

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Kristýna Bubeníková

Hostitelská specializace blanokřídlých parazitoidů a možné obranné mechanismy jejich hostitelů

Parasitoid hymenoptera hosts specialisation and defensive mechanisms of their host species

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Petr Janšta, Ph.D.

Praha, 2016

Prohlášení:

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

V Praze, 19.8.2016

Podpis

Poděkování

Ze všeho nejvíc bych chtěla poděkovat svému školiteli Petrovi Janšovi za jeho cenné připomínky, rady a hlavně za jeho svatou trpělivost. Také samozřejmě patří poděkování i mé rodině a přátelům.

Abstrakt

Parazitoidi z řádu blanokřídleho hmyzu (Hymenoptera: „Parasitica“) jsou velmi početnou skupinou hmyzu. Jejich diverzita je také obrovská na úrovni úrovni morfologických adaptací a typu specializací vzhledem k jejich hostitelům. Bakalářská práce shrnuje jednotlivé typy hostitelských specializací se zaměřením na porovnání rozdílů mezi generalisty a specialisty z pohledu taxonomie, ekologie, evoluce, geografie. Práce obsahuje rovněž souhrn možných teorií týkajících se adaptací hostitelů vůči parazitoidům (tj. morfologické adaptace hostitelů, časoprostorová obrana apod.).

Klíčová slova: Apocrita, specialisti, generalisti, obranné mechanismy, evoluce

Abstract

Parasitoids (Hymenoptera: „Parasitica“) are very large group of insects. Their diversity is also enormous in various morphological adaptations and hosts specialisations. The bachelor thesis summarize particular types of host specialisations and compare generalists and specialists from taxonomical, ecological, evolutionary and geographical point of view. The thesis include summary of theories concerning host-defence adaptations against parasitoids (i.e. morphological adaptations, space-time adaptations) as well.

Key words: Apocrita, specialist, generalist, defensive mechanism, evolution

Obsah

1 ÚVOD	1
2 SPECIALIZACE	2
3 KRYPTICKÉ DRUHY	2
4 VLIV STRATEGIE	3
4.1 KOINOBIONTI VS. IDIOBIONTI.....	3
5 HYPOTÉZY O EVOLUCI HOSTITELSKÉHO SPEKTRA	4
6 SMĚR EVOLUCE	5
7 „DEAD ENDS“	6
8 EVOLUČNÍ PODNĚTY K TRANZICÍM	7
9 TAXONOMICKY PODMÍNĚNÁ SPECIALIZACE	9
10 SPECIALIZACE NA EKOLOGII HOSTITELE	10
11 VLIV GEOGRAFICKÉ POLOHY	11
12 OBRANNÉ MECHANISMY HOSTITELŮ	13
12.1 MORFOLOGICKÉ A BEHAVIORÁLNÍ ADAPTACE	14
12.2 HÁLKOTVORNÝ HMYZ	15
12.3 MINUJÍCÍ HMYZ A HMYZ TVOŘÍCÍ „ROURKY“	17
12.4 FENOLOGIE	18
13 ZÁVĚR	21
14 ABECEDNÍ SEZNAM DRUHŮ A RODŮ	22
15 LITERATURA	25

1 Úvod

Na počátku 20. století Thompson a Parker (1927) deklarovali, že procesy probíhající mezi hostitelem a parazitem nelze popsat vědeckými termíny a nelze objevit pomocí vědeckých metod. Od této doby však vědecké metody pokročily a spousta poznatků o vztazích parazitoidů a hostitelů se značně rozšířila. Počínaje behaviorálními studii o průběhu výběru hostitele (Salt 1935), které byly prováděny v minulosti, až po aktuální studie založené na molekulárních fylogenezích parazitických blanokřídlých. Přesto ucelenější studie shrnující a porovnávající jednotlivé typy hostitelské specializace blanokřídlých parazitoidů a vliv na jejich ekologii a evoluci nebyla publikována.

Řád blanokřídlí (Hymenoptera) čítá přibližně 146 000 popsanych druhů (Klopfstein et al. 2013), a tak je považován za jednu z nejúspěšnějších z hmyzích skupin radiujících zejména v mezozoiku (Grissell 1999). Parazitičtí blanokřídlí (Hymenoptera: „Parasitica“) se dělí do celkem 10 nadčeledí, přičemž nejpočetnější skupinou jsou lumci a lumčici (nadčeď: Ichneumonoidea). Čeď lumci (Ichneumonidae) čítá 24 000 popsanych druhů (Yu et al. 2005) a lumčíků (Braconidae) je popsanych přes 18 500 druhů (Yu et al. 2012). V početnosti je následují chalcidky (Chalcidoidea) s 23 000 zástupci (Munro et al. 2011). Ke vzniku parazitismu v rámci blanokřídlého hmyzu došlo v evoluci pravděpodobně jen jednou, a to v kládu Vespina (Orussidae+Apocrita) (Heraty et al. 2011). Nicméně u mnoha taxonů se sekundárně kromě parazitické strategie vyskytují i zástupci z řad opylovačů (fíkové vosičky) (Cruaud et al. 2012), hálkotvorných (Narendran et al. 2007), fytofágních (Noyes 2016) a také z části parazitických a z části fytofágních (Quicke et al. 1999).

Tato práce shrnuje poznatky o hostitelské specializaci blanokřídlých parazitoidů, o evoluci těchto vztahů a o možných obranných mechanismech hostitelů. Kromě blanokřídlých parazitoidů se v práci pro zobecnění a lepší propojení dané problematiky do souvislosti vyskytuje srovnání s jinými skupinami hmyzích parazitoidů. Dále z důvodu, že obecné hypotézy a fenomény, které jsou spjaty s evolucí hostitelských spekter parazitoidů, byly testovány také u fytofágního hmyzu, uvádím pro srovnání a zobecnění hojně množství příkladů právě z těchto skupin hmyzu.

2 Specializace

Hostitelská specializace neboli specificita je determinována mnoha faktory (Desneux et al. 2009). V případě, že jak parazitoid, tak hostitel, jsou nejpočetnější v systému, vyplatí se podle matematického modelu specializovat oběma aktérům interakce. Podrobněji řečeno hostitel specializuje své obranné mechanismy na nejpočetnějšího parazitoida a parazitoid by se měl specializovat na nejpočetnějšího hostitele a neinvestovat do adaptací na dalšího hostitele (Lapchin 2002).

Například u zástupců rodu *Eupelmus* (Hymenoptera: Eupelmidae) byla dle autorů (Al khatib et al. 2016) míra specializace definovaná třemi stupni. Striktní specialisté napadají pouze jeden hostitelský druh. Zástupce napadající různé druhy žlabatkovitých (Hymenoptera: Cynipidae) nazvali přechodnými specialisty. Nakonec ti, kteří napadají hostitele napříč hmyzími řády, byli označováni jako generalisté.

Generalista se od specialisty liší nejen šíří hostitelského spektra, ale i s ní spojenými adaptacemi. Chapman (1982) konstatoval, že specialisté mají větší tykadla a počet sensorických receptorů. V rozporu s tímto tvrzením je ale analýza (Symonds and Elgar 2013) mapující evoluci velikosti tykadel, těla a hostitelského spektra napříč chalcidkami (Hymenoptera: Chalcidoidea), která tvrzení Chapmana nepotvrdila. Specialisté pouze vykazovali trend k větší velikosti těla. Dále se v konkrétních případech specialisté a generalisté odlišují ve způsobu hledání hostitele. Zatímco specialista *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae) výrazně reaguje na olfaktorické podněty od hostitele, generalista ze stejné čeledi *Dibrachys microgastri* (Hymenoptera: Pteromalidae) na olfaktorické signály nereaguje a vykazuje více pohybu při hledání (Peters 2011).

3 Kryptické druhy

Fenomén, který by se neměl opomínat a úzce souvisí s hostitelskou specializací, jsou kryptické druhy. Ty jsou běžně nalézány nejen v tropech, kde je dosud velké procento tzv. neodkryté diversity (Smith et al. 2008), ale i v severnějších oblastech (Hansson et al. 2013). Kryptická diverzita, jak dokazují následně zmíněné studie, skrývá v jednom druhu druhů několik, které mají ve většině případů užší hostitelské spektrum („host-range“). Z toho explicitně plyne, že s přibývajícím odkrýváním kryptické diversity se mění pohled na četnost

generalistů a specialistů v přírodě (Bickford et al. 2007). S rozvojem moderních metod se v posledních letech objevuje celá řada studií, ve kterých se autoři věnují taxonomické revizi za užití molekulárních metod, revizi morfologických znaků a dalších metod. Samozřejmě je to obsáhlé téma. V následujících odstavcích je zmíněno několik příkladů, jak lze odhalit kryptickou diverzitu, jaké jsou k tomu užívány metody studia a jaké to má dopady na pohled v zastoupení generalistů a specialistů.

Druh *Asecodes lucens* Nees, 1834 (Hymenoptera: Eulophidae) byl považován za generalistu na larvách mandelínek rodu *Galerucella* Crotch, 1873 (Coleoptera: Chrysomelidae). Později bylo zjištěno, že tento druh se skládá z komplexu tří druhů a tyto jednotlivé druhy mají ve skutečnosti mnohem užší host-range nebo jsou dokonce specializovaní pouze na jeden druh ze zmíněného rodu *Galerucella* (Hansson et al. 2013; Hambäck et al. 2013).

U podčeledi Aphidiinae (Hymenoptera: Braconidae) se zase došlo nejen k závěru, že se v podčeledi nacházejí specializovanější druhy parazitoidů mšic (Hemiptera: Aphididae), než se dříve myslelo, ale také analýza objevila parafyletické vztahy uvnitř rodu *Aphidius* Nees, 1818 (Hymenoptera: Braconidae) (Derocles et al. 2015).

K vymezení kryptických druhů („species delimitation“) a jejich srovnání jsou často využívány nejrůznější přístupy a metody. Po srovnání více metod se autoři Schwarzfeld and Sperling (2015) přiklonili ke dvěma z nich, a to „Poisson tree processes“ a „Generalized Mixed Yule Coalescent“ analýze, které přikládají váhu k fylogenetickému signálu.

4 Vliv strategie

4.1 Koinobionti vs. idiobionti

Tak jako se dají parazitoidi rozdělit na generalisty a specialisty, lze je dělit podle strategie, jak využívají hostitele na koinobionty a idiobionty. Zatímco koinobionti ponechávají hostitele se dále vyvíjet i po jeho napadení, idiobionti hostitele po napadení usmrtí a začnou ho konzumovat (Askew and Shaw 1986). Konečná velikost idiobiontního parazitoida je proto determinována velikostí hostitele (Otto and Mackauer 1998).

Koinobionti jsou považováni za specializovanější než idiobionti (Hawkins et al. 1992). Koinobionti a idiobionti také v jiném poměru převažují dle hostitelské niky. Koinobionti se

vyskytují více na exponovaných hostitelích, kdežto idiobionti napadají spíše skryté hostitele, například převažují u hálkotvorného a minujícího hmyzu (Hawkins 1990; Hawkins et al. 1992).

5 Hypotézy o evoluci hostitelského spektra

Byla vyslovena spousta hypotéz, které se zabývají evolucí šíře hostitelského spektra. Mnohé hypotézy byly původně postulovány pro jiné ekologické skupiny živočichů a následně aplikované také na parazitoidy.

Jedna z nejobecnějších je hypotéza „Jack of all trades is master of none“, která popisuje znevýhodnění generalistů ve smyslu pořekadla devět povolání a desátá bída (Hertz 1984). Když tuto hypotézu testovali u fytofágních brouků rodu *Cephaloleia* spp. (Coleoptera: Chrysomelidae), nedošli k závěru, že by pro tyto zástupce byla hypotéza platná (Garcia-Robledo and Horvitz 2012). Nicméně studie provedené na parazitoidech mšic (Hymenoptera: Braconidae) dokazovali, že generalisté byli méně účinní ve využívání hostitelů a autoři se tak k hypotéze přiklonili (Stilmant et al. 2008; Straub et al. 2011).

Další obecná hypotéza se zabývá okolnostmi spojenými s výběrem hostitele, tzv. host selection hypothesis neboli „Mother knows best“ či „preference-performance“ (Thompson 1988). Tato hypotéza, která původně byla vztahována k fytofágnímu hmyzu, předpokládá, že o naklazení rozhoduje kvalita rostliny, na níž je hostitel, a zajišťuje potomkům lepší vývoj. Studie se specializovanými parazitoidy *Diadegma semiclausum* (Hymenoptera: Ichneumonidae) a *Cotesia glomerata* (Hymenoptera: Braconidae) prokázala vliv živých rostlin hostitelů na preferenci ke kladení na vhodnější rostliny pro vývoj potomků (Gols et al. 2009). Naproti tomu u generalisty *Aphidius matricariae* (Hymenoptera: Braconidae) se tato preference neobjevila, tj. samice vybíraly ty nejméně vhodné rostliny pro vývoj (Chesnais et al. 2015).

