

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie

Parazitické strategie kukaččích včel (Hymenoptera: Apoidea)

Bakalářská práce

Jana Habermannová

Školitel: Mgr. Jakub Straka

Praha 2009

Ráda bych poděkovala svému školiteli Mgr. Jakobovi Strakovi za cenné rady a připomínky k této práci. Děkuji také Davidovi za pomoc s jazykovou úpravou textu, Honzovi za jeho věcné poznámky, Martinovi a Martinovi za velkou psychickou podporu a ochotu pomoci s každým problémem a v neposlední řadě bych chtěla poděkovat i své rodině za klid, se kterým bere mé studium.

Obsah

Abstrakt	4
1 Úvod	5
2 Definice pojmů	6
3 Fylogeneze kleptoparazitismu	8
3.1 Čeleď Colletidae.....	9
3.2 Čeleď Halictidae.....	9
3.3 Čeleď Megachilidae	9
3.4 Čeleď Apidae	9
3.4.1 Podčeleď Nomadinae	10
3.4.2 Podčeleď Apinae	10
4 Evoluce kleptoparazitismu	10
4.1 Od intraspecifického kleptoparazitismu k interspecifickému	10
4.2 Faktory podporující vznik kleptoparazitismu	11
5 Hostitelská specifita	12
6 Vyhledávání a vstup do hostitelského hnízda	13
6.1 Hledání hostitelského hnízda	13
6.2 Vstup do hostitelského hnízda.....	14
6.2.1 Neagresivní strategie vstupu do hostitelského hnízda.....	14
6.2.2 Agresivní strategie vstupu do hostitelského hnízda	15
6.2.3 Obrana hostitelů proti kleptoparazitismu	16
7 Vajíčka kleptoparazitických včel	16
7.1 Způsoby kladení vajíček.....	16
7.1.1 Uzavřené buňky.....	17
7.1.2 Otevřené buňky	18
7.2 Velikost, tvar a struktura vajíček.....	20
7.3 Počet ovariol a oocytů (vajíček).....	21
8 Zabíjení potomků hostitele a jiných kompetitorů	22
8.1 O eliminaci kompetitorů se stará dospělá samice	23
8.2 O eliminaci kompetitorů se stará larva.....	24
8.3 Vícenásobná parazitace jedné buňky	26
9 Diskuse a závěr	27
10 Shrnutí	29
11 Seznam použité literatury	31
12 Příloha	38

Abstrakt

Kukaččí neboli kleptoparazitické včely kladou vajíčka do hnízd jiných včel. Z toho důvodu se nemusí během života zatěžovat stavbou hnízda, buněk a shromažďováním potravy pro potomky. Na druhou stranu musí umět proniknout do cizího hnízda a naklást tam do vhodné buňky své vajíčko tak, aby hostitelská samice nic nezjistila. Dalším problémem, se kterým se musí kleptoparazit vyrovnat, je nutnost zničit ostatní obyvatele parazitované buňky – to znamená potomka hostitele a případně i potomky jiných kleptoparazitických samic.

Vzhledem k vícenásobnému vzniku kleptoparazitismu u včel, není překvapivé, že kukaččí včely používají různé strategie, jež vedou k úspěšné parazitaci hnízda a zároveň tedy k úspěšnému rozmnožení.

V této bakalářské práci jsou shrnuté dosud známé poznatky o parazitických strategiích, které se u kukaččích včel vyskytují. Pro lepší pochopení problematiky je zde rovněž popsána fylogeneze a evoluce kleptoparazitismu u včel.

Klíčová slova: kukaččí včely, kleptoparazitismus, Halictinae, Megachilinae, Nomadinae, Apinae

Abstract

Cuckoo or cleptoparasitic bees lay their eggs into nests of other bees. Hence they do not have to spend energy on building a nest or cells, and on collecting pollen supplies for immature stages. On the other hand they have to penetrate into a host nest and lay an egg into an appropriate cell while undetected by the host. The cleptoparasite has to tackle, that is the destruction of all other inhabitants of the parasitized cell – immature stages of the hosts as well as possible immature stages of other parasitic bees. With respect to various origins cleptoparasitism among bees it is not a surprise that cuckoo bees use different strategies leading to successful nest parasitism along with successful reproduction.

This work summarizes all findings about occurring parasitic strategies of cuckoo bees, which we have learned so far. For better understanding of this matter, an analysis of phylogenesis and evolution of bee cleptoparasitism is also included.

Key words: cuckoo bees, cleptoparasitism, Halictinae, Megachilinae, Nomadinae, Apinae

1 Úvod

Včely (Apiformes) řadíme do řádu Hymenoptera a do skupiny žahadlových blanokřídlých (Aculeata). Společně s kutilkami (Spheciformes) tvoří nadčeleď Apoidea (Michener, 2007).

Dosud bylo v sedmi čeledích popsáno přibližně 19 500 druhů včel (Integrated Taxonomic Information System, 2008). Jedná se tedy o velmi početnou skupinu. Včely jsou také významnými opylovači.

Sociálně žijící včela medonosná (*Apis mellifera* Linnaeus, 1758) je jistě nejznámějším a pro lidstvo nejvýznamějším druhem této skupiny. Socialita ovšem není jedinou životní strategií, která se u včel vyskytuje. Převážná většina druhů žije samotářsky. Každá samice samotářského druhu má své vlastní hnízdo, ve kterém staví a zásobuje své vlastní buňky. Buňka je struktura, která slouží k ochraně nedospělých stádií a do které samice shromáždí zásoby určené pro výživu potomka. V naprosté většině případů je buňka určena vždy jen pro jednu larvu a její velikost je přizpůsobená velikosti posledního larválního instaru (Michener, 2007).

Další strategií, která se mezi včelami vyskytuje, je komunalita, kdy jedno hnízdo sdílí více samic, ale každá si staví a zásobuje své vlastní buňky, do kterých následně klade svá vajíčka (Michener, 2007).

Samostatnou kapitolou jsou včely parazitické. Ty parazitují v hnízdech solitérních, komunálních i sociálních druhů. Existují zde dva hlavní typy parazitismu. Včely buď (1) kladou vajíčka do buněk jiným solitérním komunálním či sociálním včelám, ale v jejich hnízdech dlouhodobě nepobývají nebo (2) dlouhodobě žijí v hnízdech sociálních druhů, kde využívají dělnice k péči o své potomky (Michener, 2007). Parazitický způsob života přináší mnoho výhod. Včela si nemusí stavět hnízdo ani buňky a nemá práci se shromažďováním potravy pro potomky. Na druhou stranu může být obtížné najít vhodnou buňku k parazitaci nebo překonat obranné mechanismy hostitele.

Dospělci i nedospělá stadia (vajíčka, larvy) parazitických včel jsou ke svému způsobu života morfologicky a behaviorálně přizpůsobení.

V následujícím textu se budu věnovat přizpůsobením k prvnímu z výše uvedených způsobů parazitismu s výjimkou morfologického přizpůsobení dospělců. Pro informace o tomto tématu doporučuji například práce Michenera (1978, 2007). Pro lepší pochopení souvislostí se budu věnovat i fylogenezi a evoluci tohoto typu parazitismu.

2 Definice pojmů

V své práci se budu zabývat parazitickými včelami, které kladou vajíčka do cizích buněk, v hnízdě hostitele většinou dlouhodobě nepobývají a jejich larvy se živí na zásobách nashromážděných hostitelem.

V souvislosti s tímto způsobem chování se používá několik pojmů.

Kleptobiosa

Vollrath (1984) popisuje kleptobiosu jako vztah, kdy je jednomu jedinci (vlastníkovi) ukraden nějaký zdroj, který je důležitý pro jeho přežití nebo rozmnožování a jehož nashromáždění vyžadovalo energii. Rozlišuje tři hlavní formy: (1) „Piráctví“ (piracy), kdy je vlastníkovvi zdroj odebrán násilím pomocí agrese, (2) „zlodějství“ (pilfering), kdy je zdroj odebrán bez agrese a většinou bez přímé interakce „zloděje“ s vlastníkem a (3) „zpronevěru“ (peculation), kdy je vlastník nějakým způsobem oklamáván nebo podváděn „zlodějem“, který je většinou s vlastníkem v přímé interakci. Do této skupiny patří například sociální paraziti.

Parazitismus

Existuje mnoho různě širokých definicí parazitismu. Begon et al. (2006) označuje parazita jako jedince, který získává živiny od jiného organismu (hostitele), kterému tím škodí, ale nezpůsobuje mu ihned smrt. Vollrath (1984) uvádí užší definici a to, že parazit je organismus, který žije v jiném jedinci, na jiném jedinci, nebo který, jiného jedince běžně navštívuje. Od tohoto jedince (hostitele) získává část nezbytných zdrojů. Parazit je adaptovaný na svého hostitele, kterému způsobuje různě velkou škodu.

Kleptoparazitismus

Podle Vollratha (1984) je kleptoparazitismus typem kleptobiosy. Kleptoparazit jen nesnižuje okrádanému fitness, ale v souvislosti s Vollrathovou definicí parazitismu (viz výše) zde existuje i koevoluce mezi kleptoparazitem a okrádaným hostitelem. To znamená, že si hostitel vyvíjí speciální adaptace na obranu před kleptoparazitem a ten si zase vyvíjí adaptace na překonání této obrany.

Iyengar (2007) jako kleptoparazita označuje jedince, který krade potravu patřící hostiteli. Dále je podle ní kleptoparazitem i jedinec, který ukořistí potravu těsně předtím, než by ji získal jiný jedinec (hostitel). Jedinec, kterému kleptoparazit potravu ukradne musí pro její

získání už vynaložit nějakou energii. Například jestřába, který chytí a sní myš, která už byla skoro ulovena kočkou, je podle této definice možné nazývat kleptoparazitem.

