/3 kanadskej populácie *U. quadrifasciata* má druhú generáciu (Myers & Harris 1980; Harris 2005). Imága druhej generácie *U. quadrifasciata* sa objavili začiatkom augusta a využívali neskôr rozkvitajúce laterálne úbory. *U. quadrifasciata* prezimováva v kvetnom úbore ako larva tretieho instaru (Merz 1994). Imága *U. cuspidata* sa začínajú objavovať už na konci mája a majú 1 až 2 generácie do roka (Kinkorová 1999). V roku 2005 druhá generácia nastúpila na konci mesiaca júla.

Aby bolo zabezpečené optimálne množstvo živín pre vyvíjajúce sa larvy, háľkotvorní zástupci napadajú kvetné úbory ešte pred kvitnutím (*U. affinis*, *U. quadrifasciata*, *U. cuspidata*). V tomto období podľa Strawa (1989a) rýchlo rastie neoplozená nažka (achene) a s ňou i kvietok (floreť). Druhé obdobie začína v dobe, kedy sa do oplodnenej nažky ukladajú živiny. V tomto čase už nastupujú neháľkotvorní zástupci.

b) neháľkotvorné druhy

Sledované neháľkotvorné druhy vrtulí (*T. virens* a *T. colon*) sa objavovali až na konci mesiaca jún, vo vývojovej fáze kvitnúcich rastlín. Kinkorová (1999) udáva výskyt obidvoch druhov od mája, u druhu *T. virens* zaznamenáva možné až 2 generácie do roka. V roku 2005 oba druhy mali iba jednu generáciu. Nedá sa vylúčiť, že klimatické faktory neovplyvňujú dobu kvitnutia hostiteľských rastlín a teda následne i výskyt druhých generácií vrtulovitých. Podľa Strawa (1989a) skupina rastlín, ktoré môžu byť pre tribus Terelliinae hostiteľskými je vymedzená veľkosťou úboru a hmotnosťou semien tak, aby rastlina bola schopná vyhovieť potravným nárokom lariev. To by znamenalo, že semien musí byť dostatok a musia byť i dostatočne veľké. S týmto tvrdením ale nekorešponduje skutočnosť, že hostiteľskou rastlinou pre larvy *T. virens* je *C. stoebe* s malými úbormi a s malým počtom malých semien. Na strane druhej, larvy *T. virens* sú malé a semien je v kvetnom úbore vzhľadom k ich veľkosti a početnosti dostatok.

Z uvedeného vyplýva, že samice všetkých sledovaných druhov sú v zmysle terminológie Headrick & Goeden (1994) proovigenné, teda liahnu sa v dobe, kedy sa ich hostiteľská rastlina nachádza vo vývojovom štádiu vhodnom ku kladeniu vajíčiek. Samice ihneď po kopulácii hľadajú vhodné miesto pre ovipozíciu. Ovipozičné chovanie samíc sledovaných vrtulí i larválny vývoj je v súlade s vývojovými fázami hostiteľských rastlín.

5.2 Niektoré aspekty biológie vybraných druhov vrtulovitých

5.2.1 Biológia vrtulovitých

5.2.1.1 Sexuálne chovanie

Sexuálne chovanie sledovaných druhov vrtulovitých zahrňuje množstvo typických prejavov, ktoré sa druh od druhu líšia. Sexuálne chovanie vrtulovitých je úzko späté s krídelnými vzormi a pohybmi, pri ktorých môžu byť produkované akustické signály (Sivinski et al. 2000). Krídelné vzory a pohyby sú podľa Headrick & Goeden (1994) súčasťou dynamického systému zahrňujúceho reprodukčné chovanie a krypsi. U mnohých tephritidov sa tieto špecializované krídelné pohyby objavujú hlavne pri sexuálnom správaní (Sivinski et al. 2000), neboli ale pozorované u jedincov s hyalinnými krídlami. Krídelné vzory a pohyby predstavujú významný spôsob vnútrodruhovej i medzidruhovej komunikácie.

a) hálkotvorné druhy

Krídelné vzory a pohyby boli pozorované u všetkých troch zástupcov rodu *Urophora*, najintenzívnejšie však u druhov *U. affinis* a *U. quadrifasciata*. Všetci uvedení zástupci mali pruhované krídla (vid' obr. 3 v Prílohe 9a, 10a, 12a). Sexuálny dimorfizmus vzorov nebol pozorovaný, na čo upozorňuje i Sivinski et al. (2000) u naprostej väčšiny druhov. U druhu *U. affinis* som pozorovala tieto „wing displays“: „enantion“, „hamation“ a „synchronous supination“ v zmysle terminológie Headrick & Goeden (1994). Podľa Sivinski et al. (2000) jedinci *U. affinis* vykazujú iba „enantion“ a „synchronous supination“. Druh pohybu „hamation“ bol u tohoto druhu pozorovaný po prvýkrát a môže predstavovať akýsi adaptačný mechanizmus k rastline. Jedinci *U. quadrifasciata* predvádzali krídla typicky pre „enantion“, druhy pohybov „lofting“ a „arching“ boli

popísané po prvýkrát. Sivinski et al. (2000) uvádzajú „enantiom“ a „synchronous supination“.

b) neháľkotvorné druhy

U zástupcov rodu *Terellia* neboli krídelné vzory ani pohyby pozorované. Zástupcovia druhu *T. colon* sa vyznačovali sexuálnym dimorfizmom v kresbe krídiel. Tmavé miesta na stigme alebo pozdĺž longitudinálnych žiliek u krídiel samcov *T. colon* však nemali význam. Vysvetlením môže byť ale to, že táto krídelná kresba priťahuje samice alebo umožňuje samcom možnosť zneviditeľniť sa na hostiteľskej rastline. Samci i samice druhu *T. virens* mali krídla hyalinné, ktoré im umožnili splynúť s hostiteľskou rastlinou. Hyalinné krídla sa dajú považovať za odvodený znak.

Vo všetkých piatich prípadoch boli potravné zdroje (kvetné úbory) na hostiteľskej rastline početné. Preto podľa Sivinski et al. (2000) prišlo k voľbe druhej stratégie pri získavaní pohlavného partnera: samci samice hľadajú alebo sa ich snažia prilákať pomocou signálov pôsobiacich na diaľku (sexuálny feromón, akustické signály a podobne). Prvú stratégiu pri hľadaní pohlavného partnera (miesta pre kladenie sú vzácne, obsadia ich samci a vyčkávajú na samice) pozorované vrtule nevyužívali.

Samice zmienených druhov pripravené ku kopulácii lákali sexuálneho partnera zdvihnutím kladielka. U samcov nie je vylúčená produkcia feromónu s funkciou sexuálneho atraktantu (zvlášť u druhov bez „wing patterns“), táto schopnosť nebola pozorovaná a nie je podporená ani schopnosťou samcov rozťahovať abdominálne pleury do tvaru váčkov pumpovaním hemolymfy a tak zväčšovať plochu pre odparovanie sexuálneho feromónu (Headrick & Goeden 1994).

5.2.1.2 Ovipozičné chovanie

výber kvetného úboru vhodného pre kladenie

Samice sledovaných zástupcov č. Tephritidae vyberajú vhodné miesto pre ovipozíciu (Myers & Harris 1980). Jasným príkladom môže byť zasúvanie kladielka samice *U. affinis* medzi zákrovne listene, pričom samica zisťuje veľkosť, pevnosť a hrúbku steny pupeňa. Díaz-Fleischer et al. (2000) popisujú, ako samice tephritidov napadajúcich rastliny z č. Asteraceae zisťujú, či zvolené miesto je vhodné pre ovipozíciu. Rozhodujú o tom: tvar, veľkosť, farba úboru a ďalej chemická stavba a fyzikálna štruktúra vnútra úboru. Dôležitým je predovšetkým tvar a veľkosť kvetného úboru a v menšej miere

i farba. Z pozorovaní je zrejmé, že samci a samice pozorovaných druhov boli menej časté na úboroch malých rastlín *C. stoebe*. Nijak ale nepreferovali úbory malých pred úbormi veľkých rastlín *C. scabiosa*.

preferovaná veľkosť kvetného úboru

Podľa Straw (1989a) existuje pozitívny vzťah medzi veľkosťou kvetného úboru a diverzitou asociovaných tephritidov. V čeľadi Asteraceae uvádza dve periódy, v ktorých je zabezpečené optimálne množstvo živín pre vyvíjajúce sa larvy. V prvej perióde, pred a počas kvitnutia, rastie ešte neoplozená nažka (vajíčko; ovule) a kvietok (floreť). V perióde druhej sa do oplodnenej nažky ukladajú živiny. Počas prvej periódy môžu uplatniť svoju potravnú stratégiu zástupci rodu *Urophora*, kedy larválny požer na kvetnom lôžku alebo mladej nažke vyvolá vznik háľky.

a) háľkotvorné druhy

Z literárnych prameňov (napr. Harris 1980b; Wilson & Randall 2003) je známe, že samice druhov rodu *Urophora* preferujú pre kladenie uzatvorené kvetné úbory (pupene), rastlina je tak napadaná v štádiu intenzívneho rastu kvetného úboru. Kvetný úbor je včas využitý, môže sa vytvoriť háľka ochraňujúca neskoršie pupárium a larva má zabezpečené dostatočné množstvo potravy. Podľa Berube (1980) *U. affinis* a *U. quadrifasciata* sú sympatrickými druhmi s prekrývajúcim sa rozsahom hostiteľských rastlín, behaviorálne a fenologické odlišnosti im umožňujú obývať ten istý biotop (tú istú niku). Z mojich pozorovaní vyplýva, že samice oboch druhov kladú do uzavretých pupenov (0,3 cm v priemere pre *U. affinis*, 0,5 až 0,7 cm je priemerná veľkosť úboru vhodná pre samice *U. quadrifasciata*), čo zodpovedá zisteniam Wilsona & Randalla (2003). Berube (1980) však uvádza, že samica druhu *U. quadrifasciata* kladie už do otvárajúcich sa a otvorených kvetných úborov. Samica *U. cuspidata* kladie do uzatvorených kvetných pupenov, kladenie je tiež podmienené veľkosťou úborov.

b) neháľkotvorné druhy

Samice *T. virens* a *T. colon* kladú vajíčka do kvitnúcich kvetných úborov a larvy sa tak môžu živiť nažkami, do ktorých prúdia živiny nutné pre vznik plno vyvinutého semena. Spočiatku sa usadia v jednej nažke, ak ju spotrebujú, tak následne atakujú susediace nažky. Nažky sa dajú kategorizovať podľa toho, koľko percent objemu nažky bolo skonzumované larvou, vid' obr. 1 – 5 v Prílohe 8b. Potravné nároky larvy sú podmienené

veľkosťou úboru, objem úboru koreluje s počtom semien. Toto kritérium spĺňajú kvetné úbory *C. scabiosa*, v priemere až 50% úborov obsahuje spravidla 1 pupárium. Opačná je situácia u druhu *T. virens* v kvetných úboroch *C. stoebe*. Druh *T. virens* sa vyskytoval iba v 10% úborov. Jedným z možných vysvetlení môže byť to, že úbory *C. stoebe* nie sú dostatočne veľké pre larvy *T. virens*, obsahujú málo semien a neposkytujú tak dostatočnú výživu pre larvy, ako už bolo spomínané vyššie.

d'alsie faktory ovplyvňujúce výber úboru

Pri výbere miesta pre kladenie úlohu nezohráva iba veľkosť kvetného úboru. Samice sú schopné rozpoznať prítomnosť ostatných lariev či pupárií v úbore (napr. Basov & Nartshuk 1996; Lang et al. 2003). Napomáhajú im pritom senzily rozmiestnené na aculeu, hlavne však na špičke. Samica pomocou kladielka s prítomnými mechanosenzilami a chemosenzilami (Kinkorová & Jokeš 1997) skúma d'alsie kvality úboru, ako sú napríklad tvar a veľkosť úboru či hrúbka steny pupeňa. Basov & Nartshuk (1996) na kladielku rozlišujú senzily s mechanoreceptívnou (povaha substrátu) a chemoreceptívnou funkciou (kvalita zdroja a obsadenosť priestoru tephritidmi a inými pre-disperznými predátormi), ktoré pomáhajú pri voľbe úboru vhodného pre kladenie (získavanie informácií o úbore).

Podľa výsledkov sa ako logická javí prítomnosť chemosenzíl na kladielku háľkotvorných druhov, aby zistili prítomnosť iných druhov v kvetnom úbore. Podľa štúdie z elektroskenovacej mikroskopie bol sledovaný menší počet chemosenzíl na kladielku samíc rodu *Terellia*, ktoré majú výhodu feromónového značenia. Prítomnosti, druhu a charakteru senzíl na kladielku samíc sledovaných druhov je potrebné venovať sa v samostatnej štúdií.

dĺžka, tvar a spôsob prenikania aculeu pod zákrovne listene

Ak samica po kopulácii v krátkom čase vybrala vhodný kvetný úbor, bezprostredne kladla. Pri tomto procese je dôležitá dĺžka, tvar a spôsob prenikania aculeu pod zákrovne listene. Zwölfer (1983) in Díaz-Fleischer et al. (2000) podáva príklad vzťahu dĺžky aculeu k depozícii vajíciek, poukazuje ďalej na silnú pozitívnu koreláciu medzi veľkosťou kvetného úboru a dĺžkou aculeu samíc rodu *Urophora*, ktoré do nich kladú. Morfologické črty aculeu sú vo vzájomnom vzťahu k vlastnostiam hostiteľskej rastliny, napr. špička aculeu je užšia s ostrejším uhlom, ak aculeus preniká hrubým povrchom vybranej rastlinnej časti (Díaz-Fleischer et al. 2000). Môže sa jednať o morfológiu adaptáciu aculeu vo vzťahu ku kvetnému úboru.

Basov & Nartshuk (1996) rozlišujú prepichujúce (piercing), prerezávajúce (cutting) a prenikajúce (penetrating) kladielko bez porušenia okolitých pletív. Kladielko rodu *Urophora* klasifikujú autori ako prepichujúce a kladielko rodu *Terellia* ako prerezávajúce. Z pozorovaní ovipozičného chovania vyplýva, že samica druhu *U. affinis* kladielko zasúva medzi zákrovne listene, má prenikajúci typ kladielka. Samica *U. quadrifasciata* však prepichuje stenu pupeňa, tak ako samica *U. cuspidata*. Do kvetných úborov *C. stoebe* môže postupne klásť viac samíc (hlavne *U. affinis*), v jednom úbore sa vyvíjajú larvy rôznych instarov a teda rôzne veľké larvy *U. affinis* spolu s larvami *U. quadrifasciata* a larvami *T. virens*. Podľa tvaru špičky aculeu samice *T. virens* sa dá súdiť, že sa jedná o prenikajúci typ kladielka, v prípade *T. colon* taktiež o prenikajúci typ aculeu. Poškodené zákrovne listene v kvetných úboroch *C. stoebe* a *C. scabiosa* spôsobuje prienik kladielka samíc *U. quadrifasciata* a *U. cuspidata*.