Další dvě hypotézy už se týkají čistě evoluce hostitelského spektra. „Oscillation hypothesis“ popisuje proces, kdy diverzifikace je poháněna tím, že se z generalistů (či méně specializovaných druhů) stávají druhy specializovanější (Janz and Nylin 2008). Naproti tomu stojí „Hypothesis of musical chairs“. Ta vychází z dětské hry o zabírání židlí a byla popsána na fenoménu kolonizační hry u ptáků, který koreloval s touto dětskou hrou, při níž docházelo ke změnám obývaných ostrovů. (Diamond 1982) Lze ji shrnout tak, že k diverzifikaci a specializaci dochází u specialistů změnou hostitele. Rozdíl mezi nimi tedy je v tom, že u

„Oscillation hypothesis“ je pohonem evolučních změn hostitelské spektrum a u „Hypothesis of musical chairs“ jsou tímto pohonem „host switches“ a na základě této hypotézy by se nemělo hostitelské spektrum měnit.

Při srovnání těchto hypotéz u fytofágního hmyzu, konkrétně u hostitelského spektra motýlů (Lepidoptera: Papilionoidea, Lepidoptera: Heliconiini), se autoři studie (Hardy and Otto 2014) přiklonili k „musical chairs hypothesis“. Tedy diverzifikace probíhala díky změně hostitelské rostliny, přičemž v evoluci byl podle studie pozitivní vztah mezi změnou hostitelské rostliny a diverzifikací a během evoluce byly změny v šíři hostitelského spektra vzácné. Podle Grisella (1999) jsou parazitoidé schopni adaptovat se všem podmínkám vyhovujícím hostiteli, což stojí proti „Hypothesis of musical chairs“ hypotéze u parazitoidů. K podobnému závěru došli i (Al khatib et al. 2016). Ti publikovali jednu z mála studií, která testuje hypotézy spojené s evolucí hostitelského spektra u blanokřídlých parazitoidů. Na příkladu „*Eupelmus urozonus* species group“ (Hymenoptera: Eupelmidae), kde se objevují pouze 3 striktní specialisté z celkem 13 druhů, se přiklonili k hypotéze oscilační („oscillation hypothesis“), protože v rámci fylogeneze druhové skupiny jsou generalisté a specialisté zastoupeni různě a nebyl zmapován žádný evidentní přeskok na nového hostitele.

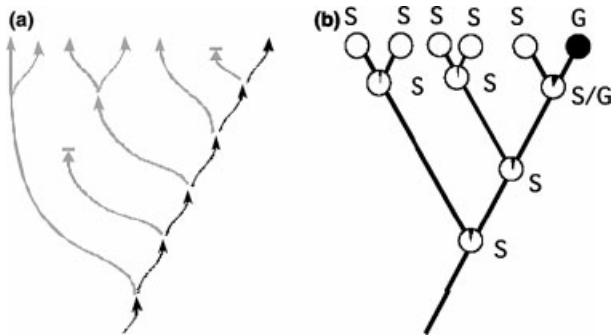
Poslední hypotéza se týká spíše hostitelských druhů. „Escape and radiate hypothesis“ (Ehrlich and Raven 1964), říká, že uniknutí hostitele před predátory následně vede k rychlému radiování hostitele. Platnost této hypotézy pro blanokřídlé parazitoidy však zatím nebyla potvrzena. Jediná studie, která se touto problematikou zabývá, ukazuje se, že pro tak složité trofické sítě jako se nachází u parazitoidů je hypotéza „Escape and radiate hypothesis“ příliš zjednodušující. (Nyman et al. 2007)

6 Směr evoluce

Důležitá otázka, kterou si můžeme položit, je, zda evoluce probíhala od specialistů ke generalistům nebo naopak. Který stav je odvozenější?

Směr přechodů neboli tranzic od generalistů ke specialistům, tj. specializace, byl potvrzen celkem u 15 skupin fytofágního hmyzu (Singer and Stireman 2005). Je ale známa i opačná situace. U včel rodu *Anthidium* (Hymenoptera: Megachilidae) směřovaly tranzice od oligolektických zástupců k polylektickým (Müller 1996). (pozn. terminologie analogická s termíny specialista – oligolektický druh a generalista – polylektický druh). V tomto konkrétním případě byla s tranzicí ke generalizmu spojena redukce velikosti těla.

Podobný průběh evoluce byl popsán i u parazitické čeledi Tachinidae (Diptera: Tachinidae), kde se generalisté objevovali v odvozenějších větvích (Viz. Obrázek 1) (Stireman 2005).



Obrázek 1: Hypotetický scénář, kdy generalisté (černě) dávají vzniknout specializovanějším (šedě) a pozorovaný scénář fylogeneze hostitelského spektra čeledi Tachinidae (Diptera) (podle (Stireman 2005)).

U blanokřídlých parazitoidů se tato problematika studovala podrobněji. U mravenčích parazitoidů z čeledi Eucharitidae (Hymenoptera) parazituje nejodvozenější skupina na třech různých mravenčích podčeledích, kdežto méně odvozené skupiny na jedné podčeledi (Murray 2013). Nebo se v rámci fylogeneze druhové skupiny “*Eupelmus urozonus* species group” (Hymenoptera: Eupelmidae) vyskytovali specialisté a generalisté namíchaně (Al khatib et al. 2016). Také je možné se podívat na evoluci koinobiontí strategie. Dnešní Heliconinae (Hymenoptera: Ichneumonidae) jsou koinobionti a jejich ancestrální stav byl idiobiontní. Tudíž se předpokládá, že evoluce proběhla směrem k specializovanějším (Belshaw and Quicke 2002).

7 „Dead ends“

Cope (1896) poprvé vyslovil hypotézu, že specializace znamená pro konkrétní druh slepou uličku (tzv. „dead end“). Tedy že specializovaní živočichové jsou náchylnější k vyhynutí (Futuyma and Moreno 1988). Za náchylnost k vyhynutí může být odpovědný například specifický behaviorální znak. U kolonií sociálních pavouků rozhodovalo o přežívání kolonií to, zda zakladatelé byli agresivní nebo krotcí. Pokud zakladatelé jsou z krotkých linií,

a tak u nich hrozí větší risk extinkce (Pruitt 2013).

Zda vede potravní specializace u fytofágního hmyzu k náchylnosti k vyhynutí, potvrdili u brouků rodu *Dendroctonus* (Coleoptera: Scolytidae), u něhož se specialisté z generalistů vyvinuli minimálně šestkrát, ale zpátky už vývoj nikdy neproběhl (Kelley and Farrell 1998). Zatímco Janz and Nylin (2008) to u fytofágního hmyzu vyvrátili na základě oscilační hypotézy.

Stejně tak u kukaččích včel rodu *Sphecodes* (Hymenoptera: Apoidea) nebylo potvrzeno, že by specializace byla pro zástupce slepou uličkou, protože studované včely vždy měli nějakého alternativního hostitele (Habermannová et al. 2013)

Studie, která už se týkala také parazitoidů, a byla zaměřená na veškerý parazitický hmyz, pak shrnuje, že specializace zcela jistě zpomaluje následnou diverzifikaci (Wiegmann et al. 1993).

8 Evoluční podněty k tranzicím

Jaké jsou známé podněty k evolučním změnám v hostitelských spektrech parazitoidů? Kromě vlivů prostředí respektive rostliny, které budou popsány níže, to může být parazitoidova vlastní schopnost učení nových podnětů spojených s hostiteli. Například vosičky druhu *Microplitis croceipes* (Hymenoptera: Braconidae), které se s chemickým podnětem hostitele setkaly 2-4 dny po vylíhnutí, následně při dalším setkání s podnětem na něj reagovaly hledáním (Olson et al. 2003). Ačkoliv studie dokazují, že asociativní učení, tedy osvojování si podnětů spojených s hostitelem (Lewis and Takasu 1990), ovlivňuje vyhledání hostitelů parazitoidem, byla publikována studie (McGregor and Henderson 1998), která to vyvrací. Parazitoida *Trichogramma sibiricum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) nijak neovlivňovalo předchozí setkání s feromony hostitele a nevyvolávalo na ně reakci. Kromě učení a asociací s chemickými signály si vosičky dovedou asociovat entity (potravu, hostitele) i na základě vizuálních signálů jako v případě *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae). Ty tuto schopnost prokázaly při laboratorním experimentu, kdy s preferencí létaly k barvě, u které byly předtím odměněny hostitelem a medem (Oliai and King 2000). Někteří parazitoidi reagují na oba typy stimulů a při oddělení vizuálního stimulu od pachového reagují samičky méně, než jsou-li vystaveny vizuálnímu podnětu společně s pachem. Toto bylo testováno u druhu *Torymus sinensis* (Hymenoptera: Torymidae), který začal iniciovat kladení, když byl vystaven oběma stimulům společně (Graziosi and Rieske

2013).

Na základě poznatků o učení vznikla Hypotéza brzkého učení, která byla poprvé testována u druhu *Lariophagus distinguendus* (Hymenoptera: Pteromalidae). Tento druh se skládá ze dvou dobře oddělených linií. První pravděpodobně ancestrální linie schopnost učení nemá a ta dává přednost hostiteli *Stegobium paniceum* (Coleoptera: Ptinidae), druhá na základě vlivu brzkého učení preference mění a parazituje spíše na jiném hostiteli z rodu *Sitophilus* (Coleoptera: Dryophthoridae), který autoři použili jako alternativního hostitele v této studii (König et al. 2014).

Další, co ovlivňuje parazitoidy, je „bottom-up“ vliv rostliny. Ten může mít dokonce i vliv na vývoj a přežívání hyperparazitoidů (Harvey et al. 2003), jak bylo ukázáno na příkladu hyperparazitoida *Lysibia nana* (Hymenoptera: Ichneumonidae). Oproti hyperparazitoidovi však na primárního parazitoida a hostitele rostlina neměla signifikantní vliv. Bezesporně tak rostlina ovlivňuje různé trofické úrovně a kromě přežívání hyperparazitoidů může u parazitoidů indukovat evoluční novinky. Když minující hostitelé (Leppänen et al. 2012) a hálkotvorní hostitelé (Nyman et al. 2007) v evoluci změnili svou hostitelskou rostlinu, ovlivnilo to parazitoidy. Změna hostitelské rostliny vedla u parazitoidů ke speciaci a diverzifikaci. Ne vždy vedla taková změna hostitelské rostliny k evoluční odpovědi ze strany parazitoida a přiřazení nové hostitelské rostliny parazitoida nijak neovlivnilo (Cronin and Abrahamson 2001).

Podnět pro zařazení hostitele do svého hostitelského spektra je i skutečnost, že se potenciální nový hostitel vyskytne v prostředí parazitoida. Takovým příkladem jsou invadující druhy, jako například žlabatka *Dryocosmus kuriphilus* (Hymenoptera: Cynipidae), která pochází z Číny (Kamijo 1982) a v Evropě se vyskytuje od roku 2002, kdy byla poprvé zaznamenána v Itálii (Brussino et al. 2002). Tato žlabatka vytváří háčky na květech a listech kaštanovníku setého (*Castanea sativa*), který napadá v takové míře, že je považována za škůdce (Ferracini et al. 2015; Cooper and Rieske 2011). Jakmile se v novém prostředí objevila a začala se šířit, polyfágní parazitoidé na ni provedli postupem času shift. Například v Chorvatsku začali parazitoidi kolonizovat nového hostitele do dvou let od introdukce hostitele (Matošević et al. 2010; Matošević and Melika 2013). S plynoucím časem se skladba parazitoidů rozšiřovala. Na studované lokalitě, kterou osídlily žlabatky o dva roky dřív než ostatní lokality, se objevovala druhově nejbohatší skladba parazitoidů (Matošević and Melika 2013).

V Japonsku se tento invazní druh vyskytoval ve velkém množství a to mělo vliv na parazitoida *Torymus sinensis*, který je v Číně generalista a parazitoid různých hálkotvorných

hostitelů, zatímco po nasazení v biologickém boji v Japonsku byl čistě specialista na *Dryocosmus kuriphilus*. Pravděpodobně tuto specializaci způsobila velká početnost invazního hostitele (Stone 2002, Otake et al. 1984).

Také mohou příklady invazních druhů a jejich hostitelů ukázat, jak ovlivňuje společná evoluční historie s nativními parazitoidy, kolik parazituje na hostiteli specializovaných druhů. U hostitele v nativním prostředí je jiný poměr specialistů a generalistů než v místě introdukce. Hostitelé, kteří jsou invazní, jsou parazitováni více generalisty než specialisty. Bylo zmíněno, že postupem času po introdukci se sice mění abundance parazitoidů, ale poměr specialistů a generalistů zůstává neměnný. (Cornell and Hawkins 1993). Tyto příklady nám umožňují pozorovat kolonizaci nového hostitele a průběh přeskoků v reálném čase.

9 Taxonomicky podmíněná specializace

Koevolucí dochází k synchronizovaným evolučním změnám mezi dvěma druhy, kdy první druh reaguje na evoluční změny v druhého druhu a dochází k recipročním genetickým změnám (Futuyma and Slatkin 1983). Díky koevoluci by měli specialisté na obranu jejich hostitele odpovídat rychleji než generalisté, kteří musí odpovídat na obranu více hostitelů, a proto by měla být specializace upřednostňována (Kawecki 1998).