Iyengar (2007) připouští i širší definici, podle které není kleptoparazitismus omezen jen na krádež potravy, ale i na krádež jakéhokoliv jiného zdroje. Upozorňuje ale, že do tohoto pojmu pak spadá velké množství interakcí, které se od sebe mohou velmi lišit, mohou být různě významné a mohou vyvolávat různé selekční tlaky. Je tedy potřeba, aby bylo vždy dostatečně jasné o jakém druhu kleptoparazitismu se mluví.

Immelmann & Beer (1989) definují kleptoparazitismus v užším smyslu jako chování samic, které kradou potravní zásoby jiným samicím obvykle odlišného druhu. Ukradené zásoby využívají pro zajištění výživy svých potomků. Od kleptoparazitismu odlišují kleptobiosu. Kleptobiosou rozumí kradení zásob jinému druhu, ale bez existence úzkého vztahu „zloděje“ s „okrádaným“, jako je tomu v případě vztahu hostitel – parazit.

Iyengar (2007) uvádí, že v případě kleptoparazitismu musí být hostitel negativně ovlivněn ztrátou potravy a kleptoparazit musí mít z jejího zisku prospěch. V případě, že to tak není, jedná se o kleptobiosu.

Hnízdní parazitismus (brood parasitism)

Tento termín je používán zejména u ptáků. Jako hnízdní paraziti jsou označováni ptáci, kteří kladou vajíčka do cizích hnízd. O potomky se jim tedy postarají hostitelé (Payne, 1977; Begon et al., 2006). Z ptáků, kteří se rozmnožují tímto způsobem, jsou obecně známé především kukačky. Díky podobnosti chování některých parazitických včel s chováním těchto ptáků vznikl termín **kukaččí včely**, což jsou včely, které kladou vajíčka do buněk jiných včel. Více o podobnosti chování parazitických včel s chováním parazitických ptáků lze nalézt v práci Brockmann (1993).

Sociální parazitismus

Sociální parazitismus je typem hnízdního parazitismu. Parazit v tomto případě využívá dělnice jiného sociálně žijícího druhu k péči o vlastní potomky. Hostitelský druh je parazitickému druhu často blízký příbuzný (Begon et al., 2006). Sociální parazit dlouhodobě žije v hostitelském hnízdě a může zabít a nahradit jeho královnu (Wcislo, 1987).

Sociální paraziti se taky někdy označují jako **inquilini** (Wcislo, 1987).

Kukaččí včely patří mezi hnízdní parazity (brood parasites). Lze říci, že hnízdní parazité kradou hostitelům investice do rozmnožování, nebo že potomci těchto parazitů kradou potomkům hostitele potravu. Hnízdní parazitismus tedy můžeme zařadit jako typ kleptoparazitismu. Kleptoparazitismus je jedním z druhů parazitismu a podle Vollratha (1984) je také typem kleptobiosy.

Ve své práci budu používat termín **kukaččí včely** pro včely, které kladou vajíčka do cizích buněk, v hnízdě hostitele většinou dlouhodobě nepobývají a jejich larvy se živí na zásobách nashromážděných hostitelem. V literatuře jsou takové včely většinou označovány jako **kleptoparazitické** (například Wcislo, 1987; Michener, 2007) a z toho důvodu budu používat i tento termín. Je ale otázkou, zda pojem kleptoparazitická včela vhodně vystihuje životní strategii včel, které jsou tímto termínem označovány. Chování těchto včel je velmi specifické a definice kleptoparazitismu (pokud nemáme na mysli užší definici podle Immelmana & Beera, 1989) zahrnuje mnohem širší škálu chování.

3 **Fylogeneze kleptoparazitismu**

Kleptoparazitismus je u včel poměrně běžný jev (ve srovnání s jinými skupinami blanokřídlého hmyzu) (Alexander, 1990). Vyskytuje se ve čtyřech ze sedmi čeledí včel. Konkrétně v čeledích Colletidae, Halictidae, Megachilidae a Apidae (Michener, 2007). Vznikl několikrát nezávisle na sobě.

Podle Alexandera (1990) vznikl kleptoparazitismus u včel 17krát nezávisle na sobě. Rozen (2000) vyjmenovává už 27 kleptoparazitických linií, které vznikly nezávisle na sobě. Do výčtu čeledí, v nichž se kleptoparazitismus vyskytuje, přidává čeleď Colletidae s jediným kleptoparazitickým rodem *Hylaeus* Fabricius, 1793 (*Nesoprosopis* Perkins, 1899). Následně Rozen (2003) uvádí 29 samostatných vzniků kleptoparazitismu. Michener (2007) počet nezávislých vzniků ještě rozšiřuje na číslo 31 (respektive 32). Straka & Bogusch (2007a) ale redukovali počet nezávislých vzniků kleptoparazitismu u čeledi Apidae z 11 (podle Michenera, 2007) na 6. Aktuální předpoklad tedy je, že kleptoparazitismus vznikl u včel 26krát (respektive 27krát) nezávisle na sobě (viz Příloha - Tabulka 1). Je ale možné, že se toto číslo bude ještě snižovat. Některé fylogenetické vztahy totiž zůstávají zatím nedorozřešené a dále není u některých druhů jasné, zda opravdu patří mezi kukaččí včely nebo jsou spíše sociální parazity.

3.1 Čeleď Colletidae

Jediné kleptoparazitické zástupce této čeledi najdeme v podčeledi Hylaeinae. Jedná se o pět havajských druhů řazených do podrodu *Nesoprosopis* rodu *Hylaeus* (Michener, 2007). Parazitují na jiných druzích podrodu *Nesoprosopis* (Perkins, 1899).

3.2 Čeleď Halictidae

Podčeleď Halictinae je jednou ze čtyřech podčeledí této čeledi a jako jediná obsahuje kleptoparazitické taxony. Předpokládá se, že zde kleptoparazitismus vznikl devětkrát nezávisle na sobě (Michener, 2007). Největší výhradně kleptoparazitickou linií je zde *Sphecodes* clade, který je někdy označován jako samostatný tribus Sphecodini (Danforth et al., 2004). Chování některých druhů této čeledi není dostatečně známé na to, abychom mohli jednoznačně určit, zda se jedná o kukaččí včely nebo o sociální parazity. Tento problém se týká například rodů *Microsphecodes* Eickwort & Stage, 1972 a *Lasioglossum* Curtis, 1833 (*Dialictus* Robertson, 1902). Pokud se ukáže, že jsou tyto rody sociálními parazity, zmenší se i počet nezávislých vzniků kleptoparazitismu v této čeledi (viz Příloha - Tabulka 1) (Michener, 2007).

3.3 Čeleď Megachilidae

Kleptoparazitické taxony obsahuje jedna ze dvou podčeledí této čeledi a to podčeleď Megachilinae (Michener, 2007). Podle Michenera (2007) vznikl kleptoparazitismus v této podčeledi desetkrát nezávisle na sobě, nicméně nezávislých kleptoparazitických linií vyjmenovává jedenáct. Je ale pravděpodobné, že toto číslo bude ve skutečnosti nižší. Je velmi pravděpodobné, že například rody *Radoszkowskiana* Popov, 1955 a *Coelioxys* Latreille, 1809 tvoří jedinou kleptoparazitickou linii (Michener, 2007; Rozen & Kamel, 2008). Rozen (2000) předpokládá, že rody *Stelis* Panzer, 1806 a *Afrostelis* Cockerell, 1931 vznikly ze společného předka. Michener (2007) připouští, že společného předka mohou mít dokonce rody *Stelis*, *Afrostelis*, *Larinostelis* Michener & Griswold, 1994 a *Euaspis* Gerstaecker, 1857.

3.4 Čeleď Apidae

Kleptoparazitické taxony obsahují dvě ze tří podčeledí této čeledi a to podčeleď Nomadinae a Apinae (Michener, 2007).

3.4.1 Podčeleď Nomadinae

Tato podčeleď je největší a nejdiferenzovanější výhradně kleptoparazitickou skupinou včel (Rozen, 1996; Michener, 2007). Druhy jsou v ní rozděleny do deseti tribů (Michener, 2007). Není pochyb o tom, že se jedná o monofyletickou skupinu a kleptoparazitismus zde vznikl jen jedenkrát (Rozen, 2000; Michener, 2007; Straka & Bogusch, 2007a).

3.4.2 Podčeleď Apinae

Devět z devatenácti tribů této čeledi obsahuje kleptoparazitické skupiny, přičemž šest z těchto tribů je výhradně kleptoparazitických (Michener, 2007). Rozen (2000) i Michener (2007) předpokládají deset nezávislých vzniků kleptoparazitismu v rámci této podčeledi. Výhradně kleptoparazitické triby Rhathymini, Ericrocidini, Melectini, Isepelini, Protepeolini a Osirini uvádějí jako samostatné linie. Straka & Bogusch (2007) na základě larválních znaků zjistili, že by tyto triby mohly tvořit monofyletickou skupinu, kterou pojmenovali Melectine line. Kleptoparazitismus se tedy v rámci této skupiny pravděpodobně vyvinul pouze jednou. To znamená, že v celé podčeledi Apinae je zřejmě pouze 5 nezávislých kleptoparazitických linií.

Dalším otazníkem je postavení rodu *Coelioxoides* Cresson, 1878. Straka & Bogusch (2007a) tvrdí, že by tribus Tetrapediini, do kterého tento rod patří, mohl být součástí podčeledi Xylocopinae. Je tedy možné, že i třetí podčeleď čeledi Apidae bude mít svého kleptoparazitického zástupce.

