

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Lenka Ročková

**Adaptace kladélka parazitoidů sloužící při napadání hostitele v
nadčeledi Chalcidoidea (Hymenoptera)**

**Adaptation of parasitoids used during host utilization in the Chalcidoidea
superfamily (Hymenoptera)**

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Petr Janšta, PhD.

Praha, 2018

Prohlášení:

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

V Praze, 15.8. 2018

Podpis

Poděkování

Mé poděkování patří Petru Janšovi za odborné vedení, trpělivost a ochotu, kterou mi v průběhu zpracování bakalářské práce věnoval. Dále bych ráda poděkovala svým přátelům za podporu a hlavně svým rodičům za to, že mi umožnili studovat a poskytují mi potřebné zázemí.

Abstrakt

Nadčeleď Chalcidoidea patří mezi nejvíce diverzifikované skupiny parazitického hmyzu. Životní strategie převažující u většiny druhů z této nadčeleďi je parazitoidismus, který může být člověkem využit jako účinný nástroj v biologickém boji. Parazitoidi se při své reprodukci potýkají se skutečností, že jejich hostitelé jsou často ukryti na těžko dostupných místech. Tato skutečnost je pravděpodobně zodpovědná za některé morfologické znaky kladélek, které není možno vysvětlit čistě fylogeneticky. Tyto znaky jsou tedy adaptací právě na jejich životní strategii – parazitoidismus. Adaptace kladélka odrážejí charakteristiku substrátu, v němž se nachází hostitel a do kterého je tak kladeno potomstvo. Druhy sdílející stejnou niku mívají různě adaptovaná kladélka, což je zdůvodňováno lepším využitím dostupných zdrojů a zároveň je zvažováno jako speciální faktor sympatrických druhů. Detailnější studie zaměřená na odlišnosti v adaptivních znacích kladélek by mohla usnadnit rozpoznávání životních strategií u parazitických blanokřídlých (Hymenoptera: Parasitica) právě na základě morfologie kladélka.

Klíčová slova: parazitičtí blanokřídlí, Chalcidoidea, struktura kladélka, vyhledávání hostitele, adaptace na vyhledávání hostitele, diskriminace hostitele

Abstract

The Chalcidoidea superfamily is one of the most diverse groups of parasitic insects. The life strategy prevalent in most species of this superfamily is parasitoidism, which can be used by human as an effective tool in biological control. Parasitoids deal during their reproduction with the fact, that their hosts are often hidden in hardly accessible places. This matter of fact is probably the reason for development of some of the ovipositor's characteristics, that cannot be explained phylogenetically. These characteristics are therefore described as adaptations for parasitoid lifestyle. These adaptations mirror the nature of substrate which their hosts inhabitate and where the oviposition is being realised. Species inhabiting the same niche use to show different adaptations of the ovipositor, which could be explained by better distribution of the present resources. It is also considered a speciation factor of sympatric species. Detailed studies of the differences between ovipositor adaptations may simplify the determination process of life strategies of hymenopteran insects, which could be performed based on ovipositor morphology.

Key words: parasitic Hymenoptera, Chalcidoidea, ovipositor structure, hosts seeking, adaptation for host utilization, host discrimination

OBSAH

1	Úvod.....	1
2	Literární rešerše.....	2
2.1	Životní strategie parazitoidů z řádu Hymenoptera.....	2
2.2	Struktura kladélka.....	4
2.3	Nadčeleď Chalcidoidea.....	5
2.4	Adaptace na parazitaci.....	6
2.4.1	Délka kladélka.....	6
2.4.2	Tvar kladélka.....	9
2.4.3	Receptory.....	12
2.4.4	Zvyšování tvrdosti kutikuly (sklerotizace, obohacení kovy).....	15
2.5	Vliv ekologických faktorů na podobu kladélka.....	17
2.5.1	Diskriminace hostitele.....	17
2.5.2	Vliv délky kladélka na potlačování mezidruhové kompetice.....	20
3	Závěr.....	21
4	Seznam zmiňovaných druhů a rodů.....	22
5	Seznam použité literatury.....	23

1 Úvod

Parazitoidi z řádu blanokřídlých se při své reprodukci musí potýkat se skutečností, že jejich hostitelé jsou často ukryti na relativně nedostupných místech. Proto je podoba kladélek parazitoidů hlavním kritériem pro úspěšné dosažení vhodného hostitele (Quicke 1997).

Ačkoliv základní struktura kladélka blanokřídlých vykazuje značnou uniformitu a různost je dána především taxonomickou příslušností jedinců, v určitých znacích lze pozorovat odchylky, které neodpovídají fylogenetickým vztahům. U některých druhů se pravděpodobně vyvinuly přizpůsobení související s biologií hostitele, jenž je napadán (Ghara et al. 2011; Ralec et al. 1996).

Tyto adaptace se týkají jak morfologických znaků, jako je například délka či tvar kladélka, tak znaků fyziologických jako je přítomnost receptorů. Jako přizpůsobení pro parazitickou životní strategii se dají zahrnout i některé behaviorální jevy jako je například diskriminace hostitele. Kromě umožnění dosažení hostitele se předpokládá, že tyto adaptace mohou hrát roli v rozdělení si zdroje ve skupině druhů sdílející stejnou niku či ve speciaci sympatrických druhů (Cooper a Rieske 2010; Weiblen & Bush 2002).

Cílem této práce je shrnutí dosavadních poznatků týkajících se znaků kladélka, které jsou přizpůsobením na životní strategii parazitoidů patřících do nadčeledi Chalcidoidea. Jako parazitoidi mohou být tyto druhy využity jako účinný nástroj biologického boje (Godfray 1994; Hawkins, Thomas, & Hochberg 1993; Salvo & Valladares 2007). Kromě toho by výsledky rozsáhlejších studií struktury kladélek mohly umožnit rozpoznat biologii parazitoida právě podle podoby jeho kladélka (Ghara et al. 2011).

Tato práce se týká zástupců z nadčeledi Chalcidoidea, avšak vzhledem ke komparativní povaze některých studií a k faktu, že parazitoidi nejsou taxonomicky ucelená skupina nebylo možné vynechat informace o zástupcích z ostatních parazitických nadčeledí řádu blanokřídlých (Hymenoptera: Parasitica).

2 Literární rešerše

2.1 Životní strategie parazitoidů z řádu Hymenoptera

U hmyzu je termínem parazitoid charakterizován organismus, jehož larvy jsou volně žijícím dospělcem kladeny do (popř. na povrch) hostitele, ve kterém prodělávají další vývoj. Hostitel přitom slouží jako zdroj potravy a vývoj snůšky nepřežije (Jervis et al. 2002).

Parazitoidy můžeme rozdělit na endoparazitoidy, jejichž larvy jsou kladeny přímo do hostitele, na rozdíl od ektoparazitů, jejichž larvy jsou nakladeny na integument hostitele a následně během svého vývoje požírají hostitele zvenčí (Godfray 1994).

Mezi parazitoidy najdeme jak zástupce, kteří kladou jedno vajíčko (solitérní parazitoidi), tak i ty kteří jich kladou více (gregariózní parazitoidi). Pokud jich klade více, může být počet vajíček ovlivněn také ekologickými faktory jako je např. početnost hostitele (Iwasa et al. 1984).

Z hlediska životních strategií se mezi parazitoidy rozlišuje také, jak využívají svého hostitele po naklazení. Tzv. koinobionti nechávají svého hostitele prodělávat další vývoj, zatímco idiobionti svého hostitele během klazení paralyzují, či rovnou zabijí (Askew & Shaw 1986). K tomuto je vztažena i velikost larev, míra kontaktu s hostitelem a škody napáchané parazitací. Vzhledem k tomu, že hostitel idiobiontů neprodělává další vývoj, musí být v moment napadení dostatečně velký, aby stačil na výživu během celého vývoje parazita. Protože koinobionti svého hostitele neparalyzují, hrozí jim, že jejich potomci budou hostitelem setřeseni či pozřeni. Proto bývají koinobionti většinou endoparazité, oproti idiobiontům, kteří si klazení na povrch hostitele můžou dovolit (Quicke 1997). U koinobiontů, jejichž symbióza s hostitelem je užší (větší míra specializace), je důležité, aby hostitel nezahynul dříve, než parazitoid stačí prodělat vývoj, proto je nutné při klazení redukovat škody na minimum. Jejich larvy jsou menší a celkově přizpůsobené na život uvnitř hostitele, kde mj. musí odolávat imunitnímu systému (Rott & Godfray 2000).

Niky parazitoidů se překrývají a není nijak výjimečné, že více druhů sdílí stejného hostitele. Často u nich tedy můžeme pozorovat vztahy, ve kterých je přítomen více než jeden parazit. K tzv. multiparazitismu dochází v případě, že je už napadený hostitel parazitován znovu jiným druhem parazitoida. Pro opětovné napadení stejným druhem (či jedincem), je používán termín superparazitismus. I když je tento termín (především ve starší literatuře) užíván jako prosté synonymum pro termín multiparazitismus, je značný rozdíl mezi vztahy larev stejného jedince,

larev stejného druhu a larev různého druhu nacházejících se uvnitř jednoho hostitele (Van Alphen & Visser 1990; Gordh et al. 1999).

Dalším jevem provázející sdílení životního prostoru je tzv. hyperparazitismus. V tomto případě se larvy parazitoidů (primární parazitoid) samy stanou hostitelem pro dalšího parazitoida (sekundární parazitoid) (Fisher 1961; Sweetman 1936).

Parazitoidi napadají různá životní stádia z řad členovců, nejčastěji však hmyzu (Kaeslin, et al. 2005). Jsou schopni velmi účinně potlačovat početnost populace svého hostitele, a protože se prezentují vysokou hostitelskou specifitou jsou vhodným prostředkem pro tzv. biologický boj, proces, při němž se využívá aplikace přirozených nepřátel, ke snížení počtu škůdců. Z těchto důvodů jsou parazitoidi předmětem řady studií (Godfray 1994; Hawkins et al. 1993; Salvo a Valladares 2007).

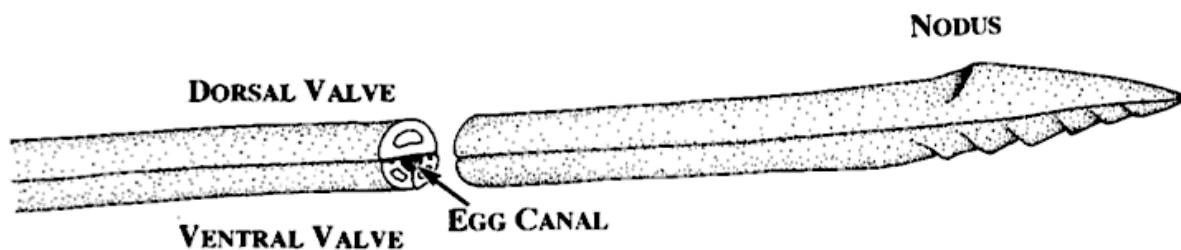
Ačkoliv většina zástupců z nadčeledi Chalcidoidea jsou parazitoidi, u některých se sekundárně vyvinul fytofágní způsob výživy. Fytofágie charakterizuje celou čeleď Agonidae a dále se vyskytuje u zástupců z čeledí Eurytomidae, Eulophidae, Pteromalidae, Tanaostigmatidae a Torymidae (Munro et al. 2011; Heraty et al. 2013). U podčeledi Agoninae (Hymenoptera: Agaonidae) se vyvinul obligátní mutualistický vztah se stromy rodu *Ficus* (Rosales: Moraceae). Vajíčka samiček z podčeledi Agaoninae se vyvíjí v uzavřených květenstvích tzv. syconiích, jejichž opylení je závislé právě na přítomnosti těchto vosiček. Niku vytvořenou uvnitř sykonia ke své reprodukci využívají i samičky parazitoidů, hyperparazitoidů a inkvilinních druhů (Quicke 1997). Všechny druhy asociovány s květenstvím fíků jsou označovány jako fíkové vosičky a jsou předmětem řady studií zkoumající odlišnosti mezi druhy s ohledem na jejich životní strategii (Borges 2015; Ghara et al. 2011; Kerdelhué & Rasplus 1996).