5.2.1.3 Postovipozičné chovanie

Samice *T. virens* sa po kladení zdržovali po dobu asi 10 minút na kvetnom úbore a pravdepodobne feromónovo značili príslušný úbor. Ako uvádza Wilson & Randall (2003), samica *T. virens* tak znemožňuje kladenie ostatným samiciam a teda ak je v úbore prítomných viac lariev *T. virens*, pravdepodobne sú od jednej samice. Rovnako sa po kladení na kvetnom úbore zdržovali i samice *T. colon* a pravdepodobne uvoľňovali značkovací feromón. Feromónové značenie hostiteľskej rastliny uvoľňovaním „host-marking pheromone“ je známe hlavne u druhov frugivorných. Díaz-Fleischer et al. (2000) uvádzajú tento jav ale i u nefrugivorných zástupcov *Tephritis bardanae* (Schrank, 1803), *Chaetorellia australis* Hering, 1940, a *Terellia ruficauda* (Fabricius, 1794). Oblasť feromónového značenia u nefrugivorných druhov je málo známa a feromónové značenie u týchto zástupcov nie je vylúčené. Bol poskytnutý morfológický dôkaz prítomnosti feromónových žliaz u druhov *U. quadrifasciata* a *U. affinis* (Berube & Zacharuk 1984 in Rieder et al. 2001).

5.2.1.4 Stret dvoch samcov

Samci sledovaných druhov využívali každú možnosť ku kopulácii, dosť často aj s jedincom rovnakého pohlavia. Ako uvádza Harris (2005), zástupci druhov *U. affinis* a *U. quadrifasciata* majú problém podeliť sa o hostiteľskú rastlinu i napriek vysokej početnosti potravinových zdrojov a samci majú snahu kopulovať s akýmkoľvek vhodne veľkým a pohybujúcim sa objektom. Vzhľadom k vysokému počtu samcov vyskytujúcich

sa na rastline sa dá hovoriť aj o prejavoch teritoriálneho chovania. V konkurenčných bojoch víťazili samci *U. quadrifasciata* nad samcami *U. affinis*. Samci *U. quadrifasciata* sú menší, ale využívajú plochy krídiel a špecifických krídelných vzorov a pohybov.

5.2.2 Mimikry

fytomiméza

Kresba a sfarbenie krídelnej žilnatiny vrtulí druhu *U. affinis* sa pripodobňuje farbe a kresbe zákrovných listeňov hostiteľskej rastliny *C. stoebe*. Vďaka tomuto fenoménu sa samica stáva pri kladení neviditeľnou pre potenciálneho predátora a je tak účinne chránená pri kladení. Samica kladie vajíčka medzi zákrovne listene, kvetný úbor je ešte vo forme pupeňa. Tým skôr sa môže uplatniť kryptické sfarbenie. Kresba je zreteľná už aj na pupeni. Ďalším možným vysvetlením môže byť aj to, že samica *U. affinis* sa snaží zneviditeľniť pred samicami *U. quadrifasciata*, naklást' čo najviac vajíčiek do úboru, a tým obsadiť priestor. Avšak zaujímavým je vysvetlenie Berubeho (1980), ktorý predpokladá, že v dobe, kedy sa liahnu diapauzujúci dospelci oboch druhov, kvetné úbory nevädzi sú v tej fázi vývoja, ktorá je vhodná len pre infestáciu úborov druhom *U. affinis*. To by vysvetľovalo skutočnosť, že v kvetných úboroch nachádzame háľky tohoto druhu vo veľkom počte – teda v dôsledku infestácie druhom *U. affinis* sa zastavuje rast pupeňov (pozastavený nutričný tok) a veľkosť úborov je vhodná pre kladúce samice *U. quadrifasciata*. Z toho jasne vyplýva, že *U. affinis* by sa nepotrebovala zneviditeľňovať pred *U. quadrifasciata*.

Pupárium druhu *U. quadrifasciata* je v nažke, háľka je hladká, tenkostenná. Jediným spôsobom (ak zlyhá mechanická ochrana háľky v podobe tvrdej lignifikovanej háľky) je teda zneviditeľniť háľku medzi ostatnými nažkami. Kvetný úbor býva spravidla obsadený (vzhľadom k parametrom kvetného úboru) háľkami druhu *U. affinis*, pre inak štrukturované háľky *U. quadrifasciata* by inak v úbore nebol priestor.

batesiánske mimikry

Pavúci sú jedným z významných predátorov vrtulí. Mather & Roitberg (1987) a Greene et al. (1987) sa vo svojich prácach venovali štúdiu interakcií medzi zástupcami vrtulovitých a pavúkmi z č. Salticidae. V oboch prípadoch bola v pokusoch použitá i *Musca domestica* Linnaeus, 1758, ktorej krídla kvôli podobnému tvaru a veľkosti boli transplantované vrtuliam. Krídla ale postrádali krídelné vzory typické pre *Zonosematta vittigera* Coquillett, 1899, a preto boli pavúkmi napádané. Mather & Roitberg (1987) zisťovali frekvenciu napadnutia vrtule predátorom – tá sa ukázala nižšia v prípade

špecifickej kresby a pohybov krídiel. Túto skutočnosť podporuje i zistenie, že pavúci sú teritoriálni a pri stretnutí s jedincom rovnakého druhu sa dávajú na ústup. Vrtulovití a skákavky žijú v podobných biotopoch. Greene et al. (1987) svojimi pokusmi s druhom *Zonosemata vittigera* Coquillett, 1899, potvrdili dôležitosť kresby krídiel a charakteristických krídelných pohybov, vďaka ktorým sa úspešne vyhýbajú pavúkom, ale nie ďalším predátorom (modlivky, ploštice, jašterice). Batesiánske mimikry u sledovaného druhu *U. quadrifasciata* by sa dali vysvetliť ako možný mechanizmus vyhnutia sa predácii a zároveň využitia svojej podobnosti s predátorom na výhru v konkurenčnom boji s druhom *U. affinis* o miesto na rastline (anti-predačný a predačný mechanizmus).

5.3 Pre-disperzní predátori a spôsob poškodenia hostiteľskej rastliny

Kvetný úbor sa môže stať tým miestom na rastline, v ktorom sa môže vyskytovať viac druhov vrtulí, ich parazitoidov a ďalší pre-disperzní predátori. Dôležité sú preto vzájomné interšpecifické a intrašpecifické interakcie medzi nimi a schopnosť čo najviac využiť kvetný úbor, ale zároveň zachovať zdroje aj pre ďalšie generácie.

5.3.1 Tephritidae

Pri rozbore kvetných úborov obidvoch rastlinných druhov prevažovali pupáriá a háľky vrtulí.

a) *C. stoebe*

Samica *U. affinis* kládla až 120 vajíčiek behom 3 týždňov, kládla ich v skupinách (1 až 5 vajíčiek) medzi kvety, tak ako to opísali i Wilson & Randal (2003). Ako je známe, niektoré fytofágne druhy sú schopné prispôsobiť množstvo nakladených vajíčiek k objemu kvetného úboru (Zwölfer 1987). Samica *U. quadrifasciata* kládla v priemere 2 vajíčka do úboru. Podľa Headrick & Goeden (1994) kladú vrtulovití zo skupiny nefrugivorných, kam patria i sledované druhy, do úboru buď 1 alebo 2 až 16 vajíčiek. Počet depozitovaných vajíčiek sa môže meniť i behom sezóny – početnosť znášky môže narastať s tým, ako sa úbory vhodné ku kladeniu stávajú ku koncu sezóny vzácnejšími. Samica *U. quadrifasciata* kladie menej vajíčiek – kladie totiž v dobe, kedy sa v úbore už vyvíjajú háľky druhu *U. affinis*. Vysoký počet nakladených vajíčiek *U. affinis* môže byť reakciou na vyššiu mieru parazitácie hálok tohoto druhu.

Zaujímavým objektom k štúdiu sa stali medzidruhové interakcie medzi druhmi *U. affinis* a *U. quadrifasciata* v úboroch nevädze metlinatej. Fitt (1989) popisuje interakciu medzi týmito dvoma druhmi na nevädzi *Centaurea diffusa*. Oba druhy sa vyskytujú i v úboroch *C. stoebe* a patria do skupiny so spomínaným skorým atakom („early attack“, Straw (1989a)), samice kladú vajíčka do vyvíjajúcich sa kvetných úborov, do pupeňov. Životná stratégia je podobná, líši sa len v odlišnom čase určenom pre ovipozíciu, ako už bolo vyššie spomínané. Ako prvý nastupuje druh *U. affinis*, po nej s časovým oneskorením druh *U. quadrifasciata*. Háľky druhu *U. affinis* pozastavujú nutričný tok od vyvíjajúcich sa nažiek na rozdiel od hálok *U. quadrifasciata* (Wilson & Randall 2003). Podľa Harris (1980a) však nutričný tok pozastavujú obe a výsledná produkcia semien je ovplyvnená rovnako v napadnutých ako aj v nenapadnutých kvetných úboroch a háľky atrahujú výživné látky do kvetného úboru na úkor počtu ostatných laterálnych úborov. Z pozorovaní uvedených v kapitole 4.4.6 vyplýva, že početné háľky druhu *U. affinis* nepozastavujú nutričný tok do vyvíjajúcich sa nažiek a ostatných laterálnych úborov, semená v úbore nie sú vyľahčované (bez hmotnostného úbytku) a neklesá počet laterálnych úborov na rastline. Larvy druhu *U. quadrifasciata* boli zistené neskôr, v úbore zostávalo ešte dost' potravných zdrojov pre ich vývoj.

Pre optimálny vývoj larvy *T. virens* bolo najvýhodnejšie, ak v úbore neboli žiadne háľky uvedených dvoch druhov, spôsobila úbytok semien, nijako ale neovplyvnila ich kvalitu. Jej larvy však boli súčasne prítomné aj v úboroch s háľkami *U. affinis* a *U. quadrifasciata*. Woods (2002) uvádza pre americké populácie tohto druhu, že larvy *T. virens* sú často prítomné jednotlivo v úboroch *C. stoebe*. Pozorovania ale potvrdzujú zistenie Wilsona & Randalla (2003), že 2 až niekoľko lariev môžu infestovať kvetný úbor. Vtedy je vyššia šanca, že bude ich prítomnosť podstatne ovplyvňovať počet semien v úbore. Vyššie uvedené výsledky potvrdzujú pracovnú hypotézu, že širšie spektrum pre-disperzných predátorov a ich vzájomná interšpecifická interakcia znamená účinnejšie pôsobenie bioagens.

b) *C. scabiosa*

Analogicky funguje aj stratégia sledovaných dvoch druhov *U. cuspidata* a *T. colon* v úboroch *C. scabiosa*. Jedinci *T. colon* boli v roku 2004 i 2005 početnejší v úboroch *C. scabiosa* ako jedinci *U. cuspidata*, čo sa ukázalo aj v počte pupárií *T. colon* (to ale nemusí byť ani počtom jedincov, ani počtom nakladených vajíčiek, ale schopnosťou prežívať a zaistiť si priestor v kvetnom úbore). Tieto dva druhy spoločne ani každý zvlášť

neboli inými autormi detailne študované, a tak nie je možné zistené poznatky porovnať s literárnymi údajmi.

U zástupcov č. Tephritidae boli sledované niektoré aspekty životných stratégií háľkotvorných a neháľkotvorných druhov. Boli už spomínané spôsoby poškodenia hostiteľskej rastliny (tvorba háľky alebo požer semien), zaujímavým sa pre ďalšie štúdium javia rozdiely v povrchoch pupárií háľkotvorných a neháľkotvorných druhov. Všetci zástupci rodu *Urophora* mali pupárium hladké (viď obrázky pupárií v Prílohách 9b, 10b, 12b) a neháľkotvorné druhy mali pupárium výrazne povrchovo štruktúrované (viď obrázky pupárií v Prílohách 11b a 13b). Pravdepodobne povrch pupária korešponduje s tým, či je uložené v háľke alebo je uložené v zámotku z páperu. Práve páper zostávajúci po zožraných semenách v okolí pupária, jeho hrúbka a štruktúra by mohli zodpovedať povrchovým štruktúram pupária v podobe vystupujúcich obkružujúcich línií (Kinkorová pers. comm.).

5.3.2 Ostatní pre-disperzní predátori semien *C. stoebe* L. a *C. scabiosa* L.

Kvetný úbor je miestom nielen pre vývoj tephritidov a ich parazitoidov, ale i ďalších druhov pre-disperzných predátorov ako napr. červotočov a bejlmoriek. V súčasnej literatúre sú študované vzájomné interakcie hlavne medzi vrtulovitými a nosatcami, ale prevažne na iných hostiteľských rastlinách (napr. *C. diffusa*). Ako príklad silných interakcií je vzťah medzi druhmi nosatcov a larvami rodu *Urophora* študovaný v úboroch bodliakov (Fitt 1989), podmienkou tu ale zostáva zachovať potravné zdroje aj ďalším generáciám. V úboroch hostiteľských rastlín neboli nachádzané larvy nosatcov, tak, ako je to v úboroch rastlín nevädzí v Severnej Amerike a Kanade (napr. Wilson & Randall 2003).

Na prvý pohľad sa ako významné javilo napadnutie úborov *C. scabiosa* larvami červotočov (Coleoptera: Anobiidae). Prítomnosť lariev červotočov neovplyvnila napadnutie vrtulovitými, nezvyšovalo sa teda pôsobenie bioagens. Larvy červotočov nie sú popisované z kvetných úborov rastlín *C. scabiosa* (Campobasso et al. 1999), boli zaznamenané v úboroch iných druhov nevädzí (napr. *Lasioderma serricorne* (F.) v úboroch *C. diffusa* Lam. a *C. jacea* (L.)). Bol odsledovaný spôsob poškodenia kvetného úboru a nažky vrtulovitými a larvami červotočov. Larvy červotočov začínajú požer smerom od dolnej časti nažky k páperu, vrtule od vzrastného vrcholu – podľa koncentrácie

výživných látok v nažke. Rovnako ako larvy vrtulí, i larvy červotočov poškodujú i pletivá kvetného lôžka.

5.3.3 Parazitoidi

Schopnosť formovať háľky je úspešnou životnou stratégiou fytofágneho hmyzu, nebolo ale potvrdené, že háľky poskytujú účinnejšiu ochranu endofytickým herbivorom od parazitoidov (Hawkins 1988). Z výsledkov mojich pozorovaní vyplynulo, že parazitoidi boli častejší z kvetných úboroch *C. stoebe* za prítomnosti hálok druhu *U. affinis*. Háľky teda neposkytli larvám a kuklám vrtulí dostatočnú ochranu pred parazitoidmi. Parazitovaných bolo do 20% kvetných úborov *C. stoebe* a maximálne do 7% úborov *C. scabiosa*. Freidberg (1984) uvádza až 50% parazitáciu a poukazuje na zistenie, že v hálkach tephritidov sa vyvíja viac ako jeden druh parazitoida, čo je v súlade aj s mojimi výsledkami. Vyššie ohrozenie parazitoidmi môže byť v úboroch malých (úbory *C. stoebe*), záleží ale pravdepodobne na dĺžke kladielka parazitoidov.