4 Evoluce kleptoparazitismu

4.1 Od intraspecifického kleptoparazitismu k interspecifickému

Pokud jedinec klade vajíčka do hnízd ostatních příslušníků svého vlastního druhu, mluvíme o intraspecifickém neboli vnitrodruhovém kleptoparazitismu (Michener, 2007). Tento druh parazitismu je rozšířený především u solitérních nebo komunálních včel. Setkáme se s ním například u druhů *Hoplitis anthocopoides* Schenck, 1853, *Chalicodoma pyrenaica* (Lepeletier, 1841) nebo *Osmia tricornis* Latreille, 1811 (Field, 1992). Intraspecifický

kleptoparazitismus byl ale zaznamenán i u sociálního druhu *Halictus ligatus* Say, 1837 (Packer, 1986). Obecně je známo méně intraspecifických kleptoparazitů než interspecifických (mezidruhových) (Michener, 2007). Intraspecifický kleptoparazitismus může být skutečně méně rozšířený, ale je také možné, že jde o jev poměrně běžný, který je jen těžké odhalit. Toto chování je totiž možné rozeznat jen pomocí individuálního značení (Field, 1992).

Cesta ke vzniku obligátního kleptoparazitismu zřejmě vedla přes kleptoparazitismus intraspecifický. Některé samice začaly místo stavění hnízda a zásobování buněk pylem klást vajíčka do hnízd jiným samicím vlastního druhu. Přes příležitostné návštěvy hnízd jiných druhů pak vznikl sympatrickou speciací obligátní interspecifický kleptoparazitismus (Field, 1992; Packer, 1986). Vystává ovšem otázka, co zabraňuje takto vznikajícím parazitům křížit se se svými hostiteli, čímž by se nařadily mutace vedoucí ke vzniku kleptoparazitického fenotypu (Wheeler, 1919).

4.2 Faktory podporující vznik kleptoparazitismu

U druhů, které hnízdí gregariózně nebo komunálně, je pro samici výhodné vedle stavby a zásobování vlastních buněk, příležitostně naklást vajíčka i do buněk jiných samic. Takovou strategii najdeme například u druhu *Hoplitis anthocopoides*, kde se více než 50 % jedinců chová paraziticky. Přitom ale vždy staví a zásobují i své buňky (Eickwort, 1975). Toto chování se vyskytuje také u mnohých ptáků (Payne, 1977). Naklást několik vajíček navíc je pro včely poměrně levné. Oproti tomu stavba a zásobování buněk vyžaduje hodně energie. Zkusit zaparazitovat několik buněk, které jsou navíc v případě gregariózního nebo komunálního hnízdění snadno dostupné, vyjde tedy poměrně levně a případný zisk je rozhodně nezanedbatelný (Eickwort, 1975).

Nedostatek zdrojů, například vhodných míst k hnízdění, může podporovat vznik parazitického chování (Field, 1992). Čím je vyšší denzita populace, tím je kompetice o zdroje intenzivnější a cizí hnízda dostupnější. To může vést k tomu, že samice, které nebyly úspěšné ve stavbě hnízda a zásobování buněk například kvůli predaci nebo silné kompetici o zdroje, začnou klást vajíčka do cizích hnízd, aby měly alespoň nějakou šanci v rozmnožování uspět (Wcislo, 1987). U druhu *Dieunomia triangulifera* (Vachal, 1987) jsou později vylíhlí jedinci menší než ti, co se vylíhli dříve. Pokud je pro menší včely stavba hnízda náročnější než pro včely větší, je pro ně výhodnější klást vajíčka do cizích buněk a stát se tak intraspecifickými kleptoparazity (Wuellner, 1999).

Procento parazitických druhů klesá od temperátních oblastí směrem k rovníku. V chladnějších oblastech je na rozdíl od tropických a subtropických oblastí sezóna jasně ohraničena, což parazitům umožňuje větší synchronizaci s hostitelem. V krátkém časovém období mají k dispozici mnoho potenciálních hostitelů. Krátká sezóna také vede k větší hustotě populace, což, jak bylo popsáno výše, také může podporovat vznik parazitického chování. Navíc jedinci, kteří se zpozdili v rozmnožování, nemají díky krátkému létu šanci stihnout zaopatřit své potomky. Východiskem pro ně proto může být kleptoparazitismus (Wcislo, 1987; Michener 2007). Petanidou et al. (1995) věří, že nízký počet kleptoparazitů v suchých a teplých areálech, jako je například mediterán, je důsledkem nepředvídatelnosti tamního klimatu. Navíc upozorňují na to, že v těchto ekosystémech je veliká druhová diverzita včel, což může vést k málo početným populacím, které těžko udrží specializovanou populaci parazitů.

Zajímavý je také fakt, že kleptoparazitismus nebyl zatím pozorován u solitérních včel, které buňky zásobují postupně – takzvaných progressive provisioners (Field, 1992).

5 Hostitelská specifita

Kukaččí včely jsou obvykle úzce specializované na své hostitele. Část z těchto úzce specializovaných druhů má pouze jediného hostitele a zbytek je specializovaný jen na několik málo hostitelů (2-5). Druhy mající jen málo (2-5) hostitelů jsou považovány spíše za specialisty než za generalisty, protože hostitelé jsou si v tomto případě často blízce příbuzní a mají tedy podobnou ekologii (Bogusch, 2003a; Bogusch et al. 2006). Kleptoparazit mohl být původně specializovaný jen na jeden hostitelský druh, který ale v nedávné době specioval a vytvořil tak několik nových druhů. Navíc je možné, že by se při bližším studiu zjistilo, že tyto druhy ve skutečnosti obsahují několik kryptických druhů, jež jsou specializované jen na jednoho hostitele (Bogusch et al., 2006). Pouze malé množství kukaččích včel je tedy skutečnými generalisty se širokým spektrem hostitelských druhů, patřících do různých rodů (Bogusch, 2003a).

Podle principu Červené královny musí druh držet krok s tempem evoluce ostatních druhů, s nimiž nějak interaguje. Z toho vyplývá, že koevoluce parazita s hostitelem má charakter jakýchsi závodů ve zbrojení. Parazit musí reagovat na nové obranné mechanismy vyvíjené hostitelem. Pokud chce stíhat jeho evoluční tempo, měl by se na něj specializovat (Dawkins & Krebs, 1979). Z tohoto pohledu se zdá podivné, že mezi včelami stále existují generalisté s mnoha hostitelskými druhy. Řešením tohoto problému může být specializace na individuální

úrovni, která je známa například u kukačky druhu *Cuculus canorus* Linnaeus, 1758. Každá samice je specializovaná na určitý hostitelský druh, kterému klade do hnízd mimetická vajíčka. Potomci poté parazitují opět v hnízdech toho samého hostitelského druhu, u kterého se narodili (Marchetti et al., 1998). Stejná strategie byla objevena i u kukaččích včel. Druhy *Sphecodes ephippius* (Linnaeus, 1767) a *Sphecodes monilicornis* (Kirby, 1802) byly považovány za generalisty. Každý z těchto druhů má přes deset hostitelů. Ukázalo se však, že jsou, stejně jako kukačky, specializovaní na individuální úrovni. Samice byly pozorovány, jak opakovaně parazitují v hnízdech jednoho hostitelského druhu (Bogusch et al., 2006). Je otázkou, zda nejsou i ostatní kleptoparazitické včely, které považujeme za generalisty, ve skutečnosti specialisty na individuální úrovni.

6 Vyhledávání a vstup do hostitelského hnízda

6.1 Hledání hostitelského hnízda

Samice, hledající hostitelské hnízdo, obvykle prohledávají hnízdiště pomalým klikatým letem. Drží se velmi nízko nad zemí, často zpomalují nebo přistávají u vchodů do hnízd nebo na podezřelých místech (Rozen, 1987, 1992, 2008; Rozen & McGinley, 1991; Sick et al., 1994).

Bylo také pozorováno, jak včely vyčkávají na trsech trávy nebo jiných vyvýšených místech a hledají otvory do hnízd, které nejsou dobře viditelné, nebo pozorují hostitelská hnízda a vyčkávají na vhodnou chvíli k parazitaci (Rozen, 1992; Garófalo & Rozen, 2001; Rozen et al., 1978).

Někdy kleptoparazitické samice dokonce pronásledují hostitele k hnízdu (Rozen, 2001; Bogusch, 2003a; Bogusch 2003b; Bogusch, 2005).

Rod *Melanomada* Cockerell, 1903 parazituje u komunálně hnízdícího druhu *Exomalopsis nitens* Cockerell, 1915. Kleptoparazitická samice vyčkává u společného vchodu a čeká, až ho některá hostitelská samice opustí. Pak následuje její pachovou stopu, jež ji zavede až k vchodu do hnízda příslušné hostitelské samice. Kleptoparazit tak nemusí hledat vhodné hnízdo ve tmě komplexu hnízd, ale jde po pachové stopě přímo k cíli. Navíc má jistotu, že nevstoupí do hnízda, které bude obsazeno hostitelem (Rozen & Snelling, 1986).

U některých druhů slouží vyhledávací let jen k nalezení vhodné skupiny hnízd, nebo podezřelého místa. Konečné vyhledávání vhodného hnízda je pak realizováno pěšky (Bogusch et al., 2006; Rozen et al., in press).

U rodu *Leiopodus* Smith, 1854 si samice zapamatuje polohu nalezeného hnízda a pak se k němu několikrát vrací (Rozen et al., 1978).