2.2 Struktura kladélka

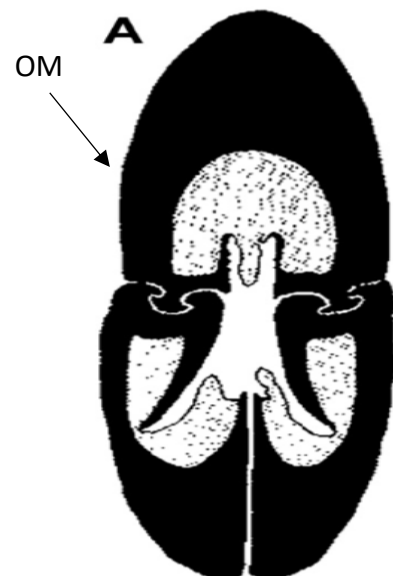
Pro účely této bakalářské práce použiji terminologii užitou Donaldem L. J. Quickem (1997).

Kladélko parazitoidů z řádu Hymenoptera (Hymenoptera: Parasitica) se skládá ze tří styletovitých struktur – z páru ventrálních (také spodních či prvních) valv a jedné dorsální (také horní či druhé) valvy. Tyto k sobě těsně přiléhají a tvoří tak trubici, která obklopuje kanál, kterým při kladení procházejí nejen vajíčka, ale také jedy a další sekrety spojené s kladením. Spojení mezi valvami zajišťuje mechanismus (tzv. olishelter mechanism), soustava dvou rýh podél každé z ventrálních valv a dvou těmto rýhám odpovídajících lišt na dorsální valvě. Tato anatomie umožňuje klouzavý pohyb ventrálních valv vůči fixované dorsální valvě. Tento pohyb hraje stěžejní roli při penetraci substrátu a ovipozici samotné.

Pokud není kladélko právě používáno jsou dorsální i ventrální valvy uloženy v kladétkové pochvě, která je někdy označována jako třetí valva. Všechny popsané struktury jsou odvozené od 8. a 9. článku abdomenu, tzv. genitálních segmentů.



Obrázek 1 - struktura kladélka blanokřídlých, obrázek ukazuje dorsální a ventrální stylet a v průřezu vaječný kanál (převzato z Quicke 1994)



Obrázek 2 - příčný řez kladélkem. *Xiphydria sp.* (Xiphydriidae). Na obrázku patrný olishelter mechanism (OM) a výrazná sklerotizace související s biologií tohoto druhu. (převzato z Vilhelmsen a Turrisi 2011)

2.3 Nadčeleď Chalcidoidea

Nadčeleď Chalcidoidea patří mezi nejdíverzifikovanější skupiny parazitických blanokřídlých (Hymenoptera: Parasitica) (Romero & Heraty 2010). Doposud bylo popsáno přes 23 000 druhů, nicméně odhady hovoří o existenci až 500 000 druhů (Munro et al. 2011), čímž by se tato nadčeleď stala dokonce nejvíce diverzifikovanou skupinou blanokřídlých (Romero & Heraty 2010; Gordh et al. 1999).

Pokud se jedná velikost samotných chalcidek, nacházejí se na opačném konci žebříčku. Jejich největší zástupci měří až 20 milimetrů, nicméně průměrná velikost těla chalcidek se pohybuje od dvou do čtyř milimetrů (Heraty et al. 2013; Romero & Heraty 2010). Malá velikost komplikuje jejich sbírání i výzkum. Takže i přes značný ekologický význam je této skupině věnována jen malá část pozornosti (Noyes 1982).

Většina druhů je zbarvená černě s metalickými odlesky. Právě na základě těchto odlesků byla tato skupina pojmenována – z řeckého *khalkos* (měď). Zbarvení také může být žluté a u některých větších druhů dokonce červené (Sweetman 1936).

Parazitoidismus je v nadčeledí Chalcidoidea převládající životní strategií. Je patrně původní životní strategií, i když v čeledích Agaonidae, Eulophidae, Eurytomidae, Pteromalidae, Tanaostigmatidae a Torymidae se sekundárně vyvinula fytofagie (Munro et al. 2011; Heraty et al. 2013).

V této nadčeledí můžeme najít zastoupení téměř všech parazitických životních strategií. Chalcidky mohou být endoparazity, ektoparazity, mohou být gregariózní či solitérní stejně tak i u nich můžeme najít všechny trofické úrovně parazitismu. Zastoupení jsou jak specialisté, tak generalisté, přičemž hostitelem chalcidek mohou být různá životní stádia téměř všech skupin hmyzu (Clausen 1940).

Díky asociaci s širokým spektrem hostitelů je nadčeleď Chalcidoidea jednou z nejdůležitějších skupin hmyzu využívaných pro biologický boj (Heraty et al. 2013), i když někteří zástupci této skupiny jsou samy významnými škůdci (LaSalle 1990). Kromě biologického boje jsou některé chalcidky z čeledí Trichogrammatidae a Pteromalidae modelovými organismy pro studium determinace pohlaví, bakteriální endosymbiózy a genetiky související se speciací (Heraty et al. 2013).

2.4 Adaptace na parazitaci

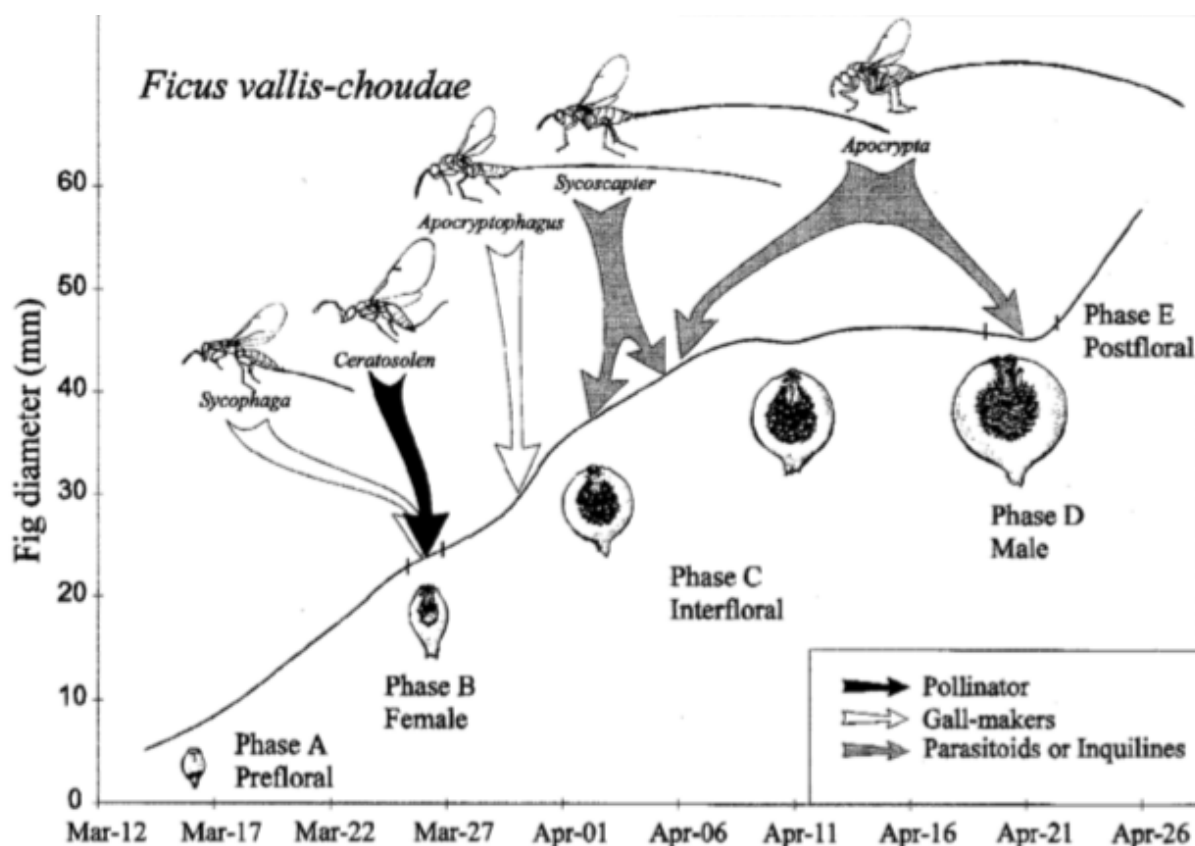
2.4.1 Délka kladélka

Délka kladélka udává vzdálenost, kterou je parazitoid schopen překonat, aby dosáhl příslušného hostitele (Sivinski & Aluja 2003). V důsledku tohoto faktu je často považována za adaptivní znak, který může být značně ovlivněn hostitelskou specifitou (Heatwole & Davis 1965; Price 1972). Za další adaptaci, která je pravděpodobně úzce spojena s kladením do/na hostitele, je považována stopka (petiolus) – zúžení mezi hrudí a zadečkem. Tento znak charakterizuje podřád štíhloпасí (Hymenoptera: Apocrita). Díky ní dokáží jedinci zvednout zadeček až do vertikální polohy a ohnutím abdominálních článků nasměřovat kladélko do správného úhlu vůči substrátu (Quicke 1997; Vilhelmsen & Turrisi 2011; Le Lannic & Nenon 1999). Na této charakteristické pozici se podílí i 2. a 3. pár nohou, které se v průběhu ovipozice propnou a ještě tím zvětší prostor mezi apexem abdomenu a substrátem, kterým prochází kladélko (Quicke 1997; Zhen et al. 2005). Délka kladélka se tedy odráží i na délce nohou, korelaci mezi těmito délkami prokázali Zhen et al. 2005. Podle Sivinského (2001) by mohla být délkou kladélka ovlivněna i velikost křídel. Tato korelace, ale v jeho studii objevena nebyla (Sivinski et al. 2001).

Předmětem studií, které se zabývají délkou kladélka jako adaptací na parazitický způsob života, jsou v naprosté většině fíkové vosičky. Ze všech těchto studií vyplývá, že délka kladélka je korelována s tloušťkou sykonia (Al-Beidh et al. 2012; Borges 2015; Ghara et al. 2014; Kerdelhué & Rasplus 1996; Murray 1985; Tzeng et al. 2014; Weiblen & Bush 2002; Zhen et al. 2005). Tedy parazitoidi vázaní na druhy fíku (resp. na jejich opylovače) s menšími fíky mají kladélka kratší než druhy napadající hostitele, kteří se vyvíjejí ve větších fících (Compton et al. 1994).

Různá délka kladélka neovlivňuje jen napadání různých druhů fíků, ale i napadání stejných fíků v jiném fenologickém stádiu. Prvním, kdo přilétá ke vzniklému květenství, jsou vosičky, které zajišťují opylení a jsou s fíky v úzkém mutualistickém vztahu. Svoje potomstvo kladou do ovarií uvnitř květenství, do kterého pronikají otvorem v sykoniu. Délka jejich kladélka bývá hodnocena jako nejmenší z komunity obývajících jeden fík (Ghara et al. 2011). Nepotřebují svým kladélkem překonávat velkou vzdálenost a jeho délka tomu odpovídá. Později přilétají parazitoidé těchto vosiček, či druhy které prostor uvnitř fíku využívají pro své potomstvo, aniž by se nějak účastnili na jeho opylení. Tyto druhy kladou do fíku přes sykonium a potřebují tedy kladélka delší než druhy kladoucí zevnitř. Během vývoje fíku se mění tloušťka sykonia. Druhy,

kteří přilétají později, se tedy musí vypořádat s překonáním větší vzdálenosti během kladení. Hned několik autorů pozorovalo vzrůst délky kladélka podle období ve vývoji fíku, které si druh vybere pro ovipozici (Borges 2015; Compton et al. 1994; Ghara et al. 2011; Kerdelhué & Rasplus 1996; Kundanati & Gundiah 2014; Weiblen & Bush 2002).