5.4 Vplyv zástupcov č. Tephritidae na reprodukčnú schopnosť hostiteľských rastlín

5.4.1 Miera napadnutia úborov vrtulovitými

Podiel napadnutých úborov sa zvyšoval počas sezóny s počtom samíc pripravených ku kladeniu. Úlohu zohrala dĺžka doby kvitnutia a vývojová fáza hostiteľských rastlín, postupný rast a vývoj ďalších laterálnych úborov a výskyt druhých generácií vrtulí.

Vo všetkých kategóriách bol podiel napadnutých úborov 60% a viac (až 93% poškodených centrálnych úborov z veľkých rastlín *C. scabiosa*), vid'. Tab. 3 v kapitole 4.4.1. Na začiatku sezóny sa zvyšoval počet samíc pripravených ku kladeniu (v čase postupne samice druhu *U. affinis*, *U. quadrifasciata*, *T. virens* a na *C. scabiosa* postupne samice druhov *U. cuspidata* a *T. colon*), ich výskyt bol v súlade s fenologickou fázou rastliny, ale vrtuliam bolo v zásade jedno, či atakovali úbor centrálny alebo úbor laterálny, malý alebo veľký vrámci malej alebo veľkej rastliny. Ak bol zdroj (kvetný úbor) dostupný, využili ho. Samice uvedených druhov teda využívali dostupné zdroje, kládli do úborov v optimálnom štádiu vývoja.

5.4.2 Preferencia úborov malých alebo veľkých rastlín vrtulovitými a rozdiely v objeme centrálnych a laterálnych úborov malých a veľkých rastlín

U mnohých rastlinných druhov je trend vo vzrastajúcej druhovej bohatosti s narastajúcou veľkosťou hostiteľských rastlín. Väčšie rastliny sú lepším cieľom pre herbivorov, poskytujú viac možností pre prípadnú kolonizáciu (Zwölfer 1987). Veľkosť hostiteľskej rastliny môže ovplyvniť to, ako sú herbivori špecializovaní a ako kolonizujú hostiteľskú rastlinu v jej rastovej fáze. Malé rastliny *C. stoebe* i *C. scabiosa* mali 4x až 5x menej laterálnych úborov ako veľké rastliny.

Veľkosť kvetného úboru môže ovplyvňovať počet prítomných pre-disperzných predátorov. Nemusí to ale znamenať diverzitu druhov, ale naopak počet lariev jedného druhu (napr. početné háľky druhu *U. affinis*). Väčšie kvetné úbory sú využívané väčším počtom jedincov, ale spravidla nie viacerými druhmi (Zwölfer 1987).

a) *C. stoebe*

Úbory veľkých rastlín *C. stoebe* mali väčší objem (vždy bol väčší centrálny úbor), ktorý pozitívne koreloval s počtom semien v kvetnom úbore. Semená predstavujú koncentrovaný zdroj proteínov a minerálov, ktoré môžu byť využívané hlavne hmyzími druhmi (Fenner et al. 2002). Čím bol úbor väčší, mal viac semien, tým viac lariev sa mohlo v kvetnom úbore vyvíjať. Preferencia väčšieho kvetného úboru znamená viac dostupnej potravy. Vrtulovití preferovali úbory veľkých rastlín a ich počet v kvetnom úbore sa menil s počtom laterálnych úborov na rastline.

b) *C. scabiosa*

V prípade *C. scabiosa* vrtulovití ale nijak nepreferovali úbory veľkých pred úbormi malých rastlín a ich počet nijak nezávisel na počte laterálnych úborov na rastline. Čím bola rastlina väčšia, tým menej boli obsadené centrálné kvetenstvá (vyjadrené počtom pupárií *T. colon* v úbore). Pri mojich zisteniach ale neboli štatisticky významné rozdiely v objeme úborov malých a veľkých rastlín, vždy bol ale väčší centrálny úbor.

5.4.3 Celkový počet semien, podiel zdravých a poškodených semien v kvetných úboroch

a) *C. stoebe*

Keďže počet semien v úboroch *C. stoebe* pozitívne koreloval s objemom úboru, malé rastliny mali v úboroch menej semien. Celkový počet semien bol ale rovnaký pre centrálnu a laterálnu úbor. Zaujímavé ale je, že podiel poškodených semien v napadnutých úboroch malých a veľkých rastlín bol rovnaký, tak ako i pre centrálnu a laterálnu úbor. Ako sa dá teda vysvetliť skutočnosť, že vrtulovití preferovali úbory veľkých rastlín, ale konečný počet poškodených semien bol rovnaký v úboroch malých i veľkých rastlín? Preferencia úborov veľkých rastlín nemusí ešte zaručiť prežívanie lariev vrámci úboru. Ďalším možným vysvetlením môže byť to, že s postupným kvitnutím a dozrievaním laterálnych úborov stúpa počet jedincov a ich pomerné zastúpenie sa vyrovná v úboroch malých i veľkých rastlín.

b) *C. scabiosa*

Celkový počet semien v centrálnych alebo laterálnych úboroch veľkých alebo malých rastlín bol rovnaký. Percento poškodených semien stúpalo s počtom lariev *T. colon* v kvetných úboroch, podiel poškodených semien bol ale rovnaký v centrálnych a laterálnych úboroch veľkých a malých rastlín. Vysvetlenie môže byť rovnaké ako v prípade *C. stoebe* – rozhodujúcimi faktormi sú dĺžka doby kvitnutia hostiteľskej rastliny, postupné kvitnutie laterálnych úborov a prekryv generácií vtulovitých.

5.4.4 Rozdiely v hmotnosti zdravých a poškodených semien medzi centrálnymi a laterálnymi úbormi veľkých a malých rastlín

Rozdiel medzi malými a veľkými rastlinami, centrálnymi a laterálnymi úbormi nebol ani v hmotnosti zdravých a poškodených semien. Výnimku predstavovali zdravé semená centrálnych úborov *C. stoebe*, ktoré boli ťažšie ako zdravé semená z laterálnych úborov.

a) *C. stoebe*

Hmotnosti zdravých semien sa nemenili v dôsledku prítomnosti lariev neháľkotvorného druhu *T. virens*. V prípade, ak boli v úbore prítomné háľky druhov *U. affinis* a *U. quadrifasciata*, hmotnosť zdravých semien sa mierne zvyšovala. Dá sa to vysvetliť tým, že rastlina investovala energiu do zdravých semien. Tento mechanizmus môže

predstavovať adaptívnu zmenu smerovania rastlinných zdrojov ako odpoveď na pre-disperznú predáciu. Zvyšovaním hmotnosti zdravých semien rastlina udržuje kvalitu semien aj napriek vysokej intenzite predácie semien.

Ak je v úbore prítomná háľka druhu *U. affinis*, rastlina ju vyživuje na úkor ostatných rastlinných pletív (Harris 2005). Podľa Harris (2005) háľka druhu *U. quadrifasciata* nezvyšuje import asimilátov do atakovaných úborov. Pupene sú vytvárané v čase ataku vrtulí, dostupné výživné látky sú tie, ktoré sú určené k formácii semena a doplňovaniu koreňových zásob (Harris 2005). Z mojich pozorovaní vyplýva, že semená neboli nedovyvinuté kvôli prítomnej háľke, prítomnosť hálok teda nepozastavila nutričný tok do vyvíjajúcich sa semien a laterálnych úborov, ako je všeobecne známe (napr. Wilson & Randall 2003; Harris 2005).

b) *C. scabiosa*

V úboroch *C. scabiosa* prítomnosť háľky druhu *U. cuspidata* nevedla k zvyšovaniu hmotnosti zdravých semien a hmotnosť zdravých semien sa nemenila ani v dôsledku prítomnosti lariev neháľkotvorného druhu *T. colon*. Miera predácie bola pravdepodobne pre rastlinu nízka, a preto nepotrebovala smerovať viac živín do zdravých nažiek.

5.4.5 Klíčivosť zdravých a poškodených semien

Priemerná klíčivosť zdravých semien obidvoch druhov sa nelíšila medzi centrálnymi a laterálnymi úbormi, ani medzi úbormi z malých a veľkých rastlín. Harris (1980a) udáva, že klíčivosť zdravých semien *C. stoebe* nebola ovplyvnená prítomnosťou háľkotvorných vrtulí *U. affinis* a *U. quadrifasciata*, bola 92%, čo je hodnota porovnateľná s klíčivosťou zdravých semien z úborov bez háľky (hálok). Rastlina udržuje kvalitu semien (klíčivosť), aj keď je ich počet znížený pôsobením pre-disperzného predátora.

Semená *C. scabiosa* poškodené požerom si nezachovali schopnosť klíčiť. Nezáležalo na tom, v ktorej časti bolo semeno poškodené a koľko percent objemu semena bolo zožraného – semená nevyklíčili. V tomto smere by sa dalo hovoriť o účinnosti vrtulovitých ako bioagens – mierne redukovujú počet semien, tie neklíčia a rastlina by mala obmedzenú schopnosť šíriť sa. V úbore ale zostáva dostatočné množstvo zdravých semien so zachovalou schopnosťou vyklíčiť.

5.4.6 Rozdiely medzi nenapadnutými a napadnutými kvetnými úborami

Celkový počet semien, hmotnosť zdravých semien a priemerná klíčivosť nebola odlišná pre nenapadnuté a napadnuté kvetné úbory *C. stoebe* ani *C. scabiosa*. Larvy vrtulí teda pôsobia na semeno priamo – požerom alebo prítomnosťou háľky v úbore, nenarušujú ale tok asimilátov do vyvíjajúcich sa nažiek. Toto tvrdenie je protikladom k dobre známym príkladom z literatúry. Podľa Harris (1980a) háľkotvorné druhy vrtulí môžu odkloniť smer živín od vyvíjajúcich sa nažiek i ostatných laterálnych úborov do háľky. Pozastavený nutričný tok tak vplyva na počet, hmotnosť (semená sú vyľahčované – hmotnostný úbytok) a klíčivosť semien, rovnako aj na vývoj ďalších laterálnych úborov a celkový rast rastliny.

Interakcia fytofágov s rastlinami je do značnej miery dynamický proces, v ktorom významnú úlohu tiež zohrávajú stresové reakcie postihnutých rastlín. K zrýchleniu syntézy dochádza nielen v narušenom orgáne, ale i v ostatných častiach rastliny, ktoré narušené neboli (Gloser & Prášil 1998). U úborov napadnutých rastlín nie je výnimkou, že sa pôsobeniu herbivora bránia práve zvýšením životaschopnosti zostávajúcich zdravých semien. O tom svedčí i fakt, že nenapadnuté úbory *C. scabiosa* mali významne ľahšie semená než úbory napadnuté. Ak je teda prítomné pupárium druhu *T. colon* alebo háľka druhu *U. cuspidata*, znamená to, že rastlina energiu smeruje do zdravých nažiek.

5.4.7 Posúdenie využiteľnosti vrtulovitých pri biologickej ochrane

Druhy rodu *Urophora* (všetci zástupci sú háľkotvorní) patria k najčastejšie a najúspešnejšie využívaným druhom vo svete pri obmedzovaní šírenia nevädzí. Z údajov z literatúry je známe, že jedným z vôbec najúspešnejších zásahov v histórii biologickej ochrany s využitím zástupcov č. vrtulovitých bolo obmedzenie šírenia nevädze *Centaurea diffusa* v USA a Kanade. Ako bioagens boli introdukovaní jedinci druhov *U. affinis* a *U. quadrifasciata* a plocha zamorená nevädzou bola za 5 rokov obmedzená na 1/3 pôvodnej rozlohy, pričom výskum a vypúšťanie bolo 6x lacnejšie ako chemický zásah (Kelleher & Hulme 1984). Podobých výsledkov bolo dosiahnutých i u nevädze *C. stoebe* (Harris 1980a). Harris (1980a) však poukazuje na to, že počet formovaných hálok oboma druhmi je stále menší ako požadovaný počet na kompletnú deštrukciu semien, je preto potreba ďalších bioagens. Wilson & Randall (2003) však uvádzajú 95% redukciu produkcie semien kombináciou dvoch bioagens *U. affinis* a *U. quadrifasciata*.

Z pozorovaní vyplýva, že v našich podmienkach by účinnejším bioagens bola *U. affinis*, zatiaľ čo v USA je to *U. quadrifasciata*. Je ale dosť nepravdepodobné, že by *U. affinis* úplne nahradila *U. quadrifasciata*. Tá má do roka až dve generácie a silnú

schopnosť šíriť sa. Ak mnohonásobní predátori semien sú rozptýlení v jednom úbore, redukujú celkový počet semien menej, ako keby boli rozptýlení jednotlivito medzi viacerými úbormi (Rieder et al. 2001). Na základe porovnania mojich výsledkov s výsledkami zahraničných autorov a s úspechmi realizovaných programov je možné súdiť, že možnosť využitia háľkotvorných (i neháľkotvorných) druhov nie je v našich podmienkach príliš perspektívne. Nažky, ktoré zostávajú v kvetnom úbore majú zachovanú klíčivosť a rastlina na prítomnosť predátora reaguje zvýšením životaschopnosti zostávajúcich zdravých semien v kvetnom úbore.

6. ZHRNUTIE

Práca rozširuje základné znalosti o piatich druhoch vrtulovitých, poznatky o ich hostiteľských rastlinách a ich vzájomných interakciách. Tieto výsledky obohacujú už známe údaje o u nás pomerne málo známých druhoch vrtulovitých. Najdôležitejšie výsledky uvedené v práci možno zhrnúť takto:

6.1 Pre-disperzní predátori semien *C. stoebe* a *C. scabiosa* a niektoré vybrané aspekty biológie vybraných zástupcov č. Tephritidae

- » Zistila som druhové spektrum a počet hmyzích druhov vyskytujúcich sa v úboroch nevädze metlinatej *Centaurea stoebe* L. a nevädze hlaváčovitej *C. scabiosa* L. na lokalitách Motol a Prokopské údolí: zástupci čeľadí Tephritidae (Diptera), Cecidomyiidae (Diptera), Anobiidae (Coleoptera) a parazitoidi z nadčeľadí Cynipoidea, Chalcidoidea a Ichneumonoidea (Hymenoptera).
- » V práci sú uvedené niektoré nové poznatky rozširujúce znalosti bionómie u piatich druhov č. Tephritidae: hálkotvorných druhov *Urophora affinis*, *U. quadrifasciata*, *U. cuspidata* a nehálkotvorných zástupcov *Terellia virens* a *T. colon*.
- » Zaznamenala som dobu výskytu a počet generácií týchto zástupcov. Ich výskyt, ovipozičné chovanie samíc i larválny vývoj je v súlade s vývojovými fázami hostiteľských rastlín.
- » Po prvýkrát bola u druhu *U. affinis* pozorovaná „hamation“ a u druhu *U. quadrifasciata* „lofting“ a „arching“ ako špecifické krídelné pohyby. Potvrdilo sa, že druhy s hyalinnými krídlami nevykazovali špecifické krídelné pohyby.
- » Samice sledovaných druhov sú proovigenné a dôležitým kritériom pri výbere vhodného úboru pre kladenie bol predovšetkým tvar a veľkosť kvetného úboru. K tomu bola prispôsobená i dĺžka, tvar a spôsob prenikania aculeu pod zákrovne listene – zistila som spôsob kladenia vajíčiek samicami.
- » U druhu *T. virens* som potvrdila, že samica po ovipozícii feromónovo značí zákrovne listene a listy.
- » Bola popísaná fyto miméza (krytické sfarbenia u druhu *U. affinis*) a batesiánske mimikry u druhu *U. quadrifasciata*.
- » Popísala som spôsoby poškodenia hostiteľských rastlín prítomnými pre-disperznými predátormi v úboroch.