Způsoby, jakým včely rozpoznají hnízdo vhodného hostitele, nebyly dosud příliš studovány. Uvažuje se, že hnízdo poznají díky chemickým podnětům (Tengö & Bergström, 1977; Cane, 1983).

6.2 Vstup do hostitelského hnízda

Většina kukaččích včel do hostitelského hnízda proniká bez použití násilí. Nicméně včely si mohou vstup do hnízda vynutit i zabitím hostitele.

6.2.1 Neagresivní strategie vstupu do hostitelského hnízda

Většina kleptoparazitických samic se snaží vyhnout kontaktu s hostitelem, proto vstupují do hnízd převážně v okamžiku, kdy v hnízdě není přítomen (Rozen et al., 1978; Rozen & McGinley, 1991; Sick et al., 1994; Rozen, 1994a; Bogusch et al., 2006). Z toho důvodu často hlídkují u hnízda a čekají až se hostitel vrátí zpátky domů. Když pak hostitel znovu odletí, vstupuje kleptoparazitická samice do hnízda. Má tak dost času, aby stihla hnízdo úspěšně zaparazitovat a vyhne se setkání s majitelkou hnízda (Graenicher, 1927; Michener, 1953; Rozen et al. 1978; Rozen & Snelling, 1986; Danforth & Visscher, 1993; Garófalo & Rozen, 2001; Straka & Bogusch, 2007b).

Kleptoparazit často v hnízdě stráví jen velmi krátkou dobu, za kterou k parazitaci nemůže dojít. Tato situace zřejmě nastává, když buňky nejsou vhodné k parazitaci. Parazit se může k hnízdům i následně vracet a kontrolovat stav buňek (Garófalo & Rozen, 2001; Rozen et al., 1978; Rozen et al., in press).

U druhu *Epeoloides coecutiens* (Fabricius, 1775) byla samice pozorována, jak vstupuje do hnízda současně s hostitelskou samicí bez toho, aby nastala nějaká agresivní reakce (Bogusch, 2003b, Bogusch 2005). Stejná situace byla zaznamenána u dvou druhů rodu *Sphecodes* Latreille, 1804 (Bogusch et al., 2006)

Chemické mimikry

Identické chemické sloučeniny byly nalezeny v Dufourově žláze samice včel rodu *Andrena* Fabricius, 1775 a v cephalických žlázách mnoha samců jejího kleptoparazita rodu *Nomada* Scopoli, 1770. Při setkání samic těchto dvou druhů nebyly pozorovány žádné agresivní interakce. Uvažuje se, že je samice nomády při kopulaci napařímována sekretem ze samčích cephalických žláz, a proto nevzbuzuje v hostitelské samici agresivní chování a může snadněji proniknout do jejího hnízda. Dále se předpokládá, že by se tímto pachem mohla samice nomády řídit při hledání hostitelského hnízda, protože *Andrena* pokrývá buňky hydrofobním sekretem produkovaným právě z Dufourový žlázy. Stejný pachový signál by tedy sloužil jak k vyhledávání vhodných samců k páření, tak k vyhledávání vhodných hnízd k parazitaci (Tengö & Bergström, 1977).

Podobné chemické sloučeniny byly nalezeny i v Dufourových žlázách samic rodu *Melitta* Kirby, 1802 a v cephalických žlázách samců jejího kleptoparazita *Nomada flavopicta* (Kirby, 1802) (Tengö & Bergström, 1976).

Sick et al. (1994) a Tengö et al. (1992 in: Sick et al., 1992) srovnávali produkty Dufourový žlázy kleptoparazitického rodu *Sphecodes* s produkty jejich hostitelů. Nejistili, že by se u parazitů a jejich hostitelů vyskytovaly shodné sloučeniny. Sick et al. (1994) předpokládá, že proti vzniku specifického chemického mimetismu může působit nízká hostitelská specifita včel rodu *Sphecodes*. Bogusch et al. (2006) zjistil, že některé druhy rodu *Sphecodes* jsou specialisty na individuální úrovni. To znamená, že jako druh mají mnoho hostitelů, ale každá samice je specializovaná na jediný hostitelský druh. Bylo by tedy zajímavé zjistit, zda se chemický mimetismus nevyskytuje na této individuální úrovni, což by mohlo být podstatou individuální specializace (Bogusch et al., 2006).

6.2.2 Agresivní strategie vstupu do hostitelského hnízda

Samice druhu *Sphecodes monilicornis* parazituje v hnízdech soliterních i sociálních hostitelů. Při vstupu do hnízda sociálního druhu zabije jedince strážící vchod a následně pak i všechny včely vyskytující se uvnitř. Díky tomu, že hnízdo kompletně vyvraždí, má dostatek času k tomu, aby nakladla vajíčka do všech vhodných buněk (Sick et al., 1994). Samice je k zabíjení dobře přizpůsobená mohutnými mandibulami a zvětšenými mandibulárními svaly (Michener, 2007). Přesto riskuje, že bude obyvateli hnízda zabita (Sick et al., 1994). Toto riziko ale vynahradí skutečnost, že v případě úspěšné parazitace celého hnízda sociálního

druhu, má k dispozici více zásobených buněk, než by měla u solitérního hostitele (Knerer & Atwood, 1967 in: Sick et al., 1994).

6.2.3 Obrana hostitelů proti kleptoparazitismu

Přítomnost hostitele většinou kleptoparazitovi zabrání dostat se do hnízda (to neplatí například pro druh *Sphecodes monilicornis*, který do hnízda vstupuje za pomoci násilí-viz výše). Když parazit vstoupí do obsazeného hnízda, většinou sám rychle odletí (Garófalo & Rozen, 2001; Straka & Bogusch, 2007b; Rozen et al., in press). Bylo pozorováno i agresivní chování ze strany hostitele, který bránil své hnízdo, když do něj chtěl vstoupit parazit v jeho přítomnosti nebo když se vrátil do hnízda a parazit byl právě uvnitř (Bogusch, 2003b; Straka & Bogusch, 2007b; Rozen et. al., in press).

Hlídní hnízda se vyskytuje i u komunálních (Abrams & Eickwort, 1981) a sociálních (Sick et al., 1994) druhů, kde je ještě efektivnější, protože díky většímu počtu jedinců hnízdo nemusí zůstat ani na chvíli nestřežené. Lepší obrana proti parazitům je tedy nespornou výhodou komunálních hnízd oproti hnízdům solitérním (Abrams & Eickwort, 1981).

Nicméně některé kukaččí včely vstupují do hnízd současně s hostitelem bez toho, aby se hostitel nějak bránil (Bogusch, 2003b; Bogusch 2005; Bogusch et al., 2006).

Danforth & Visscher (1993) zaznamenali menší procento parazitismu na místech s vyšší densitou hostitelů. Hnízdní agregace tedy mohou být formou pasivní obrany proti kleptoparazitům. Nicméně existují i studie, které prokazují pozitivní přímou úměrnost mezi densitou a procentem parazitismu (viz Rosenheim, 1990).

7 Vajíčka kleptoparazitických včel

7.1 Způsoby kladení vajíček

Existují dva základní způsoby, kterými samice kukaččích včel kladou vajíčka do buněk svých hostitelů. Samice buď (1) kladou vajíčka do již uzavřených a plně zásobených buněk nebo (2) kladou vajíčka do buněk, které jsou ještě otevřené a nejsou plně zásobené (Michener, 2007).

Evidence nasvědčuje tomu, že v rámci jedné evoluční linie existuje vždy jen jeden z těchto způsobů. Neplatí to ale vždy. Například v rámci Melectine line některé triby kladou do

uzavřených buněk, zatímco jiné do otevřených (viz Příloha - Tabulka 1). Nejasnosti jsou i v tribu Osirini, kde u druhu *Protosiris gigas* Melo, 2006 klade samička vajíčka do uzavřených buněk (Rozen et al., 2006), zatímco u druhu *Epeoloides coecutiens* je uvažována možnost, že samička klade vajíčka do otevřených ale už dostatečně zásobených buněk (Straka & Bogusch, 2007b). Ještě překvapivější je fakt, že u druhů *Dioxys pomonae* Cockerell, 1910 (Rozen & Favreau, 1967) a *Dioxys pacifica* Cockerell, 1916 (Rozen & Özbek, 2003) jsou vajíčka kladena do uzavřených buněk, zatímco u druhu *Dioxys cincta* (Jurine, 1807) do otevřených (Rozen & Özbek, 2005b). Rozen & Özbek (2005b) předpokládají, že kladení vajíček do uzavřených buněk je pleziomorfní stav, zatímco do otevřených buněk apomorfní. Fylogeneze ale zatím nevyovídá nic o tom, která z těchto strategií vznikla dříve (Rozen, 2003).

Způsob kladení vajíček není zatím u mnoha kleptoparazitických linií znám. Nejlépe prozkoumaná je v tomto ohledu jistě podčeleď Nomadinae a největší mezery jsou v čeledi Halictidae, kde není v tomto ohledu objasněno téměř nic. Navíc v některých liniích je způsob kladení vajíček znám jen u jednoho nebo dvou druhů, z čehož nelze vyvozovat spolehlivé závěry. Je tedy možné, že se ještě dočkáme nějakých překvapení.

7.1.1 Uzavřené buňky

Samice druhů se strategií kladení do uzavřených buněk nejprve vytvoří otvor do zátky buňky, kterým dovnitř nakladou vajíčko. Nakonec otvor znovu utěsňují (Garófalo & Rozen, 2001; Alves-dos-Santos et al., 2002; Rozen & Özbek, 2005; Rozen et al., 2006).