Obrázek 3 – růstová křivka stěny syconia (v období od 12 března do 26. dubna), šipky ukazují fenologická stadia syconia s ohledem na čas kladení potomstva fíkových vosiček. (Převzato z Kerdelhué a Rasplus 1996)

U parazitoidů napadající hálkotvorné druhy je úspěšnost dosažení hostitele také závislá na délce kladélka. Větší háčky se silnější stěnou jsou považovány za obranu proti parazitaci (Cooper & Rieske 2011; Stone & Schönrogge 2003). Cooper a Rieske (2011) se domnívají, že delší kladélko umožňuje napadat větší háčky. V jejich studii byli pozorováni dva zástupci z nadčeledi Chalcidoidea – *Ormyrus labotus* (Hymenoptera: Ormyridae) a *Torymus sinensis* (Hymenoptera: Torymidae) napadající háčky *Dryocosmus kuriphilus* (Hymenoptera:

Cynipidae). *T. sinensis*, který parazituje větší, „zralejší“ háčky má delší kladélko, než *O. labotus*, který byl nalézán v háčkách menších rozměrů.

Stejně jako vytváření hálek se silnější stěnou je i vývoj tzv. tentiformních min podle Brandla a Vidala (1987) považován za obranu strategii proti parazitaci. Tentiformní mina je modifikací klasických min, při které z jedné strany listu vzniká v místě miny konvexní reliéf, což navyšuje tloušťku listu, kterou musí parazitoid kladélkem překonat (Hering 1951). Souhlasně s ostatními autory se v jejich studii také prokázal vztah mezi délkou kladélka a vzdáleností, kterou je třeba překonat k dosažení hostitele. Pro ověření svých hypotéz si vybrali minující hmyz z čeledi Eulophidae (Hymenoptera: Chalcidoidea). Ten parazituje na minách dvou typů – „klasické“ miny a miny tentiformní. Aby parazitoid dosáhl hostitele v tentiformních minách je potřeba mít delší kladélko. Tato studie potvrdila, že parazitoidé hmyzu, který vytváří tentiformní miny, jsou opravdu vybaveni delším kladélkem než ostatní.

Price (1972) ve své studii srovnává 11 parazitoidů z nadčeledí Ichenumonoidea a Chalcidoidea, jejichž hostitelem je *Neodiprion swainei* (Hymenoptera: Tenthredinidae). Tři guildy parazitoidů napadají různá stádia hostitele – larvální, eonymfální a stádium kokonu. Samičky parazitoidů stádia kokonu musí svým kladélkem dosáhnout 2-3 cm hluboko v celkem kompaktním lesním opadu, ve kterém se kokony nacházejí. V srovnání s ostatními guildami se ukázalo, že kladélko těchto samiček je oproti ostatním výrazně delší (Price 1972).

Navzdory tomu, že u většiny parazitických vosiček je jasný vztah mezi délkou kladélka a hloubkou, kam kladou svoje vajíčka, Sivinski & Aluja (2003) zaznamenali, že některé druhy z nadčeledi lumčíkovitých (Hymenoptera: Braconidae) se v tomto od ostatních liší. U skupiny druhů parazitující mexické ovocné mušky (Diptera: Tephritidae), jejichž larvy se nacházejí v ovocných plodech, se tato souvislost neprojevila. Ačkoliv se délka kladélka různila, všichni napadají stádia nacházející se ve stejné hloubce. Stejný jev pozoroval i ve své další studii, která se týkala také skupiny druhů z nadčeledi Braconidae, jejichž hostitelem je *Anastrepha* spp. (Diptera: Tephritidae). Aby toto vysvětlil, navrhl tři hypotézy. První předpokládala, že hostitelská stadia se liší a dosáhnout těch, která jsou hlouběji, se parazitoidům vyplatí. Výsledky studie tuto hypotézu nepodpořily, protože potomci parazitů od různých druhů byli nalezeni vesměs ve stejných hloubkách. Lépe si nevedla ani druhá hypotéza, která se zakládala na existenci trade-off mezi velikostí kladélka a plodností parazitoida. Třetí hypotéza stavěla na existenci jakéhosi specifického prostředí každého druhu. Výsledky studie byly nejvíce konzistentní s třetí hypotézou, která předpokládala, že každý druh má určité optimální prostředí, a že délka kladélka se vyvinula jako nástroj pro jeho dosažení.

Co se týká vztahu mezi délkou kladélka a endoparazitismem, resp. ektoparazitismem, z citované literatury byl zmiňován v pouze ve studii Brandl a Vidal (1987). Autoři předpokládali, že nebude rozdíl mezi délkami kladélek endoparazitů a ektoparazitů. Domnívají se totiž, že parazitoid musí svým kladélkem dosáhnout až dovnitř hostitele, ať už klade na či do něj. Z výsledků vyplynulo, že žádný vztah mezi endoparazitismem (resp. ektoparazitismem) a délkou kladélka neexistuje.

Podle Weiblena a Bushe (2002) je délka kladélka i důležitým faktorem v procesu speciace. Z výsledků jejich studie vyplývá, že rozdíly v načasování ovipozice vzhledem k fenologii fiku mohli spustit a nebo alespoň přispět ke speciaci sympatrických parazitoidů napadajících stejného hostitele.

Cooper a Rieske (2010) ve své studii zase zmiňují, že délka kladélka by mohla hrát roli v rozdělení si populace hostitelů a tím umožnit koexistenci druhů napadající stejného hostitele bez toho, aby si konkurovaly. Obdobná studie existuje i u nadčeledi Ichneumonoidea (Heatwole & Davis 1965).

2.4.2 Tvar kladélka

Stejně jako délka kladélka je i jeho tvar důležitým faktorem života parazitoidů a jeho podoba odráží charakteristiku substrátu. To, jak je kladélko úzké či široké, jaký charakter má jeho apex a jaký je jeho průměr, má ale na rozdíl od jeho délky (Brandl & Vidal 1987) souvislost s endoparazitismem (resp. ektoparazitismem).

Tuto skutečnost dokládá studie Gerling et al. (1998). V této studii je srovnáváno kladélko dvou druhů – *Encarsia transvena* a *Eretmocerus mundus* z čeledi Aphelinidae (Hymenoptera: Chalcidoidea), jejichž hostitelem jsou larvy *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *E. transvena* svým kladélkem proniká přes integument hostitele, zatímco stojí přímo na něm. Jeho kladélko je úzké s ostrým apexem a dorsální valva je vybavena množstvím ostrých zoubků v pilovitém uspořádání. Tento typ kladélka je typický i pro endoparazitoidy mšic z čeledi Aphelinidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) a Charipidae (Hymenoptera: Cynipoidea) a podčeledi Aphidiinae (Hymenoptera: Ichneumonoidea). Ralec et al. (1996) ho označují jako ideální tvar pro kladélko, které má proniknout integumentem hostitele, a přitom mu nezpůsobit rozsáhle poškození.

E. mundus klade svoje vajíčka mezi list a ventrální stranu svého hostitele. Jeho kladélko je relativně mohutné s tupým apexem a jemným ozubením na dorsální valvě.

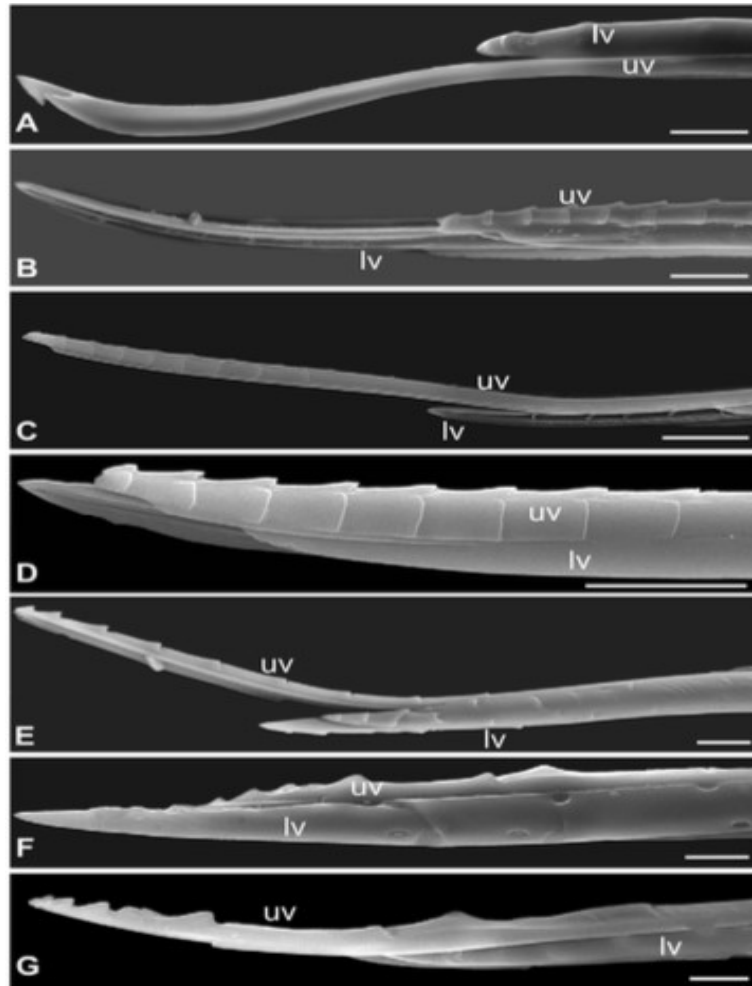
Ralec et al. (1996) do své studie mimo jiné zahrnuli dva ektoparazitické druhy – *Asaphes vulgaris* (Hymenoptera: Pteromalidae) a *Dendrocerus carpenteri* (Hymenoptera: Megaspilidae). Oba druhy jsou hyperparazitoidé mšic (Hemiptera: Aphididae). Morfologie jejich kladélka je shodná s *E. mundus*. Z čehož vyplývá, že ostrý typ kladélka je skutečně adaptací na potřebu penetrovat integument hostitele.

Tvar kladélka odráží i charakteristiky substrátu. Společně s tím, jak je substrát tvrdý a hluboký se zvyšuje průměr kladélka a míra jeho ozubení (Ralec et al. 1996; Vilhelmsen 2003; Ghara et al. 2011; Kundanati & Gundiah 2014). Vztah mezi relativní tvrdostí integumentu hostitele a průměrem kladélka je podle studie Ralec et al. (1996) přímo úměrný. Vosičky ovšem nemůžou průměr svého kladélka navyšovat do nekonečna. Vilhelmsen (2003) uvádí, že existuje trade off mezi potřebou snížit na minimum tření při pronikání kladélka do substrátu a větším průměrem kladélka. Proto tyto vosičky využívají spíše sklerotizaci stěn valv na úkor jejich lumenu (vnitřního prostoru), což je dobře zřetelné na příčném řezu kladélkem.

Ghara et al. (2011) a Kundanati a Gundiah (2014), kteří se ve svých studiích zaměřovali na fikové vosičky, průměr kladélka nekomentují. Z obou studií ale vyplývá, že parazitoidé ve srovnání s opylovači mají kladélko s ostrým apexem a výrazným kutikulárním ozubením. Podle Quicka (1997) je většina parazitických vosiček vybavena ozubením na dorsální valvě a ventrální valva je vybavena maximálně jedním či dvěma kutikulárními zuby. U parazitoidů, kteří pronikají do tvrdých substrátů se ozubení vyskytuje na obou valvách (Ghara et al. 2011; Vilhelmsen 2003). Ozubení se vyskytuje jak na kladélcích druhů, které kladélkem pronikají do tvrdých substrátů, tak i u těch, co napadají exponované hostitele. Rozdíl je v množství, rozložení a ve špičatosti jednotlivých zubů. Například druh *Apocrypta westwoodi* (Hymenoptera: Pteromalidae) má kladélko s bohatým ozubením na dorsální valvě, zatímco jeho hostitel, opylovač *Ceratosolen fusciceps* (Hymenoptera: Agaonidae), má na dorsální valvě pouze jeden jemně vroubkovaný zub.