6.2 Vplyv zástupcov čeľade Tephritidae na reprodukčnú schopnosť hostiteľských rastlín

- » V roku 2005 bolo napadnutých vrtulovitými priemerne 72% všetkých úborov *C. stoebe* a v priemere 88% úborov *C. scabiosa*.
- » Boli zaznamenané rozdiely v počte laterálnych úborov medzi malými a veľkými rastlinami, vrtuloviti preferovali úbory veľkých rastlín *C. stoebe*, ale nepreferovali úbory veľkých pred úbormi malých rastlín *C. scabiosa*.
- » Potvrdila sa pracovná hypotéza, že objem úboru pozitívne koreluje s počtom semien v úbore.
- » Počet poškodených semien stúpal s počtom lariev neháľkotvorného druhu *T. colon* v kvetných úboroch *C. scabiosa*.
- » Prítomnosť háľkotvorných druhov v úboroch *C. stoebe* nespôsobila hmotnostný úbytok semien, ale naopak – odpoveďou na pre-disperznú predáciu bolo mierne zvýšenie hmotnosti zdravých semien.
- » Rozdiely v klíčivosti zdravých semien z nenapadnutých i napadnutých úborov obidvoch hostiteľských rastlín neboli štatisticky významné.
- » Poškodené semená *C. scabiosa* si nezachovali schopnosť vyklíčiť.

- » Nenapadnuté úbory a úbory napadnuté vrtulovitými sa nelíšili v celkovom počte semien, v hmotnosti a klíčivosti zdravých semien, preto sa študované druhy vrtulí v našich podmienkach nejavia ako optimálne pre využitie v biologickej kontrole burín.

7. LITERATÚRA

- Aluja, M. & Norrbom, A. L., 2000: Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior. CRC press LLC, Washington, 963 pp.
- Basov, V. M. & Nartshuk, E. P., 1996: Morphofunctional types of the ovipositor in Fruit Flies (Diptera, Tephritidae) with description of a new subgenus. Entomologičeskoje obozrenije LXXV (1): 214 – 221 (in Russian).
- Bateman, M. A., 1972: The ecology of fruit flies. Annual Review of Entomology 17: 493 – 518.
- Batra, S. W. T., 1981: Biological Control of Weeds: Principles and Prospects, pp. 45 – 59. In: Papavizas, G. C. (ed.): Biological Control in Crop Production, Beltsville Symposia in Agriculture Research. Allenheld, Osmun and Co., Monclair, New Jersey and Granada Publ., Ltd., London, 461 pp.
- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R., 1990: Povaha Predace, pp. 279 – 297. In: Begon, M. et al.: Ekologie: jedinci, populace a spoločenstva. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 949 pp.
- Berube, D. E., 1980: Interspecific competition between *Urophora affinis* and *U. quadrifasciata* (Diptera: Tephritidae) for ovipositional sites on diffuse knapweed (*Centaurea diffusa*: Compositae). Zeitschrift für Angewandte Entomologie 90: 299 – 306.
- Berube, D. E. & Zacharuk, R. Y., 1984 (sec. rec., ex Rieder et al. (2001)).
- Bevill, R. L., Louda, S. M. & Stanforth, L. M., 1999: Protection from natural enemies in managing rare plant species. Conservation Biology 13: 1323 – 1331.
- Bouček, Z., 1957: Nadčeled' Chalcidoidea, pp. 204 – 288. In: Kratochvíl, J. (ed.): Klíč zvířeny ČSR (Key to the fauna ČSR) 2. ČSAV, Praha.
- Campobasso, G., Colonnelli, E., Knutson, L., Terragitti, G. & Cristofaro, M. (eds), 1999: Wild Plants and Their Associated Insects in the Palearctic Region, Primarily Europe and the Middle East. U.S. Department of Agriculture, Agricultural Research Service, ARS – 147, 249 pp.
- Claridge, M. F., 1959: A contribution of the biology and taxonomy of the British Species of the genus *Eudecatoma* Ashmead (Hym., Eurytomidae). Transactions of the Society for British Entomology 13: 149 – 168.

- Crawley, M. J., 2002: Statistical Computing. An Introduction to data analysis using S – Plus. John Wiley and Sons, Chichester.
- Díaz-Fleischer, F. & Aluja, M., 2000: Behavior of Tephritid Flies: A Historical Perspective, pp. 39 – 69. In: Aluja, M., Norrbom, A. L. (eds): Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior. CRC press LLC, Washington, 963 pp.
- Díaz-Fleischer, F., Papaj, D. R., Prokopy, R. J., Norrbom, A. L. & Aluja, M., 2000: Evolution of Fruit Fly Oviposition Behavior, pp. 811 – 841. In: Aluja, M., Norrbom, A. L. (eds): Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior. CRC press LLC, Washington, 963 pp.
- Dirlbek, J., 1983: Význam vrtulovitých (Diptera, Tephritidae) v integrované ochraně rostlin, pp. 59 – 76. In: Ochrana rostlin v zemědělské velkovýrobě. Sborník Vysoké školy zemědělské Praha, Fakulta agronomická.
- Dirlbek, J., 1986: Využití vrtulovitých v biologickém boji s plevely. Ochrana rostlin 22: 309 – 310.
- Dirlbek, J. & Dirlbeková, O., 1985: Results of investigating the host plants of fruit flies (Diptera, Tephritidae) in the ČSSR. Annals of the Research Institute for Crop Production Prague – Ruzyně 23: 151 – 164.
- Dirlbek, J., Dirlbek, K. & Dirlbeková, O., 1987: Tephritidae (Trypetidae). Acta Faunistica Entomologica Musei Nationalis Pragae 18: 193 – 196.
- Dostál, J., 1989: 94. Colymbada, 95 Acosta, pp. 1081 – 1083. In: Dostál, J.: Nová květena ČSSR 2. Academia, Praha, 1548 pp.
- Drew, R. A. I. & Yuval, B., 2000: The Evolution of Fruit Fly Feeding Behavior, pp. 731 – 749. In: Aluja, M., Norrbom, A. L. (eds): Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior. CRC press LLC, Washington, 963 pp.
- Fenner, M., Cresswell, J. E., Hurley, R. A. & Baldwin, T., 2002: Relationship between capitulum size and pre-dispersal seed predation by insect larvae in common Asteraceae. Oecologia 130: 72 – 77.
- Fitt, G. P., 1989: The role of interspecific interactions in the dynamics of tephritid populations, pp. 281 – 300. In: Robinson, Hooper (eds): Fruit Flies: Their Biology, Natural Enemies and Control. Elsevier, Amsterdam, 372 pp.
- Fondriest, S. M. & Price, P. W., 1996: Oviposition Site Resource Quantity and Larval Establishment for *Orellia occidentalis* (Diptera: Tephritidae) on *Cirsium wheeleri*. Environmental Entomology 25: 321 – 326.

- Freidberg, A., 1984: Gall Tephritidae (Diptera), pp. 129 – 167. In: Ananthkrishnan, T. N. (ed.): Biology of Gall Insects. Oxford & IBH Publishing CO, 362 pp.
- Gibson G. A. P., Huber J. T. & Woolley J. B., 1997: Annotated keys to the genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera). National Research Council Research Press, Ottawa, Canada, 794 pp.
- Gloser, J. & Prášil, I., 1998: Fyziologie stresu, pp. 412 – 430. In: Procházka, S., Macháčková, I., Krekule, J., Šebánek, J. et al.: Fyziologie rostlin. Academia, Praha, 484 pp.
- Greene, E., Orsak, L. J. & Whitman, D. W., 1987: A tephritid fly mimics the territorial displays of its jumping spider predators. *Science* 236: 310 – 312.
- Grime, J. P., Hodgson, J. G. & Hunt, R., 1990: The abridged comparative plant ecology. Chapman and Hall, London: 111 – 112, 1082 pp.
- Groppe, K., Sobhian, R. & Kashefi, J., 1990: A field experiment to determine host specificity of *Larinus curtus* Hochhut (Col., Curculionidae) and *Urophora sirunaseva* Hg. (Dipt., Tephritidae), candidates for the biological control of *Centaurea solstitialis* L. (Asteraceae), and *Larinus minutus* Gyllenhal, a candidate for biological control of *C. maculosa* Lam. and *C. diffusa* Lam. *Journal of Applied Entomology* 110: 300 – 306.
- Harris, P., 1980a: Effects of *Urophora affinis* Frfld. and *U. quadrifasciata* (Meig.) (Diptera: Tephritidae) on *Centaurea diffusa* Lam. and *C. maculosa* Lam. (Compositae). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 90: 190 – 201.
- Harris, P., 1980b: Establishment of *Urophora affinis* Frfld. and *U. quadrifasciata* (Meig.) (Diptera: Tephritidae) in Canada for the biological control of diffuse and spotted knapweed. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* 89: 504 – 514.
- Harris, P., 2005: *Urophora affinis* Frfld. and *U. quadrifasciata* (Meig.): Seed – head gall flies. *Classical Biological Control of Weeds (Established Biocontrol Agent)*. <http://www.sci.agr.ca/>
- Hawkins, B. A., 1988: Do galls protect endophytic herbivores from parasitoids? A comparison of galling and non-galling Diptera. *Ecological Entomology* 13: 473 – 477.
- Headrick, D. H. & Goeden, R. D., 1994: Reproductive behavior of California fruit flies and the classification and evolution of Tephritidae (Diptera) mating systems. *Studia Dipterologica* 1: 194 – 252.

- Honěk, A. & Martinková, Z., 2005: Pre-dispersal predation of *Taraxacum officinale* (dandelion) seed. *Journal of Ecology* 93: 335 – 344.
- Cháb, J. (ed.), 1990: Základní geologická mapa ČSFR 1:25 000, list 12 – 421 Praha – jih. Ústřední ústav geologický, Praha.
- Chlupáč, I., Brzobohatý, R., Kovanda, J. & Stráník, Z., 2002: Geologická minulost České republiky. Academia, Praha, 436 pp.
- Christenson, L. D. & Foote, R. H., 1960: Biology of fruit flies. *Annual Review of Entomology* 5: 171 – 192.
- Janzen, D. H., 1971: Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2: 465 – 492.
- Kelleher, J. S. & Hulme, M. A., 1984: Biological Control Programmes Against Insects and Weeds in Canada. Commonwealth Agricultural Bureaux, England, 410 pp.
- Kinkorová, J., 1997: Tephritidae, pp. 70 – 72. In: Chvála, M. (ed.): Check List of Diptera. Karolinum – Charles University Press, Prague, 130 pp.
- Kinkorová, J., 1999: What do we know about Czech and Slovak Tephritidae (Diptera)?. *Dipterologica bohemoslovaca* 9: 89 – 95.
- Kinkorová, J., 2001: Eversible membrane as a diagnostic feature in the subfamily Terelliinae (Diptera: Tephritidae). *Acta Universitatis Carolinae, Biologica* 45: 303 – 318.
- Kinkorová, J., 2004: Distribution of *Urophora quadrifasciata* (Diptera: Tephritidae) in the USA. *Acta Universitatis Carolinae, Biologica* 48: 141 – 146.
- Kinkorová, J. & Jokeš, M., 1997: Morphology of male and female genitalia of three European *Oxyna* species (Diptera, Tephritidae) using scanning electron microscopy. *Studia dipterologica* 4: 359 – 366.
- Kinkorová, J. & Chvála, M., 2000: Critical review of the subfamily Terelliinae (Diptera: Tephritidae) in Central Europe. *Acta Universitatis Carolinae, Biologica* 44: 133 – 155.
- Komárek, S., 2000: Mimikry, aposematizmus a příbuzné jevy; Mimetizmus v přírodě a vývoj jeho poznání. *Dokořán* 2004, 188 pp.
- Koprdoová, S. & Martinková, Z., 2006: Pre-dispersal predation and seed damage of *Centaurea scabiosa* L. (Asteraceae), pp. 305 – 308. In: Gerhards, R., Belz, R. G. (eds): *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz, Sonderheft XX*. Eugen Ulmer KG, Stuttgart, 1082 pp.

- Korneyev, V. A. & White, I. M., 2000: Tephritids of the Genus *Urophora* R.-D. (Diptera, Tephritidae) of East Palaearctic: IV. (Conclusion). *Entomological Review* 80: 497 – 510.
- Králík, F. (ed.), 1983: Základní geologická mapa ČSSR 1:25 000, list 12 – 243 Praha – sever. Ústřední ústav geologický, Praha.
- Králík, F., 1988: Kvartér, pp. 48 – 55. In: Cháb, J. (ed.): Vysvětlivky k základní geologické mapě ČSFR 1:25 000, list 12 – 421 Praha – jih. Ústřední ústav geologický, Praha, 120 pp.
- Kubát, K., Hrouda, L., Chrtek, J. jun., Kaplan, Z., Kirchner, J. & Štěpánek, J. (eds), 2002: Klíč ke květeně České Republiky. Academia Praha, 928 pp.
- Lang, R. F. & Richard, R. D., 1998: Native parasitoids attacking *Urophora affinis* Frauenfeld (Diptera: Tephritidae), an introduced biological control agent of spotted and diffuse knapweeds (*Centaurea* spp.) in the United States. *Pan-Pacific Entomologist* 74: 223 – 227.
- Lang, R. F., Winkler, J. & Hansen, R. W., 2003: Attack of *Urophora quadrifasciata* (Meig.) (Diptera: Tephritidae) a biological control agent for spotted knapweed (*Centaurea maculosa* Lamarck) and diffuse knapweed (*C. diffusa* Lamarck) (Asteraceae) by a parasitoid, *Pteromalus* sp. (Hymenoptera: Pteromalidae) in Michigan. *The Great Lakes Entomologist* 36: 16 – 24.
- Mather, M. H. & Roitberg, B. D., 1987: A sheep in wolf's clothing: tephritid flies mimic spider predators. *Science* 236: 308 – 311.
- Mays, W. T. & Kok, L. T., 2003: Population dynamics and dispersal of two exotic biological control agents of spotted knapweed, *Urophora affinis* and *U. quadrifasciata* (Diptera: Tephritidae), in southwestern Virginia from 1986 to 2000. *Biological control* 27: 43 – 52.
- Merz, B., 1994: Diptera: Tephritidae. *Insecta Helvetica Fauna* 10, 198 pp.
- Míčková, M., 2004: Biologie druhu *Chaetostomella cylindrica* (Diptera, Tephritidae) na chrpě *Centaurea pseudophrygia* (Asteraceae) s důrazem na ovlivnění reprodukční schopnosti hostitelské rostliny (unpublished, master thesis, Charles University Prague, 99 pp).
- Mikulka, J., Chodová, D., Martinková, Z., Kohout, V., Soukup, J. & Uhlík, J., 1999: Plevelné rostliny polí, luk a zahrad. Redakce časopisů Farmář – Zemědělské listy, Praha, 160 pp.