Otvor do buňky samice vytváří buď pomocí mandibul (Garófalo & Rozen, 2001) nebo pomocí zašpičatělé koncové části zadečku (Rozen & Özbek, 2005).

K utěsnění vzniklého otvoru mohou použít materiál, který odstraní z buňky, do níž právě nakladly vajíčko nebo z okolních ještě nehotových buněk, případně mohou využít materiál nashromáždění hostitelskou samicí (Garófalo & Rozen, 2001). Při vytahování zadečku se také může otvor samovolně zasypat, potom už není aktivní utěsňování nutné (Rozen & Özbek, 2005). U druhu *Coelioxoides* je samice schopná naklást vajíčko pouze do čerstvě uzavřené buňky nebo do buňky, která ještě není kompletně uzavřená. Později už jí ztvrdlý povrch nedovolí proniknout dovnitř (Alves-dos-Santos et al., 2002).

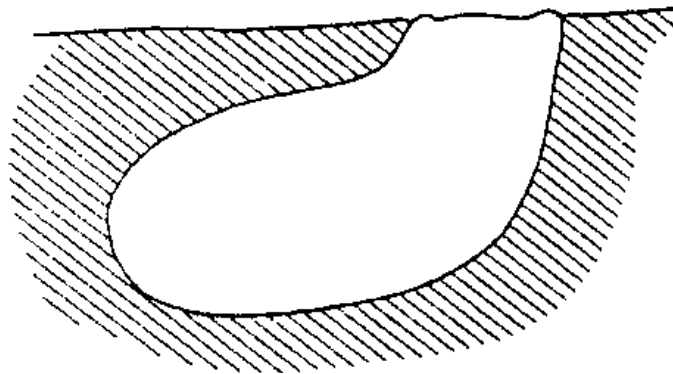
Přehled linií, u kterých bylo zaznamenáno kladení vajíček do uzavřených buněk, je uveden v Příloze – Tabulka 1. Za zmínku stojí rod *Sphecodes*, u kterého se běžně uvádí, že klade vajíčka do uzavřených buněk (Rozen, 2003; Bogusch et al., 2006; Michener, 2007), ale v žádné práci jsem nenašla vysvětlení, které by tuto teorii potvrdovalo. Rozen (2003)

odkazuje na Sick et al. (1994). V této práci je ovšem zmínka jen o tom, že *Sphecodes monilicornis* parazituje mimo jiné i u sociálních hostitelů, kteří buňky neuzavírají (viz následující kapitola). Dále ale také odkazuje nepublikovaný sylabus k přednášce od Boharta (1970), který jsem bohužel neměla k dispozici.

7.1.2 Otevřené buňky

V případě kladení vajíček do otevřených buněk je důležité, aby vajíčko, které samice naklade, nebylo nápadně viditelné (Rozen, 1992). V opačném případě totiž může hostitel vajíčko objevit a odstranit (Rozen, 1970; Rozen, 1986a; Rozen & Snelling, 1986; Rozen & Roig-Alsina, 1991) nebo může celou buňku zaplnit zemí (Rozen, 1977; Rozen & Snelling, 1986).

Vajíčka jsou většinou kladena do stěn otevřených buněk (Rozen & Snelling, 1986; Rozen, 1992; Rozen, 2000). Rozen (1992) uvádí u podčeledi Nomadinae dva způsoby kladení vajíček do stěn otevřených buněk. V prvním případě samice pomocí apikální části zadečku vytvoří ve stěně buňky otvor, do kterého naklade vajíčko tak, že jeho konec vyčnívá do vnitřního prostoru buňky. Otvor vytvořený samicí nepřiléhá těsně k vajíčku a je zde patrná šterbina mezi vajíčkem a stěnou buňky.



Obrázek 1: Uložení vajíčka ve stěně buňky (Rozen, 1978)
Okraj vajíčka vystavený do vnitřního prostoru buňky kontinuálně přechází v povrch stěny buňky.

V druhém případě samice umístí vajíčko tak, že povrch stěny těsně přiléhá k vajíčku. Vajíčko nevyčnívá do vnitřního prostoru buňky. Vnitřní povrch stěny kontinuálně přechází v okraj vajíčka, takže odkrytý chorion je zarovnaný se stěnou buňky a splývá s ní (viz obr. 1). Většinou je vajíčko do stěny umístěno tak, že je jeho kratší strana vystavena dovnitř buňky. Ale někdy, například u rodu *Hexepeolus* Linsley & Michener, 1937, je vajíčko umístěno ve stěně podélně, takže vnitřnímu prostoru buňky je vystavena jeho delší strana (Rozen, 1992; Rozen et al., 1997). Samice šterbinu mezi vajíčkem a povrchem buňky utěsní hlínou smíchanou s hydrofobní látkou, případně tuto látku aplikuje na povrch až po utěsnění šterbiny

(Roig-Alsina & Rozen, 1994). Toto rozdělení lze aplikovat i na druhy kleptoparazitických včel, patřících do jiných podčeledí. Například u tribu *Protepeolini*, který patří do podčeledi *Apinae*, bylo zaznamenáno, že včely kladou vajíčka druhým z uvedených způsobů (Rozen et al., 1978; Roig-Alsina & Rozen, 1994). Stejným způsobem klade vajíčka také druh *Dioxys cincta*, patřící do čeledi *Megachilidae* (Rozen & Özbek, 2005b).

Včely rodu *Isepeolus* Cockerell, 1907 nedělají otvor do stěny buňky, ale vajíčko připevňují k vnitřnímu povrchu buňky. Vajíčko k povrchu těsně přiléhá, až s ním skoro splývá, proto je pro hostitele těžké ho objevit (Rozen, 2003).

Včely rodu *Stelis* také kladou do otevřených buněk. Vajíčko vkládají vedle nebo pod nashromážděné zásoby (Rozen, 1987; Torchio, 1989).

Samice rodu *Coelioxys* umísťuje vajíčko do buňky tak, že jedním koncem přiléhá k vajíčku hostitele a druhým koncem na zásoby (Rozen & Kamel, 2008). Protože nebyly nalezeny žádné známky toho, že by byly buňky parazitem otevřeny, Rozen & Kamel (2008) předpokládá, že samice klade vajíčka ještě do otevřené buňky v době, kdy hostitel už naklade svoje vajíčko a opustí hnízdo, aby našel materiál na uzavření buňky. Stejná strategie se předpokládá také u rodu *Radoszkowskiana* (Rozen & Kamel, 2007). Je ale otázkou, jaký selekční tlak mohl vést k této strategii. Samice parazituje až po naklazení hostitelského vajíčka, zároveň to ale musí stihnout do doby, než se hostitel vrátí a buňku uzavře. Kleptoparazit má k dispozici velmi krátký časový úsek. Navíc mnoho potenciálních hostitelů ani neopouští hnízdo, aby nasbírali materiál na uzavření buňky (Rozen & Kamel, 2008).

Samice druhu *Epeoloides coecutiens* klade vajíčka pravděpodobně do otevřených, ale již dostatečně zásobených buněk. Je zajímavé, že po naklazení vajíčka buňky uzavírá. Bylo dokonce pozorováno, jak některé samice uzavírají i vchod do hnízda (Straka & Bogusch, 2007).

V případě, že *Sphcodes monilicornis* parazituje u sociálních hostitelů, kteří buňky neuzavírají, klade logicky vajíčka do otevřených buněk. Je ale zajímavé, že po naklazení vajíčka buňku uzavře, a když odchází z hnízda, uzavře i vchod do něj. Uzavírání buněk můžeme vysvětlit jako pleziomorfní znak z doby, kdy včela ještě nebyla parazitem, stavěla si vlastní hnízdo a buňky uzavírala. Druhým možným vysvětlením je, že samice uzavírá buňky, aby snížila riziko, že jiná kleptoparazitická samice nebo hostitel, který se vrátí do hnízda, její vajíčka odstraní (Sick et al., 1994).

Přehled linií u nichž bylo zaznamenáno, že samice kladou vajíčka do otevřených buněk je uveden v Příloze - Tabulka 1.

Se způsobem, jakým jsou vajíčka kladena, souvisí i jejich velikost, tvar a struktura, o čemž bude pojednáno v následující kapitole.

7.2 Velikost, tvar a struktura vajíček

Kleptoparazitické včely mají menší vajíčka v poměru k velikosti těla než včely solitérní (Iwata & Sakagami, 1966; Alexander & Rozen, 1987; Rozen, 1994a; Rozen, 2003). Malá vajíčka jim umožňují mít k dispozici více vajíček, která mohou okamžitě naklást, mohou tedy během krátkého časového úseku zaparazitovat více hnízd (Iwata & Sakagami, 1966; Alexander & Rozen, 1987), velmi výhodné to může být zejména pro parazity komunálních druhů nebo druhů hnízdících gregariózně (Rozen, 1994a).

Druh *Exaerete smaragdina* (Guerin-Méneville, 1844) klade vajíčka do uzavřených buněk, samice zabije všechna ostatní vajíčka, které se v buňce nacházejí. Malá velikost vajíček může v tomto případě snižovat pravděpodobnost, že další samice, která bude buňku parazitovat, vajíčko objeví a zabije (Garófalo & Rozen, 2001).

Druhy, kladoucí do otevřených buněk mají vajíčka menší než druhy, které kladou do již uzavřených buněk (viz obr. 2) (Rozen, 2003). Musí totiž vajíčko do buňky dobře schovat, aby ho hostitel neobjevil a u menšího vajíčka je také menší pravděpodobnost objevení (Rozen, 1994a; Rozen, 2003).