Podrobnější popis ozubení kladélka podává Vilhelmsen (2003) ve své studii zaměřující se na druhy, které svým kladélkem pronikají skrz dřevěný substrát. V jeho studii se uvádí, že jednotlivé zuby jsou funkčně oddělené svojí orientací. Některé se uplatňují při tom, když kladélko proniká substrátem, a některé, když je kladélko vysouváno ven. Například rod *Sirex* (Hymenoptera: Siricidae) má zuby na kladélku orientovány v obou směrech, zatímco u rodu

Megarhyssa (Ichneumonidae) jsou orientovány tak, aby se uplatňovaly při vytahování kladélka ze substrátu.



Obrázek 4 – morfologie kladélek opylující vosičky *Ceratosolen fusciceps* (A), a později přilétajících druhů: *A. stratheni* (B), *A. testacea* (C), *A. fusca* (D), *A. agragensis* (E), *Apocrypta* sp. (F) a *Apocrypta westwoodi* (G), uv = dorsální valva, lv = ventrální valva (převzato z Ghara et al. 2011)

Tvaru kladélka musí být přizpůsobena také vajíčka. U parazitických vosiček jsou obvykle protáhlého tvaru, aby byly schopny projít relativně úzkým vaječným kanálem (Gordh et al. 1999). Uvnitř kanálu je pohyb vajíčka zprostředkován pohybem první a druhé valvy v kombinaci s vnitřními výběžky či pohyby ktenidií, kterými je vajíčko posouváno podél vaječného kanálu. Tyto struktury také brání zpětnému chodu vajíčka (Austin & Browning 1981; Dweck 2009; Ralec et al. 1996).

Gordh et al. (1999) vycházejíc z Clausena (1940) a Hageny (1964) uvádí 4 typy vajíček, které se vyskytují u blanokřídlých (Insecta: Hymenoptera). Prvním typem je vajíčko, které má úzký, protáhlý tvar a jeho póly jsou zakulacené. Je to výchozí typ rozšířený v rámci celého řádu blanokřídlých. Vzácně se vyskytuje i u některých chalcidek a lumků. Dalším typem je vajíčko, které je prodloužené o stopkovitou strukturu na obou pólech. Délka této struktury je variabilní a často je několikrát delší než zbytek vajíčka. Tyto vajíčka můžeme najít ve většině parazitických skupin. U chalcidek se vyskytuje u většiny čeledí. Modifikací tohoto typu vzniklo vajíčko s „pedicel“em. „Pedicel“ je struktura, která slouží k uchycení vajíček na hostiteli a v průběhu procházení vajíčka úzkým kanálem je schopen pojmout část jeho obsahu (Chapman 1998). Většina takových vajíček je kladena ektoparazitoidy, ale v některých případech jsou kladena dovnitř těla hostitele, přičemž pedicel je kotví zvenku. Tento typ je u parazitických skupin rozšířen. Zvláštním typem vajíčka je „encyrtiformní“ vajíčka, která změní svůj tvar poté, co jsou nakladena. Ve vaječnku je rozdělena na dvě části spojené stopkou. Obsah jedné z nich se po naklazení přelije do té druhé a z prázdné části se stává stopka. Tyto vajíčka jsou vždy kladena dovnitř hostitele, zatímco je nově vzniklá stopka fixuje na povrchu hostiteli. Tyto vajíčka jsou charakteristické pro Encyrtidae (Maple 1947) a Tanaostigmatidae (LaSalle 1990). Zkoumání anatomie vajíček ukázalo, že sám tvar není dobrým diagnostickým znakem a že nepříbuzné taxony sdílí stejný tvar (Hinton 1969).

2.4.3 Receptory

Hmyz je vybaven mnohými receptory, jejichž pomocí zjišťuje informace z vnějšího i vnitřního prostředí. Receptory jsou rozmístěny různě po těle podle jejich funkce (Chapman 1998). I na kladélku jsou přítomny různé typy mechanoreceptorů, chemoreceptorů i proprioreceptorů, které umožňují vnímat pohyb částí těla a jejich polohu (Veen & Wijk 2009; Ganesalingam 1972; Goubault et al. 2011).

Srovnání počtu a typu receptorů na kladélku bylo provedeno i ve studiích jejichž předmětem byly fíkové vosičky (Borges 2015; Ghara et al. 2011; Kundanati & Gundiah 2014). Výsledky studií ukazují, že druhy opylující fíkové stromy, které kladou zevnitř květenství, mají na svém kladélku jen jeden typ receptorů v malém počtu. Na rozdíl od jejich parazitoidů, kteří mají druhů receptorů. Vyšší výskyt receptorů na kladélku je charakteristický i pro jiné parazitoidy, jejichž hostitelé se nacházejí ukryti hluboko v substrátu. Tyto druhy totiž musí dosáhnout svého

hostitele, aniž by přitom mohli použít jiné smysly než ty, kterými je vybaveno jejich kladélko (Brown & Anderson 1998).

Receptory se nacházejí jak na ventrální, tak na dorsální valvě i na kladélkové pochvě. Většina z nich, obzvláště pak chemoreceptory, jsou koncentrovány na apexu kladélka. Výjimkou je receptor kampaniformního typu, který byl u parazitoidů nalezen i ve větších vzdálenostech od apexu (Ghara et al. 2011; Kundanati & Gundiah 2014). Ghara et al. (2011) předpokládají, že užitečnost v rozptýlení těchto mechanoreceptorů tkví v tom, že umožňuje parazitoidům vnímat signály ze substrátu na větší části kladélka, což jim usnadňuje nalézt správný cíl, tj. hostitele.

Kromě chemoreceptorů kontaktního typu byly objeveny i chemoreceptory zachycující látky v plynné formě. Ve studii Yadav a Borges (2017) byla poprvé zkoumána odpověď těchto receptorů na fíkové feromony a oxid uhličitý u vosičky opylující *Ficus racemosa* a jejího parazitoidea. Kladélko opylující vosičky *Sycophaga fuscus* (Hymenoptera: Agonidae) reagovalo na látky, které během svého vývoje vylučuje květenství fíku. Kladélko parazitoidea *Apocrypta westwoodi* (Hymenoptera: Pteromalidae) reagovalo na oxid uhličitý, což naznačuje, že kladélko se uvnitř sykonia orientuje podle gradientu CO₂, který vylučuje larva opylovače.

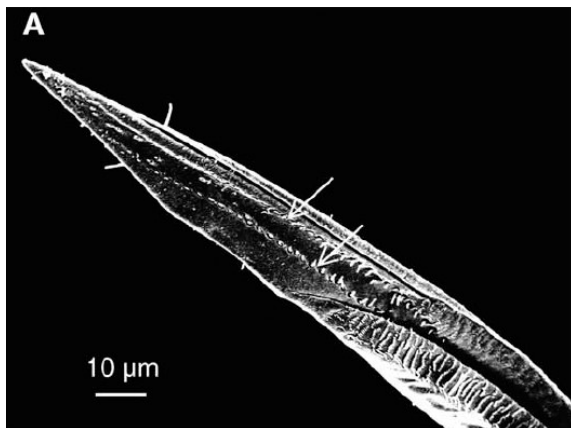
U fíkových vosiček z nadčeledi Chalcidoidea a taktéž u Ichneumonoidea, jejichž hostitelé jsou ukryti v substrátu, se receptory nevyskytovaly na dorsální valvě (Ghara et al. 2011; Quicke 1999; Hawke et al. 1973). Dorsální valva slouží jako podpora pro dolní a přichycení k substrátu (Borges 2015; Ghara et al. 2011).

Podrobná studie receptorů nacházejících se na kladélku *Pachycrepoideus vindeminae* (Hymenoptera: Pteromalidae) byla vypracována Goubaultem (2011). *P. vindeminae* parazituje na kuklách *Drosophilla* spp. a její kladélko disponuje pěti receptory. Jejich rozmístění se v rámci kladélka liší.

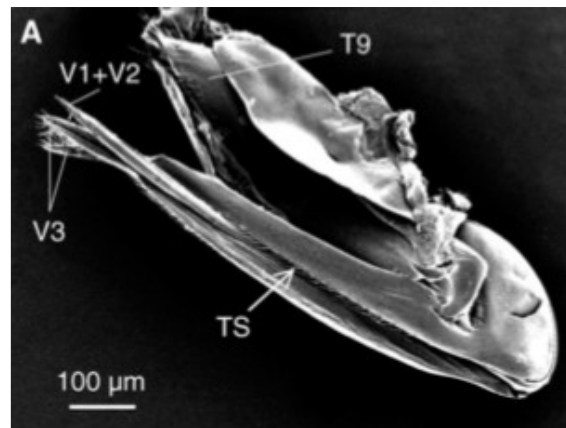
Na vnitřním povrchu ventrální valvy se nacházejí dvě linie stylokonických mechanoreceptorů. Autoři se domnívají, že jeho funkcí je vnímat pohyb vajíček procházejících vaječným kanálem. *Asaphes vulgaris* (Hymenoptera: Pteromalidae) a *Dendrocerus carpenteri* (Hymenoptera: Megaspilidae) mající, stejně jako *P. vindeminae*, relativně dlouhé kladélko, se tento druh receptoru vyskytuje také (Quicke 1999; Ralec et al. 1996).

Z vnějšku je ventrální valva vybavena trichoidními receptory, které by mohly sloužit ke vnímání míry zanoření kladélka do substrátu. Tento receptor byl pozorován i u hyperparazitoidů z čeledi Aphidiidae (Ichneumonoidea), kteří stejně jako *P. vindeminae* pronikají svým kladélkem do kukly.

Trichoidní receptory se nalézají i po obou stranách kladétkové pochvy. Zde nejspíše slouží k percepci při vysouvání ventrální a dorsální valvy z pochvy ven. Byly nalezeny i například u *Trichogramma maidis* (Hymenoptera: Trichogrammatidae), *Megarhyssa atrata* (Hymenoptera: Ichneumonoidea) a *Habrobracon hebetor* (Hymenoptera: Braconidae) (Ralec & Wajnberg 1990; Nénon et al. 1997; Dweck et al. 2008).



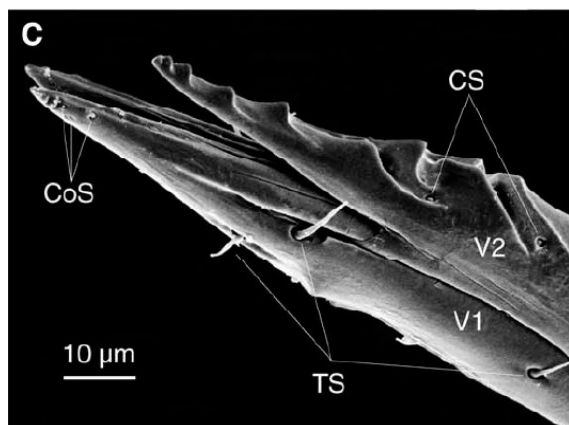
Obrázek 5 - dvě linie stylokonických mechanoreceptorů na vnitřním povrchu ventrální valvy *P. vindeminae* (převzato z Goubalt 2011)



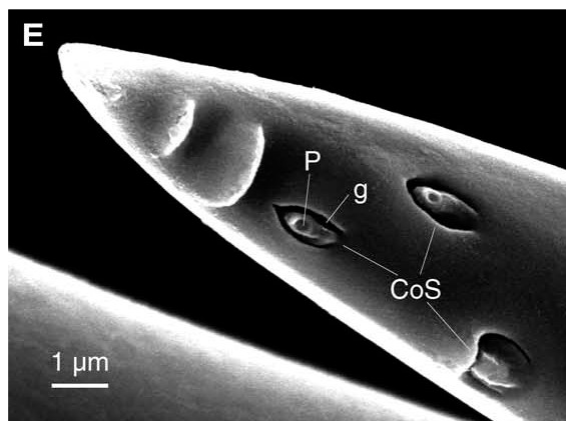
Obrázek 6 – kladélko *P. vindeminae* z ventrálního pohledu. Na obrázku patrně množství trichoidních receptorů (TS) podél vnitřního okraje kladétkové pochvy (V3). V1: ventrální valva; V2: dorsální valva, T9: devátý tergít (převzato z Goubalt 2011)

Kampaniformní receptor se nalézá na ventrální i dorsální valvě a jeho povaha by mohla být proprioreceptivní, přičemž by udával informace o poloze kladélka během pronikání substrátem nebo by mohl sloužit jako mechanoreceptor se stejnou funkcí jako výše zmíněné trichoidní receptory. Byly zaznamenány u některých druhů čeledi Trichogrammatidae a Mymaridae (Ralec & Wajnberg 1990; Cônsoli et al. 1999; Chiappini & Solinas 2002).