- Mikulka, J., Kneifelová, M., Martinková, Z., Soukup, J. & Uhlík, J., 2005: Plevelné rostliny. Profi Press s. r. o., Praha, 148 pp.
- Müller-Schärer, H. & Schroeder, D., 1993: The Biological Control of *Centaurea* spp. in North America: Do Insects Solve the Problem?. *Pesticide Science* 37: 343 – 353.
- Münzbergová, Z., 2005: Determinants of species rarity: population growth rates of specific sharing the same habitat. *American Journal of Botany* 92: 1987 – 1994.
- Myers, J. H. & Harris, P., 1980: Distribution of *Urophora* galls in flower heads of diffuse and spotted knapweed in British Columbia. *Journal of Applied Ecology* 17: 359 – 367.
- Nowierski, R. M., Fitzgerald, B. C. & Zeng, Z., 2001: Supercooling capacity of *Urophora affinis* and *U. quadrifasciata* (Diptera: Tephritidae) on spotted knapweed: comparison among plants, sites, time of season, and gall densities. *Journal of Thermal Biology* 26: 143 – 153.
- Nowierski, R. M., Story, J. M. & Lund, R. E., 1987: Two – level Numerical Sampling Plans and Optimal Subsample Size Computations for *Urophora affinis* and *Urophora quadrifasciata* (Diptera: Tephritidae) on Spotted Knapweed. *Environmental Entomology* 16: 933 – 937.
- Noyes, J. S., 2005: Universal Chalcidoidea Database. The Natural History Museum London. <http://www.nhm.ac.uk/entomology/chalcidoids>
- Ochsmann, J., 2001: On the taxonomy of spotted knapweed (*Centaurea stoebe* L.), pp. 33 – 40. In: Smith, L. (ed.): The First International Knapweed Symposium of the Twenty – First Century, Idaho.
- R Development Core Team, 2004: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>
- Redfern, M., 1995: Insects and thistles. The Company of Biologists. Naturalist's Handbooks 4, The Richmond Publishing Co. Ltd., 70 pp.
- Rieder, J. P., Evans, E. W. & Durham, S. L., 2001: Distribution of Insect Attacks in Biological Control of Weeds: Infestation of *Centaurea virgata* Flowerheads by a Gall Fly. *Biological Control* 20: 254 – 260.
- Rivero-Lynch, A. P. & Jones, T. H., 1993: The choice of oviposition site by *Terellia ruficauda* on *Cirsium palustre*. *Acta Oecologica* 14: 643 – 651.
- Rosenthal, S. S., Maddox, D. M. & Brunetti, K., 1984: Biological Methods of Weed Control. Thomson Publications, Fresno, 88 pp.

- Sheppard, A. W., Cullen, J. M. & Aeschlimann, J. P., 1994: Predispersal Seed Predation on *Carduus nutans* (Asteraceae) in southern Europe. *Acta Oecologica* 15: 529 – 541.
- Sivinski, J., 2000: Breeding Habits and Sex in Families Closely Related to the Tephritidae: Opportunities for Comparative Studies of the Evolution of Fruit Fly Behavior, pp. 23 – 37. In: Aluja, M., Norrbom, A. L. (eds): *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior*. CRC press LLC, Washington, 963 pp.
- Sivinski, J., Aluja, M., Dodson, G., Freidberg, A., Headrick, D., Kaneshiro, K. & Landolt, P., 2000: Topics in the Evolution of Sexual Behavior in the Tephritidae, pp. 751 – 792. In: Aluja, M., Norrbom, A. L. (eds): *Fruit Flies (Tephritidae): Phylogeny and Evolution of Behavior*. CRC press LLC, Washington, 963 pp.
- Stehr, F. W., 1992: *Immature Insects*. Volume 2. Kendall/Hant Publishing Co., Dubuque, Iowa, xvi + 975 pp.
- Steyskal, G. C., 1979: Taxonomic studies on fruit flies of the genus *Urophora* (Diptera: Tephritidae). The Entomological Society of Washington, Washington D. C., 62 pp.
- Story, J., 2002: Spotted Knapweed. In: Van Driesche, R. et al. (eds): *Biological Control of Invasive Plants in the Eastern United States*. USDA Forest Service Publication FHTET-2002-04, 169 – 180.
- Story, J. M. & Anderson, N. L., 1978: Release and Establishment of *Urophora affinis* (Diptera: Tephritidae) on Spotted Knapweed in Western Montana. *Environmental Entomology* 7: 445 – 448.
- Story, J. M., Boggs, K. W. & Good, W. R., 1992: Voltinism and Phenological Synchrony of *Urophora affinis* and *U. quadrifasciata* (Diptera: Tephritidae), Two Seed Head Flies Introduced Against Spotted Knapweed in Montana. *Environmental Entomology* 21: 1052 – 1059.
- Story, J. M., Nowierski, R. M. & Boggs, K. W., 1987: Distribution of *Urophora affinis* and *U. quadrifasciata*, Two Flies Introduced for Biological Control of Spotted Knapweed (*Centaurea maculosa*) in Montana. *Weed Science* 35: 145 – 148.
- Story, J. M., Quimby, P. C., Piper, G. L., Rosenthal, S. S. & Rees, N. E., 1995: Spotted knapweed *Centaurea maculosa*. *Biological Control of Weeds in the West*.
- Straw, N. A., 1989a: Taxonomy, attack strategies and host relations in flowerhead Tephritidae: a review. *Ecological Entomology* 14: 455 – 462.
- Straw, N. A., 1989b: The timing of oviposition and larval growth by two tephritid fly species in relation to host – plant development. *Ecological Entomology* 14: 443 – 454.

- Thompson, J. N., 1982 (sec. rec., ex Begon (1990)).
- Thompson, F. C. (ed), 1998: Fruit fly expert identification system and systematic information database. North American Dipterist's Society, Backhuys Publishers, Leiden, 524 pp.
- Tutin, T. G., Heywood, V. H., Burges, N. A., Moore, D. M., Valentine, D. H., Walters, S. M. & Webb, D., 1976: Plantaginaceae to Compositae and Rubiaceae, pp. 267 – 278. In: Tutin et al. (eds): Flora Europea 4. Cambridge University Press, London, 505 pp.
- Věstník Státní rostlinolékařské Správy, 2005: F6 Stupnice růstových fází plodin a plevelů, pp. 260 – 263. SRS a Česká společnost rostlinolékařská, Praha, 275 pp.
- Vymyslický, T., 2005: Populační biologie plevelného druhu chrpa modrá. Úroda 5: 60 – 61.
- Watson, A. K. & Clement, M., 1986: Evaluation of Rust Fungi as Biological Control Agents of Weedy *Centaurea* in North America. *Weed Science* 34: 7 – 10.
- Wheeler, T. A. & Varady-Szabo, H., 2002: Establishment of *Urophora quadrifasciata* (Diptera: Tephritidae), an introduced seedhead gall fly of knapweed, in Eastern Canada. *Entomological News* 113: 323 – 325.
- White, I. M., 1988: Tephritid flies. Diptera: Tephritidae. Handbooks for identification of British insects, 10, 5a, RES, London, 134 pp.
- White, I. M. & Elson-Harris, M. M., 1992: Fruit flies of economic significance: Their identification and bionomics. C. A. B. International and ACIAR, London, 601 pp.
- Wilson, L. M. & Randall, C.B., 2003: Biology and Biological Control of Knapweed. USDA – Forest Service FHTET-2001-07, Washington D. C., 91 pp.
- Woods, D. M., Joley, D. B. & Popescu, V., 2002: Establishment and Impact of *Terellia virens* on Spotted Knapweed. <http://www.cdfa.ca.gov/>
- Zerova, M. D. & Seryogina, L. Ya., 1998: Chalcidoid wasps (Hymenoptera, Chalcidoidea) – Ormyridae and Torymidae, (Megastigminae) of the Ukrainian fauna. *Vestnik zoologii (Suppl.)* 7: 1 – 65.
- Zwölfer, H., 1968: Some aspects of biological weed control in Europe and North America. *Proceedings of 9th Weed Control Conference*: 1147 – 1156.
- Zwölfer, H., 1983 (sec. rec., ex White (1988)).
- Zwölfer, H., 1983 (sec. rec., ex Díaz-Fleischer et al. (2000)).

Zwölfer, H., 1987: Species Richness, Species Packing, and Evolution in Insect – Plant Systems. Ecological Studies: 301 – 319.

Internetové zdroje:

<http://www.botanika.wendys.cz/>

<http://www.cdfa.ca.gov/>

<http://www.natureserve.org/>

<http://www.plants.usda.gov/>

<http://www.sci.agr.ca/>

P R Í L O H Y

Príloha 1

Zoznam pre-disperzných predátorov prítomných v úboroch *C. scabiosa* L. a *C. stoebe* L. z lokalít Motol, Prokopské údolí a MIX lokalít

Centaurea scabiosa L.

Prokopské údolí	Bostrichoidea	Anobiidae		<i>Lasioderma</i> sp.
	Cynipoidea	Cynipidae gen. sp.		
	Chalcidoidea	Eurytomidae		<i>Eurytoma</i> sp.
	Chalcidoidea	Eurytomidae		<i>Sycophila submutica</i> (Thomson, 1876)
	Chalcidoidea	Ormyridae		<i>Ormyrus diffinis</i> (Fonscolombe, 1832)
	Chalcidoidea	Ormyridae		<i>Ormyrus</i> sp.
	Tephritoidea	Tephritidae	Terelliinae	<i>Terellia colon</i> (Meigen, 1826)
	Tephritoidea	Tephritidae	Myopitinae	<i>Urophora cuspidata</i> (Meigen, 1826)
Motol MIX	Chalcidoidea	Eulophidae	Tetrastichinae gen. sp.	
	Chalcidoidea	Eurytomidae		<i>Eurytoma</i> sp.
	Chalcidoidea	Eurytomidae		<i>Sycophila flavicollis</i> (Walker, 1834)
	Chalcidoidea	Ormyridae		<i>Ormyrus graciosus</i> (Förster, 1860)
	Chalcidoidea	Pteromalidae	Pteromalinae sp.	
	Chalcidoidea	Pteromalidae		<i>Homoporus</i> sp.
	Tephritoidea	Tephritidae	Terelliinae	<i>Terellia colon</i> (Meigen, 1826)
Mořina MIX	Chalcidoidea	Elasmidae		<i>Elasmus</i> sp.
	Ichneumonoidea	Braconidae		
	Tephritoidea	Tephritidae	Terelliinae	<i>Terellia colon</i> (Meigen, 1826)

Centaurea stoebe L.

Motol	Bosrichoidea	Anobiidae		<i>Lasioderma</i> sp.
	Cynipoidea	Cynipidae gen. sp.		
	Chalcidoidea	Eulophidae	Tetrastichinae gen. sp.	
	Chalcidoidea	Eurytomidae		<i>Eurytoma</i> sp.
	Chalcidoidea	Eurytomidae		<i>Eurytoma</i> sp.
	Chalcidoidea	Ormyridae		<i>Ormyrus orientalis</i> Walker, 1871
	Tephritoidea	Tephritidae	Terelliinae	<i>Terellia virens</i> (Loew, 1846)
	Tephritoidea	Tephritidae	Myopitinae	<i>Urophora affinis</i> (Frauenfeld, 1857)
	Tephritoidea	Tephritidae	Myopitinae	<i>Urophora quadrifasciata</i> (Meigen, 1826)
Motol MIX	Cynipoidea	Cynipidae gen. sp.		
	Chalcidoidea	Eulophidae	Eulophinae gen. sp.	
	Chalcidoidea	Eulophidae	Tetrastichinae gen. sp.	
	Chalcidoidea	Eurytomidae		<i>Eurytoma</i> sp.
	Chalcidoidea	Eurytomidae		<i>Sycophila submutica</i> (Thomson, 1876)
	Chalcidoidea	Ormyridae		<i>Ormyrus orientalis</i> Walker, 1871
	Chalcidoidea	Pteromalidae		<i>Pteromalus</i> sp.
	Chalcidoidea	Torymidae		<i>Idiomacromerus papaveris</i> (Förster, 1856)
	Tephritoidea	Tephritidae	Terelliinae	<i>Terellia virens</i> (Loew, 1846)
	Tephritoidea	Tephritidae	Myopitinae	<i>Urophora affinis</i> (Frauenfeld, 1857)
	Tephritoidea	Tephritidae	Myopitinae	<i>Urophora quadrifasciata</i> (Meigen, 1826)
Mořina MIX	Chalcidoidea	Eupelmidae		<i>Eupelmus vesicularis</i> (Retzius, 1783)
	Tephritoidea	Tephritidae	Myopitinae	<i>Urophora affinis</i> (Frauenfeld, 1857)
	Tephritoidea	Tephritidae	Myopitinae	<i>Urophora quadrifasciata</i> (Meigen, 1826)
Radotín MIX	Chalcidoidea	Eurytomidae		<i>Eurytoma</i> sp.
	Tephritoidea	Tephritidae	Myopitinae	<i>Urophora affinis</i> (Frauenfeld, 1857)

Príloha 2

Kompletný zoznam hostiteľských rastlín vybraných zástupcov čeľade Tephritidae (Diptera); (podľa Merz 1994)

<i>U. affinis</i> (Frauenfeld, 1857)	<i>C. stoebe</i> L.
<i>U. quadrifasciata</i> (Meigen, 1826)	<i>C. jacea</i> L., <i>C. stoebe</i> L., <i>C. splendens</i> L., <i>C. cyanus</i> L., <i>C. nigrescens</i> Willd., <i>C. nigra</i> L., <i>C. scabiosa</i> L., <i>Serratula tinctoria</i> L.
<i>T. virens</i> (Loew, 1846)	<i>C. vallesiaca</i> (DC) Jord., <i>C. stoebe</i> L.
<i>U. cuspidata</i> (Meigen, 1826)	<i>C. scabiosa</i> L., <i>C. alpestris</i> Hegetschw., <i>C. tenuifolia</i> Salisb.
<i>T. colon</i> (Meigen, 1826)	<i>C. scabiosa</i> L.

