

Parazitické strategie blanokřídlých

Blanokřídlí (*Hymenoptera*) jsou společně s brouky (*Coleoptera*) druhově nejbohatšími skupinami hmyzu, a to nejen v ČR, ale i celosvětově. Mezi blanokřídlými je značné procento druhů parazitických, z nichž většinu známe jako tzv. parazitoidy. Larvy parazitoidů cizopasí většinou v jedinci dalšího druhu hmyzu, kterého před svým zakuklením zpravidla usmrtí. Názorným příkladem jsou larvy lumků (nadčeled' *Ichneumonoidea*) vyvíjející se v rozmanitých zástupcích jiného hmyzu a dokonce pavouků. Častými hostiteli larev lumků jsou housenky motýlů, do jejichž těla naklade samice lumka vajíčko (někdy i několik) a vylíhlá larva žije uvnitř těla hostitele. Nezabije ho hned, ale „upíjí“ mu hemolymfu (tělní tekutinu) a požírá části tukového tělesa, tedy snadno obnovitelné části orgánů. Housenka sice chřadne a na první pohled nevypadá zdravě, většinou ale přežije až do doby kuklení. Tehdy je však před kuklením i larva lumka, a tak místo motýlí kukly vznikne pupárium (obdoba kukly) s kuklou parazita. Dny hostitele jsou sečteny. Takovým parazitoidům se říká koinobionti a patří mezi ně zejména lumci, lumčící nebo dvoukřídlé kuklice. Druhou skupinou jsou idiobionti (např. řada druhů chalcidek nebo vejcomarů), kteří téměř okamžitě zabrání dalšímu vývoji hostitele. Jde např. o vaječné parazitoidy, jejichž larvy se živí obsahem vajíčka a zabrání vylíhnutí larvy hostitele.

Ještě nedávno se tradovalo, že parazitoidy jsou právě jen larvy blanokřídlých a některých dvoukřídlých (*Diptera*), např. kuklicovitých (*Tachinidae*). Nyní se však ukazuje, že je tato strategie mnohem rozšířenější a najdeme ji téměř v každém řádu hmyzu. Nicméně platí, že nejčastěji se vyskytuje u blanokřídlých. Jen lumků žije v ČR přibližně 3 000 druhů, je to vůbec nejpočetnější hmyzí čeleď u nás. Dalšími známými parazitoidy jsou chalcidky (nadčeled' *Chalcidoidea*), vejřitky (*Proctotrupeoidea*) a vejcomarů (*Platygasteroidea*). Parazitoidy ale najdeme i v méně početných čeledích nebo u skupin, kde většina zástupců žije neparazitickým způsobem života.

Bezesporu nejznámějšími zástupci blanokřídlých jsou např. včely, čmeláci, vosy, mravenci, případně kutilky, hrabalky nebo

zlatěnky. V těchto skupinách se to možná překvapivě parazitoidy jen hemží a řada z nich má velmi zajímavý způsob života. Všechny tyto čeledi jsou si blíže příbuzné a řadí se do skupiny žahadloví (*Aculeata*). Jejich společným znakem je žihadlo (přeměněné kladélko) spojené s jedovou žlázou a schované uvnitř zadečku. Slouží k obraně jedince nebo hnízda. Pohlavní otvor ke kladení vajíček je umístěn na bázi žihadla. *Aculeata* můžeme rozdělit do tří nadčeledí – zlatěnek (*Chrysidoidea*), vosy (*Vespoidea*) a včely (*Apoidea*). Z parazitologického hlediska jsou pro nás zajímavé všechny tři skupiny, protože zde najdeme nejen mnoho parazitoidů, ale i další, v rámci hmyzu téměř unikátní parazitické strategie – hnízdní kleptoparazity a sociální parazity.