Chemoreceptory coelonického typu se nacházejí na apexu ventrální valvy. Tyto receptory byly pozorovány na konci ventrální valvy většiny parazitoidů (Hawke et al. 1973; Greany et al. 1977; Brown & Anderson 1998; Ralec & Wajnberg 1990; Ralec et al. 1996). Předpokládá se, že jsou využívány v procesu vyhledávání hostitele a posuzování jeho kvality. U *Opius longicaudatus* (Hymenoptera: Braconidae) se nacházely i na dorsální valvě, a to v dokonce větším množství než na ventrální (Greany et al. 1977).



Obrázek 7 – Apex kladélka *P. vindeminae*. Na obrázku viditelné coelonické chemoreceptory (CoS), trichoidní mechanoreceptory a kampaniformní receptory (CS) (převzato z Goubalt 2011)



Obrázek 8 – Detail apexu ventrální valvy *P. vindeminae* ukazující strukturu coelonického chemoreceptoru (CoS). P: pór receptoru, g: žlábek receptoru (převzato z Goubalt 2011)

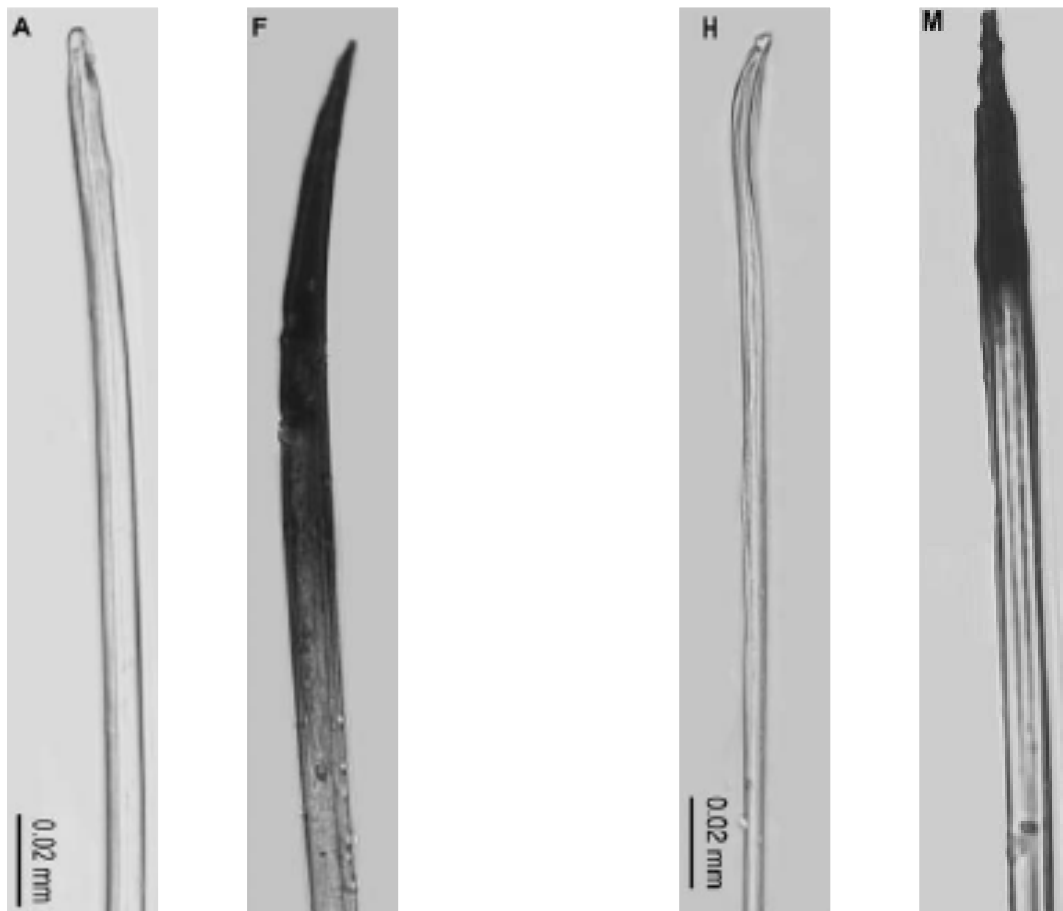
Druhý chemoreceptor *P. vindeminae* je ve formě osmi cheatických struktur a nachází se na konci kladétkové pochvy. Je možné, že slouží k diskriminaci hostitele. Obecně se receptory na kladétkové pochvě vyskytují, jen pokud je zapojena do procesu ovipozice (Ralec et al. 1996).

Detailní rozdíly mezi kladélkem opylovače *Ceratosolen fusciceps* (Hymenoptera: Agonidae) a jeho parazitoida *Apocrypta* spp. (Hymenoptera: Pteromalidae) zkoumali Kundanati a Gundiah (2014). Kromě objevení receptorů, které byly již popsány ve studiích zmíněných výše, objevili zatím neidentifikovaný receptor. Je lokalizován v blízkosti apexu ventrální valvy. Tento receptor se nenacházel nikde jinde na kladélku. Podle autorů by se mohl uplatňovat při ohýbání kladélka během pohybu v substrátu.

2.4.4 Zvyšování tvrdosti kutikuly (sklerotizace, obohacení kovy)

Ke ztužování kutikuly se u hmyzu běžně dosahuje procesem sklerotizace, při němž mezi sebou kutikulární proteiny vytvářejí příčné kovalentní vazby. Čím větší obsah těchto proteinů kutikula má, tím je tvrdší (Chapman 1998). Hmyz používá sklerotizaci velmi hojně. Kromě kutikuly jsou sklerotizovány například vaječné obaly a kokony. Sklerotizace kutikuly kromě zvýšení její tvrdosti zajišťuje i odolnost vůči enzymům a jiným chemickým látkám, které by jinak mohly kutikulu poškodit (Hopkins & Kramer 1992). Ghara et al. (2011) ve své studii mj. pozorovali i stupeň sklerotizace kladélek fíkových vosiček. Míra sklerotizace kladélka se zvyšovala

v průběhu fenologie fíku. Tedy sklerotizace u opylovačů byla velice nízká a zvyšovala se s potřebou pronikat čím dál tím větším a tvrdším sykoniem.



Obrázek 9 – srovnání míry sklerotizace ventrální valvy *Ceratosolen fusciceps* (opylující vosička) a jejího parazitoida *Apocrypta* sp. (převzato z Ghara et al. 2011)

Obrázek 10 – srovnání míry sklerotizace dorsální valvy *Ceratosolen fusciceps* (opylující vosička) a jejího parazitoida *Apocrypta* sp. (převzato z Ghara et al. 2011)

Sklerotizace kutikuly není jediným způsobem vyztužení kutikuly, které hmyz využívá. Hmyzí parazitoidi mají často kutikulu vyztuženou v částech těla, které musí v průběhu jejich života překonávat tvrdý substrát (mandibuly a ovipositor). Vyztužené části mohou být obohaceny o zinek, mangan, měď i vápník, a to s obsahem až 10 hm. %. (Quicke et al. 1998) Toto vyztužení jim umožňuje klást hluboko i do velmi tvrdých substrátů jako je dřevo, aniž by se kladélko zlomilo. Navíc jej chrání před obrušováním. Obecně platí, že v čím tvrdší substrát, tím vyšší obsah kovů (Polidori et al. 2013).

Polidori et al. (2013), ve své studii analyzovali distribuci a obohacení kovy (Cu, Mn, Zn) v mandibulách a kladélcích u hálkotvorných vosiček z nadčeledi Cynipidae a s nimi spojených

vosiček z nadčeledí Cynipidae, Chalcidoidea a Ichneumonoidea. Ve studii bylo zastoupeno 58 druhů ze čtyř ekologicky se lišících skupin – endoparazitoidi larev jiných holometabolních řádů (1), hálkotvorné druhy (2), jejich parazitoidi (3) a hátku využívající druhy (4). Cílem bylo zjistit, jestli obsah kovů v kutikule kladélka může být adaptací sloužící k pronikání tvrdým substrátem. Z analýzy vyplynulo, že většina druhů, co mají kovem obohacené kladélko, jsou druhy, které napadají hátky (jejich kladélko proniká stěnou hátky). U kladélek druhů, které kladou do měkkých substrátů včetně druhů hálkotvorných, je obsah kovů velmi nízký až žádný. Pokud byl obsah kovů nalezen u hálkotvorných zástupců, bylo to spíše u těch, kteří tvoří hátky na dřevinách, ačkoliv Vilhelmsen (2011) tvrdí, že obsah kovů není nijak silně korelovan s kladením do dřeva (Vilhelmsen & Turrisi 2011).

U Ichneumonoidea a Cynipoidea je k vyztužení kladélek používán hlavně mangan, jehož koncentrace lineárně roste směrem k distální části kladélka. U Chalcidoidea je to zinek, který je koncentrován v oblasti apexu kladélka (Polidori et al. 2013; Quicke et al. 1998; Kundanati & Gundiah 2014). Ty samé závěry, publikovali ve svých studiích také Quicke et. al., kteří analyzovali obsah kovů u několika skupin blanokřídlých (Hymenoptera) a Kundanati a Gundiah (2014), kteří porovnávali kladélka u chalcidek asociovaných s *Ficus racemosa*.

Kromě zinku, mědi a manganu byl v kladélcích některých zástupců z nadčeledi Ichneumonoidea a Braconidae objeven i vysoký obsah vápníku. Konkrétně na apexu spodní valvy, jejího zubu. Autor se domnívá že tento objev indukuje biomineralizaci, tvoření komplexů kov-protein (Quicke et al. 2004).

Vyztužení různých částí těla pomocí kovů je jev vyskytující se nejen u hmyzu, ale i dalších bezobratlých například u pavouků (Schofield & Lefevre 1989) či mořských mnohoštětinateců (Broomell et al. 2006).

2.5 Vliv ekologických faktorů na podobu kladélka

2.5.1 Diskriminace hostitele

Nakladením vajíček do hostitele, který už byl parazitován, je ohroženo přežití nebo alespoň počet a kvalita vzniklých potomků (u gregariozních parazitoidů), což má přímý vliv na fitness daného parazitoida (Narendran 1985; Alphen & Nell 1981; King & Rafai 1970). Z tohoto důvodu hraje schopnost rozpoznat, jestli byl hostitel již napaden, stěžejní roli při výběru hostitele. Odmítnutí hostitele, ve kterém jsou objevena vajíčka jiného jedince (resp. stopy toho,

že se uvnitř nachází) se nazývá diskriminací hostitele. Tento jev je mezi parazitoidy z řádu Hymenoptera široce rozšířený (Hofsvang 1988). Diskriminace hostitelů je běžná i u nadčeledi Chalcidoidea. Stimuly, pro odmítnutí hostitele se liší druh od druhu a mohou být založeny na fyzických a chemických změnách ve vlastnostech hostitele či na stopách, které po sobě zanechal předchozí jedinec při kladení (Narendran 1985).