Príloha 3

Zoznam druhov z č. Tephritidae na vybraných dvoch hostiteľských rastlinách *C. stoebe* L. a *C. scabiosa* L. (podľa Merz 1994)

<i>Centaurea stoebe</i> L.	<i>Centaurea scabiosa</i> L.
<i>Acanthiophilus helianthi</i> (Rossi, 1790)	<i>Acanthiophilus helianthi</i> (Rossi, 1790)
<i>Chaetorellia acrolophi</i> White & Marquart, 1989	<i>Chaetorellia loricata</i> (Rondani, 1870)
<i>Chaetostomella cylindrica</i> (Robineau-Desvoidy, 1830)	<i>Chaetostomella cylindrica</i> (Robineau-Desvoidy, 1830)
<i>Terellia virens</i> * (Loew, 1846)	<i>Terellia ceratocera</i> (Hendel, 1913)
<i>Urophora affinis</i> * (Frauenfeld, 1857)	<i>T. colon</i> * (Meigen, 1826)
<i>U. quadrifasciata</i> * (Meigen, 1826)	<i>T. plagiata</i> (Dahlbohm, 1850)
	<i>Trupanea stellata</i> (Fuessly, 1775)
	<i>Urophora cuspidata</i> * (Meigen, 1826)
	<i>U. lopholomae</i> White & Korneyev, 1989
	<i>U. quadrifasciata</i> (Meigen, 1826)

*druhy vyskytujúce sa na hostiteľských rastlinách na vybraných lokalitách v roku 2004 a 2005

_____ druhy háľkotvorné

Príloha 4

Zoznam iných druhov vrtulovitých získaných smýkaním z lokality Prokopské údolí

Ensina sonchi (Linné, 1767)

Chaetostomella cylindrica (Robineau-Desvoidy, 1830)

Orellia falcata (Scopoli, 1763)

Terellia ruficauda (Fabricius, 1794)

Terellia serratulae (Linné, 1758)

Tephritis cometa (Loew, 1840)

Urophora cardui (Linné, 1758)

Urophora quadrifasciata (Meigen, 1826)

Xyphosia miliaria (Schrank, 1781)

Príloha 5

Zoznam štátov v USA a Kanade, kde boli zavlečené *C. stoebe* L. a *C. scabiosa* L.

(podľa <http://natureserve.org/>)

***Centaurea stoebe* L. subsp. *micranthos* (Gugler) Hayek**

USA:

Alabama, Arizona, Arkansas, California, Colorado, Connecticut, Delaware, Florida, Hawaii, Idaho, Illinois, Indiana, Iowa, Kansas, Kentucky, Maine, Maryland, Massachusetts, Michigan, Minnesota, Missouri, Montana, Nevada, New Hampshire, New Jersey, New Mexico, New York, North Carolina, North Dakota, Ohio, Oregon, Pennsylvania, Rhode Island, South Carolina, South Dakota, Tennessee, Utah, Vermont, Virginia, Washington, West Virginia, Wisconsin, Wyoming

Kanada:

Alberta, British Columbia, New Brunswick, Scotia, Ontario, Quebec, Yukon Territory

***Centaurea scabiosa* L.**

USA:

Connecticut, Idaho, Iowa, Kentucky, Montana, New Hampshire, New Jersey, New York, North Dakota, Ohio, Utah, Wyoming

Kanada:

British Columbia, New Brunswick, Newfoundland, Ontario, Quebec

Príloha 6

Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz
Journal of Plant Diseases and Protection
Sonderheft XX, ### (2006), ISSN 0938-9938
© Eugen Ulmer GmbH & Co., Stuttgart

Pre-dispersal predation and seed damage of *Centaurea scabiosa* L. (Asteraceae)

S. KOPRDOVA^{1*}, Z. MARTINKOVA²

¹ Charles University, Faculty of Science, Department of Zoology, Vinicna 7, CZ 12844 Praha 2, Czech Republic, e-mail: Koprdoва@seznam.cz

² Research Institute of Crop Production, Drnovska 507, CZ 16106 Praha 6 – Ruzyne, Czech Republic,
e-mail: martinkova@vurv.cz

* Corresponding author

Summary

Centaurea scabiosa L. (Asteraceae) is host plant of several Tephritidae (Diptera) species. They use flower heads for development and are the main predators of the seed. We studied the mechanism of fruit fly damage in number, weight and germination of the seeds.

Dominant species in *C. scabiosa* flower heads was *Terellia colon* (Terelliinae), which destroyed 11 % of seeds. Undamaged seeds from central flower heads were significantly lighter than in lateral flower heads.

Germination of the seeds was not significantly correlated with proportion of damaged seeds. However, damage to flower head, significantly reduced weight of the remaining healthy seeds.

Keywords: *Centaurea scabiosa*, Tephritidae, *Terellia colon*, germination

Zusammenfassung

Beitrag zur Ursache der Beschädigung der Samen von Centaurea scabiosa

Centaurea scabiosa L. (Asteraceae) dient als Wirtspflanze für verschiedene Arten der Tephritidae (Diptera). Als Hauptschmarotzer der Samen nützen sie die Blütenköpfe zu ihrer Entwicklung. Unsere Aufmerksamkeit wurde deswegen der Zahl, dem Gewicht und der Keimung der durch diese Insekten beschädigten Samen gewidmet. Als vorherrschende Art wurde in den Blütenköpfen von *C. scabiosa* die Art *Terellia colon* gefunden, die 11 % der Samen zerstörten. Die unbeschädigten Samen aus dem Mittelblütenkopf waren signifikant leichter im Vergleich zu jenen aus den Nebenblütenköpfen. Die Samenkeimung war in keiner signifikanten Beziehung zum Anteil der beschädigten Samen, doch wurde durch die Beschädigung der Blütenköpfe das Gewicht der gesunden Restsamen signifikant (nachweisbar) reduziert.

Stichwörter: *Centaurea scabiosa*, Tephritidae, *Terellia colon*, Keimung

Introduction

Greater knapweed (*Centaurea scabiosa* L.) (Asteraceae) is an abundant species, spread in dry meadows, forest margins and areas disturbed by human activity (DOSTÁL 1989). The distribution of *C. scabiosa* plants is patchy. Plants may propagate vegetatively or by seeds which are produced in large numbers and have only short primary dormancy. The number of seeds is reduced by pre-dispersal predation.

Pre-dispersal predation of seeds has been intensively studied in many Asteraceae (e.g. HONĚK and MARTINKOVÁ 2005), but little in *C. scabiosa* because of a complex character of predation. The community of pre-dispersal predators include several insect species of which most important are several species of fruit flies (Diptera : Tephritidae). The influence of pre-dispersal predation on seeds numbers, weight and germination was studied with regard to flower head position (central and lateral flower heads) and size.

Materials and methods

Flower heads of 32 plants of *C. scabiosa* were collected at the end of July 2004 at a meadow in Prokopské údolí (central Bohemia, Prague, 50°02'N, 14°23'E, altitude 220-326 m a.s.l.). From each plant there were harvested all complete and ripe central and lateral flower heads. The flower heads were put in paper bags and stored under laboratory conditions (25 °C, 40 % relative humidity).

The presence and number of the Tephritidae species was established on each flower head. Then larvae and pupae were identified visually (WILSON and RANDALL 2003), adults were identified according to MERZ (1994).

Seed predation and damage

Two months after collecting the diameter and length of the receptacle of each flower head, and number and weight of healthy and damaged seeds were determined. A ratio of damaged to all seeds (further "damage") was calculated using only plants with both central and lateral flower heads present. Seed weight was established in central flower heads; the lateral flower heads of each plant were divided into damaged and undamaged and seeds of both categories were brought together.

Seed germination

Germination was tested after 6 months storage under room conditions (25 °C, 40 % relative humidity). The damaged and undamaged seeds were germinated separately. Of each flower head 50 (or less if not available) damaged or undamaged seeds were placed in a glass Petri dish of 9 cm diameter on a medium fast filtering paper (Filtrak®, Bärenstein, Germany), moistened by 4,5 ml tap water, and kept at constant 20 °C and a 17 hours light:7 hours dark photoperiod. Germinating seeds were counted twice a day in 12 h intervals; the first counting was made 20 h after the start of the germination, and the experiment was continued for 5 days.

Data processing

Calculations and model fitting were done using Excel or Statistica for Windows (STATSOFT 1994), data were analysed either with nested or split-plot ANOVA (seed weight) or with nested Generalised linear models with quasibinomial errors (germination and damage).

Results

Seed number

Predation by *Terellia colon* affected 1,145 seeds (11 %) of the total of 9,991 seeds. Seed number in central flower heads was significantly lower than in lateral flower heads (median 34 vs. 82) (nested GLM-qp, $\chi^2_1 = 109.39$, $P = 0.01$).

Seed weight

Weight of the seeds from central and lateral flower heads significantly different (split-plot ANOVA, $F_{1,30} = 4.87$, $P = 0.034$). Weight of undamaged seeds in central flower heads significantly decreased proportionately to increasing damage. The weight of the seeds in lateral flower heads was not affected (Fig. 1).

Seed damage

Seed damage from central and lateral flower heads was the same (nested GLM-qb, $\chi^2_1 = 2.13$, $P = 0.81$).

Seed germination

Germination percentage of healthy seeds was not significantly correlated with proportion of damaged seeds in the flower head (GLM-qb, $\chi^2_1 = 0.51$, $P = 0.82$). However, germination of seeds from central flower heads was significantly lower (24 %) than in lateral flower heads (50 %) (nested GLM-qb, $\chi^2_1 = 52.24$, $P = 0.02$).

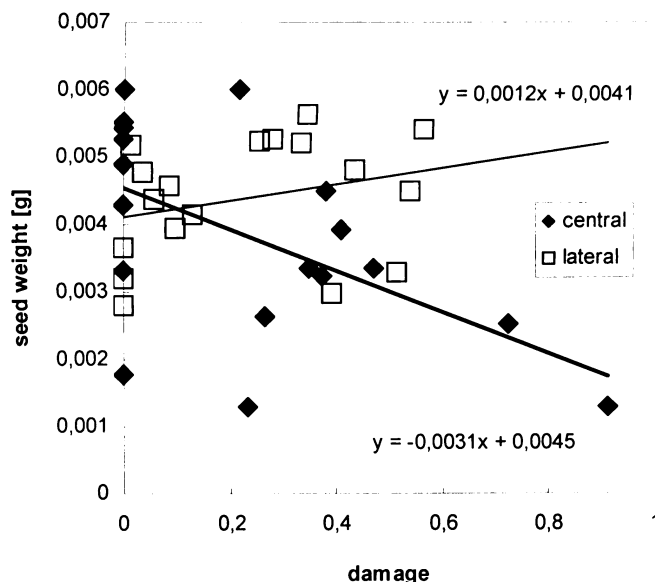


Fig. 1: Average weight of the seed vs. proportion of damaged seeds (damage) in particular flower heads.

Abb. 1 : Durchschnittsgewicht der Samen im Vergleich zu dem Anteil beschädigter Samen in einzelnen Blütenköpfen.

Discussion

We studied how occurrence of seed-head feeding fruit flies influenced quantity and quality of seeds produced in central and marginal flower heads of *C. scabiosa*. In our experiments we determined only predation of *Terellia colon* which was the dominant predator. Other species of fruit flies that were recorded on *C. scabiosa* (MERZ 1994) were not observed. These are *Acanthiophilus helianthi* (Rossi, 1794), *Chaetorellia loricata* (Rondani, 1870), *Chaetostomella cylindrica* (Robineau-Desvoidy, 1830), *Terellia ceratocera* (Hendel, 1913), *T. plagiata* (Dahlbohm, 1850), *Trupanea stellata* (Fuessly, 1775), *Urophora cuspidata* (Meigen, 1826), *U. lopholomae* White & Korneyev, 1989, and *U. quadrifasciata* (Meigen, 1826). All these species are seed predators whose larvae damage either seeds or other tissues of the flower head. Among the latter, most important are gall forming *U. quadrifasciata* and *U. cuspidata*. The other species, of which the most important representative is *T. colon*, don't make galls. Fruit fly species use the flower heads each in two particular ways (STRAW 1989). *Urophora* species oviposit early and the gall forming larvae consume receptacle tissues, florets and young seeds. The other species, represented e.g. by *Terellia* spp., oviposit later and the larvae feed mostly mature seeds and less the receptacle tissues (HARRIS 1988, ZWÖLFER 1985, 1988 in STRAW 1989). Larvae of *T. colon* live only in flower heads of *C. scabiosa* at the time of flowering and seed maturation in July to September (GRIME 1990). Inside flower heads they produce a typical cocoon of pappus hairs which serves as a shelter during the overwintering period.

In our study, *Terellia colon* (Terelliinae) showed clear preferences for marginal flower heads, probably because of large size of their seed. However, in our study we found that proportion of damaged seeds was not significantly different in central and lateral flower heads. However, there were important trends in seed mass. While in central flower heads seed mass decreased with increasing damage, in lateral flower heads seed mass was not affected. We suppose that destructive predation on central flower head may increase the number and/or quality of lateral flower heads. This may be an adaptive change allocation of plant resources response to predation. Producing seed in lateral flower heads helps to maintain seed quality even when intensity of seed predation is high.

Acknowledgement

We thank RNDr. Alois Honěk for critical reading of the manuscript, helpful suggestions and improving the English and Doc. S. Pekár for assistance in statistical analysis. ZM was supported by grant no. 1R55010 of the Ministry of Agriculture of the Czech Republic and SK was supported by grant no. 1166/2005-IV-GA UK.

References

- DOSTÁL, J.: Nová květena ČSSR 2, Academia Praha, 1989.
- GRIME, J.P., J.G. HODGSON, HUNT, R.: The abridged comparative plant ecology, Chapman and Hall, London, 1990.
- HONĚK, A. & Z. MARTINKOVÁ: Pre-dispersal predation of *Taraxacum officinale* (dandelion) seed. Journal of Ecology 93, 335-344, 2005.
- MERZ, B.: Diptera: Tephritidae. Insecta Helvetica Fauna 10, 1994.
- STATSOFT: Statistica for Windows, Volume I.: General Conventions and Statistics I. StatSoft, Inc., Tulsa, 1994.

STRAW, N.A.: Taxonomy, attack strategies and host relations in flowerhead Tephritidae: a review. *Ecological Entomology* 14, 455-462, 1989.

WILSON, L. M., RANDALL, C. B.: *Biology and Biological Control of Knapweed*. USDA-Forest Service FHTET-2001-07. 2nd Edition, 2003.

Vysvetlivky k prílohám 7 – 13:

Príloha 7a *Centaurea stoebe* L.

Obr. 1 – 3: *C. stoebe*: 1 – habitus rastliny s naznačeným centrálnym úborom; 2, 3 – pupeň.

Obr. 4, 5: *C. stoebe*: 4, 5 – zdravá nažka.

(foto 1 – 4 S. Koprlová; foto 5 J. Kinkorová)

Príloha 7b *Centaurea stoebe* L.

Obr. 1, 2: Pupárium *U. quadrifasciata* v tenkostennej hálke.

(foto 1, 2 S. Koprlová)

Príloha 8a *Centaurea scabiosa* L.

Obr. 1 – 3: *C. scabiosa*: 1 – habitus rastliny; 2, 3 – kvetný úbor.

Obr. 4, 5: *C. scabiosa*: 4 – zdravá nažka (dĺžka nažky 3,5 mm); 5 – zdravá nažka.

(foto 1 – 3 I. Abrahamová; foto 4 S. Koprlová; foto 5 J. Kinkorová)

Príloha 8b *Centaurea scabiosa* L.