V koevoluci opylovačů můžeme narazit na extrémní případy, kdy se hovoří o mutualistických vztazích. Ukázkovou interakcí jsou dvojice zástupců kaktusů (např. *Lophocereus schottii*) a nočního motýla *Upiga virescens* (Lepidoptera: Pyralidae), jehož celý životní cyklus probíhá na kaktusu (Holland and Fleming 2002). Extrémním příkladem je koevoluce (zde lze dokonce označit koevoluci za kodiverzifikaci) mezi opylujícími vosičkami fíkovnicemi (Chalcidoidea: Agaonidae) a fíkovníky (*Ficus spp.*), respektive jejich plodenstvím zvaným syconium (Cruaud et al. 2012). K fíkovým společenstvům se váží i parazitoidi opylujících vosiček (fíkovnic) a vosiček tvořících hálkou uvnitř syconií. Právě parazitoidé spjatí s fíkovým společenstvem mají patrně širší „host range“ než hálkotvorné vosičky a opylovači (McLeish et al. 2012) a úroveň jejich kospeciace je v rozmezí pouze 50-64% (Lopez-Vaamonde et al. 2001).

Vzhledem k tomu, že tento systém je intenzivně zkoumán, poskytuje mnoho zajímavých evolučních a biogeografických poznatků o všech trofických úrovních. Například o kolonizaci, která u hálkotvorných Sycophaginae (Chalcidoidea: Agaonidae) probíhala synchronně s fíky a opylovači z Austrálie (Cruaud et al. 2011). U této skupiny se také

objevuje, že blízce příbuzné druhy sdílejí podobné habitaty hálek (Cruaud et al. 2011). Z toho explicitně plyne otázka, zda blíže příbuzní parazitoidé parazitují na blíže příbuzných hostitelích? Ukazuje se, že blíže příbuzní parazitoidi ale nemusí mít podobné hostitelské spektrum a nemusí sdílet stejné hostitele. U argentinských parazitoidů minujícího hmyzu byla zmapována šíře a složení hostitelského spektra. Čeleď Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonidae) měla podobnou šíři a složení hostitelského spektra s čeledí Pteromalidae (Hymenoptera: Chalcidoidea), ale rozdílné hostitelské spektrum bylo mezi Pteromalidae a blíže příbuznou čeledí Eulophidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) (Salvo et al. 2011). Stejně jako u té předchozí Stireman and Singer (2003) porovnávali parazitoidy z různých skupin. U dvoukřídlých parazitoidů z čeledi Tachinidae (Diptera) nebyla objevena žádná fylogenetická závislost vztahů s hostiteli, u blanokřídlých se zdá pravděpodobnější, že jejich vztahy s hostiteli jsou více taxonomicky ovlivněny. Právě studie, které zahrnují parazitoidy z více taxonomických skupin, přinášejí možnost porovnat odlišnosti těchto skupin.

Výše bylo zmíněno několik studií o koevoluci dvou druhů, nicméně se dá mluvit i o potenciálu k budoucí koevoluci. Mezi studovanými parazitoidy mšic a jejich hostiteli se takový potenciál objevuje (Henter 1995). To potvrzuje i novější studie (Nyabuga et al. 2012), podle té parazitoid v genetické diferenciaci následoval hostitele.

10 Specializace na ekologii hostitele

Jednou z hypotéz spjatých se specializací je „host-ecology hypothesis“, která byla vyslovena a testována v souvislosti s parazitoidy. Jedná se o asociaci podmíněnou ekologií hostitelského druhu jako například u rodu *Ichneumon* (Hymenoptera: Ichneumonidae), u něhož na základě molekulární fylogeneze bylo potvrzeno, že sesterské druhy většinou napadají hostitele z různých čeledí. Specializují se na to, zda je kukla hostitele umístěna pod nebo nad zemí, načež se neprokázal žádný konzervatismus, že by blízce příbuzné druhy parazitovali buď na kuklách pod zemí nebo nad zemí (Tschopp et al. 2013). Jako adaptaci na specializaci na kukly hostitele pod zemí mají parazitoidé tlustší a neprodloužená tykadla.

Zmapována byla také specializace na ekologii hostitele u zástupců podčeledi Rogadinae (Hymenoptera: Braconidae), kteří rovněž parazitují na zástupcích motýlů (Lepidoptera) a „mumifikují“ jejich kukly. Nicméně u této skupiny blízce příbuzné druhy parazitovali na hostitelích se stejnou ekologií (Zaldívar-Riverón et al. 2008). Napříč blanokřídlými se tato asociace ovlivněná ekologií hostitele objevuje i u hrabalek (Hymenoptera: Pompilinae) (Rodriguez et al. 2016). Hrabalky v některých případech

parazitují i na více čeledích, ale objevuje se u nich specifická pro prostředí, kde mohou svou pavoučí kořist nalézt.

U rodu *Achrysocharoides* (Hymenoptera: Eulophidae) se po porovnání fylogenezí právě parazitoidů, hostitelů a hostitelských rostlin jejich hostitelů prokázalo, že specifická parazitoidů je spjata s hostitelskou rostlinou na úrovni řádu. (Lopez-Vaamonde et al. 2005) Přičemž specializace na hostitelskou rostlinu může mít vliv na potravní specializace hostitele a tvořit na jiných rostlinách „enemy-reduced space“ (prostor s méně parazitoidy) (Lill et al. 2002).

Otázkou je, co mají parazitoidé specializovaní na ekologii hostitele společného. Ve třech případech se jedná o parazitoidy s idiobiontní strategií, výjimkou jsou koinobiontní zástupci podčeledi *Rogadinae* (Shaw and Huddleston 1991). K názoru, že hostitelské spektrum parazitoida je ovlivněno právě tím, jestli je parazitoid koinobiont nebo idiobiont, došli Tschopp et al. (2013). Argumentovali tím, že idiobionti nejsou s hostitelem v tak úzkém spojení a nemusí se adaptovat na fyziologii hostitele jako koinobionti, a tak mohlo docházet k častým změnám hostitelů, jak tomu bylo u rodu *Ichneumon*.

11 Vliv geografické polohy

Pro herbivorní hmyz platí, že vyšší počet herbivorních druhů v tropech není způsoben větší hostitelskou specializací, ale velkou diverzitou rostlin (Novotny 2006; Novotny et al. 2002). Tam kde je velká diverzita hostitelů, by měla být i velká diverzita parazitoidů. Nicméně studie (Janzen 1981) říká, že se snižující se latitudou diverzita *Ichneumonidae* (Hymenoptera) klesá a nadčeleď je druhově nejpočetnější v centrální části Severní Ameriky.

Zeměpisná poloha může kromě diverzity ovlivnit i velikost parazitoidů. S vyšší zeměpisnou šířkou se zmenšuje rostlina, na které tvoří háčky hostitel parazitoida *Torymus umbilicatus* (Hymenoptera: Torymidae). Se změnou velikosti rostliny, se mění velikost háček a to ovlivňuje i velikost parazitoida (Brown and Rossi 2013).

Latituda tedy může ovlivňovat parazitoidy různě. Ovlivňuje také jejich hostitelské spektrum?

V hypotézách se objevuje specializace na lokální úrovni (Fox and Morrow 1981) či specializace ovlivněná způsobem získávání potravy dle příkladu herbivorního hmyzu. (Novotny et al. 2010) Lokální specializace se například vyskytuje v Nizozemské populaci, kde *Cotesia glomerata* (Hymenoptera: Braconidae) vykazovala větší specializaci na jeden

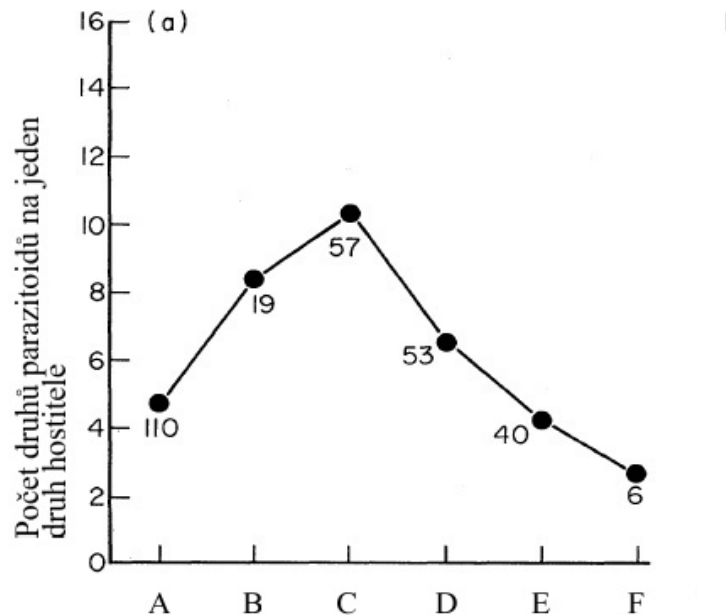
druh, než je standardně známo (Geervliet et al. 2000).

Vliv geografického regionu nemusí znamenat, že hostitelé mají jiné parazitoidy. Hostitelé mohou mít stejnou skladbu parazitoidů, ale na různých místech se mohou vyskytovat v jiné abundanci. Abundanci stejně tak ovlivňuje i altituda. S převahou (nad 90%) byli získáni z hostitelů ve vysoké nadmořské výšce Ichneumoniae a Tachinidae naopak z nížin se z těch samých hostitelů líhli (ve více než 80%) Braconidae (Connahs et al. 2009). Novější studie ukazuje, že altituda má opravdu vliv na vazby parazitoida s hostitelem. Dokonce udává, že s rostoucí nadmořskou výškou (vyšší než 900 m.n.m.) se s převahou vyskytují specialisté na jednoho hostitele (Maunsell et al. 2015).

12 Obranné mechanismy hostitelů

Gross (1993) shrnul morfologické a behaviorální obranné mechanismy hostitelů do pěti podskupin – morfologická obrana, vyhnutí se parazitoidovi („evasive behavior“), agresivní chování, ochrana poskytovaná mravenci a rodičovská péče. Níže jsou rozvedeny i další mechanismy, které mohou fungovat jako ochrana proti parazitaci v prostoru i v čase.

Současně je nezbytné rozdělit hostitele dle způsobu života na hostitele, kteří žijí v otevřeném prostoru nebo skrytě. Podle grafu (viz. Obrázek 2) je vidět, že nejvíce parazitovaný je minující hmyz. To potvrzuje i novější studie, která také udává, že vyšší úroveň parazitace byla u minujícího hmyzu a hmyzu tvořícího rourky než u exponovaných hostitelů (Hrček et al. 2013).



Obrázek 2: Závislost počtu druhů parazitoidů podle způsobu života hostitele. A – exponování, B – napůl krytí, C – minující hmyz, D – hálkotvorný hmyz, E – krytí, F – hmyz živící se kořeny. Upraveno podle (Hawkins 1988).

12.1 Morfologické a behaviorální adaptace

Tato kapitola se bude týkat hlavně exponovaných hostitelů. Účinnou obranou může být pro herbivorní hostitele výběr rostliny, což platí pro herbivory specialisty i generalisty (Singer and Stireman 2003). Tím že se larvy tribu Troidini (Lepidoptera: Papilionidae) živí na rostlinách z čeledi Aristolochiaceae, odrazují parazitoidy předem aristolochiovou kyselinou (Sime 2002).

Mohlo by se zdát, že z povrchových struktur budou bránit před parazitací různé dlouhé sěty. Nicméně kupříkladu sěty u housenek zřejmě nejsou adaptací proti parazitoidům. Právě „chlupaté“ housenky jsou více parazitované (Stireman and Singer 2003). Pokryv těla housenek sětami však může mít obrannou funkci spíše proti predátorům (Sugiura and Yamazaki 2014). Ze studie chemické obrany vzešlo, že housenky, které jsou s preferencí parazitované, jsou ty, které investují do obrany před predátory (Gentry and Dryer 2002), což by mohl být také případ obrany pomocí chlupů.

Jako fyzikální bariéra proti parazitaci by mohla sloužit také oothéka kudlanek a švábů, na povrchu pěnovitá (v případě kudlanek), ale uvnitř velmi pevná a tvrdá struktura. Ale i na vajíčka chráněná oothékou existují specializovaní parazitoidé (Cuignet et al. 2007; Deans et al. 2006). Další fyzikální strukturou, jež by mohla být neprostupná pro kladélko, je kukla. Když byly kukly *Thyridopterix ephemeraeformis* (Lepidoptera: Psychidae) větších velikostí, tj. měly silnější kutikulu, znemožňovaly parazitoidovi *Itopectis conquisitor* (Hymenoptera: Ichneumonidae) naklazení (Cronin and Gill 1989).