Stimuly externího původu jsou přijímány tykadly, zatímco stimuly interní kladélkem (Klomp, et al. 1979; Brown & Anderson 1998). Proto jsou tyto orgány zodpovědné za diskriminaci hostitele. U některých druhů bylo pozorováno, že k vyhodnocení hostitele používají pouze kladélko (Narendran 1985). Například Wylie (1958) tvrdí, že samička *Nasonia vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae) i přesto, že kuklu svého hostitele nejdřív důkladně zkoumá svými tykadly, není schopna poznat, jestli už je hostitel parazitován, dřív než provede tzv. probing svým kladélkem. Také *Pseudeucoila bochei* (Hymenoptera: Figitidae) napadající larvy různých drozofil a *Devorgilla canescens* (Hymenoptera: Ichneumonidae), jejímž hostitelem jsou larvy (housesky) čeledi Pyralidae (Lepidoptera), používá k získání informací o hostiteli pouze kladélko (Lenteren 1975; Ganesalingam 1972).

Mezi stimuly externího původu patří hlavně látky, které zanechávají některé samičky po nakladení svých vajíček. Ačkoliv jsou tyto látky často využívány jinými samičkami, slouží tyto látky primárně těm samičkám, které je vylučují (používají je k označení hostitelů v prostoru a k odrazení ostatních samiček) (Van Alphen & Visser 1990; Klomp et al. 1979). Příkladem druhů, které tyto substance využívají při diskriminaci hostitele jsou *Trichogramma evanescens* (Hymenoptera: Trichogrammatidae), *Anaphes iole* (Hymenoptera: Mymaridae), *Eumicrosoma blissae* (Hymenoptera: Scelionidae) a *Orgilus lepidus* (Hymenoptera: Braconidae) (Salt 1937; Conti et al. 1997; Sadoyama 1998; Hawke et al. 1973).

Dalším stimulem pro diskriminaci hostitele jsou změny ve složení hemolymfy, které se objeví po napadení (Lenteren 1975; King & Rafai 1970; Fisher & Ganesalingam 1970). Aby tyto změny mohly parazitoidé detekovat, mají na svých kladélcích chemoreceptory. Pouze pár studií o diskriminaci hostitele se zabývá zkoumáním těchto receptorů do hloubky. Třeba Goubault et al. (2011), popsali ve své studii u *Pachycrepoideus vindemmiae* (Hymenoptera: Pteromalidae) 8 receptorů šětínovitého tvaru sloužících jako kontaktní chemoreceptory kladélkové pochvy. Právě ta slouží *P. vindemmiae* k probingu hostitele. Ganesalingam 1972 u *Devorgilla canescens* (Hymenoptera: Ichneumonidae) předpokládá, že se tyto chemoreceptory nalézají na dorsální valvě, kvůli hustotě nervové tkáně v jejím lumenu a velkému počtu chemoreceptorů na povrchu. Lenteren (1975) pozoroval pravděpodobně kontaktní chemoreceptory na apexu

dorsální a ventrální valvy i na konci kladélkové pochvě. *Pseudeucoila bochei* (Hymenoptera: Figitidae). Tyto struktury byly objeveny i u zástupců z nadčeledi Chalcidoidea (Varley 1941).

Mezi parazitoidy z řádu Hymenoptera jsou zástupci, kteří umí v hostiteli rozpoznat potomky jiných parazitoidů už ve stadiu vajíček, ale i tací, kteří dokáží rozeznat až pozdější stádia. Do této kategorie spadá i *N. vitripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae). Samičky *N. vitripennis* nerozeznají čerstvě parazitované hostitele od zdravého dříve než po 60 hodinách (King & Rafai 1970). Pokud dochází k vyhodnocování hostitele jen pár vteřin poté, co byl úspěšně parazitován, je vysoce pravděpodobné, že dojde ke znovunaklazení vajíček. Superparazitismus byl v tomhle případě pozorován i u *P. bochei* (Hymenoptera: Figitidae), která je schopna detekovat skutečnost, že je hostitel parazitován, už po dvou minutách od naklazení (Lenteren 1975).

Vyhýbáním se superparazitismu si parazitoidé maximalizují svoji reprodukční úspěšnost a diskriminace hostitelů je důležitá adaptace pro parazitický způsob života (Narendran 1985).

2.5.2 Vliv délky kladélka na potlačování mezidruhové kompetice

Některé druhy parazitoidů sdílí stejnou niku a jejich koexistence by proto měla být ovlivněna silnou kompeticí o zdroje, v tomto případě o hostitele. Přesto se tak v některých případech neděje. Délka kladélka hraje nejspíše roli i v rozdělení nik parazitoidů a umožňuje jim využívat jeden zdroj, aniž by si konkurovali. Ve studii Cooper a Rieske (2011), v níž byl zkoumán vliv parazitoidů z nadčeledi Chalcidoidea - *Torymus sinensis* (Hymenoptera: Torymidae) a *Ormyrus labotus* (Hymenoptera: Ormyridae), na početnost významného škůdce všech druhů kaštanů *Dryocosmus kuriphilus* (Hymenoptera: Cynipidae). *T. sinensis* má delší kladélko než *O. labotus*. Rozdílnost v délce kladélka autoři interpretují jako nástroj pro rozdělení si populaci hostitele v čase a prostoru, který umožnil koexistenci potenciálním konkurentům.

Jako první si rozdílné délky kladélka takto vysvětlovali Heatwole a Davis (1965). V jejich studii byly zkoumány tři druhy z nadčeledi Ichneumonoidea – *Megarhyssa atrata lineata*, *M. macrurus lunator* a *M. greeni greeni*. Tyto druhy napadají larvy *Tremex columba* (Hymenoptera: Siricidae), které se vyvíjejí ve dřevě buků, jilmů, javorů a dubů. Ačkoliv sdílí niku i hostitele, kompetice o zdroje u nich není patrná. Podle autorů si tento jev lze vysvětlit právě rozdílnou délkou kladélek.

V návaznosti na studii Heatwole a Davis (1965) užil toto vysvětlení i Price (1972). Jeho studie se týkala jedenácti parazitoidů z nadčeledí Ichneumonoidea a Chalcidoidea jejichž hostitelem je *Neodiprion swaini* (Hymenoptera: Tenthredinidae). Autoři tvrdí, že tyto druhy by nemohli sdílet stejnou niku, kdyby jim rozdílná délka kladélka neumožňovala rozdělit si zdroje v podobě různých částí populace hostitele.

I Kerdelhué a Rasplus (1996) se zmiňují o mezidruhovém potlačení konkurence. V jejich studii, byl zkoumán efekt přítomnosti vosiček, které neopylují, ve fíkové komunitě. Délka kladélka těchto druhů je větší než délka kladélka opylovačů. Z toho usuzují, že jsou to druhy inkvilinní a neparazitují na mutualistickém vztahu mezi fíkem a opylovači. Tyto druhy používají pro vytvoření své háčky ovaria, kterých opylovači kladélkem nedosáhnou, a proto uvnitř sykonia ke kompetici nedochází.

Sivinski et al. (2001) tímto jevem chtěl vysvětlit, proč se v jeho studii délky kladélek liší, ačkoliv jím zkoumaná skupina z čeledi Braconidae využívá k ovipozici stejná stadia od jednoho hostitele. Ovšem zde toto vysvětlení nemohlo být použito. Tato hypotéza totiž předpokládá, že různá stadia se budou lišit v hloubce, kde se uvnitř substrátu nacházejí, přičemž Sivinski,

pozoroval, že celá skupina specializující se na mexické ovocné mušky (Diptera: Tephritidae), napadá stádia nacházející se ve stejné hloubce.

3 Závěr

Cílem této práce bylo shrnutí dosud publikovaných informací o adaptacích kladélka parazitoidů k jejich životní strategii. Tyto informace ukazují, že některé znaky kladélka jsou ovlivněny biologii hostitele a jsou tedy přizpůsobením k životní strategii parazitoidů.

Zdá se, že tyto adaptace odráží charakteristiku substrátu, kterým kladélko proniká. Například kladélka druhů, které potřebují dosáhnout hostitele ukrytého hluboko v substrátu, je delší než kladélko druhů, které napadají exponované hostitele. Stejně tak i tvar kladélka, jeho vyztužení a ozubení nejspíše odráží charakteristiky substrátu, ať už je to rostlinné pletivo, hálka, kůra stromů či integument hostitele. Tvaru kladélka je pak přizpůsoben i tvar vajíček.

Na kladélku jsou přítomny receptory patrně usnadňující proces penetrace substrátu, umožňující orientaci při hledání hostitele a hostitelskou diskriminaci. Rozdílnost v délce kladélka nejspíše umožňuje rozdělení si hostitelské populace a tím i soužití druhů, které by si jinak konkurovaly. Vznik těchto rozdílů by také mohly být faktorem stojícím za specií sympatrických druhů.

Rozsáhlejší studie jednotlivých taxonomických skupin zaměřené na odlišnosti ve výše zmíněných znacích v závislosti na biologii hostitele daného druhu by mohla přinést data, z nichž by bylo možno vycházet při rozpoznávání biologie daného druhu na základě morfologie kladélka.

Další studium by si zasloužila i samotná nadčeleď Chalcidoidea, která je nejenom z taxonomického hlediska relativně neprobádanou skupinou. Její důležitost jako nejspíše nejvíce diverzifikované skupiny blanokřídlých, navíc s možností ekonomického využití, je nepochybná.

4 Seznam zmiňovaných druhů a rodů

Druh	Klasifikace
<i>Anaphes iole</i> Girault, 1911	Hymenoptera: Mymaridae
<i>Apocrypta westwoodi</i> Grandi, 1916	Hymenoptera: Pteromalidae
<i>Asaphes vulgaris</i> Walker, 1834	Hymenoptera: Pteromalidae)
<i>Bemisia tabaci</i> Gennadius, 1889	Hemiptera: Aleyrodidae
<i>Ceratosolen fusciceps</i> Mayr, 1885	Hymenoptera: Agaonidae
<i>Dendrocerus carpenteri</i> Curtis, 1829	Hymenoptera: Megaspilidae
<i>Devorgilla canescens</i> Gravenhorst, 1829	Hymenoptera: Ichneumonidae
<i>Dryocosmus kuriphilus</i> Yasumatsu, 1951	Hymenoptera: Cynipidae
<i>Encarsia transvena</i> Timberlake, 1926	Hymenoptera: Chalcidoidea
<i>Eretmocerus mundus</i> Mercet, 1931	Hymenoptera: Chalcidoidea
<i>Eumicrosoma blissae</i> Fabritius & Andriescu, 1985	Hymenoptera: Scelionidae
<i>Ficus racemosa</i> Linnaeus, 1753	Rosales: Moraceae
<i>Habrobracon hebetor</i> Say, 1836	Hymenoptera: Braconidae
<i>Megarhyssa greeni greeni</i> Viereck, 1911	Hymenoptera: Ichneumonoidea
<i>Megarhyssa macrura lunator</i> Fabricius, 1781	Hymenoptera: Ichneumonoidea
<i>Megarhyssa atrata</i> Fabricius, 1781	Hymenoptera: Ichneumonoidea
<i>Megarhyssa atrata lineata</i> Porter, 1957	Hymenoptera: Ichneumonoidea
<i>Nasonia vitripennis</i> Walker, 1836	Hymenoptera: Pteromalidae
<i>Neodiprion swaini</i> Middleton, 1931	Hymenoptera: Tenthredinidae
<i>Opius longicaudatus</i> Thomson, 1895	Hymenoptera: Braconidae
<i>Orgilus lepidus</i> Muesebeck, 1967	Hymenoptera: Braconidae
<i>Ormyrus labotus</i> Walker, 1843	Hymenoptera: Ormyridae
<i>Pachycrepoideus vindemmiae</i> Rondani, 1875	Hymenoptera: Pteromalidae
<i>Pseudeucoila bochei</i> Weld, 1944	Hymenoptera: Figitidae
<i>Sycophaga fuscus</i> Girault, 1913	Hymenoptera: Agonidae
<i>Torymus sinensis</i> Kamijo, 1982	Hymenoptera: Torymidae
<i>Tremex columba</i> Linnaeus, 1763	Hymenoptera: Siricidae
<i>Trichogramma evanescens</i> Westwood, 1833	Hymenoptera: Trichogrammatidae
Rod	
<i>Sirex</i> Linnaeus, 1760	Hymenoptera: Siricidae
<i>Ficus</i> Röding, 1798	Rosales: Moraceae
<i>Megarhyssa</i> Ashmead, 1900	Hymenoptera: Ichneumonidae