Parazitoidi

U žahadlových blanokřídlých jsou celé čeledi ekto- i endoparazitoidní a rozdíl mezi nimi je stejný jako mezi ekto- a endoparazity – první se vyvíjejí na svých hostitelích, ti druhí uvnitř. Ektoparazitoidní strategie je velmi rozšířená (tab. 1). Typickým ektoparazitoidem je např. drobná kutilka žirafík páskovaný (*Ampulex fasciata*). Vyznačuje se černým štíhlým tělem a nápadně prodlouženou předohrudí (odtud český rodový název). Obývá staré stromy, zejména duby (např. tvrdé luhy na jihu Moravy a hráze jihočeských rybníků). Samice loví drobné šváby (např. lesní druhý rodu *Ectobius*), které částečně paralyzuje, nebo spíše omámí vpichem žihadla. Švába pak dovede za tykadlo do štěrbinu nebo díry ve dřevě, kde na něj pak naklade vajíčko. Larva se živí hemolymfou, kterou saje nejprve z povrchových ran, později přední částí těla pronikne do hostitele. Po několika dnech ho usmrtí a zakuklí se. Parazitická strategie hbitěnek (*Bethylidae*) je téměř totožná, ale hostiteli jsou např. larvy a kukly motýlů a brouků. Stejným způsobem žijí i zlatušky (*Cleptinae*) z čeledi zlatěnek (*Chrysidoidea*). Hostí je larvy pilatek (*Tenthredinidae*), do jejichž kokonů kladou samice zlatušek vajíčka.

Mezi ektoparazitoidy patří i kodulky (*Mutillidae*). Jejich bezkřídlé samičky zbarvené obvykle černo-rezavě s nápadnými bílými skvrnami připomínají mravence, zatímco podobně zbarvení samci jsou okřídlení. Kodulky se vyvíjejí v hnízdech jiných blanokřídlých, většinou samotářských včel, vos a kutilek. Samice aktivně hledají hnízda hostitelů. Pokud se setkají s hostitelkou samicí, jsou velmi agresivní a majitelku hnízda mohou i zabít. Tento jev je známý především u velkých kodulek, např. u nás stále místy hojně kodulky horské (*Mutilla marginata*, obr. 1). Ta se vyvíjí v hnízdech čmeláků a její vstup do hnízda zpravidla představuje doslova pohromu. Samice kodulky je rychlá a má velmi dlouhé silné žihadlo, kterým dokáže usmrtit i několik čmeláků včetně královny. U některých zejména menších druhů se kodulky v případě nutnosti nechají vynést ven z hnízda stočené do kuličky a poté zkoušejí do něj znovu vstoupit. Samice kodulky dokáže rozpoznat správné stáří larvy hostitele (poslední vývojový instar těsně před kuklením) k nakladení vajíčka pomocí speciálních brv na bázi žihadla. Larva kodulky má krátký vývoj, během něhož spořádá vnitřní orgány hostitelské larvy, kterou tím zabije a v její komůrce se zakuklí.

Stejnou životní strategií najdeme u trněnek (*Tiphiidae*) a žahalek (*Scoliidae*), které jsou parazitoidy dorostlých larev vrubounovitých brouků (*Scarabaeidae*). Některé druhy trněnek (svižulky – *Methochinae*) se živí larvami brouků svižníků (*Cicindela*). Samice jsou většinou okřídlené, jen v případě pouštních druhů bývají bezkřídlé. U některých trněnek však nacházíme v rámci jednoho druhu v různých částech areálu rozšíření nestejně okřídlené populace – např. u hojného jihoevropského druhu *Meria tripunctata* žijí v ČR