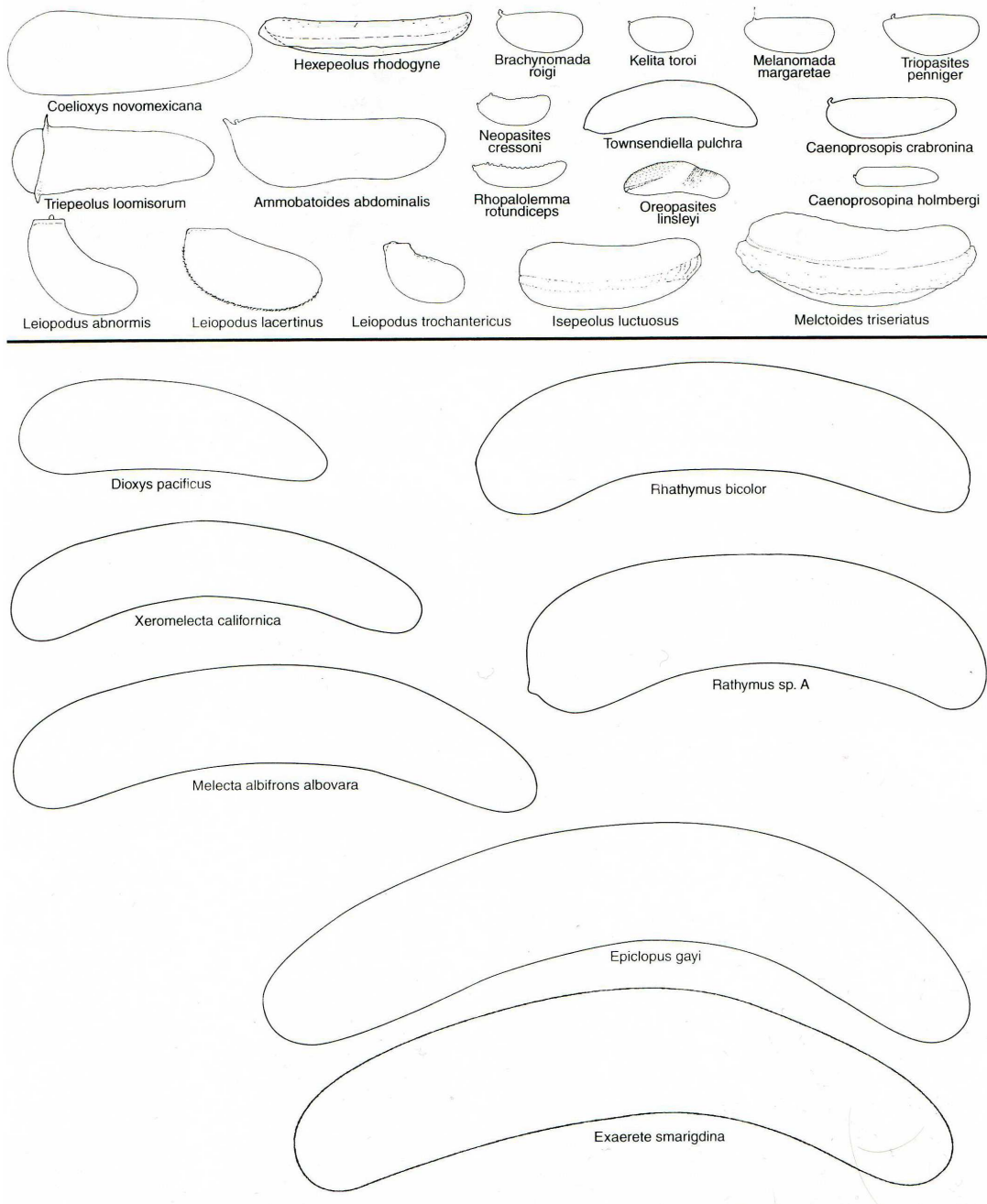
Další teorie říká, že z menších vajíček by se embryo mohlo vylíhnout rychleji než z vajíček velkých, což by mohlo být výhodné zejména pro druhy, kde potomka hostitele zabíjí larva parazita (viz následující kapitola). Nicméně tento předpoklad zatím nebyl potvrzený (Rozen, 2003).

U druhů kladoucích do otevřených buněk, mají vajíčka zesílený a různě zvrásněný chorion, který chrání vajíčka a napodobuje strukturu buněčné stěny, takže vajíčka jsou pro hostitele špatně rozpoznatelná. Pokud je vajíčko schováváno do stěny buňky, je tato modifikace zejména na povrchu, který je volně vystaven do vnitřního prostoru buňky. Vajíčka také většinou mají neobvyklý tvar, který umožňuje, aby byla lépe schovaná (viz obr. 2) (Alexander & Rozen, 1987; Rozen et al., 1997; Alves-dos-Santos et al., 2002; Rozen, 2003; Rozen & Özbek, 2003).

Vajíčka druhů kladoucích do uzavřených buněk jsou protáhlého zaobleného tvaru a mají tenký chorion. Vypadají tedy obvykle jako vajíčka nekleptoparazitických včel (Rozen, 2003).

Obrázek 2: Vajíčka vybraných druhů kleptoparazitických včel (Rozen, 2003)

Nad vodorovnou čarou jsou vajíčka včel, které kladou do otevřených buněk, pod čarou včel, které kladou do již uzavřených buněk. Vše je uvedeno ve stejném měřítku.



7.3 Počet ovariol a oocytů (vajíčků)

Většina čeledí včel má 3 ovariole na ovarium. To je celkem 6 ovariol. U kleptoparazitických včel toto platí pro čeledi Halictidae a Megachilidae. U čeledi Apidae je zřejmě základní pleziomorfní stav 4 ovariole na ovarium a to platí i pro většinu kleptoparazitů

patřících do podčeledi Apinae (Alexander & Rozen, 1987; Rozen & Özbek, 2003; Rozen, 2003). Výjimkou jsou druhy *Ericrocis lata* (Cresson, 1878) a *Epiclopus gayi* Spinola, 1851, které mají počet ovariol na ovarium zvýšený na 5 (Rozen, 1986b; Alexander & Rozen, 1987; Rozen 2003). U podčeledi Nomadinae je počet ovariol velmi variabilní a liší se nejen mezi jednotlivými druhy, ale i mezi jedinci stejného druhu a někdy dokonce mezi ovarii jednoho jedice. Obecně je zde tendence mít vysoký počet ovariol na ovarium. Počet ovariol se běžně pohybuje i kolem čísla deset. Jako nejobvyklejší stav se ovšem zdá být 5 ovariol na ovarium (Alexander & Rozen, 1987; Rozen & Özbek, 2003; Rozen, 2003).

Zvýšený počet ovariol má pro kleptoparazitické druhy v zásadě dva hlavní důsledky. Za prvé mohou během svého života naklást v celkovém součtu více vajíček než druhy se standardním počtem ovariol a za druhé mají v krátkém časovém úseku k dispozici větší množství zralých oocytů (Iwata & Sakagami, 1966; Alexander & Rozen, 1987; Rozen, 2003). V průměru mají včely se zvýšeným počtem ovariol k dispozici asi dvakrát více zralých oocytů než druhy s plesiomorfním počtem ovariol (Rozen, 2003). Počet oocytů na ovariolu je ale stejný jako u druhů se standardním počtem ovariol (Alexander & Rozen, 1987).

Vyšší počet zralých oocytů umožňuje kukaččím včelám v krátkém časovém období zaparazitovat více buněk. Samice má také vyšší pravděpodobnost, že v okamžiku, kdy najde vhodnou buňku k parazitaci, bude mít k dispozici i zralé vajíčko (Iwata & Sakagami, 1966; Alexander & Rozen, 1987; Rozen, 2003).

Rozen (2003) však nabízí ještě další teorii, která vysvětluje, proč u kleptoparazitických druhů nacházíme větší počet zralých oocytů. Jak bylo zmíněno výše, vajíčka druhů kladoucích do otevřených buněk, mají oproti solitérním druhům alespoň část chorionu zesílenou (Alexander & Rozen, 1987; Rozen et al., 1997; Alves-dos-Santos et al., 2002; Rozen, 2003; Rozen & Özbek, 2003). Tyto oocyty mohou mít delší vývoj než normální oocyty s tenkým chorionem, protože ještě nějakou dobu trvá, než zralý oocyt získá zesílenou stěnu a může být nakladen. U druhů, které kladou do otevřených buněk, tedy můžeme najít více zralých oocytů, ale ty mohou být v různých stádiích vývoje a jen některé mohou být skutečně připravené k naklazení.

8 Zabíjení potomků hostitele a jiných kompetitorů

Nedospělá stádia kukaččích včel se vyvíjejí v buňce, která je určena pro vajíčko a následně larvu včely hostitelské. V této buňce není dostatek zásob na to, aby vystačily jak pro larvu

kleptoparazita, tak pro larvu hostitelské včely. Navíc buňka není tak prostorná, aby se do ní dvě zralé larvy vešly (Michener, 2007). Chce-li se kukaččí včela úspěšně rozmnožit, musí si s tímto problémem dříve nebo později poradit a to znamená vajíčko či larvu hostitele zabít.

Další překážkou je, že do jedné buňky běžně naklade vajíčka více kleptoparazitických samic (viz kapitola Vícenásobná parazitace jedné buňky). V buňce se tak ocitne více jedinců stejného druhu, ale jen jediný může buňku získat pro sebe a dovyvinout se až v dospělce. Tohoto cíle dosáhne jedinec, kterému se podaří zneškodnit všechny ostatní.