Proti parazitaci slouží účinně různé behaviorální projevy. Konkrétně larva *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) se brání před parazitoidem útekem či opuštěním rostliny v přítomnosti parazitoida. Její specializovaný parazitoid *Diadegma semiclasum* (Hymenoptera: Ichneumonidae) vykazuje na behaviorální reakci vyšší adaptaci než parazitoid oligofágní (Wang and Keller 2002). Dále reflexními pohyby zadečkem a odchodem se brání vlnatky (Hemiptera: Pseudococcidae) (Bugila and Franco 2014). Aktivním vyměšování tekutin z ústní dutiny, tzv. regurgitation, se efektivně brání exponované housenky různých druhů motýlů (Gentry and Dryer 2002). Nejen housenky, ale také kukly se mohou pohybem bránit před parazitoidy (Bate 1973). Reakce na přítomnost parazitoida se různí dle stupně vývoje, kdy první až třetí larvální instary volily obranné reakce, kdežto pozdější larvální instary zvolily útek (Cornell et al. 1987).

12.2 Hálkotvorný hmyz

Zástupci hálkotvorného hmyzu jsou více specializovaní na svoji hostitelskou rostlinu než ostatní fytofágové (Hardy and Cook 2010). Háčky larvám poskytují ochranu a jsou ideálním prostorem pro vývoj, a proto indukování tvorby hálek bezpochyby přináší takto specializovaným organismům benefity. Ty jsou zahrnuty ve třech hypotézách o adaptivní funkci hálek (Stone and Schönrogge 2003).

Hypotézy

1. „The nutrition hypothesis“
2. „Microenvironment hypothesis“
3. „Enemy hypothesis“

Do kontextu s obrannými mechanismy hostitelů přímo zapadá hypotéza třetí v pořadí, přičemž jsou známá experimentální data, která podporují adaptivní význam všech tří hypotéz.

Nutriční hypotézu potvrzuje příklad dvou žlabatek *Neuroterus quercus-baccarum* a *Andricus lignicola* (Hymenoptera: Cynipidae), kterým pletiva hálek zajišťují více živin (Hartley 1992). Při podrobnějším zaměření se na složení hálek žlabatek a po srovnání s jinými rostlinnými pletivy, se ukázalo, že indukují expresi proteinů lokalizovaných běžně v semenech hostitelské rostliny (Schönrogge et al. 2000)

U žlabatek (Hymenoptera: Cynipidae) byla nalezena podpora i pro „Microenvironment hypothesis“. Háčky larvě hálkotvorného hmyzu poskytují unikátní prostředí, stabilizují a zvyšují vlhkost. Ta se uvnitř háčky pohybovala okolo 95% procent oproti vnějšímu prostředí, kde se pohybovala kolem 54% (Miller et al. 2009).

Podle „Enemy hypothesis“ zajišťují háčky obranu před nepřáteli. Během evoluce změna fenotypu/tvaru háčky u zástupců *Euura* spp. a *Pontania* spp. (Hymenoptera: Tenthredinidae) vedla k tzv. „enemy-free morphospace“ tedy prostoru bez nepřátel (Nyman et al. 2007). Také u žlabatek bylo později dokázáno (Hymenoptera: Cynipidae), že skladba parazitoidů je ovlivněna strukturou háčky. Tedy v háčkách se stejnou tloušťkou stěny/chlupatostí a podobně se nacházeli specifictí parazitoidé pro daný znak (Bailey et al. 2009). Jak morfologie háčky, tak i její velikost rozhoduje o parazitaci. Stejně tak jako se u hálek, které indukovala *Asphondylia flocossa* (Diptera: Cecidomyiidae), lišila velikost a délka trichomů u jarních a u podzimních, tak se odlišovali i parazitoidé na těchto morfotypech (Dixon et al. 1998).

Kromě tloušťky stěny ovlivňuje parazitoidy i velikost samotné háčky. Velikost háčky

žlabatky *Andricus quercuscalicis* (Hymenoptera: Cynipidae) je rozhodující minimálně u dvou parazitoidů. U prvního druhu *Megastigmus stigmatizans* (Hymenoptera: Torymidae), který si vybírá větší háčky, je délka kladélka možnou adaptací na kladení do větších hálek, menší si vybírá *Ormyrus* spp. (Hymenoptera: Ormyridae) s menším kladélkem (Schönrogge et al. 1996). Stejně tak je tomu u hálek na kaštanech *Castanea* spp. způsobených invazí *Dryocosmus. kuriphilus* (Hymenoptera: Cynipidae). Její přirozený parazitoid *Torymus sinensis* (Hymenoptera: Torymidae) si vybírá větší háčky, oproti parazitoidovi *Ormyrus labotus* (Hymenoptera: Ormyridae), ten si vybírá menší háčky. (Cooper and Rieske 2011). Velikost hálek *Erosta solidaginis* (Diptera: Tenthredinidae) ovlivňuje i specializovaného parazitoida *Eurytoma gigantea* (Hymenoptera: Eurytomidae) v 80% kladoucím do malých hálek (Weis et al. 1985).

O tom zda bude háčkovitý hostitel parazitován nebo ne, může rozhodovat kromě morfologie, velikosti a tloušťky stěny i tvrdost háčky. Tvrdostí se řídí parazitoid *Lathrostizus euurae* (Hymenoptera: Ichneumonidae). Háčky hostitele *Euura lasiolepis* (Hymenoptera: Tenthredinidae) indukované na vrbě (*Salix lasiolepis*) si nevybírá dle velikosti, nelimituje ho tedy délka kladélka, ale je pro něj rozhodujícím faktorem tvrdost. Do tvrdších hálek parazitoidé nenakladli (Craig 1990).

Nicméně byly objeveny i výjimky. Například míra parazitovanosti hálek bejlmorky *Asphondylia* sp. (Diptera: Cecydomiidae) se nelišila podle tloušťky stěny hálek, chlupatosti či lokalizaci na rostlině, a proto podle autorů tlak parazitoidů neměl vliv na evoluci hálek (Waring and Price 1989).

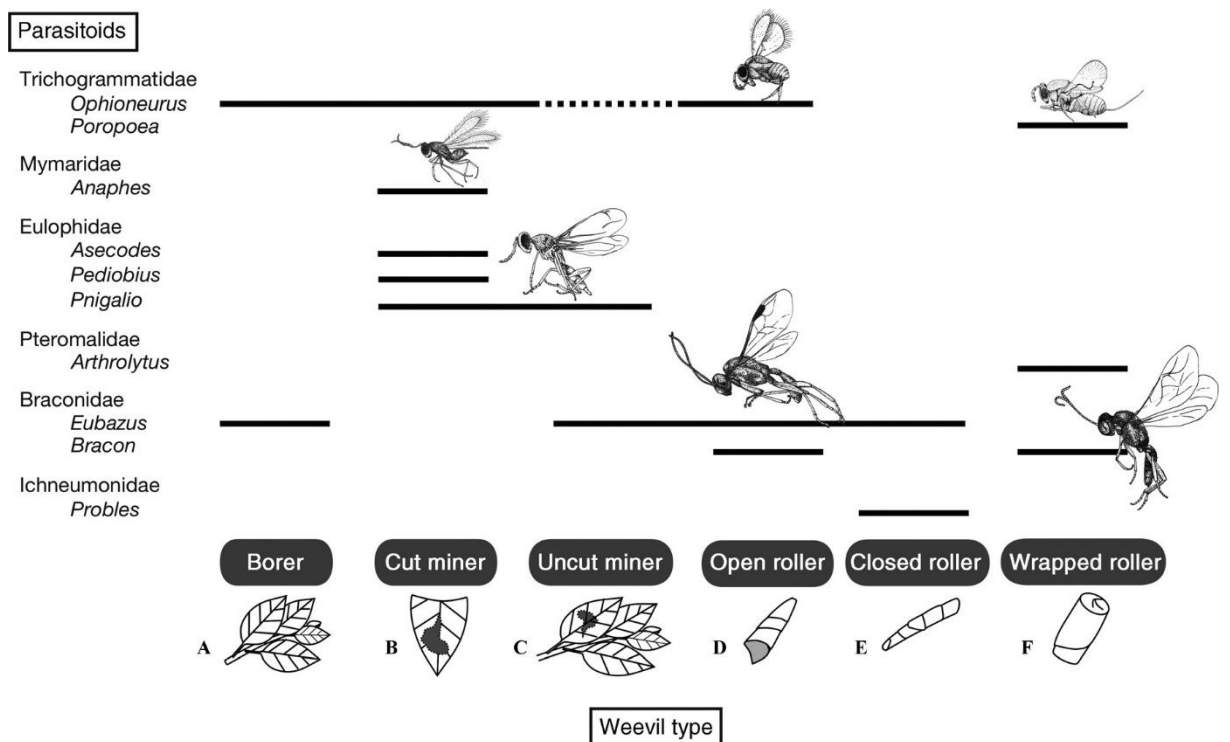
12.3 Minující hmyz a hmyz tvořící „rourky“

Další skupina, jejíž larvy se vyvíjejí skrytě, je minující hmyz. Minující hmyz prokazuje také značnou specializaci na svou hostitelskou rostlinu (Memmott et al. 1994). Mezi jejich parazitoidy ve známých případech převažovali idiobionti (Sato 1995; Kato 1996) a měli 2,3x více hostitelů než koinobionti (Sato 1990). Když se vrátím k Obrázku 2, je zřejmé, že minující hmyz má na jednoho jedince nejvíce parazitoidů. Počet parazitoidů se zvyšuje, když se snižuje pohyblivost hostitele (od exponovaných k minujícím) (Hawkins 1988).

U některých, kupříkladu u minující larvy *Tildenia inconspicua* (Lepidoptera: Gelechiidae) minující na *Solanum carolinense* (Solanaceae), výběr této niky může znamenat přechod do prostředí na parazitoidy bohaté a nezajišťující ochranu (Gross and Price 1988).

Také mezi minujícími hostiteli probíhá tzv. „aparent competition“ (Strauss 1991), tedy že se mezi dvěma minujícími druhy tvoří negativní vztah zprostředkovaný přes parazitoida obou druhů. Když se zvýší velikost populace prvního hostitele, zvýší se i velikosti parazitoida, ale ten redukuje populaci druhého hostitele, což bylo dokázáno na základě studie z tropického lesa (Morris et al. 2004) a opadavého lesa v Japonsku (Hirao and Murakami 2008). Ze strany parazitoidů se adaptace na dosažení hostitele vyvinula u Eulophidae, zástupci parazitující na larvách minujících se specifickým vyklenutím epidermis mají delší kladélko k parazitaci posledních instarů (Brandl 1987).

Kromě minujícího hmyzu lze mezi hmyz manipulující rostlinou ku prospěchu jeho vývoje přiřadit hmyz tvořící rourky. Na Obrázku 3 jsou vyobrazeny manipulace a interakce s rostlinou zástupců zobonoskovitých (Coleoptera: Attelabidae). Mezi nimi a parazitoidy dochází k tzv. „arms race“ (závodů ve zbrojení) a autoři specifické úpravy listů považují za adaptace proti parazitoidům (Kobayashi et al. 2015).



Obrázek 3. Asociace parazitoidů s hostitelem a šíře hostitelského spektra dle manipulace hostitele. A – hostitel tvořící tunely, B – minující hostitel s nakousnutým listem, C – minující hostitel bez manipulace, D – hostitel tvořící otevřené rourky, E – hostitel tvořící uzavřené rourky, F – hostitel tvořící zabalené rourky. Podle

Hmyz tvořící rourky působí značné škody na hospodářských plodinách. Na Novém Zélandu řešili problémy s těmito škůdci používáním insekticidů, to však vedlo u zástupců z řádu Lepidoptera (Lepidoptera: Tortricidae) k rezistenci proti insekticidům (Lo et al. 1997). Aby se podařilo potlačit škůdce, proběhly studie s parazitoidy a manipulací s prostředím. Studie ukázaly, že je-li do systému přidána kvetoucí rostlina např. pohanka (*Fagopyrum esculentum*) zvyšuje se abundance parazitoidů a úmrtnost škůdců (Irvin et al. 2006; Berndt et al. 2006). Vliv přidávané kvetoucí rostliny ukazuje, že parazitaci nepřímou ovlivňují další členové z trofické sítě.

12.4 Fenologie

Může správná fenologie sloužit jako ochrana hostitelů v čase? Vzhledem k tomu, že většina hostitelů má tzv. okno zranitelnosti, během něhož musí parazitoid naklást vajíčka, tak hraje fenologie v interakcích parazitoid hostitel značnou roli. Pro ilustraci hostitelé *Anagrus obscurus* (Hymenoptera: Mymaridae) mají okno zranitelnosti pět dní, kdy by parazitoid měl

hostitelovy vajíčka vyhledat a naklást do nich svá vajíčka (Santolamazza et al. 2011). Navíc studie také naznačují, že larvální parazitoidé napadají pouze 1-2 instary (Vindstad et al. 2011). Z toho plyne důležitost načasování vývoje. Kromě úspěšného naklazení správná fenologie parazitoidům také přináší (podle matematického modelu) možnost koexistence více druhů na jenom hostiteli (Hackett-Jones et al. 2009).