1 Samice kodulky horské (*Mutilla marginata*) klade vajíčka na larvy do hnízd čmeláků, kde jich dokáže zabít i několik.



a Maďarsku plně okřídlené samice, na jihu Evropy se vyskytují krátkokřídlé (brachypterní) samice a v Turecku a v severní Africe převažují samice bezkřídlé. Hostiteli jsou drobné druhy listorohých brouků, především chroustci. Na zástupcích listorohých parazituje i největší žahadlový hmyz Evropy – žahalka obrovská (*Megascolia maculata*, obr. 2). Tento krásný nápadný druh žije velmi vzácně i na jihu Moravy a jeho hostiteli jsou i u nás žijící nosorožík kapucínek (*Oryctes nasicornis*, obr. 3) a podobný jihoevropský nosorožík *Pentodon idiota*. Mezi ektoparazitoidy patří i většina zlatěnek, kovově zbarvených samotářských vosiček, jejichž hostiteli jsou jiní žahadloví blanokřídlí, především jízlivky (*Eumeninae*), kutilky (*Sphecidae*) nebo včely. Některé druhy jsou úzce hostitelsky specifické a vyvíjejí se jen u jednoho nebo několika málo druhů. Např. hostitelem vzácné kovově modrofialové zlatěnky *Spinolia unicolor* je pouze jízlivka *Pterocheilus phaleratus*. Naopak běžná zlatěnka *Trichrysis cyanea* parazituje v hnízdech různých včel, hrabalek, kutilek a jízlivek hnízdících v dřevních chodbách, přičemž rozhodující při výběru hostitele je jeho hnízdní biologie a nikoli taxonomická příslušnost.



Kleptoparaziti

Kleptoparaziti kradou jiným druhům jejich potravu, což lze dělat mnoha způsoby. Klasickým příkladem je chaluha příživná (*Stercorarius parasiticus*), mořský pták příbuzný rackům, který pronásleduje jiné mořské ptáky a krade jim ulovenou potravu přímo v letu. Tato strategie není u žahadlových blanokřídlých příliš rozšířená a existuje jen několik případů, většinou v rámci stejného druhu (vnitrodruhový kleptoparazitismus). Tento jev byl pozorován i u naší hojné kutilky písečné (*Ammophila sabulosa*), jejíž samice si navzájem kradou ulovené larvy, a to často i přímo z hnízda. Mezi druhových funguje podobný vztah u hrabalek rodu *Ceropales* a jejich hostitelů – jiných hrabalek. V tomto případě se samice kleptoparazita pohybuje v blízkosti hostitelské samice, která táhne uloveného pavouka, a v nestřeženém okamžiku naklade do důchacího otvoru pavouka vlastní vajíčko. Larva kleptoparazita, která se líhne dříve, zabije larvu hostitele a živí se tělními orgány pavouka uloveného hostitelem.

Mnohem rozšířenější je však mezi žahadlovými blanokřídlými tzv. hnízdní kleptoparazitismus. Samice kleptoparazitů jsou tak vlastně kukačkami, protože kladou vajíčka do hnízdních komůrek jiných druhů. Nejznámější a také nejpočetnější skupinou jsou tzv. kukaččí včely (viz Vesmír 2003, 9: 501–505), kde toto chování vzniklo v evoluci několikrát nezávisle na sobě. Samice, u nichž zcela zaniklo hnízdní chování, jsou kleptoparazity v hnízdech jiných druhů včel. Existují dva základní způsoby, jak se vypořádát s vajíčkem hostitele. Samice může naklásť vajíčko do již hotové a zásobené hnízdní komůrky, kde zničí kusadly vajíčko hostitele, což je typické např. pro ruděnky (*Sphecodes*) – hnízdní kleptoparazity ploskočelek (rody *Halictus* a *LasioGLOSSUM*). Je zde ale riziko, že samice hostitele vajíčko parazita najde a zničí, komůrku opraví a naklade znovu vlastní

vajíčko. Pravděpodobně z tohoto důvodu ostatní naše druhy využívají druhý způsob, kdy kladou vajíčka do ještě nehotových, nezásobených komůrek. Jejich vajíčka jsou často velmi drobná a samice je dokážou dobře ukrýt – např. v hnízdech včel čalounic (*Megachile*) do listového obložení stěn hnízdní komůrky. V jiných případech, např. u kuželítek (*Coelioxys*), vyčkávají samice během zásobování hnízdní komůrky a svým špičatým zadečkem vsunou do hnízda vajíčko až v okamžiku, kdy je komůrka téměř zazděná a hostitelská samice odlétla pro poslední kousek hmoty k uzavření. Ve všech těchto případech se musí larva parazita nějak zbavit hostitelské larvy. Proto jsou larvy 1. instaru (u čeledi *Megachilidae*) nebo dokonce 1.–3. instaru (u podčeledi *Nomadinae*) vyzbrojeny dlouhými špičatými kusadly, kterými rychle zlikvidují vše živé, co v komůrce najdou. Po dalším svléknutí mají již kusadla normální, přizpůsobená k požívání pylových zásob nastřádaných hostitelskou samicí.