5 Seznam použité literatury

- Al-Beidh, Sarah, Derek W. Dunn, Sally A. Power, a James M. Cook. 2012. „Parasites and Mutualism Function: Measuring Enemy-Free Space in a Fig–Pollinator Symbiosis". *Oikos* 121 (11): 1833–39. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20179.x>.
- Alphen, J. J. M. Van, a H. W. Nell. 1981. „Superparasitism and Host Discrimination By *Asobara Tabida* Nees)Braconidae: Alysiniinae), a Larval Parasitoid of *Drosophilidae*". *Netherlands Journal of Zoology* 32 (2): 232–60. <https://doi.org/10.1163/002829682X00157>.
- *Askew, R. R., a Mark R. Shaw. 1986. „Parasitoid communities: their size, structure and development". *Waage, J and Greathead, D (eds), Insect Parasitoids, 13th Symposium of Royal Entomological Society of London*, 225–64.
- Austin, A. D., a T. O. Browning. 1981. „A mechanism for movement of eggs along insect ovipositors". *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 10 (2): 93–108. [https://doi.org/10.1016/S0020-7322\(81\)80015-3](https://doi.org/10.1016/S0020-7322(81)80015-3).
- Borges, Renee M. 2015. „How to be a fig wasp parasite on the fig–fig wasp mutualism". *Current Opinion in Insect Science, Ecology * Parasites/Parasitoids/Biological control*, 8 (duben): 34–40. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.01.011>.
- Brandl, R., a S. Vidal. 1987. „Ovipositor Length in Parasitoids and Tentiform Leaf Mines: Adaptations in Eulophids (Hymenoptera: Chalcidoidea)". *Biological Journal of the Linnean Society* 32 (4): 351–55. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1987.tb00436.x>.
- Broomell, Chris C., Mike A. Mattoni, Frank W. Zok, a J. Herbert Waite. 2006. „Critical Role of Zinc in Hardening of Nereis Jaws". *Journal of Experimental Biology* 209 (16): 3219–25. <https://doi.org/10.1242/jeb.02373>.
- Brown, Paul E, a Moray Anderson. 1998. „Morphology and ultrastructure of sense organs on the ovipositor of *Trybliographa rapae*, a parasitoid of the cabbage root fly". *Journal of Insect Physiology* 44 (11): 1017–25. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(98\)00072-9](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(98)00072-9).
- Clausen, C. P. 1940. „Entomophagous Insects." *Entomophagous Insects*. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19400617003>.
- Compton, Stephen G., Jean-Yves Rasplus, a A. B. Ware. 1994. „African fig wasp parasitoid communities". *Parasitoid community ecology* 34.
- Cônsoli, Fernando Luís, Elliot Watanabe Kitajima, a José Roberto Postali Parra. 1999. „Sensilla on the Antenna and Ovipositor of the Parasitic Wasps *Trichogramma Galloi* Zucchi and *T. Pretiosum* Riley (Hym., Trichogrammatidae)." *Microscopy Research and Technique*

- 45 (4–5): 313–24. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0029\(19990515/01\)45:4/5<313::AID-JEMT15>3.0.CO;2-4](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0029(19990515/01)45:4/5<313::AID-JEMT15>3.0.CO;2-4).
- Conti, E. (usda, W. A. Jones, F. Bin, a S. B. Vinson. 1997. „Oviposition Behavior of Anaphes Iole, an Egg Parasitoid of Lygus Hesperus (Hymenoptera: Mymaridae: Heteroptera: Miridae)". *Annals of the Entomological Society of America (USA)*. <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US9730246>.
- Cooper, W. Rodney, a Lynne K. Rieske. 2010. „Gall Structure Affects Ecological Associations of Dryocosmus kuriphilus (Hymenoptera: Cynipidae)". *Environmental Entomology* 39 (3): 787–97. <https://doi.org/10.1603/EN09382>.
- Cooper, W. Rodney, a Lynne K. Rieske 2011. „A Native and an Introduced Parasitoid Utilize an Exotic Gall-Maker Host". *BioControl* 56 (5): 725–34. <https://doi.org/10.1007/s10526-011-9350-1>.
- Dweck, Hany K. M. 2009. „Antennal sensory receptors of Pteromalus puparum female (Hymenoptera: Pteromalidae), a gregarious pupal endoparasitoid of Pieris rapae". *Micron* 40 (8): 769–74. <https://doi.org/10.1016/j.micron.2009.07.012>.
- Dweck, Hany K. M., Neveen S. Gadallah, a Essam Darwish. 2008. „Structure and sensory equipment of the ovipositor of Habrobracon hebetor (Say) (Hymenoptera: Braconidae)". *Micron* 39 (8): 1255–61. <https://doi.org/10.1016/j.micron.2008.03.012>.
- Fisher, R. C. 1961. „A study in insect multiparasitism: I. Host selection and oviposition". *Journal of Experimental Biology* 38 (2): 267–75.
- Fisher, R. C., a V. K. Ganesalingam. 1970. „Changes in the Composition of Host Haemolymph after Attack by an Insect Parasitoid." *Nature* 227 (5254). <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19710502113>.
- Ganesalingam, V. K. 1972. „Anatomy and histology of the sense organs of the ovipositor of the ichneumonid wasp, Devorgilla canescens". *Journal of Insect Physiology* 18 (10): 1857–67. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(72\)90156-4](https://doi.org/10.1016/0022-1910(72)90156-4).
- Gerling, Dan, Donald L. J. Quicke, a Tammar Orion. 1998. „Oviposition Mechanisms in the Whitefly Parasitoids Encarsia Transvena and Eretmocerus Mundus". *BioControl* 43 (3): 289–97. <https://doi.org/10.1023/A:1009905525300>.
- Ghara, Mahua, Lakshminath Kundanati, a Renee M. Borges. 2011. „Nature’s Swiss Army Knives: Ovipositor Structure Mirrors Ecology in a Multitrophic Fig Wasp Community". *PLOS ONE* 6 (8): e23642. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023642>.
- Ghara, Mahua, Yuvaraj Ranganathan, Anusha Krishnan, Vishwas Gowda, a Renee M. Borges. 2014. „Divvying up an Incubator: How Parasitic and Mutualistic Fig Wasps Use Space

- within Their Nursery Microcosm". *Arthropod-Plant Interactions* 8 (3): 191–203. <https://doi.org/10.1007/s11829-014-9300-9>.
- Godfray, H. C. J. 1994. *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology*. Princeton University Press.
- Gordh, G., E.F. Legner, a L.E. Caltagirone. 1999. „Biology of Parasitic Hymenoptera". In *Handbook of Biological Control*, 355–81. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-012257305-7/50062-X>.
- Goubault MarlÈne, Cortesero Anne Marie, Paty Chrystelle, Fourrier Julie, Dourlot Sonia, a Ralec Anne Le. 2011. „Abdominal sensory equipment involved in external host discrimination in a solitary parasitoid wasp". *Microscopy Research and Technique* 74 (12): 1145–53. <https://doi.org/10.1002/jemt.21007>.
- Greany, P. D., S. D. Hawke, T. C. Carlysle, a D. W. Anthony. 1977. „Sense Organs in the Ovipositor of *Biosteres (Opus) Longicaudatus*, a Parasite of the Caribbean Fruit Fly *Anastrepha Suspensa*",. *Annals of the Entomological Society of America* 70 (3): 319–21. <https://doi.org/10.1093/aesa/70.3.319>.
- *Hagen, K. S. 1964. „Developmental Stages of Parasites". *DeBach, Paul Biological Control of Insect Pests and Weeds*. <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201302297396>.
- Hawke, Scott D., Roger D. Farley, a Patrick D. Greany. 1973. „The fine structure of sense organs in the ovipositor of the parasitic wasp, *orgilus lepidus muesebeck*". *Tissue and Cell* 5 (1): 171–84. [https://doi.org/10.1016/S0040-8166\(73\)80014-X](https://doi.org/10.1016/S0040-8166(73)80014-X).
- Hawkins, Bradford A., Matthew B. Thomas, a Michael E. Hochberg. 1993. „Refuge Theory and Biological Control". *Science* 262 (5138): 1429–32. <https://doi.org/10.1126/science.262.5138.1429>.
- Heatwole Harold, a Davis Donald M. 1965. „Ecology of Three Sympatric Species of Parasitic Insects of the Genus *Megarhyssa* (Hymenoptera: Ichneumonidae)". *Ecology* 46 (1–2): 140–50. <https://doi.org/10.2307/1935265>.
- Heraty, John M., Roger A. Burks, Astrid Cruaud, Gary A. P. Gibson, Johan Liljebblad, James Munro, Jean-Yves Rasplus, et al. 2013. „A Phylogenetic Analysis of the Megadiverse Chalcidoidea (Hymenoptera)". *Cladistics* 29 (5): 466–542. <https://doi.org/10.1111/cla.12006>.
- *Hering, E. M. 1951. „Biology of the leaf miners, 420 pp". *Gravenhage: Uitgeverij Junk*.
- Hinton, H. E. 1969. „Respiratory Systems of Insect Egg Shells". *Annual Review of Entomology* 14 (1): 343–68. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.14.010169.002015>.

- Hofsvang, T. 1988. „Mechanisms of Host Discrimination and Intraspecific Competition in the Aphid Parasitoid *Ephedrus Cerasicola*". *Entomologia Experimentalis et Applicata* 48 (3): 233–39. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1988.tb01168.x>.
- Hopkins, T L, a K J Kramer. 1992. „Insect Cuticle Sclerotization". *Annual Review of Entomology* 37 (1): 273–302. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.37.010192.001421>.
- Chapman, R. F. (Division of Neurobiology. 1998. *The Insects: Structure and Function.. Ed. 4.* Cambridge University Press. <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=GB1999000461>.
- *Chiappini, E., a C. Solinas. 2002. „Ovipositor sensory structures of *Anagrus breviphragma* Soyka (Hymenoptera: Mymaridae) and their possible significance". *Parasitic wasps: Evolution, systematics, biodiversity and biological control*, 267–71.
- Iwasa, Yoh, Yoshito Suzuki, a Hiroyuki Matsuda. 1984. „Theory of oviposition strategy of parasitoids. I. Effect of mortality and limited egg number". *Theoretical Population Biology* 26 (2): 205–27. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(84\)90030-3](https://doi.org/10.1016/0040-5809(84)90030-3).
- Jervis, Mark A., George E. Heimpel, Peter N. Ferns, Jeffrey A. Harvey, a Neil A. C. Kidd. 2002. „Life-History Strategies in Parasitoid Wasps: A Comparative Analysis of ‘Ovigeny’". *Journal of Animal Ecology* 70 (3): 442–58. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2001.00507.x>.
- Kaeslin, Martha, Rita Pfister-Wilhelm, a Beatrice Lanzrein. 2005. „Influence of the parasitoid *Chelonus inanitus* and its polydnavirus on host nutritional physiology and implications for parasitoid development". *Journal of Insect Physiology* 51 (12): 1330–39. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2005.08.003>.
- Kerdelhué, Carole, a Jean-Yves Rasplus. 1996. „Non-Pollinating Afrotropical Fig Wasps Affect the Fig-Pollinator Mutualism in *Ficus* within the Subgenus *Sycomorus*". *Oikos* 75 (1): 3–14. <https://doi.org/10.2307/3546315>.
- King, P. E., a Jamal Rafai. 1970. „Host Discrimination in a Gregarious Parasitoid *Nasonia Vitripennis* (Walker) (Hymenoptera: Pteromalidae)". *Journal of Experimental Biology* 53 (1): 245–54.
- Klomp, H., B. J. Teerink, a Wei Chun Ma. 1979. „Discrimination Between Parasitized and Unparasitized Hosts in the Egg Parasite *Trichogramma Embryophagum* (Hym.: Trichogrammatidae): A Matter of Learning and Forgetting". *Netherlands Journal of Zoology* 30 (2): 254–77. <https://doi.org/10.1163/002829679X00412>.