Jakmile mezi parazitoida a hostitele vstoupí další faktory, může se situace komplikovat. Třeba pokud jsou na jaře nevyhovující teploty, ovlivňují interakci specializovaného parazitoida *Cotesia melitaeorum* (Hymenoptera: Braconidae) a hostitele *Melitaea cinxia* Li (Lepidoptera: Nymphalidae). Nevyhovující teploty znemožňují synchronizovaný vývoj parazitoida s hostitelem (Godfray et al. 1994), což ovlivňuje metapopulační dynamiku parazitoida (Nouhuys 2004). Další faktor v systému je živná rostlina hostitele a v jaké fázi vývoje se rostlina nachází. To bylo ukázáno u trofické interakce hostitelské rostliny pcháče bahenního (*Cirsium paluste*), larvy *Tephritis conura* (Diptera: Tephritida) a parazitoida *Pteromalus elevatus* (Hymenoptera: Pteromalidae). Fáze vývoje rostliny ovlivňovala abundanci obou hmyzích zástupců (Vanbergen et al. 2007).

Kromě načasování generací je také důležité zohlednit, kolik generací se během roku vylíhne. Minující larva *Cameria ohridella* (Lepidoptera: Gracillariidae) má 3 generace. Úroveň parazitace („parasitism rate“) během roku je u první generace 11%, 21,5% u druhé a u podzimní 7%. Tudíž žádná z generací neunikla před parazitoidy (Grabenweger and Lethmayer 1999)

Krásný příklad komplexnosti je systém spojený s hostitelem *Taxomyia taxi* (Diptera: Cecidomyiidae) a jeho parazitoidů *Mesopolobus diffinis* (Hymenoptera: Pteromalidae) a *Torymus nigritarsus* (Hymenoptera: Torymidae) studovaný po dobu 35 let. Ukázalo, že mezi hostitelem a *Torymus nigritarsus* je negativní závislost. *Torymus nigritarsus* tedy ovlivňuje početnost hemivoltiní generace, která se vyvíjí dva roky. Druhý parazitoid *Mesopolobus diffinis*, jenž je parazitoidem generace univoltiní, nijak hustotu populace neovlivňuje, poněvadž tato generace je ovlivněna rodičovskou hemivoltiní generací. Ta produkuje většinu univoltiní generace. Navíc celý tento systém osciluje v několikaletých cyklech (Redfern and Hunter 2005).

Strategii, která je úspěšná v úniku před parazitoidy, si vyvinula *Pseudospondylia neolitsea* (Diptera: Cecidomyiidae). Ta se běžně vyvíjí během jednoho roku, ale v krajním případě dokáže protáhnout vývoj do dvou let. Na jedné rostlině se objevuje jak s hálkami jednoletými tak dvouletými, a tak tímto prodloužením vývoje uniká před parazitací od endoparazitoidů, protože během prodloužené diapauzy hrozí endoparazitoidům, že budou

vystavení větší fyziologické obraně ze strany hostitelů (Takasu and Yukawa 1984). Tyto komplexní vztahy jsou samozřejmě důležité i v biologickém boji, aby byl boj proti škůdcům úspěšný, jsou fenologie hostitelů a parazitoidů testovány. U druhu *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Syricidae), který má také prodlouženou diapauzu, byli testováni (Corley and Bruzzone 2009) různí parazitoidé a jejich vliv na potlačení škůdce.

13 Závěr

V úvodu bylo řečeno, že vztahy parazitoida s hostitelem nelze popsat vědeckými termíny a jejich podstatu nelze objevit pomocí vědeckých metod. Ale od chvíle, kdy byla tato myšlenka vyslovena, došlo k velkému posunu poznatků o vztazích parazitoidů s hostiteli. Moderní metody vědcům otevírají nové možnosti studia a moderní metody také přináší nový pohled nejen na hostitelskou specializaci. Díky nim byla objevena řada kryptických druhů, které jsou specializovanější, a také umožňují testovat hypotézy o evoluci hostitelského spektra.

O hostitelském spektru parazitoidů rozhoduje řada faktorů, ať už schopnost učení, ekologie hostitele, rostlina, geografie nebo společná koevoluce s hostitelem. Evoluce hostitelského spektra mohla probíhat různě. Zajímavá hypotéza o evoluci hostitelského spektra je „Oscillation hypothesis“, ta byla u jedné skupiny parazitických blanokřídlých podložena. Podle mého soudu by testování podobných hypotéz měla být věnována větší pozornost.

Z obranných mechanismů jsou účinné v obraně proti parazitům behaviorální projevy a schopnost hostitelů vytvářet háčky. Zatímco minující strategie nefunguje jako adaptivní ochranný mechanismus proti parazitoidům, ale o tvoření rourek lze mluvit jako o obranném mechanismu mluvit.

Vztahům parazitoidů s hostiteli bych se ráda věnovala i v navazujícím magisterském studiu. Svou prací o fylogenezi rodu *Torymus* (Hymenoptera: Torymidae) a vztazích s jeho hostiteli, bych ráda rozšířila poznatky nejen o hostitelském spektru parazitoidů.

14 Abecední seznam druhů a rodů

Tabulka 1. Pokud nebyl autor a rok popisu zmíněný přímo v citovaném článku byly tyto informace doplněny z jiných zdrojů, které jsou zde uvedeny.

<i>Achrysocharoides</i> Girault, 1913 (Hymenoptera: Eulophidae)	(Noyes 2016)
<i>Anagrus obscurus</i> Förster, 1861 (Hymenoptera: Mymaridae)	(Santolamazza et al. 2011)
<i>Andricus lignicola</i> Hartig, 1840 (Hymenoptera: Cynipidae)	(de Jong Y. et al. 2016)
<i>Andricus quercuscalicis</i> Burgsdorff, 1783 (Hymenoptera: Cynipidae)	(de Jong Y. et al. 2016)
<i>Anthidium</i> Fabricius, 1804 (Hymenoptera: Megachilidae)	(de Jong Y. et al. 2016)
<i>Aphidius</i> Nees, 1818 (Hymenoptera: Braconidae)	(de Jong Y. et al. 2016)
<i>Aphidius matricariae</i> Haliday, 1834 (Hymenoptera: Braconidae)	(de Jong Y. et al. 2016)
<i>Asecodes lucens</i> Nees, 1834 (Hymenoptera: Eulophidae)	(Hansson 2013)
<i>Asphondylia</i> spp. Loew, 1850 (Diptera: Cecydomiidae)	(de Jong Y. et al. 2016)
<i>Asphondylia floccosa</i> Cagne, 1986 (Diptera: Cecidomyiidae)	(de Jong Y. et al. 2016)
<i>Camelia ohridella</i> Deschka et Dimic, 1986 (Lepidoptera: Gracillariidae)	(Grabenweger 1999)
<i>Cephaloleia</i> spp. Chevrolat, 1836 (Coleoptera: Chrysomelidae)	(Roskow et al. 2016)
<i>Cotesia glomerata</i> Linnaeus, 1758 (Hymenoptera: Braconidae)	(de Jong Y. et al. 2016)
<i>Cotesia melitaeorum</i> Wilkinsos, 1937 (Hymenoptera: Braconidae)	(Yu et al. 2016)
<i>Dendroctonus</i> Erichson, 1836 (Coleoptera: Scolytidae)	(de Jong Y. et al. 2016)
<i>Diadegma semiclausum</i> Hellen, 1949 (Hymenoptera: Ichneumonidae)	(de Jong Y. et al. 2016)
<i>Dibrachys microgastri</i> Bouché, 1834 (Hymenoptera: Pteromalidae)	(de Jong Y. et al. 2016)

<i>Dryocosmus kuriphilus</i> Yatsumatsu, 1951 (Hymenoptera: Cynipidae)	(Roskow et al. 2016)
<i>Eupelmus</i> Dalman, 1820 (Hymenoptera: Eupelmidae)	(Noyes 2016)
<i>Eurosta solidaginis</i> Fitch, 1855 (Diptera: Tenthredinidae)	(Abrahamson et al. 1989)
<i>Eurytoma gigantea</i> Walsh, 1870 (Hymenoptera: Eurytomidae)	(Noyes 2016)
<i>Euura</i> Newman, 1837 (Hymenoptera: Tenthredinidae)	(de Jong Y. et al. 2016)
<i>Euura lasiolepis</i> Smith, 1968 (Hymenoptera: Tenthredinidae)	(de Jong Y. et al. 2016)
<i>Galerucella</i> Crotch, 1873 (Coleoptera: Chrysomelidae)	(de Jong Y. et al. 2016)
<i>Ichneumon</i> Linnaeus, 1758 (Hymenoptera)	(de Jong Y. et al. 2016)
<i>Itopectis conquisitor</i> Say, 1835 (Hymenoptera: Ichneumonidae)	(Roskow et al. 2016)
<i>Lariophagus distinguendus</i> Förster, 1841 (Hymenoptera: Pteromalidae)	(Noyes 2016)
<i>Lathrostizus euurae</i> Ashmed, 1890(Hymenoptera: Ichneumonidae)	(Roskow et al. 2016)
<i>Lysibia nana</i> Gravenhorst, 1829 (Hymenoptera: Ichneumonidae)	(de Jong Y. et al. 2016)
<i>Megastigmus stigmatizans</i> Fabricius, 1798 (Hymenoptera: Torymidae)	(Noyes 2016)
<i>Melitaea cinxia</i> Linnaeus, 1757 (Lepidoptera: Nymphalidae)	(de Jong Y. et al. 2016)
<i>Mesopolobus diffinis</i> Walker, 1834 (Hymenoptera: Pteromalidae)	(Noyes 2016)
<i>Microplitis croceipes</i> Cresson, 1872 (Hymenoptera: Braconidae)	(Yu et al. 2016)
<i>Nasonia vitripennis</i> Walker, 1836 (Hymenoptera: Pteromalidae)	(Noyes 2016)
<i>Neuroterus quercus-baccarum</i> Linnaeus, 1758 (Hymenoptera: Cynipidae)	(de Jong Y. et al. 2016)
<i>Ormyrus</i> spp. Westwood 1832 (Hymenoptera: Ormyridae)	(Noyes 2016)
<i>Ormyrus labotus</i> Walker, 1843 (Hymenoptera: Ormyridae)	(Noyes 2016)

<i>Plutella xylostella</i> Linnaeus, 1767 (Lepidoptera: Plutellidae)	(de Jong Y. et al. 2016)
<i>Pontania</i> Costa, 1852 (Hymenoptera: Tenthredinidae)	(de Jong Y. et al. 2016)
<i>Pseudospondylia neolitsea</i> Yukawa, 1974 (Diptera: Cecidomyiidae)	(Takasu and Yukawa 1984)
<i>Pteromalus elevatus</i> Walker, 1839 (Hymenoptera: Pteromalidae)	(Noyes 2016)
<i>Sirex noctilio</i> Fabricius, 1733(Hymenoptera: Syricidae)	(de Jong Y. et al. 2016)
<i>Sitophilus</i> Schoenherr, 1838 (Coleoptera: Dryophthoridae)	(de Jong Y. et al. 2016)
<i>Sphecodes</i> Latreille, 1805 (Hymenoptera: Apoidea)	(de Jong Y. et al. 2016)
<i>Stegobium paniceum</i> Linnaeus, 1761(Coleoptera: Ptinidae)	(de Jong Y. et al. 2016)
<i>Taxomyia taxi</i> Inhbald, 1861 (Diptera: Cecidomyiidae)	(de Jong Y. et al. 2016)
<i>Tephritis conura</i> Loew, 1844 (Diptera:Tephritida)	(de Jong Y. et al. 2016)
<i>Thyridopterix ephemeraeformis</i> Haworth, 1803 (Lepidoptera: Psychidae)	(Cronin and Gill 1989)
<i>Tildenia inconspicuella</i> Murtfeldt, 1883 (Lepidoptera: Gelechiidae)	(Gross and Price 1988)
<i>Torymus nigratarsus</i> Walker, 1833 (Hymenoptera: Torymidae)	(Noyes 2016)
<i>Torymus sinensis</i> Kamijo, 1982 (Hymenoptera: Torymidae)	(Otake and Moriya 1984)
<i>Torymus umbilicatus</i> Gahan, 1919 (Hymenoptera: Torymidae)	(Noyes 2016)
<i>Trichogramma sibericum</i> Sorokina, 1980 (Hymenoptera: Trichogrammatidae)	(Noyes 2016)
<i>Upiga virescens</i> Hulst, 1900 (Lepidoptera: Pyralidae)	(Roskow et al. 2016)

15 Literatura

Sekundární citace jsou zařazeny na konec seznamu literatury.