Potvrdilo se, že toto chování vzniklo z vnitrodruhového hnízdního kleptoparazitismu, který byl prokázán např. u zednice *Hoplitis anthocopoides*, pelonosky hluchavkové (*Anthophora plumipes*) či pískorypky potulné (*Andrena vaga*). Avšak bude se týkat i mnoha dalších druhů včel, zejména těch, které hnízdí ve větších agregacích. Hovoří pro to vysoké procento mezidruhových kleptoparazitů – celosvětově 15 % všech včelích druhů (v ČR je to dokonce celá čtvrtina). Podle posledních studií jen u čeledi včelovitých vznikl v evoluci hnízdní kleptoparazitismus minimálně 6x nezávisle na sobě. Mezi žahadlovými nicméně nejsou hnízdními kleptoparazity jen kukaččí včely, ale i některé kutilky (jako např. zástupci rodu *Nysson*, *Stizoides* nebo *Brachystegus*), zlatěnky, hrabalky (rod *Evagetes*) nebo drvenkovití (*Sapygidae*) kladoucí vajíčka do výstelek

2 a 3 Největší blanokřídlý hmyz Evropy žahalka obrovská (*Megascolia maculata*, obr. 2) a její hostitel nosorožík kapucínek (*Oryctes nasicornis*). Foto O. Zicha (žahalka) a S. Krejčík (nosorožík)

4 Hostitelem hnízdního kleptoparazita ruděnky *Sphecodes albilabris* je hedvábnice jarní (*Colletes cunicularius*).

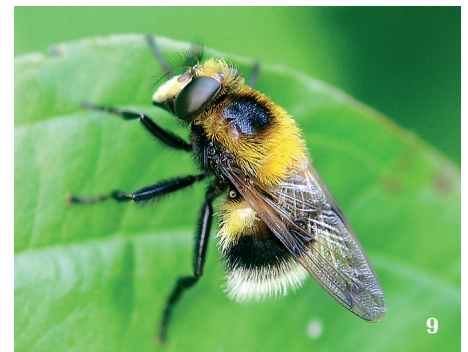
5 Lumek veliký (*Rhyssa persuasoria*) má dlouhé kladélko, kterým klade vajíčka do larev dřevokazného hmyzu. Larvy tohoto lumka jsou ektoparazitoidy.

stěn hnízdních komůrek čalounicovitých včel.

Sociální paraziti

Sociální paraziti jsou úzce vázáni na společenstva jiných živočichů, především hmyzu, jako jsou např. vosy, mravenci (Živa 2008, 6: 271–273), čmeláci nebo včela medonosná. Společenstva těchto živočichů hostí až podivuhodně velké množství různých jiných bezobratlých, kteří se u nich příživují. Jejich cesty a způsoby využívání sociální struktury společenstev jsou různé a mohou se pohybovat od požívání odpadků (tedy vlastně pro společenstvo prospěšné činnosti) až po likvidaci larev nebo dospělců hostitele. Za sociálně parazitické jsou považovány druhy vyvíjející se dlouhodobě (zpravidla po celý vývojový cyklus) na úkor potomstva či potravních zásob hostitele. Tím se liší od parazitoidů a kleptoparazitů, jejichž působení je v tomto ohledu krátkodobější.