Obr. 1 – 6: *C. scabiosa*: spôsoby poškodenia nažky (dĺžka nažky v priemere 4,7 mm).

(foto 1 – 6 S. Koprlová)

Príloha 9a *Urophora affinis* (Frauenfeld, 1857)

Obr. 1, 2: Imágo *U. affinis*: 1 – samica; 2 – samec.

Obr. 3: Krídlo *U. affinis*.

Obr. 4, 5: Aculeus: 4 – pohľad z ventrálnej strany; 5 – špička aculeu.

(foto 1 – 4 S. Koprlová; foto 5 J. Kinkorová)

Príloha 9b *Urophora affinis* (Frauenfeld, 1857)

Obr. 1, 2: Pupárium: 1 – pohľad z dorzálnej strany; 2 – pupárium v hálke.

Obr. 3, 4: Pupárium: 3 – pohľad z dorzálnej strany; 4 – anteriorná časť pupária.

(foto 1, 2 S. Koprlová; foto 3, 4 J. Kinkorová)

Príloha 10a *Urophora quadrifasciata* (Meigen, 1826)

Obr. 1, 2: Imágo *U. quadrifasciata*: 1 – samica; 2 – samec.

Obr. 3: Krídlo *U. quadrifasciata*.

Obr. 4, 5: Aculeus: 4, 5 – pohľad z ventrálnej strany.

(foto 1 – 4 S. Koprdoová; foto 5 J. Kinkorová)

Príloha 10b *Urophora quadrifasciata* (Meigen, 1826)

Obr. 1, 2: Pupárium: 1 – pohľad z dorzálnej strany; 2 – pupárium v nažke.

(foto 1, 2 S. Koprdoová)

Príloha 11a *Terellia virens* (Loew, 1846)

Obr. 1, 2: Imágo *T. virens*: 1 – samica; 2 – samec.

Obr. 3: Krídlo *T. virens*.

Obr. 4, 5: Aculeus: 4 – pohľad z dorzálnej strany; 5 – špička aculeu.

(foto 1 – 4 S. Koprdoová; foto 5 J. Kinkorová)

Príloha 11b *Terellia virens* (Loew, 1846)

Obr. 1: Pupárium: 1 – pohľad z ventrálnej strany.

Obr. 2, 3: Pupárium: 2 – pohľad z ventrálnej strany; 3 – detail predných dýchacích stigmat.

(foto 1 S. Koprdoová; foto 2, 3 J. Kinkorová)

Príloha 12a *Urophora cuspidata* (Meigen, 1826)

Obr. 1, 2: Imágo *U. cuspidata*: 1 – samica; 2 – samec.

Obr. 3: Krídlo *U. cuspidata*.

Obr. 4, 5: Aculeus: 4 – pohľad z dorzálnej strany; 5 – špička aculeu.

(foto 1 – 4 S. Koprdoová; foto 5 J. Kinkorová)

Príloha 12b *Urophora cuspidata* (Meigen, 1826)

Obr. 1, 2: Pupárium: 1 – pohľad z ventrálnej strany; 2 – pohľad z dorzálnej strany.

Obr. 3, 4: Pupárium: 3 – pohľad z dorzálnej strany; 4 – posteriorná časť pupária so zadnými dýchacími stigmatmi.

Obr. 5: Pupárium: 5 – pupárium v hálke a 3. larválny instar.

(foto 1, 2 S. Koprdoová; foto 3, 4 J. Kinkorová; foto 5 J. Mikulka)

Príloha 13a *Terellia colon* (Meigen, 1826)

Obr. 1, 2: Imágo *T. colon*: 1 – samica; 2 – samec.

Obr. 3, 4: Krídla *T. colon*: 3 – samica; 4 – samec.

Obr. 5, 6: Špička aculeu.

(foto 1 – 5 Koprdoová; foto 6 J. Kinkorová)

Príloha 13b *Terellia colon* (Meigen, 1826)

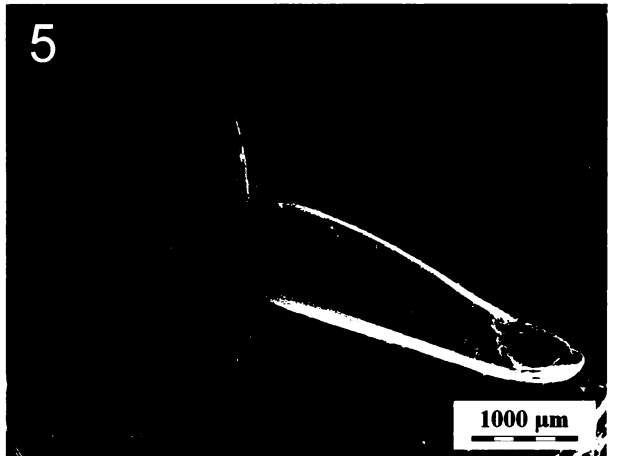
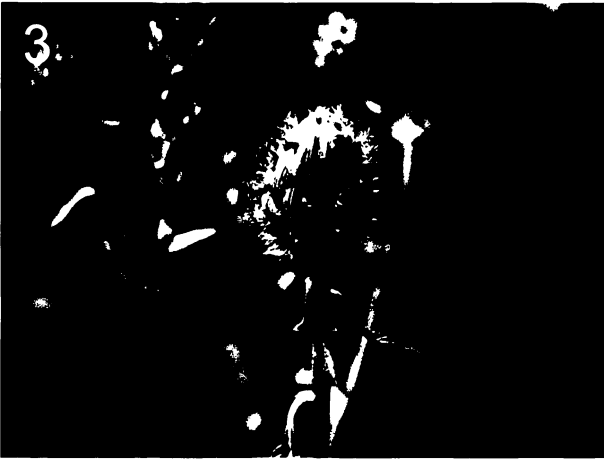
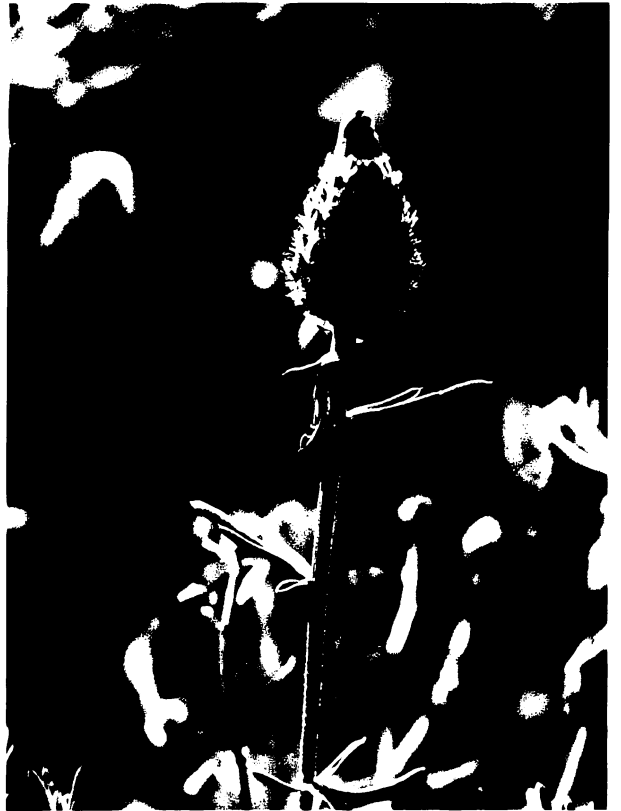
Obr. 1, 2: Pupárium: 1 – pohľad z dorzálnej strany; 2 – pohľad z boku.

Obr. 3, 4: Pupárium: 3 – pohľad z ventrálnej strany; 4 – pohľad z dorzálnej strany.

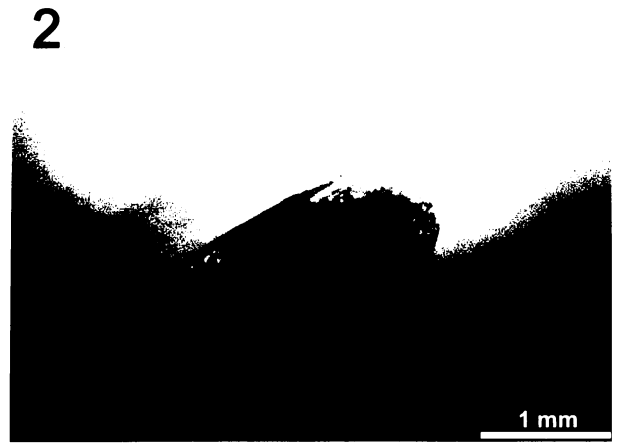
Obr. 5: Parazitované pupárium *T. colon*.

(foto 1, 2, 5 S. Koprdoová; foto 3, 4 J. Kinkorová)

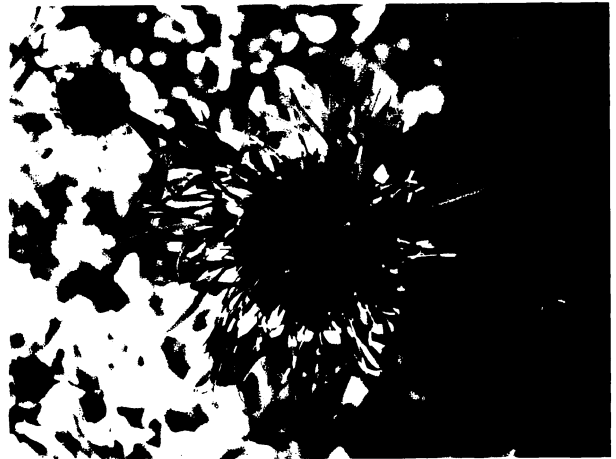
Príloha 7a



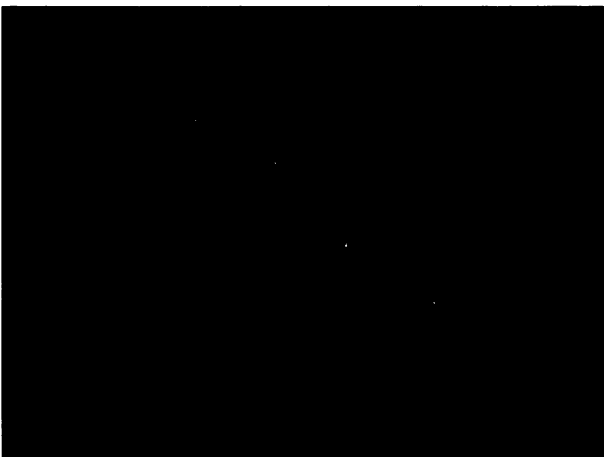
Príloha 7b



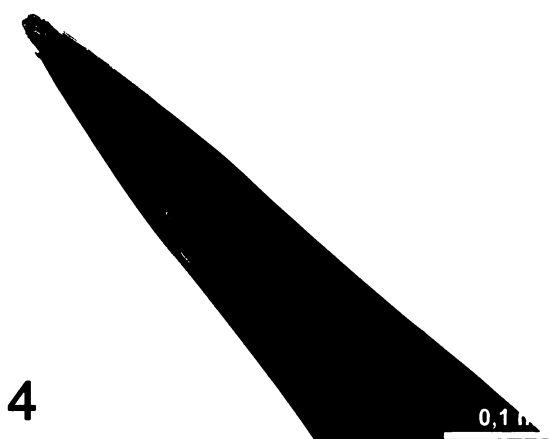
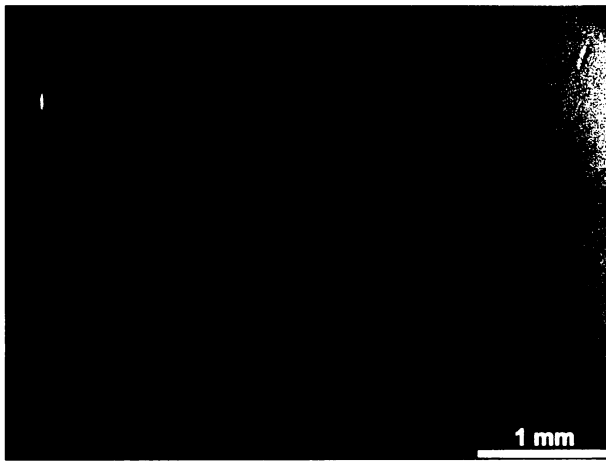
Príloha 8a