- Abrahamson, W G, Sattler, J.F., McCrea K.D, and Weis A.E.. 1989. "Variation in Selection Pressures on the Goldenrod Gall Fly and the Competitive Interactions of Its Natural Enemies." *Oecologia* 79 (1): 15–22.
- Al khatib, F., A. Cruaud, L. Fusu, G. Genson, J.-Y. Rasplus, N. Ris, and G. Delvare. 2016. "Multilocus Phylogeny and Ecological Differentiation of the 'Eupelmus Urozonus Species Group' (Hymenoptera, Eupelmidae) in the West-Palaeartic." *BMC Evolutionary Biology* 16 (1). BMC Evolutionary Biology: 13
- Bailey, R., Schönrogge, K., Cook J. M., Melika G, Csóka F, Thuróczy C., and Stone G. A.. 2009. "Host Niches and Defensive Extended Phenotypes Structure Parasitoid Wasp Communities." *PLoS Biology* 7 (8): e1000179.
- Bate, C M. 1973. "The Mechanism of the Pupal Gin Trap. II. THE CLOSURE MOVEMENT." *J. Exp Biol* 59: 109–19.
- Belshaw, R. and Quicke, D.L.J., 2002. "Robustness of Ancestral State Estimates: Evolution of Life History Strategy in Ichneumonoid Parasitoids." *Systematic Biology* 51 (3): 450–77.
- Berndt, L.A., Wratten S.D., and Scarratt S.L.. 2006. "The Influence of Floral Resource Subsidies on Parasitism Rates of Leafrollers (Lepidoptera: Tortricidae) in New Zealand Vineyards." *Biological Control* 37 (1): 50–55.
- Bickford, D., Lohman, D.J., Sodhi, N.S., Ng, P.K.L., Meier, R., Winke, r K., Ingram, K.K, and Das, I. 2007. "Cryptic Species as a Window on Diversity and Conservation." *Trends in Ecology and Evolution* 22 (3): 148–55.
- Brandl, R. 1987. "Ovipositor Length in Parasitoids and Tentiform Leaf Mines: Adaptations in Eulophids (Hymenoptera: Chalcidoide)." *Biological Journal of the Linnean Society* 32 (1987): 351–55.
- Brown P., and Rossi, A. M.. 2013. "Geographic and Host-Associated Size Variation in the Parasitoid Wasp *Torymus Umbilicatus* (Hymenoptera: Torymidae) in Florida: Implications for Host Survival and Community Structure." *Florida Entomologist* 96 (3): 832–
- Bugila, A.A. A, and Franco, J. C.. 2014. "Defense Response of Native and Alien Mealybugs (Hemiptera : Pseudococcidae) Against the Solitary Parasitoid *Anagyrus* Sp . Nr (Hymenoptera : Encyrtidae)." *Journal of Insect Behavior*.
- Connahs, H., Rodríguez-Castañeda, G., Walters, T., Walla, T., & Dyer, L., Heidi Connahs, Genoveva Rodríguez-Castañeda, Toni Walters, Thomas Walla, and Lee Dyer. 2009. "Geographic Variation in Host-Specificity and Parasitoid Pressure of an Herbivore (Geometridae) Associated with the Tropical Genus *Piper* (Piperaceae)." *Journal of Insect Science* 9 (28): 1–11.
- Cooper, W. Rodney, and Rieske, L.K.. 2011. "A Native and an Introduced Parasitoid Utilize an Exotic Gall-Maker Host." *BioControl* 56 (5): 725–34.
- Corley, J. C., and Bruzzone, O.A.. 2009. "Delayed Emergence and the Success of Parasitoids in Biological Control." *Biological Control* 51 (3). Elsevier Inc.: 471–74.
- Cornell, H.W..., and Hawkins, B.A.. 1993. "Accumulation of Native Parasitoid Species on

- Introduced Herbivores : A Comparison of Hosts as Natives and Hosts as Invaders.” *The American Naturalist* 141 (6): 847–65.
- Cornell, J.C., Stamp, N.E., and Bowers, M.D.. 1987. “Developmental Change in Aggregation, Defense and Escape Behavior of Buckmoth Caterpillars, *Hemileuca Lucina* (Saturniidae).” *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20 (6): 383–88.
- Craig, T. P., J Itami K., and Price, P.W.. 1990. “The Window of Vulnerability of a Shoot-Galling Sawfly to Attack by a Parasitoid.” *Ecology* 71 (4): 1471–82.
- Cronin, J. T., and Abrahamson, W.G.. 2001. “Do Parasitoids Diversify in Response to Host-Plant Shifts by Herbivorous Insects?” *Ecological Entomology* 26 (4): 347–55.
- Cronin, James T., and Douglas E. Gill. 1989. “The Influence of Host Distribution, Sex, and Size on the Level of Parasitism by *Itoplectis Conquisitor* (Hymenoptera: Ichneumonidae).” *Ecological Monographs* 14: 165–73.
- Cruaud, A., Jabbour-Zahab, R., Genson, G., Couloux, A., Yan-Qiong, P., Da Rong, Y. Ubaidillah, R., et al. 2011. “Out of Australia and Back Again: The World-Wide Historical Biogeography of Non-Pollinating Fig Wasps (Hymenoptera: Sycophaginae).” *Journal of Biogeography* 38 (2): 209–25.
- Cruaud, A, Jabbour-zahab, R., Genson, G., Kjellberg, F., I Kobmoo, N., and Van Noort,.. 2011. “Phylogeny and Evolution of Life-History Strategies in the Sycophaginae Non-Pollinating Fig Wasps Phylogeny and Evolution of Life-History Strategies in the Sycophaginae Non-Pollinating Fig Wasps (Hymenoptera , Chalcidoidea).” *BMC Evolutionary Biology* 11 (1).
- Cruaud, A., Ronsted, N., Chantarasuwan, B., Siang Chou, L., Clement, W.L., Couloux, A., B Cousins, B. et al. 2012. “An Extreme Case of Plant-Insect Codiversification: Figs and Fig-Pollinating Wasps.” *Systematic Biology* 61 (6): 1029–47.
- Cuignet, M., T. Hance, and D. M. Windsor. 2007. “Phylogenetic Relationships of Egg Parasitoids (Hymenoptera: Eulophidae) and Correlated Life History Characteristics of Their Neotropical Cassidinae Hosts (Coleoptera, Chrysomelidae).” *Molecular Phylogenetics and Evolution* 42 (3): 573–84.
- Deans, A. R., J Gillespie, J.J. and Yoder, M.J.. 2006. “An Evaluation of Ensign Wasp Classification (Hymenoptera: Evaniidae) Based on Molecular Data and Insights from Ribosomal RNA Secondary Structure.” *Systematic Entomology* 31 (3): 517–28.
- Derocles, S. A. P., Plantagenest, M., Rasplus, J.-Y., Marie, A., Evans, D.M., . Lunt, D.H. and Le Ralec, A.. 2015. “Are Generalist Aphidiinae (Hym. Braconidae) Mostly Cryptic Species Complexes?” *Systematic Entomology*,
- Desneux, N., Barta, R. J., Hoelmer, K. A., Hopper, K.R., and Heimpel, G.E.. 2009. “Multifaceted Determinants of Host Specificity in an Aphid Parasitoid.” *Oecologia*, 387–98.
- Diamond, J. 1982. “Effect of Species Pool Size on Species Occurrence Frequencies: Musical Chairs on Islands.” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 79 (7): 2420–24.
- Dixon, K A, Lerma, R. R., Craig, T.P. and Hughes, K.A.. 1998. “Gall Morphology and Community Composition in *Asphondylia Flocossa* (Cecidomyiidae) Galls on *Atriplex Polycarpa* (Chenopodiaceae).” *Environmental Entomology* 27 (3): 592–99.

- Ehrlich, P. R., and Raven, P.R.. 1964. "Butterflies and Plants : A Study in Coevolution." *Evolution* 18 (4): 586–608.
- Ferracini, C., Gonella, E., Ferrari, E., Alessandro, M., Picciau, L. Tota, F., Pontini, M., and Alma, A.. 2015. "Novel Insight in the Life Cycle of *Torymus Sinensis* , Biocontrol Agent of the Chestnut Gall Wasp." *BioControl*, 169–77.
- Fox, L.R., and Morrow, P.A.. 1981. "Specialization: Species Property or Local Phenomenon?" *Science* 211 (4485): 887–93.
- Futuyma, D J., and Moreno, G. 1988. "The Evolution of Ecological Specialization." *Annu Rev Ecol Syst* 19 (1988): 207–33.
- Garcia-Robledo, C., and Horvitz, C.C.. 2012. "Jack of All Trades Masters Novel Host Plants: Positive Genetic Correlations in Specialist and Generalist Insect Herbivores Expanding Their Diets to Novel Hosts." *Journal of Evolutionary Biology* 25 (1): 38–53.
- Geervliet, J. B. F., Monique S. W. Verdel, Henk Snellen, Jasmin Schaub, Marcel Dicke, and L. E. M. Vet. 2000. "Coexistence and Niche Segregation by Field Populations of the Parasitoids *Cotesia Glomerata* and *C. Rubecula* in the Netherlands: Predicting Field Performance from Laboratory Data." *Oecologia* 124 (1): 55–63.
- Gentry, G. L., and Dryer, L.A.. 2002. "On the Conditional Nature of Neotropical Caterpillar Defenses against Their Natural Enemies." *Ecology* 83 (11): 3108–19.
- Godfray, H. C. J., Hassell, M.P., and Holt., R.D.. 1994. "The Population Dynamic Consequences of Phenological Asynchrony between Parasitoids and Their Hosts." *Journal of Animal Ecology* 63: 1–10.
- Gols, R., Van Dam, N.M., Raaijmakers, C.M., Dicke, M., and Harvey, J.A.. 2009. "Are Population Differences in Plant Quality Reflected in the Preference and Performance of Two Endoparasitoid Wasps?" *Oikos* 118 (5): 733–43.
- Grabenweger, G. and Lethmayer, Ch.. 1999. "Occurrence and Phenology of Parasitic Chalcidoidea on the Horse Chestnut Leafminer, *Cameraria Ohridella* Deschka and *Dimic* (Lep., Gracillariidae)." *Journal of Applied Entomology* 123 (5): 257–60..
- Graziosi, I., and Rieske, L.K.. 2013. "Response of *Torymus Sinensis*, a Parasitoid of the Gallforming *Dryocosmus Kuriphilus*, to Olfactory and Visual Cues." *Biological Control* 67 (2). Elsevier Inc.: 137–42.
- Grissell, E. 1999. "Hymenoptera Biodiversity : Some Alien Notions." *American Entomologist* 45 (4): 235–44.
- Gross, P.. 1993. "Insect Behavioral and Morphological Defenses against Parasitoids." *Annu. Rev. Entomol.* 38: 51–73.
- Gross, P., and Price, P.W.. 1988. "Plant Influences on Parasitism of Two Leafminers : A Test of Enemy-Free Space." *Ecology* 69 (5): 1506–16.
- Habermannová, J., Bogusch, P. and Straka, J.. 2013. "Flexible Host Choice and Common Host Switches in the Evolution of Generalist and Specialist Cuckoo Bees (*Anthophila*: *Sphecodes*)." *PloS One* 8 (5): e64537.
- Hackett-Jones, E., Cobbold, C. and White, A.. 2009. "Coexistence of Multiple Parasitoids on a Single Host due to Differences in Parasitoid Phenology." *Theoretical Ecology* 2 (1): 19–31.

- Hambäck, P. A., Weingartner, E., Ericson, L., Fors, L., Cassel-lundhagen, A., Stenberg, J. A. and Bergsten, J.. 2013. "Bayesian Species Delimitation Reveals Generalist and Specialist Parasitic Wasps on Galerucella Beetles (Chrysomelidae): Sorting by Herbivore or Plant Host." *BMC Evolutionary Biology*, 1–14.
- Hansson, Ch., and Hambäck, P.A.. 2013. "Three Cryptic Species in Asecodes (Forster) (Hymenoptera, Eulophidae) Parasitizing Larvae of Galerucella Spp. (Coleoptera, Chrysomelidae), Including a New Species." *Journal of Hymenoptera Research* 30: 51–64.
- Hardy, N.B., and Otto, S.P.. 2014. "Specialization and Generalization in the Diversification of Phytophagous Insects: Tests of the Musical Chairs and Oscillation Hypotheses." *Proceedings of the Royal Society B* 281
- Hardy, Nate B, and Lyn G Cook. 2010. "Gall-Induction in Insects: Evolutionary Dead-End or Speciation Driver?" *BMC Evolutionary Biology* 10 (1): 257. doi:10.1186/1471-2148-10-257.
- Hartley S.E., Lawton J.H. 1992. "Host-Plant Manipulation by Gall-Insects : A Test of the Nutrition Hypothesis." *Journal of Animal Ecology* 61 (1): 113–19.
- Harvey, J. A., van Dam, N. M., and Golst, R.. 2003. "Interactions over Four Trophic Levels: Foodplant Quality Affects Development of a Hyperparasitoid as Mediated through a Herbivore and Its Primary Parasitoid." *Journal of Animal Ecology* 72 (3): 520–31.
- Hawkins, .A . 1988. "Species Diversity in the Third and Fourth Trophic Levels : Patterns and Mechanisms." *Journal of Animal Ecology* 57 (1): 137–62.
- . 1990. "Global Patterns of Parasitoid Assemblage Size." *Journal of Animal Ecology* 59 (1): 57–72.
- Hawkins, B.A ., . Shaw, M.R. and Askew, R.R.. 1992. "Relations Among Assemblage Size , Host Specialization , and Climatic Variability in North American Parasitoid Communities." *The American Naturalist* 139 (1): 58–79.
- Henter, H.J.. 1995. "The Potential for Coevolution in a Host-Parasitoid System . II . Genetic Variation within a Population of Wasps in the Ability to Parasitize an Aphid Host." *Evolution* 49 (3): 439–45.
- Heraty, J., Ronquist, F., Carpenter, J.M., Hawks, D., Schulmeister, S., Dowling, A. P., Murray, D., et al. 2011. "Evolution of the Hymenopteran Megaradiation." *Molecular Phylogenetics and Evolution* 60 (1). Elsevier Inc.: 73–88.
- Hertz, R. B . Huey and Paul E . 1984. "Is a Jack-of-All-Temperatures a Master of None ?" *Evolution* 38 (2): 441–44.
- Hirao, T., and Murakami, M. 2008. "Quantitative Food Webs of Lepidopteran Leafminers and Their Parasitoids in a Japanese Deciduous Forest." *Ecological Research* 23 (1): 159–68.
- Holland, J. N., and Fleming, T.H.. 2002. "Co-Pollinators and Specialization in the Pollinating Seed-Consumer Mutualism between Senita Cacti and Senita Moths." *Oecologia* 133 (4): 534–40.
- Hrček, J., Miller, S.E. Whitfield, J.B., Shima, H. and Novotny, V. 2013. "Parasitism Rate, Parasitoid Community Composition and Host Specificity on Exposed and Semi-Concealed Caterpillars from a Tropical Rainforest." *Oecologia* 173 (2): 521–32.
- Chesnais, Q., Arnaud A., Doury, G., Le Roux, V. and Couty. A.. 2015. "Aphid Parasitoid