- Kundanati, Lakshminath, a Namrata Gundiah. 2014. „Biomechanics of Substrate Boring by Fig Wasps". *Journal of Experimental Biology* 217 (11): 1946–54. <https://doi.org/10.1242/jeb.098228>.
- LaSalle, John. 1990. „A New Genus and Species of Tetrastichinae (Hymenoptera: Eulophidae) Parasitic on the Coffee Berry Borer, *Hypothenemus Hampei* (Ferrari) (Coleoptera: Scolytidae)". *Bulletin of Entomological Research* 80 (1): 7–10. <https://doi.org/10.1017/S0007485300045843>.
- Le Lannic, J., a J. P. Nenon. 1999. „Functional Morphology of the Ovipositor in *Megarhyssa Atrata* (Hymenoptera, Ichneumonidae) and Its Penetration into Wood". *Zoomorphology* 119 (2): 73–79. <https://doi.org/10.1007/s004350050082>.
- Lenteren, J. C. Van. 1975. „The Development of Host Discrimination and the Prevention of Superparasitism in the Parasite *Pseudeucoila Bochei* Weld (Hym.: Cynipidae)". *Netherlands Journal of Zoology* 26 (1): 1–83. <https://doi.org/10.1163/002829676X00055>.
- Munro, James B., John M. Heraty, Roger A. Burks, David Hawks, Jason Mottern, Astrid Cruaud, Jean-Yves Rasplus, a Petr Jansta. 2011. „A Molecular Phylogeny of the Chalcidoidea (Hymenoptera)". *PLOS ONE* 6 (11): e27023. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0027023>.
- Murray, Martyn G. 1985. „Figs (*Ficus* Spp.) and Fig Wasps (Chalcidoidea, Agaonidae): Hypotheses for an Ancient Symbiosis". *Biological Journal of the Linnean Society* 26 (1): 69–81. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1985.tb01552.x>.
- Narendran, T. C. 1985. „An Analysis of the Superparasitic Behaviour and Host Discrimination of Chaicid Wasps (Hymenoptera: Chalcidoidea)". *Proceedings: Animal Sciences* 94 (3): 325–31. <https://doi.org/10.1007/BF03186273>.
- Nénon, Jean-Pierre, Nabila Kacem, a Joseph Le Lannic. 1997. „Structure, sensory equipment, and secretions of the ovipositor in a giant species of hymenoptera: *megarhyssa atrata* f. (*ichneumonidae*, *pimplinae*)". *The Canadian Entomologist* 129 (5): 789–99. <https://doi.org/10.4039/Ent129789-5>.
- Noyes, John S. 1982. „Collecting and preserving chalcid wasps (Hymenoptera: Chalcidoidea)". *Journal of Natural History* 16 (3): 315–34. <https://doi.org/10.1080/00222938200770261>.
- Polidori, Carlo, Alberto Jorge García, a José L. Nieves-Aldrey. 2013. „Breaking up the Wall: Metal-Enrichment in Ovipositors, but Not in Mandibles, Co-Varies with Substrate

- Hardness in Gall-Wasps and Their Associates". *PLOS ONE* 8 (7): e70529. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070529>.
- Price Peter W. 1972. „Parasitoids Utilizing the Same Host: Adaptive Nature of Differences in Size and Form". *Ecology* 53 (1): 190–95. <https://doi.org/10.2307/1935729>.
- *Quicke, D. L. J. 1999. „Ovipositor Structure and Function in the Parasitic Hymenoptera." *Rendiconti*, č. 47: 197–239.
- *Quicke, D. L. J., J. Palmer-Wilson, A. Burrough, a G. R. Broad. 2004. „Discovery of Calcium Enrichment in Cutting Teeth of Parasitic Wasp Ovipositors (Hymenoptera : Ichneumonoidea)". *African Entomology* 12 (2): 259–64.
- Quicke, Donald L. 1997. *Parasitic Wasps*. Springer Netherlands.
- Quicke, Donald L. J., Paul Wyeth, James D. Fawke, Hasan H. Basibuyuk, a Julian F. V. Vincent. 1998. „Manganese and Zinc in the Ovipositors and Mandibles of Hymenopterous Insects". *Zoological Journal of the Linnean Society* 124 (4): 387–96. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1998.tb00583.x>.
- Ralec, A. Le, J. M. Rabasse, a E. Wajnberg. 1996. „Comparative morphology of the ovipositor of some parasitic hymenoptera in relation to characteristics of their hosts". *The Canadian Entomologist* 128 (3): 413–33. <https://doi.org/10.4039/Ent128413-3>.
- Ralec, A. Le, a E. Wajnberg. 1990. „Sensory Receptors of the Ovipositor Of Trichogramma Maidis (Hym.: Trichogrammatidae)". *Entomophaga* 35 (2): 293–99. <https://doi.org/10.1007/BF02374805>.
- Romero, Christina, a John Heraty. 2010. „Ultrastructure of Scutellar Sensilla in Aphytis Melinus (HymenopteraL Aphelinidae) and Morphological Variation across Chalcidoidea" 19 (1). <https://escholarship.org/uc/item/98w5g564>.
- Rott, A. S., a H. C. J. Godfray. 2000. „The Structure of a Leafminer–Parasitoid Community". *Journal of Animal Ecology* 69 (2): 274–89. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00390.x>.
- Sadoyama, Yasutsune. 1998. „Oviposition Behavior of Eumicrosoma Blissae (Maki) (Hymenoptera : Scelionidae), an Egg Parasitoid of the Oriental Chinch Bug, Cavelerius Saccharivorus Okajima (Heteroptera ; Lygaeidae)". *Applied Entomology and Zoology* 33 (2): 207–13. <https://doi.org/10.1303/aez.33.207>.
- Salt, George. 1937. „The Sense Used by Trichogramma to Distinguish between Parasitized and Unparasitized Hosts". *Proc. R. Soc. Lond. B* 122 (826): 57–75. <https://doi.org/10.1098/rspb.1937.0010>.

- Salvo, A., a Graciela R. Valladares. 2007. „Leafminer Parasitoids and Pest Management. Cien. Inv. Agr. (In English) 34(3):125-142." *Ciencia e Investigación Agraria* 34 (3): 125–42. <https://doi.org/10.7764/rcia.v34i3.396>.
- *Schofield, ROBERT, a HARLAN Lefevre. 1989. „High concentrations of zinc in the fangs and manganese in the teeth of spiders". *Journal of Experimental Biology* 144 (1): 577–81.
- Sivinski, John, a Martin Aluja. 2003. „The evolution of ovipositor length in the parasitic hymenoptera and the search for predictability in biological control". *Florida Entomologist* 86 (2): 143–50. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2003\)086\[0143:TEOOLI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2003)086[0143:TEOOLI]2.0.CO;2).
- Sivinski, John, Kevina Vulinec, a M. Aluja. 2001a. „Ovipositor Length in a Guild of Parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) Attacking *Anastrepha* spp. Fruit Flies (Diptera: Tephritidae) in Southern Mexico". *Annals of the Entomological Society of America* 94 (6): 886–95. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2001\)094\[0886:OLIAGO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2001)094[0886:OLIAGO]2.0.CO;2).
- Sivinski, John, Kevina Vulinec, a M. Aluja. 2001b. „Ovipositor Length in a Guild of Parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) Attacking *Anastrepha* spp. Fruit Flies (Diptera: Tephritidae) in Southern Mexico". *Annals of the Entomological Society of America* 94 (6): 886–95. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2001\)094\[0886:OLIAGO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2001)094[0886:OLIAGO]2.0.CO;2).
- Stone, Graham N., a Karsten Schönrogge. 2003. „The adaptive significance of insect gall morphology". *Trends in Ecology & Evolution* 18 (10): 512–22. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00247-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00247-7).
- Sweetman, H. L. 1936. „The biological control of insects." *The biological control of insects*. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19371601565>.
- Tzeng, Hsy-Yu, Chern-Hsiung Ou, Fu-Yuan Lu, Anthony Bain, Lien-Siang Chou, a Finn Kjellberg. 2014. „The effect of fig wall thickness in *Ficus erecta* var. *beeheyana* on parasitism". *Acta Oecologica*, Special Issue: Plant-insect mutualisms and their parasites: figs and fig wasps, 57 (květen): 38–43. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2013.06.007>.
- Van Alphen, J J M, a M E Visser. 1990. „Superparasitism as an Adaptive Strategy for Insect Parasitoids". *Annual Review of Entomology* 35 (1): 59–79. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.35.010190.000423>.
- Varley, G. C. 1941. „On the Search for Hosts and the Egg Distribution of Some Chalcid Parasites of the Knapweed Gall-Fly". *Parasitology* 33 (1): 47–66. <https://doi.org/10.1017/S0031182000024276>.

- Veen, J. C. van, a M. L. E. van Wijk. 2009. „The Unique Structure and Functions of the Ovipositor of the Non-paralyzing Ectoparasitoid *Colpoclypeus Florus* Walk. (Hym., Eulophidae) with Special Reference to Antennal Sensilla and Immature Stages". *Zeitschrift Für Angewandte Entomologie* 99 (1-5): 511–31. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1985.tb02019.x>.
- Vilhelmsen, Lars. 2003. „Flexible ovipositor sheaths in parasitoid Hymenoptera (Insecta)". *Arthropod Structure & Development* 32 (2): 277–87. [https://doi.org/10.1016/S1467-8039\(03\)00045-8](https://doi.org/10.1016/S1467-8039(03)00045-8).
- Vilhelmsen, Lars, a Giuseppe Fabrizio Turrisi. 2011. „Per arborem ad astra: Morphological adaptations to exploiting the woody habitat in the early evolution of Hymenoptera". *Arthropod Structure & Development* 40 (1): 2–20. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2010.10.001>.
- Weiblen, George D., a Guy L. Bush. 2002. „Speciation in Fig Pollinators and Parasites". *Molecular Ecology* 11 (8): 1573–78. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01529.x>.
- Wylie, H. G. 1958. „Factors That Affect Host Finding by *Nasonia Vitripennis* (Walk.) (Hymenoptera: Pteromalidae)1,2". *The Canadian Entomologist* 90 (10): 597–608. <https://doi.org/10.4039/Ent90597-10>.
- Yadav, Pratibha, a Renee M. Borges. 2017. „The Insect Ovipositor as a Volatile Sensor within a Closed Microcosm". *Journal of Experimental Biology* 220 (9): 1554–57. <https://doi.org/10.1242/jeb.152777>.
- Zhen, Wen-Quan, Da-Wei Huang, Jin-Hua Xiao, Da-Rong Yang, Chao-Dong Zhu, a Hui Xiao. 2005. „Ovipositor Length of Three Apocryta: Effect on Oviposition Behavior and Correlation with Syconial Thickness". *Phytoparasitica* 33 (2): 113–20. <https://doi.org/10.1007/BF03029967>.

* *sekundární citace*