Príloha 8b



Príloha 9a

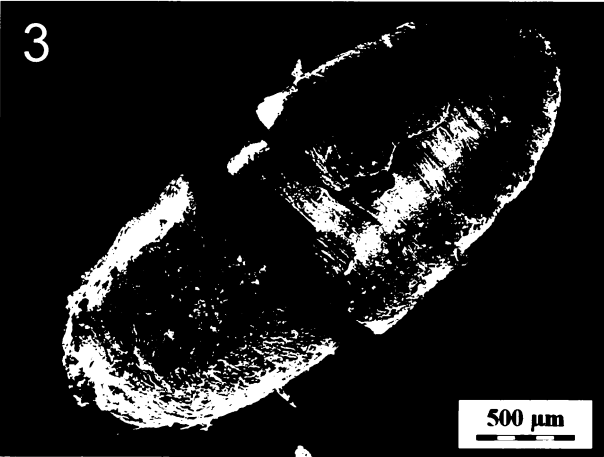


Príloha 9b

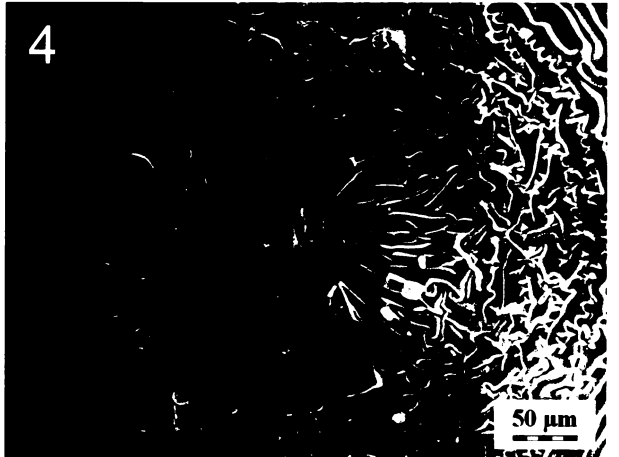
1



3



4



Príloha 10a

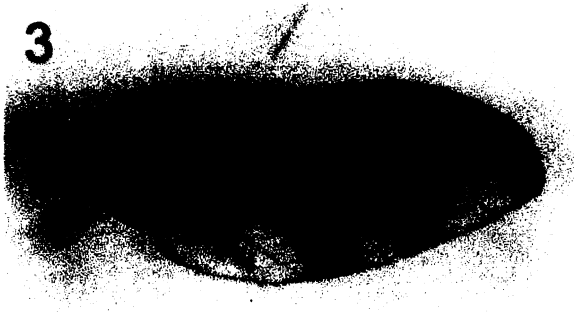
1



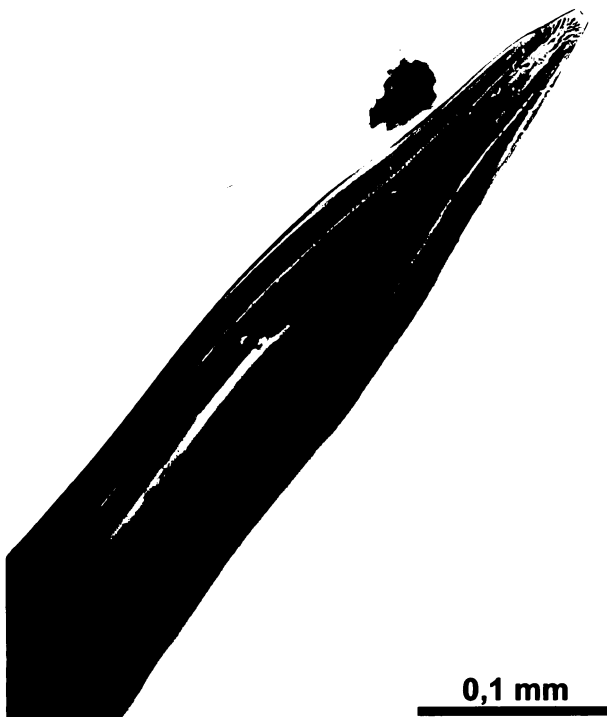
2



3



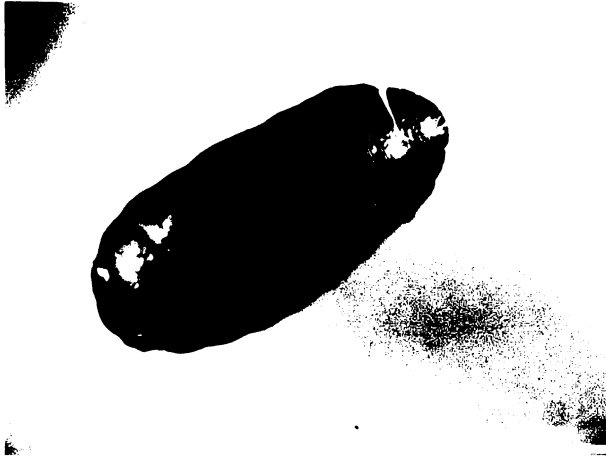
4



5



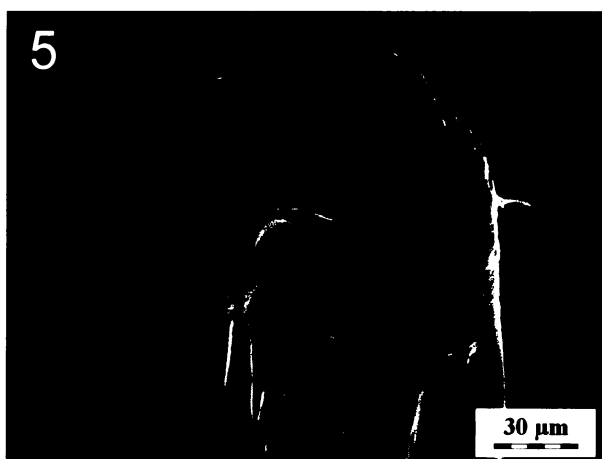
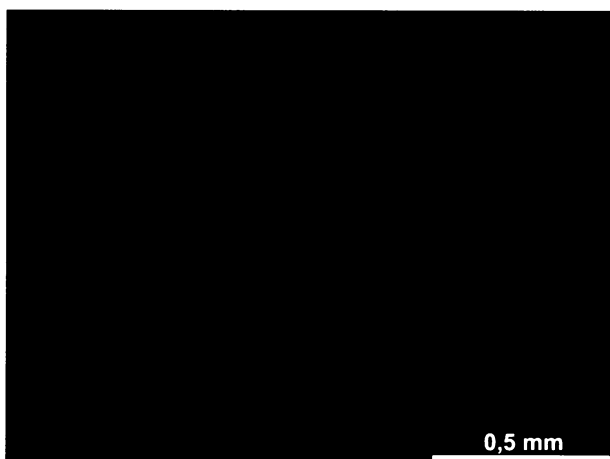
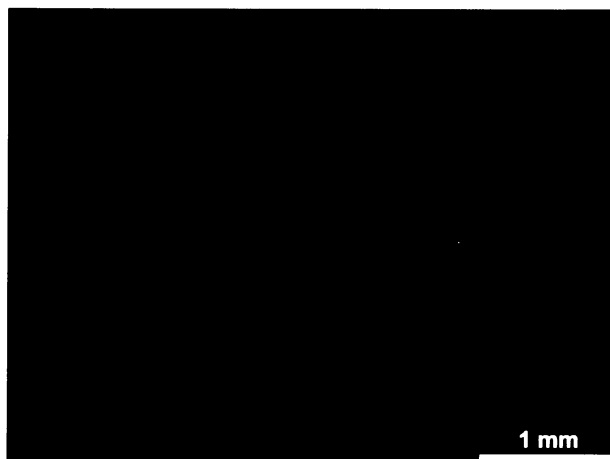
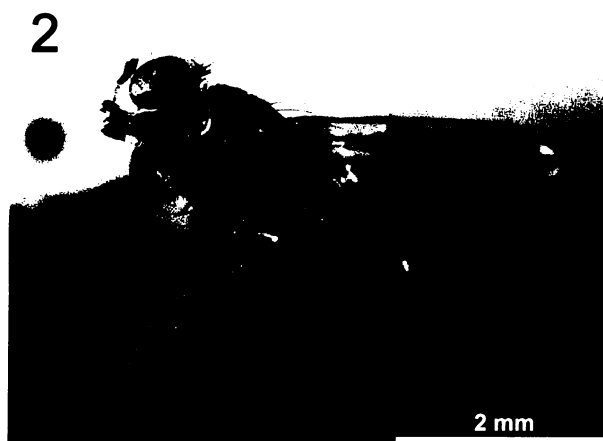
Príloha 10b



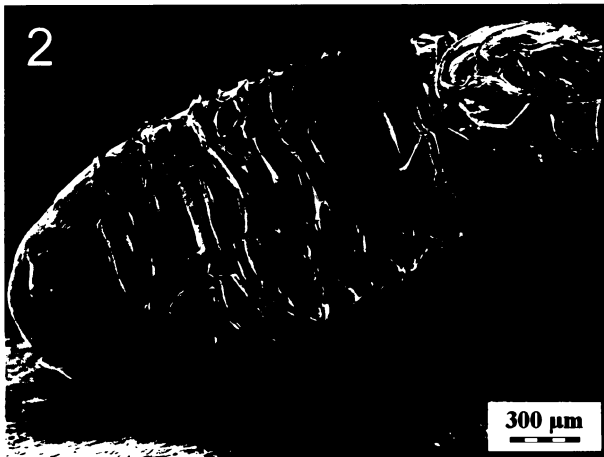
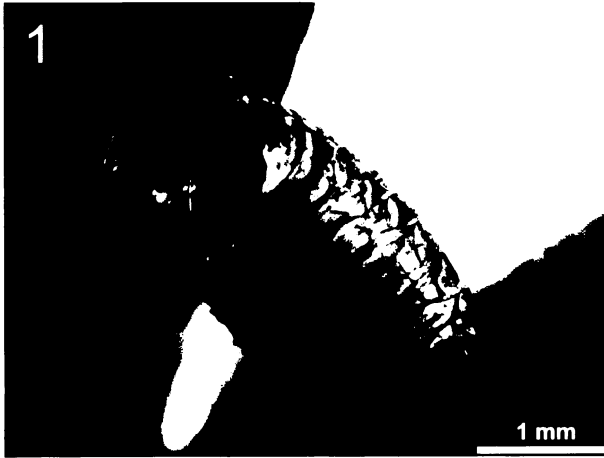
2



Príloha 11a



Príloha 11b



Príloha 12a

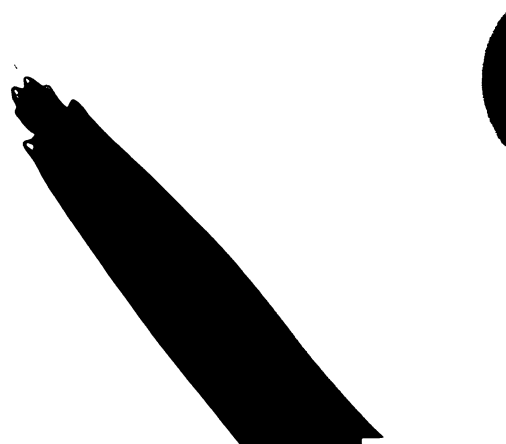
1



2



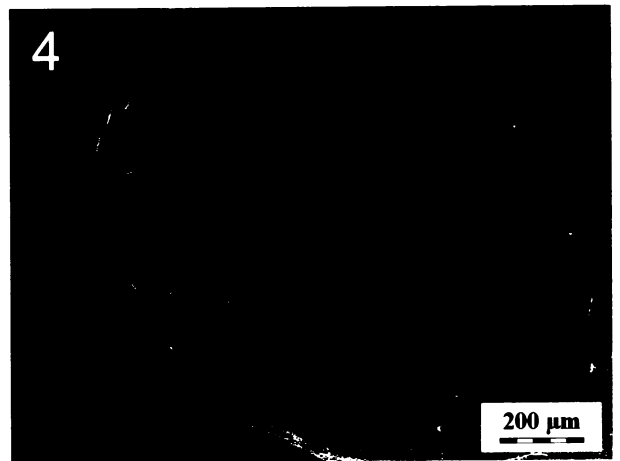
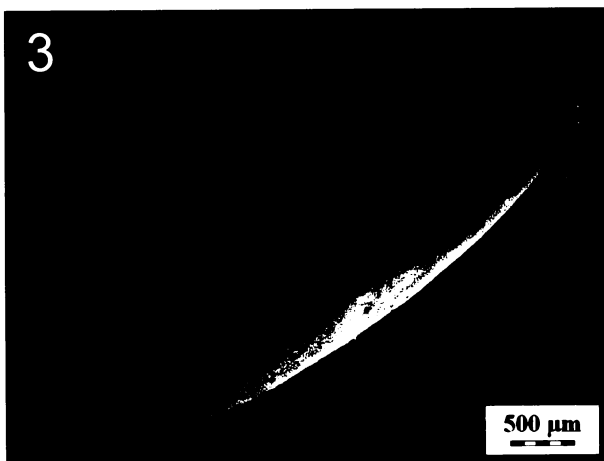
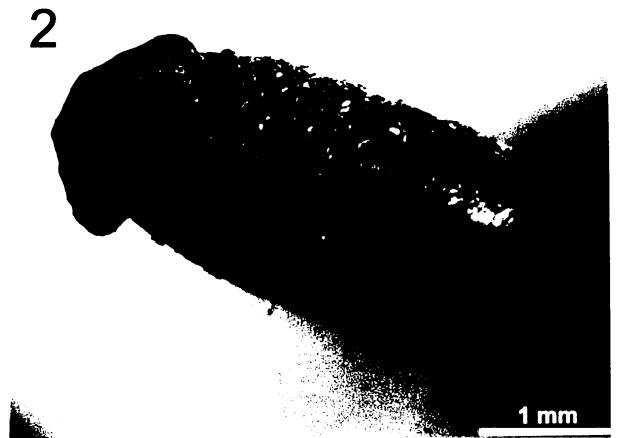
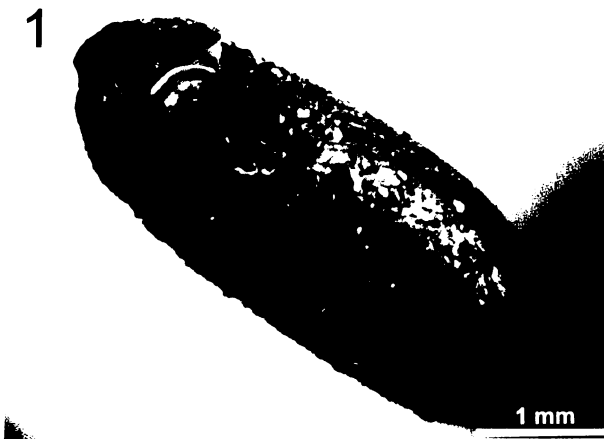
4



5



Príloha 12b

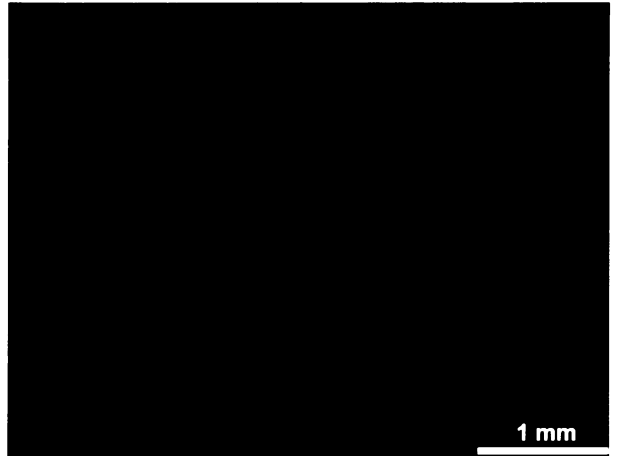
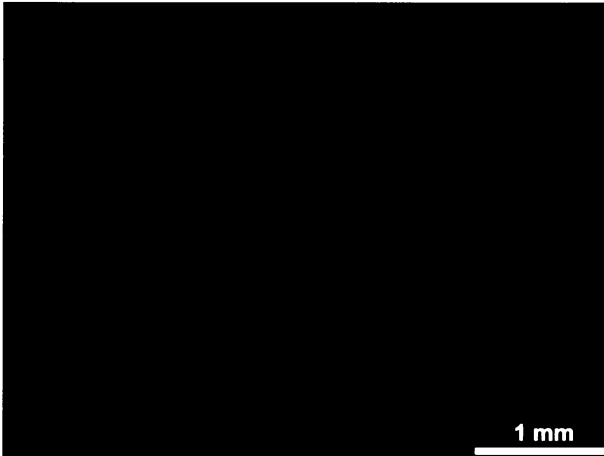
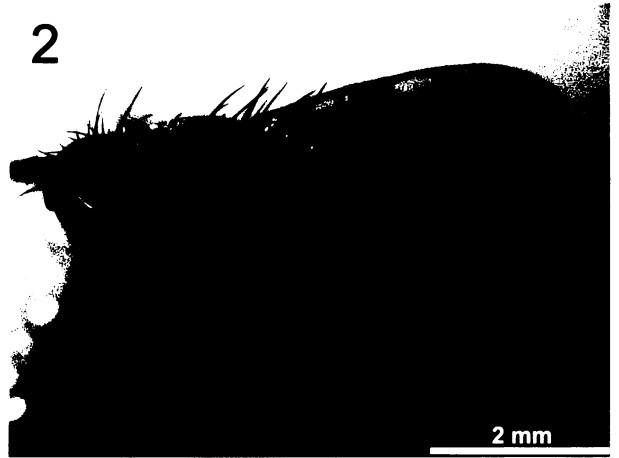


Príloha 13a

1



2



5



6



Príloha 13b