Evoluce sociálních parazitů je obdobná evoluci hnízdních kleptoparazitů a platí tedy, že i mezidruhový sociální parazitismus vznikl nejprve vnitrodruhově a teprve později se druhy odlišily. Klasickým příkladem jsou čmeláci a pačmeláci. Sociálna čmeláků je však na rozdíl od včely medonosné (*Apis mellifera*) primitivnější a čmeláci kolonie jsou pouze jednoleté (Živa 2010, 1: 27–29). Na jaře si přezimující



královna najde dutinu, noru nebo nějaké místo k hnízdění a sama nanosí vodu, nektar, pyl, vystaví hnízdní komůrku, naklade první vajíčka a vychová dělnice. Proto na jaře létají jen velcí čmeláci (královny) a od května jsou pak vidět jak malí, tak velcí jedinci – královny, i první „podvyživěné“ dělnice. Během července bývá kolonie nejsilnější se spoustou dělnic, novými královnami i samci, po jejichž vylétnutí dělnice i královna zahynou a kolonie zanikne. Nově vylíhlé a na podzim oplozené královny přezimují a na jaře příštího roku si založí vlastní kolonie.

A jak je to u pačmeláků? Jsou to čmeláci parazitující v hnízdech jiných čmeláků. Nemají dělnice, jen samce a parazitující královny, které na jaře vylétují později a hledají nově založená hnízda čmeláků. Snaží se do něj vniknout a převzít vládu nad kolonií. Existují dva mezní postupy. Buď samice pačmeláka zabije čmeláci královnu a začne klást vlastní vajíčka, o která se starají původní dělnice. Protože však sama žádná dělnice vyprodukovat nedokáže a ty čmeláci brzy vyhynou, není tato strategie nejvýhodnější. V druhém případě samice pačmeláka čmeláci královnu nezabije, jen se v jejím hnízdě trvale usídí. Je tak zajištěn stálý přísun pracovní síly – čmeláčích dělnic starajících se o obě potomstva. Ani tato strategie není nejvý-

hodnější, protože se stále mnoho potravy a energie vkládá do potomstva čmeláků. Proto u většiny pačmeláků převažuje jakási kombinace obou, kdy královna pačmeláka zabije královnu parazitovaného kolonie až po několika dnech až týdně. Dříve byli sociální čmeláci (*Bombus*) a parazitující pačmeláci (*Psithyrus*) považováni za dva samostatné rody se společným předkem, avšak vzájemné podobnosti hostitelů a jejich parazitů (každý pačmelák parazituje v hnízdech jednoho nebo několika mála druhů čmeláků) ukázaly, že rod pačmelák vlastně neexistuje a jednotlivé parazitické druhy vznikly ze svých hostitelů (obr. 6, 7).

Sociální parazity najdeme také mezi vosami – vosiči *Polistes atrimandibularis* a *P. sulcifer* jsou sociálními parazity vosků *P. biglumis* a *P. dominulus*, voska *Dolichovespula adulterina* parazituje v hnízdech druhů *D. norvegica* a *D. saxonica*, zatímco *D. omissa* je parazitem *D. sylvestris*.

Sociálními parazity mohou být i druhy hostitelům zcela nepříbuzné, i když většínou nejsou o typické sociální parazity, jako spíše o hnízdní příživníky živící se od odpadků po příležitostnou likvidaci pylových zásob nebo larev. Příkladem může být pestřenka čmeláková (*Volucella bombylans*) z řádu dvoukřídlých (obr. 8 a 9). Zbarvením i ochlupením se čmelákům velmi podobá, a tak může nenápadně vstoupit do

6 a 7 Čmelák skalní (*Bombus lapidarius*) a jeho sociální parazit pačmelák cizopasný (*B. rupestris*). Pačmelák se liší tmavými křídly a delším zadečkem, samičky pačmeláka mají delší, zahnuté žihadlo.

8 a 9 Dvě formy pestřenky čmelákové (*Volucella bombylans*). Samice kladou vajíčka do hnízd čmeláků, larvy se živí různou potravou. Snímky S. Krejčíka, pokud není uvedeno jinak

jejich hnízda. Zajímavé je, že tato pestřenka může mít tři typy zbarvení napodobující naše běžné druhy – čmeláka skalního (*B. lapidarius*), č. zemního (*B. terrestris*) a č. lučního (*B. pratorum*). Poměr těchto forem v nižších polohách je zhruba 3:2:1, v horských oblastech se ale mění na 2:1:4, protože třetí typ zbarvení charakterizuje právě většinu horských druhů čmeláků. Další čtyři druhy pestřenek rodu *Volucella* parazitují u vos. Kromě toho žijí v hnízdech žahadlových blanokřídlých i jiné skupiny hmyzu jako např. brouci z čeledi vějířníkovitých (*Ripiphoridae*) a majkovitých (*Meloidae*), řasníci (*Strepsiptera*) nebo dvoukřídlí z čeledi očnatkovitých (*Conopidae*), masařkovitých (*Sarcophagidae*) a bzučivkovitých (*Calliphoridae*).