- Mothers Don't Always Know Best through the Whole Host Selection Process." *Plos One* 10 (8): e0135661. .
- Irvin, N. A., Scarratt, S. L., Wratten, S.D., Frampton, C.M., Chapman, R.B. and Tylianakis, J.M. 2006. "The Effects of Floral Understoreys on Parasitism of Leafrollers (Lepidoptera: Tortricidae) on Apples in New Zealand." *Agricultural and Forest Entomology* 8 (1): 25–34.
- Janz, N., and Nylin, S.. 2008. "The Oscillation Hypothesis of Host-Plant Range and Speciation." *Specialization, Speciation, and Radiation: The Evolutionary Biology of Herbivorous Insects*, 203–15.
- Janzen, D. H. 1981. "The Peak in North American Ichneumonid Species Richness Lies Between 38 Degrees and 42 Degrees N." *Ecology* 62 (3): 532–37.
- Jones, T. S., Bilton, A.R., Mak, L. and Sait, S.M.. 2015. "Host Switching in a Generalist Parasitoid: Contrasting Transient and Transgenerational Costs Associated with Novel and Original Host Species." *Ecology and Evolution* 5 (2): 459–65.
- Kamijo, K.. 1982. "Two New Species of *Torymus* (Hymenoptera, Cynipidae) in China and Korea." *Kontyu, Tokyo* 50 (4): 505–10.
- Kato, M.. 1996. "Effects of Parasitoid Community Structure upon the Population Dynamics of the Honeysuckle Leafminer, Ch." *Researches on Population Ecology* 38 (1): 27–40.
- Kawecki, T J. 1998. "Red Queen Meets Santa Rosalia: Arms Races and the Evolution of Host Specialization in Organisms with Parasitic Lifestyles." *The American Naturalist* 152 (4): 635–51.
- Kelley, S. T, and Farrell, B.D.. 1998. "Is Specialization a Dead End? The Phylogeny of Host Use in *Dendroctonus* Bark Beetles (Scolytidae)." *Evolution* 52 (6): 1731–43.
- Klopfstein, S., Vilhelmsen, L., Heraty, J.M., Sharkey, M., and Ronquist, F.. 2013. "The Hymenopteran Tree of Life: Evidence from Protein-Coding Genes and Objectively Aligned Ribosomal Data." *PLoS ONE* 8 (8): 1–24..
- König et al. 2014. "Does Early Learning Drive Ecological Divergence during Speciation Processes in Parasitoid Wasps ?" *The Royal Society Publishing*, no. The Royal Society Publishing.
- Kobayashi, Ch., Kazunori M., Kyohei W., Nobuaki N., Yukari S.-O., Masakado K., and M aoto K.. 2015. "Arms Race between Leaf Rollers and Parasitoids : Diversification of Plant-Manipulation Behavior and Its Consequences." *Ecological Monographs* 85 (2): 253–68.
- Lapchin, L.. 2002. "Host-Parasitoid Association and Diffuse Coevolution: When to Be a Generalist?" *The American Naturalist* 160 (2): 245–54.
- Leppänen, S- A., Altenhofer, S.A., Liston A.D., and Nyman, T.. 2012. "Ecological Versus Phylogenetic Determinants of Trophic Associations in a Plant-Leafminer-Parasitoid Food Web." *Evolution*.
- Lewis, W. J., and Takasu., K. 1990. "Use of Learned Odors by a Parasitic Wasp in Accordance with Host and Food-Needs." *Nature* 348 (6302): 635–36.
- Lill, J T, R J Marquis, and R E Ricklefs. 2002. "Host Plants Influence Parasitism of Forest Caterpillars." *Nature* 417 (May): 170–73. doi:10.1038/417170a.

- Lo, P. L., Walker, J.T.S. and Suckling, D.M.. 1997. "Resistance of Planotortrix Orcto (Greenheaded Leafroller) to Azinphos-Methyl in Hawke's Bay." *Horticultural Pest Management*, 409–13.
- Lopez-Vaamonde, C., Rasplus, J.Y., Weiblen, G.D. and Cook, J.M.. 2001. "Molecular Phylogenies of Fig Wasps: Partial Coclادogenesis of Pollinators and Parasites." *Molecular Phylogenetics and Evolution* 21 (1): 55–71.
- Lopez-Vaamonde, C., Godfray, H.C.J., West S., Hansson, C., and Cook, J.M.. 2005. "The Evolution of Host Use and Unusual Reproductive Strategies in Achrysocharoides Parasitoid Wasps." *Journal of Evolutionary Biology* 18 (4): 1029–41.
- Matosevic, D., and Melika, G.. 2013. "Recruitment of Native Parasitoids to a New Invasive Host: First Results of Dryocosmus Kuriphilus Parasitoid Assemblage in Croatia." *Bulletin of Insectology* 66 (2): 231–38.
- Matošević, D., Pernek, M. and Hrašovec, B., 2010. "First Record of Oriental Chestnut Gall Wasp (Dryocosmus Kuriphilus) in Croatia ." *Prvi Nalaz Kestenove Ose Šiškarice (Dryocosmus Kuriphilus) U Hrvatskoj* 134 (9-10): 497–502..
- Maunsell, S. C. Kitching, R.L., Burwell, Ch.J. and Morris, R.J. 2015. "Changes in Host-Parasitoid Food Web Structure with Elevation." *Journal of Animal Ecology* 84 (2): 353–63..
- McGregor, R., and Henderson, D.. 1998. "The Influence of Oviposition Experience on Response to Host Pheromone in Trichogramma Sibericum (Hymenoptera : Trichogrammatidae)." *Journal of Insect Behavior* 11 (5): 621–32.
- McLeish, M. J., Beukman, G., Van Noort S., and Wossler, T.C. 2012. "Host-Plant Species Conservatism and Ecology of a Parasitoid Fig Wasp Genus (Chalcidoidea; Sycoryctinae; arachonia)." *PLoS ONE* 7 (9)..
- Memmott, J., Godfray, H.C.J. and Gauld, I.D.. 1994. "The Structure of a Tropical Host-Parasitoid Community." *Journal of Animal Ecology* 63 (3): 521–40.
- Miller, D. G., Ivey, CH.T., and Shedd, J.D.. 2009. "Support for the Microenvironment Hypothesis for Adaptive Value of Gall Induction in the California Gall Wasp, Andricus Quercuscalifornicus." *Entomologia Experimentalis et Applicata* 132 (2): 126–33.
- Morris, R. J., Lewis, O.T., and Godfray, H. Ch. J.. 2004. "Experimental Evidence for Apparent Competition in a Tropical Forest Food Web." *Nature* 428 (6980): 310–13.
- Müller, A.. 1996. "Host-Plant Specialization in Western Palearctic Anthidine Bees (Hymenoptera : Apoidea : Megachilidae)." *Ecological Monographs* 66 (2): 235–57.
- Munro, J. B., Heraty, J. M., Burks, R.A., Hawks, D., Mottern, J., Cruaud, A., Rasplus, J. Y., and Jansta, P.. 2011. "A Molecular Phylogeny of the Chalcidoidea (Hymenoptera)." *PLoS ONE* 6 (11)
- Murray, E. A., Carmichael, A. E., and Heraty, J.M.. 2013. "Ancient Host Shifts Followed by Host Conservatism in a Group of Ant Parasitoids." *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society* 280 (1759)
- Narendran, T. C., Santhosh, S., and Sudheer, K.. 2007. "Biosystematics and Biogeography of Oriental Chalcidoidea (Hymenoptera) Associated with Plant Galls." *Oriental Insects* 41 (1): 141–67.
- van Nouhuys S., Lei, G.. 2004. "Parasitoid-Host Metapopulation Dynamics : Of Phenological

- Consequences Asynchrony.” *Journal of Animal Ecology* 73 (3): 526–35.
- Novotny, V. 2006. “Why Are There So Many Species of Herbivorous Insects in Tropical Rainforests?” *Science* 313 (5790): 1115–18.
- Novotny, V., Bremerk, B., and Cizek, L.. 2002. “Low Host Specificity of Herbivorous Insects in a Tropical Forest.” *Nature*, 841–44.
- Novotny, V., Miller, S.E., Baje, L., Balagawi, S., Basset, Y., Cizek, L., Craft, K.J. et al. 2010. “Guild-Specific Patterns of Species Richness and Host Specialization in Plant-Herbivore Food Webs from a Tropical Forest.” *Journal of Animal Ecology* 79 (6): 1193–1203.
- Nyabuga, F.N, Loxdale, H.D., Heckel, D.G. and Weisser, W.W.. 2012. “Coevolutionary Fine-Tuning: Evidence for Genetic Tracking between a Specialist Wasp Parasitoid and Its Aphid Host in a Dual Metapopulation Interaction.” *Bulletin of Entomological Research* 102 (2): 149–55.
- Nyman, T., Bokma, F., and Kopelke, J.P.. 2007. “Reciprocal Diversification in a Complex Plant-Herbivore-Parasitoid Food Web.” *BMC Biology* 5: 49. d
- Oliai, S. E., and King, B.H.. 2000. “Associative Learning in Response to Color in the Parasitoid Wasp *Nasonia Vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae).” *Journal of Insect Behavior* 13 (1): 55–69.
- Olson, D. M., Rains, D.G., Meiners, T., Takasu, K., Tertuliano, M., Tumlinson, J.H., Wäckers, F.L. and Lewis, W.J.. 2003. “Parasitic Wasps Learn and Report Diverse Chemicals with Unique Conditionable Behaviors.” *Chem. Senses*, 545–49.
- Otake A. Moriya S. and Shiga M. 1984. “Colonization of *Torymus Sinensis* KAMIJO (Hymenoptera: Torymidae), a Parasitoid of the Chestnut Gall Wasp *Dryocosmus Kuriphilus* YASUMATSU (Hymenoptera: Cynipidae, Introduces from China.” *Appl. Ent. Zool.* 19 (1): 11–114.
- Otto, M., and Mackauer, M.. 1998. “The Developmental Strategy of an Idiobiont Ectoparasitoid, *Dendrocerus Carpenteri*: Influence of Variations in Host Quality on Offspring Growth and Fitness.” *Oecologia* 117 (3): 353–64..
- Peters, R. A. S.. 2011. “Two Ways of Finding a Host : A Specialist and a Generalist Parasitoid Species (Hymenoptera : Chalcidoidea : Pteromalidae).” *European Journal of Entomology* 5759: 565–73.
- Pruitt, J. N. 2013. “A Real-Time Eco-Evolutionary Dead-End Strategy Is Mediated by the Traits of Lineage Progenitors and Interactions with Colony Invaders.” *Ecology Letters* 16 (July): 879–86.
- Quicke, D. L. J., Lopez-Vaamonde, C. and Belshaw, R. 1999. “The Basal Ichneumonidae (Insecta, Hymenoptera): 28S D2 rDNA Considerations of the Brachycyrtinae, Labeninae, Paxylommatinae and Xoridinae.” *Zoologica Scripta* 28 (1-2): 203–10..
- Redfern, M. and Hunter, M.D.. 2005. “Time Tells: Long-Term Patterns in the Population Dynamics of the Yew Gall Midge, *Taxomyia Taxi* (Cecidomyiidae), over 35 Years.” *Ecological Entomology* 30 (1): 86–95.
- Rodriguez, J., Pitts, J. P., Florez, J.A., Bond, J.A. and von Dohlen, C.D.. 2016. “Molecular Phylogeny of Pompilinae (Hymenoptera: Pompilidae): Evidence for Rapid Diversification and Host Shifts in Spider Wasps.” *Molecular Phylogenetics and Evolution* 94. Elsevier Inc.: 55–64.