Je zřejmé, že k tomu aby se kleptoparazit úspěšně rozmnožil, musí být schopný eliminovat všechny ostatní obyvatele nacházející se v buňce. Kukaččí včely řeší tento problém v zásadě dvěma způsoby. Buď (1) samice během kladení vlastního vajíčka zničí vajíčko či larvu hostitele případně další kleptoparazitická vajíčka či larvy nacházející se v buňce, nebo (2) se o zabíjení potomka hostitele a případných vnitrodruhových kompetitorů stará až sama larva parazita (Michener, 2007).

U druhu *Exaerete smaragdina* je známa kombinace těchto strategií. Samice při kladení vajíčka žihadlem zabije vajíčko či larvu hostitele, ale o zabíjení vnitrodruhových kompetitorů se už stará převážně druhý larvální instar (Garófalo & Rozen, 2001). Podobná možnost je uvažovaná u druhu *Epeoloides coecutiens* (Straka & Bogusch, 2007b). U druhu *Protosiris gigas* Melo, 2006 zabíjí kompetitory dospělá samice, ale morfologie prvního larválního instaru ukazuje, že je zabíjení také schopen (Rozen et al., 2006).

8.1 O eliminaci kompetitorů se stará dospělá samice

Tato strategie se může vyskytovat pouze u druhů, které kladou do plně zásobených uzavřených buněk a to z toho důvodu, že hostitel své vajíčko klade až těsně před uzavřením buňky.

Ve většině případů samice po otevření buňky nejprve pomocí kusadel vyjme a zničí hostitelské vajíčko či larvu, poté dovnitř naklade své vlastní vajíčko a nakonec buňku uzavře (Bennett, 1966, 1972; Garófalo & Rozen, 2001).

Samice druhu *Exaerete smaragdina* udělá do buňky jen malý otvor, kterým pak klade vajíčka. Tento otvor není dostatečně velký na to, aby samice mohla zničit cizí vajíčko pomocí kusadel. Proto se předpokládá, že k tomuto účelu používá žihadlo. (Garófalo & Rozen, 2001). Pomocí žihadla zabíjí vajíčka a larvy kompetitorů i samice druhu *Protosiris gigas* (Rozen et al., 2006).

Samice druhu *Hoplostelis bilineolata* (Spinola, 1841) byla pozorována, jak do hostitelské larvy opakovaně kousala a zapichovala do ní žihadlo ještě po vyjmutí z buňky (Bennett, 1966).

U druhu *Epeoloides coecutiens* je uvažována možnost, že samice klade vajíčka do uzavřených buněk a během toho sní vajíčko hostitele. Vajíčka vnitrodruhových kompetitorů ale nezničí. Pravděpodobnější ovšem je, že klade do buněk, které jsou těsně před uzavřením, ale zároveň do nich hostitel ještě nestihl naklást své vajíčko (viz kapitola Způsoby kladení vajíček) (Straka & Bogusch, 2007b).

Bennett (1966) uvádí, že samice druhu *Hoplostelis bilineolata* dokáže rozpoznat, které buňky jsou vhodné k nakladení vajíčka (tj. obsahují buď vajíčko nebo časný larvální instar), bez toho, aby je otvírala. U buněk, které ke kladení nejsou vhodné, samice zabije larvy, kukly, nebo nedovyvinuté dospělé nacházející se uvnitř. Zajímavé je, že přitom buňky také neotvírá. K zabíjení tedy může použít žihadlo nebo jedince usmrtit tak, že zmáčkne stěny buňky. Chování tohoto druhu se zdá velmi nevýhodné, protože kleptoparazitická samice vlastně snižuje množství potenciálních hostitelů pro své potomky. Bennett (1966) toto chování odůvodňuje tím, že nově vylíhlá samice hostitele by mohla cítit přítomnost kleptoparazitických larev a mohla by je zabít. Tím, že všechny hostitelovy potomky kleptoparazit zabije tuto možnost eliminuje. Ovšem za cenu menšího množství budoucích hostitelů.

8.2 O eliminaci kompetitorů se stará larva

U druhů, které kladou vajíčka do otevřených, ještě plně nezásobených buněk, má možnost zabít potomka hostitele pouze larva, protože dospělá samice klade do buňky, která ještě hostitelské vajíčko neobsahuje. Teoreticky by samice mohla zničit alespoň vajíčka vnitrodruhových kompetitorů, která byla do buňky nakladena předtím, ale nikde v literatuře není zmínka o tom, že by bylo takové chování pozorováno. Vajíčka jsou v tomto případě v buňce většinou dobře schovaná (viz kapitola Kladení do otevřených buněk) a pro samici by bylo zřejmě obtížné je najít.

Strategie, kdy kompetitory zabíjí larva, se vyskytuje i u části druhů, které kladou do uzavřených buněk.

V nejběžnějším případě je k zabíjení přizpůsobený první larvální instar (Rozen, 1991).

U druhů *Exaerete smaragdina* a *Epeoloides coecutiens* je k zabíjení přizpůsobený druhý larvální instar (Garófalo & Rozen, 2001; Straka & Bogusch, 2007b).

U rodu *Dioxys* Lepeletier & Serville, 1825 je zabíjení schopný druhý až čtvrtý instar, první instar je neaktivní a setrvává ve vaječném chorionu (Rozen & Özbek, 2004; Rozen & Favreau, 1967). Larva tohoto rodu nemá koncovou část zadečku přizpůsobenou k lezení jako je tomu u většiny kleptoparazitických druhů. Může tedy trvat nějaký čas, než v buňce narazí na hostitele a z toho důvodu je zabíjení přizpůsobeno více larválních instarů. Navíc má tak larva možnost zabít i vnitrodruhové kompetitory, kteří se v buňce objeví později (Rozen, 1967).

Larvální instar, který je přizpůsobený k zabíjení kompetitorů, vykazuje morfologické a behaviorální adaptace k tomuto chování. Má dlouhá zúžená zašpičatělá kusadla a zvětšené kusadlové svaly, což mu umožňuje zabít ostatní vajíčka či larvy. Dále má sklerotizovanou hlavovou kapsuli ochraňující ho před jinými larvami. Pokud má larva zabít vajíčka či larvy kompetitorů, musí je nejdříve najít, proto je důležité, aby byla schopná pohybu. K tomu mohou sloužit modifikace koncové části zadečku, které umožňují lezení. Prodloužené výběžky horního pysku se smyslovou funkcí umožňují rozpoznat vajíčko či larvu kompetitora i v temném prostředí uvnitř buňky (Rozen, 1967; Rozen, 1991).

Většina larev kukaččích včel zabíjí ranná stádia hostitele – obvykle vajíčko či první larvální instar (Rozen et al., 1978).

Rod *Leiopodus* ale například zabíjí až třetí či čtvrtý instar hostitele. Líhnutí kleptoparazitické larvy je v tomto případě zřejmě oddáleno do doby, kdy je larva hostitele nehybná a tedy neškodná, což se zdá být nutné k tomu, aby ji byla larva kleptoparazita schopna zabít. Larva hostitele je totiž v té době již asi 10krát větší (Rozen et al., 1978).

Samice rodů *Coelioxys* a *Radoszkowskiana* kladou své vajíčko těsně k vajíčku hostitele. Vylíhlá larva tak nepotřebuje žádné zvláštní adaptace k tomu, aby potomka hostitele eliminovala. Jednoduše sní hostitelské vajíčko předtím než se začne živit na nashromážděných zásobách. Během konzumace vajíčka je larva dokonce nehybná (Rozen & Kamel, 2007; Rozen & Kamel, 2008). Zajímavé je, že i když vajíčko hostitele bylo zničeno prvním instarem, další larvální instary vykazují bojovnost, která je ve srovnání s larvami soliterních včel neobvyklá. Předpokládá se, že toto chování může být výsledkem kompetice o buňku s jinými kleptoparazitickými larvami (Rozen & Kamel, 2008). Baker (1971) uvádí, že je třetí larvální instar rodu *Coelioxys* přizpůsobený k zabíjení larev hostitele a vnitrodruhových kompetitorů. I když Rozen & Kamel (2008) potvrdili, že vajíčko hostitele skutečně zkonsumuje první larvální instar, třetí larvální instar by mohl být zodpovědný za zabíjení vnitrodruhových kompetitorů. Podobná situace je u již zmiňovaného druhu *Exaerete*

smaragdina, kde je první larvální instar modifikovaný k zabíjení, přestože vajíčko hostitele zničí již kleptoparazitická samice (Garófalo & Rozen, 2001).

8.3 Vícenásobná parazitace jedné buňky

V jedné buňce se běžně objevuje více vajíček jednoho kleptoparazitického druhu (Torchio et al., 1967; Roig-Alsina & Rozen, 1994b; Garófalo & Rozen, 2001; Alves-dos-Santos et al., 2002; Michener, 2007 a další).

Jedna buňka je tedy parazitována více kleptoparazitickými samicemi, přičemž ale každá samice naklade do buňky jen jedno vajíčko (Torchio, 1989; Garófalo & Rozen, 2001; Alves-dos-Santos et al., 2002). Torchio et al. (1967), Rozen (1968) a Roig-Alsina & Rozen (1994) zmiňují i možnost, že jedna samice může do buňky naklást více vajíček, ale podrobněji tuto možnost nerozvádějí. Garófalo & Rozen (2001) poznamenávají, že jedna samice může jednu buňku parazitovat vícekrát, protože si při opakované návštěvě hnízda nemusí pamatovat, do kterých buněk už vajíčko nakladla.

V případě, že vnitrodruhové kompetitory zabíjí larva, největší šanci na přežití má vajíčko, které je do buňky nakladeno jako první. Vylíhlá larva může zabít všechna ostatní vajíčka, která budou do buňky nakladena později. Kladení do buněk, které jsou již parazitovány tedy může být v tomto případě způsobeno tím, že včela nedokáže rozpoznat, zda je buňka již zaparazitována.