Parazitoidismus a parazitismus jsou velmi výhodné, běžné a bezesporu zajímavé životní strategie. Mezi málo známé pozoruhodnosti patří např. kooperace samic některých hnízdních kleptoparazitů při snaze proniknout do hostitelova hnízda. Samice ruděnky *Sphecodes monilicornis* spolupracují při invazi do hnízd společenské včely *Lasiosglossum malachurum*, kdy některé samice kladou vajíčka do hnízdních komůrek, zatímco jiné sedí u vchodu do hnízda a zabíjejí přilétnuvší dělnice. Naše znalosti ekologie parazitů z řad blanokřídlých se žihadlem jsou stále velmi nedostatečné a je více než jisté, že i v následujících letech bude tato skupina svými životními strategiemi překvapovat.

Tab. 1 Přehled skupin žahadlových blanokřídlých a jejich parazitických strategií

Nadčeleď: zlatěnky (<i>Chrysoidea</i>)	
Čeleď: hbitěnkovití (<i>Bethylidae</i>)	ektoparazitoidi
Čeleď: zlatěnkovití (<i>Chrysididae</i>)	ektoparazitoidi nebo hnízdní kleptoparaziti
Čeleď: lapkovití (<i>Dryinidae</i>)	hnízdni kleptoparaziti
Čeleď: vejřenkovití (<i>Embolemidae</i>)	ektoparazitoidi i endoparazitoidi
Nadčeleď: vosy (<i>Vespoidea</i>)	zřejmě neparazitující
Čeleď: trněnkovití (<i>Tiphidae</i>)	převážně ektoparazitoidi
Čeleď: kodulkovití (<i>Mutillidae</i>)	převážně ektoparazitoidi
Čeleď: drvenkovití (<i>Sapygidae</i>)	hnízdni kleptoparaziti
Čeleď: hrabalkovití (<i>Pompilidae</i>)	<i>Evages</i> – hnízdní kleptoparaziti
Čeleď: mravencovití (<i>Formicidae</i>)	<i>Ceropales</i> – kleptoparaziti
Čeleď: žahalkovití (<i>Scoliidae</i>)	není předmětem tohoto článku
Čeleď: sršňovití (<i>Vespidae</i>)	převážně ektoparazitoidi
Nadčeleď: včely (<i>Apoidea</i>)	<i>Polistes</i> – některé druhy sociální paraziti
Čeleď: žirafíkovití (<i>Ampulicidae</i>)	<i>Dolichovespula</i> – některé druhy sociální paraziti
Čeleď: kutilkovití (<i>Sphecidae</i>)	ektoparazitoidi
Čeleď: kutíkovití (<i>Crabronidae</i>)	bez parazitů
Čeleď: pilorožkovití (<i>Melittidae</i>)	<i>Nysson</i> , <i>Stizoides</i> , <i>Brachystegus</i> – hnízdní kleptoparaziti
Čeleď: čalounicovití (<i>Megachilidae</i>)	bez parazitů
Čeleď: včelovití (<i>Apidae</i>)	<i>Stelis</i> , <i>Dioxys</i> , <i>Coelioxys</i> – hnízdní kleptoparaziti
Čeleď: pískorypkovití (<i>Andrenidae</i>)	<i>Nomadinae</i> a <i>Melectini</i> – hnízdní kleptoparaziti
Čeleď: hedvábnicovití (<i>Colletidae</i>)	<i>Bombus</i> – některé druhy sociální paraziti
Čeleď: ploskočelkovití (<i>Halictidae</i>)	bez parazitů
	<i>Sphecodes</i> – hnízdní kleptoparaziti