- Salt, G. 1935. "Experimental Studies in Insect Parasitism . III . --Host Selection." *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* 117 (805): 413–35.
- Salvo, A., Valladares, G.R. and Cagnolo, L.. 2011. "Parasitic Assemblages on Leafminers: A Comparison of Structure and Function among Host Orders." *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 46 (1): 11–22.
- Santolamazza, S., Baquero, E. and Cordero-Rivera, A.. 2011. "Incidence of *Anagrus Obscurus* (Hymenoptera: Mymaridae) Egg Parasitism on *Calopteryx Haemorrhoidalis* and *Platycnemis Pennipes* (Odonata: Calopterygidae: Platycnemididae) in Italy." *Entomological Science* 14 (3): 366–69.
- Sato, H. 1995. "Comparison of Community Composition of Parasitoids That Attack Leaf-Mining Moths (Lepidoptera, Gracillariidae)." *Environmental Entomology* 24 (4): 879–88..
- Schönrogge, K., L. J. Harper, and C. P. Lichtenstein. 2000. "The Protein Content of Tissues in Cynipid Galls (Hymenoptera: Cynipidae): Similarities between Cynipid Galls and Seeds." *Plant, Cell and Environment* 23 (2): 215–22.
- Schönrogge, K., Stone, G.N. and Crawley, M.J.. 1996. "Abundance Patterns and Species Richness of the Parasitoids and Inquilines of the Alien Gall-Former *Andricus Quercuscalicis* (Hymenoptera : Cynipidae)." *Nordic Society Oikos* 77 (3): 507–18.
- Schwarzfeld, M.D., and Sperling, F.A.H.. 2015. "Comparison of Five Methods for Delimitating Species in *Ophion Fabricius*, a Diverse Genus of Parasitoid Wasps (Hymenoptera, Ichneumonidae)." *Molecular Phylogenetics and Evolution* 93 (April 2016): 234–48.
- Sime, K.. 2002. "Chemical Defence of *Battus Philenor* Larvae against Attack by the Parasitoid *Trogus Pennator*." *Ecological Entomology* 27 (3): 337–45.
- Singer, M. S., and Stireman, J.O.. 2003. "Does Anti-Parasitoid Defense Explain Host-Plant Selection by a Polyphagous Caterpillar?" *Oikos* 100 (3): 554–62.
- Singer, M. S., and Stireman, J.O. 2005. "The Tri-Trophic Niche Concept and Adaptive Radiation of Phytophagous Insects." *Ecology Letters* 8 (12): 1247–55.
- Smith, M. A., Rodriguez, J.J., Whitfield J. B., Deans, A.R., Janzen, D.H. Hallwachs, W.H., and Hebert, P.D.N.. 2008. "Extreme Diversity of Tropical Parasitoid Wasps Exposed by Iterative Integration of Natural History, DNA Barcoding, Morphology, and Collections." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105 (34): 12359–64.
- Stilmant D., Van Bellinghen C., Hance T., Boivin G.. 2008. "Host Specialization in Habitat Specialists and Generalists." *Oecologia* 156 (2): 431–40.
- Stireman, J. O., and Singer, M.S.. 2003. "Determinants of Parasitoid-Host Associations: Insights from a Natural Tachinid-Lepidopteran Community." *Ecology* 84 (2): 296–310.
- Stireman, J. O. 2005. "The Evolution of Generalization? Parasitoid Flies and the Perils of Inferring Host Range Evolution from Phylogenies." *Journal of Evolutionary Biology* 18: 325–36..
- Stone, G. N., and Schönrogge, K.. 2003. "The Adaptive Significance of Insect Gall Morphology." *Trends in Ecology & Evolution* 18 (10): 512–22.

- Straub, C. S., Ives, A.R., and Gratton, C.. 2011. “Evidence for a Trade-off between Host-Range Breadth and Host-Use Efficiency in Aphid Parasitoids.” *The American Naturalist* 177 (3): 389–95.
- Strauss, S. Y. 1991. “Indirect Effects in Community Ecology: Their Definition, Study and Importance.” *Trends in Ecology and Evolution* 6 (7): 206–10.
- Sugiura, S. and Yamazaki, K.. 2014. “Caterpillar Hair as a Physical Barrier against Invertebrate Predators.” *Behavioral Ecology* 25 (4): 975–83.
- Symonds, M. R. E., and Elgar, M.A.. 2013. “The Evolution of Body Size , Antennal Size and Host Use in Parasitoid Wasps (Hymenoptera : Chalcidoidea): A Phylogenetic Comparative Analysis.” *PLOS ONE* 8 (10): 1–13.
- Takasu, K., and Yukawa, J.. 1984. “Two-Year Life History of the Neolitsea Leaf Gall Midge, *Pseudasphondylia Neolitsea* Yukawa (Diptera, Cecidomyiidae).” *Kantyu* 52 (4): 596–604.
- Thompson, J N. 1988. “Evolutionary Ecology of the Relationship between Oviposition Preference and Performance of off Spring in Phytophagons Insects.” *Entomol. Exp. Appl.* 47 (1): 3–14
- Tschopp, A., Riedel, M., Kropf, Ch., Nentwig, W. and Klopstein, S.. 2013. “The Evolution of Host Associations in the Parasitic Wasp Genus *Ichneumon* (Hymenoptera: Ichneumonidae): Convergent Adaptations to Host Pupation Sites.” *BMC Evolutionary Biology* 13 (1). BMC Evolutionary Biology: 74.
- Vanbergen, A. J., Jones, T.H., Hails, R.S., Watt, A.D., and Elston, D.A.. 2007. “Consequences for a Host-Parasitoid Interaction of Host-Plant Aggregation, Isolation, and Phenology.” *Ecological Entomology* 32 (4): 419–27.
- Vindstad, O. P. L., Hagen, S.B, Jepsen, J.U., Kapari, L., Schott, T. and Ims, R.A.. 2011. “Phenological Diversity in the Interactions between Winter Moth (Operophtera Brumata) Larvae and Parasitoid Wasps in Sub-Arctic Mountain Birch Forest.” *Bulletin of Entomological Research* 101 (6): 705–14.
- Wang, X. G., and Keller, M. A.. 2002. “A Comparison of the Host-Searching Efficiency of Two Larval Parasitoids of *Plutella Xylostella*.” *Ecological Entomology* 27 (1): 105–14..
- Waring, G.L., and Price, P.W.. 1989. “Parasitoid Pressure and the Radiation of a Gallforming Group (Cecidomyiidae: Asphondylia Spp.) on Creosote Bush (*Larrea Tridentata*).” *Oecologia* 79 (3): 293–99.
- Weis, A. E., Abrahamson, W.G., McCread, K.D..1985. “Host Gall Size and Oviposition Success by the Parasitoid *Eurytoma Gigantea*.” *Ecological Entomology* 10: 341-348
- Wiegmann, B. M., Mitter. Ch., and Farrelle, B.. 1993. “Diversification of Carnivorous Insects: Extrordinary Radiation or Specialized Dead End?” *The American Naturalist* 1422 (5): 737–54.
- Zaldívar-Riverón, A., Shaw, M.R., Sáez, A.G., Mori, M., Belokoblylskij, S.A., Shaw, S.R., and Quicke, D. J.. 2008. “Evolution of the Parasitic Wasp Subfamily Rogadinae (Braconidae): Phylogeny and Evolution of Lepidopteran Host Ranges and Mummy Characteristics.” *BMC Evolutionary Biology* 8: 329.

Sekundární citace

- Askew, R.R. & Shaw, M.R. (1986) "Parasitoid communities: their size, structure and development. Insect Parasitoids" citováno dle - Bradford A . Hawkins, Mark R . Shaw and R . R . Askew. 1992. "Relations Among Assemblage Size , Host Specialization , and Climatic Variability in North American Parasitoid Communities." *The American Naturalist* 139 (1): 58–79.
- Brussino G, Bosio G, Baudino M, Giordano R, Ramello F, Melika G (2002). Pericoloso insetto esotico per il castagno europeo. *Informatore Agrario*, 58: 59-61 citováno dle Aebi, A, K Schönrogge, G Melika, A Alma, G Bosio, and A Quacchia. 2006. "Parasitoid Recruitment to the Globally Invasive Chestnut Gall Wasp *Dryocosmus Kuriphilus*," 1–18.
- Cope, E. D. 1896. The primary factors of organic evolution. Open Court Publishing Co., Chicago citováno dle Kelley, S. T, and Farrell, B.D.. 1998. "Is Specialization a Dead End? The Phylogeny of Host Use in *Dendroctonus* Bark Beetles (Scolytidae)." *Evolution* 52 (6): 1731–43.
- Futuyma, D.J., and M. Slatkin. 1983. Introduction. Pp. 1-13 in D. J. Futuyma and M. Slatkin, eds. *Coevolution*. Sinauer, Sunderland, Mass. citováno dle Henter, Heather J. 1995. "The Potential for Coevolution in a Host-Parasitoid System . II . Genetic Variation within a Population of Wasps in the Ability to Parasitize an Aphid Host." *Evolution* 49 (3): 439–45.
- Chapman RF (1982) Chemoreception: the significance of receptor numbers. *Adv Insect Physiol* 16: 247-356. doi:10.1016/ S0065-2806(08)60155-1 citováno dle - Symonds, Matthew R E, and Mark A Elgar. 2013. "The Evolution of Body Size , Antennal Size and Host Use in Parasitoid Wasps (Hymenoptera : Chalcidoidea) : A Phylogenetic Comparative Analysis." *PLOS ONE* 8 (10): 1–13.
- Shaw M. R. and Huddleston T. (1991) Classification and biology of Braconid wasps (Hymenoptera: Braconidae) Royal Entomological Society of London citováno dle - Zaldívar-Riverón, A., Shaw, M.R., Sáez, A.G., Mori, M., Belokoblylskij, S.A., Shaw, S.R., and Quicke, D. J.. 2008. "Evolution of the Parasitic Wasp Subfamily Rogadinae (Braconidae): Phylogeny and Evolution of Lepidopteran Host Ranges and Mummy Characteristics." *BMC Evolutionary Biology* 8: 329.
- Sato, H. 1990. "Parasitoid complexes of lepidopteran leaf miners on oaks (*Quercus dentata* and *Quercus mongolica*) in Hokkaido, Japan. *Ecological Research* 5:1-8 (citováno dle-Bradford A . Hawkins, Mark R . Shaw and R . R . Askew. 1992. "Relations Among Assemblage Size , Host Specialization , and Climatic Variability in North American Parasitoid Communities." *The American Naturalist* 139 (1): 58–79.)
- Thompson, W. R., and Parker, H. L. (1927). "The problem of host relations with special reference to entomophagous insect" *Parasitology* 19 (1), citováno dle Salt G. (1935)

“Experimental Studies in Insect Parasitism . III . --Host Selection. ” *Proceedings of the Royal Society of London. Series B.Biological Sciences* 117 (805): 413-435

Yu, D.S, van Achterberg K, Horstmann K. 2005. “World Ichneumonoidea 2004. Taxonomy, biology, morphology and distribution. ” Available from Vancouver, Canada: Taxapad. www.taxapad.com, citováno dle - Quicke, D. L.J., Laurenne, N.M., Fitton, M.G, Broad, G. R. 2009. “A thousand and one wasps: a 28S rDNA and morphological phylogeny of the Ichneumonidae (Insecta: Hymenoptera) with an investigation into alignment parameter space and elision”, *Journal of Natural History* 43 (23-24): 1305-1421.

Yu, D.S., van Achterberg, C., Horstmann, K., 2012. Taxapad 2012: World Ichneumonoidea 2011, Taxonomy, biology, morphology and distribution. Vancouver, Canada, <http://www.taxapad.com>., citováno dle Chen, Xue xin, Pu Tang, Jie Zeng, C. van Achterberg, and Jun hua He. 2014. “Taxonomy of Parasitoid Wasps in China: An Overview.” *Biological Control* 68 (1). Elsevier Inc.: 57–72.

Citované databáze

de Jong Y. et al. 2014. Fauna Europaea - all European animal species on the web. *Biodiversity Data Journal* 2: e4034.

Noyes J.S. 2016. Universal Chalcidoidea Database. World Wide Web electronic publication. <http://www.nhm.ac.uk/chalcidoids> (zprístupněno 1. července 2016)

Roskov Y., Abucay L., Orrell T., Nicolson D., Flann C., Bailly N., Kirk P., Bourgoin T., DeWalt R.E., Decock W., De Wever A., eds. (2016). Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 28th July 2016. Digital resource at www.catalogueoflife.org/col. Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands. ISSN 2405-8858.