U druhů, kde vajíčka či larvy ničí dospělá samice, jsou dřívěji nakladená vajíčka vystavena většímu nebezpečí, že budou objevena a zničena samicemi, které budou klást do buňky později. V tomto případě mohou včely klást do již parazitovaných buněk záměrně, aby zvýšily pravděpodobnost přežití svého potomka.

Pokud vajíčko či larvu ničí dospělá samice, ale larva parazita je i přesto přizpůsobena k zabíjení, je u dříve nakladených vajíček riziko, že je zničí samice, která bude do buňky klást později. Ale vajíčko nakladené do již parazitované buňky, může být zase zneškodněno jiným, již přítomným larválním instarem, který je k zabíjení přizpůsobený. U druhu *Exaerete smaragdina*, kde se tato kombinovaná strategie vyskytuje, se jeví výhodnější naklást vajíčko dříve (Garófalo & Rozen, 2001).

9 Diskuse a závěr

Jak je z této práce patrné, kukaččí včely používají mnoho různých strategií vedoucích k úspěšné parazitaci buňky hostitele a tím pádem i k úspěšnému rozmnožení. Je otázkou, co vedlo ke vzniku těchto strategií a proč jsou některé z nich více rozšířené než jiné.

Většina včel proniká do hostitelského hnízda bez použití agrese. Násilná strategie vstupu do hnízda a souboje mezi hostitelem a kleptoparazitem jsou jevy ojedinělé (Rozen, 1986a; Rozen & McGinley, 1991; Rozen, 1994a; Sick et al., 1994; Bogusch et al., 2006). Důvodem proč tomu tak je, může být skutečnost, že agresivní strategii mohou s úspěchem použít pouze včely, které kladou vajíčka do uzavřených buňek. Pokud totiž včela klade do buňek ještě plně nezásobených a otevřených, potřebuje, aby hostitelská samice ještě dozásobila a následně uzavřela buňku. To by nebylo možné v případě, že by kukaččí včela hostitele zabila. I v případě, kdyby si kleptoparazit agresivně vynutil vstup do hnízda, ale hostitele přitom nezabil, nemá velkou šanci, že uspěje. Pokud hostitel ví, že mu do jeho buňky nakladl vajíčko kleptoparazit, je logické, že ukončí veškeré investice do příslušné buňky a nebo vajíčko parazita najde a zničí.

Předpokládá se, že kladení do uzavřených a již plně zásobených buněk je starobylejší strategií než kladení do buňek otevřených (Rozen & Özbek, 2005b). Tato strategie se vyskytuje u intraspecifických kleptoparazitů, ze kterých pravděpodobně obligátní kleptoparazité vznikli (Field, 1992). Navíc není při této strategii potřeba, aby byla larva kleptoparazita přizpůsobena k zabíjení hostitele, protože se o tento úkol může postarat dospělá samice. Vajíčko také může být obvyklé velikosti, tvaru i struktury, protože ho není potřeba v buňce ukrývat.

Kladení do otevřených, ještě plně nezásobených buňek, je zřejmě strategií odvozenější, protože již vyžaduje přizpůsobení kleptoparazitické larvy i vajíčka. Je otázkou jaký selekční tlak mohl vést ke vzniku této strategie.

Kladení do otevřených, ale již plně zásobených buňek je strategie, která je jen velmi málo rozšířená. Příčinou může být skutečnost, že kukaččí včela má v tomto případě k dispozici jen velmi krátký časový úsek, ve kterém je buňka vhodná k parazitaci.

Kukaččí včely neparazitují u solitérních druhů, které buňky zásobují postupně (tzv. progressive provisioners) (Field, 1992). Včely, které zásobují postupně, mají přehled o tom,

co se v jejich buňkách děje. Pokud by v nich rozpoznaly vajíčko či larvu parazita, investice do příslušné buňky by okamžitě ukončily. Parazit proto nemá šanci u těchto druhů uspět.

Mezi kleptoparazitickými druhy včel existují generalisté, specialisté a dokonce specialisté na individuální úrovni (Bogusch, 2003a, Bogusch et al., 2006). Výhodou specialistů je možnost dokonale se přizpůsobit na hostitelský druh a používat tak vysoce efektivní parazitickou strategii. Strategie generalistů musí být použitelná na více hostitelů a proto nemůže být tak úspěšná jako strategie úzce specializovaných druhů. Na druhou stranu ale mají generalisté k dispozici větší množství druhů a tedy i hnízd vhodných k parazitaci. Z toho důvodu zřejmě drží krok s úzkými specialisty. Specialisté na individuální úrovni mají jako druh velké množství hostitelů ale zároveň jsou na individuální úrovni specializovaní na konkrétního hostitele a mohou tak využívat výhod plynoucích z úzkého přizpůsobení na jednoho hostitele.

Pokud interspecifický kleptoparazitismus vzniká přes kleptoparazitismus intraspecifický a to takovým způsobem, že se od hostitelského druhu oddělí sympatrickou speciací druh kleptoparazitický (Field, 1992; Packer, 1986), měl by být vznikající kleptoparazitický druh úzce specializovaný. S přibírající denzitou populace kleptoparazita by mohl být vyvíjen selekční tlak na hledání nových hostitelů a tím pádem i na vznik generalismu. Vznikající kleptoparazitický druh by neměl mít nějaká výrazná přizpůsobení k určitému způsobu parazitismu, a proto by pro něj neměl být problém parazitovat u různých hostitelských druhů.

Cesta ovšem může vést i opačným směrem. Vznikající kleptoparazitický druh nemá žádná výrazná přizpůsobení k určitému způsobu parazitace a tak může parazitovat u více hostitelských druhů s podobným způsobem hnízdění. Selektce pak může upřednostnit ty jedince, kteří budou mít efektivnější a tím pádem i specializovanější parazitickou strategii.

Kdyby se podařilo zjistit, kterým směrem evoluce hostitelské specifity u včel probíhá, mohli bychom si lépe představit, jak vypadal vznik kleptoparazitického chování. Ve své diplomové práci bych se ráda zabývala fylogenezí a hostitelskou specifitou kukaččích včel z čeledi Halictidae a pokusila se zjistit, jakým směrem se u této čeledi evoluce hostitelské specifity ubírá.

10 Shrnutí

V současné době se předpokládá 26 až 27 nezávislých vzniků kleptoparazitismu u včel. Je ale velmi pravděpodobné, že toto číslo bude ve skutečnosti nižší, protože některé fylogenetické vztahy zůstávají zatím nedořešené.

Obligátní interspecifický kleptoparazitismus zřejmě vznikl přes kleptoparazitismus intraspecifický. Existují faktory, které mohou vznik kleptoparazitického chování podporovat. Mezi ně řadíme například vysokou denzitu populace, nedostatek zdrojů, komunální nebo gregariózní způsob hnízdění, krátkou jasně ohraničenou sezónu. Je zřejmé, že spolu tyto faktory často úzce souvisí.

Mezi kukaččími včelami existují druhy úzce specializované, ale zároveň zde existují i generalisti s širokým spektrem hostitelů. Byla zde objevena dokonce i specializace na individuální úrovni, která je známa také u kukaček. Je otázkou, zda nejsou druhy, které zatím považujeme za generalisty, ve skutečnosti specialisty na individuální úrovni.

K vyhledávání vhodného hostitelského hnízda používají včely obvykle charakteristický způsob letu – pomalý, klikatý let, nízko nad zemí. Bylo pozorováno i pěší hledání, pronásledování hostitele k hnízdu, sledování pachové stopy hostitele či pamatování si polohy vhodného hnízda.

Některé kleptoparazitické včely se snaží vyhnout kontaktu s hostitelem a do hnízda proto vstupují až tehdy, když vidí hostitele odlétat. Jiné se ale kontaktu s hostitelem nebrání a do hnízda vstupují po boku hostitele, aniž by vyvolávaly nežádoucí pozornost. V souvislosti s touto skutečností je uvažovaná role chemického mimetizmu. Bylo pozorováno i agresivní chování parazitů a dokonce i zabíjení hostitelů.

Kukaččí včely kladou vajíčka buď do otevřených, ještě plně zásobených buněk, nebo do buněk již plně zásobených a uzavřených. Existují ale i případy, které nezapadají ani do jedné z těchto variant. Některé včely například kladou do ještě otevřených, ale již plně zásobených buněk. Velikost, tvar a struktura vajíčka je přizpůsobena strategii, jakou je vajíčko do buňky kladeno. Kleptoparazitické druhy mají často oproti ostatním solitérním druhům zvýšený počet ovariol na ovarium a tím pádem i vyšší počet zralých oocytů připravených ke kladení.

Kleptoparazitická larva je většinou přizpůsobená k tomu, aby zabila vajíčka či larvy, s nimiž sdílí buňku. U některých druhů zabije ostatní obyvatele buňky už parazitická samice během kladení vajíčka. Existují i druhy, u kterých se nachází kombinace obou těchto strategií. V buňce se společně s kleptoparazitem vyskytuje především vajíčko či larva hostitele. Dále tam pak mohou být přítomna vajíčka či larvy jiných samic stejného kleptoparazitického druhu a podle některých autorů dokonce i sourozenci dané larvy.

11 Seznam použité literatury

* Jsou označené sekundární citace.

- Alexander B. 1990.** A cladistic analysis of the nomadine bees (Hymenoptera: Apoidea).
Systematic Entomology **15**: 121-152
- Alexander B & Rozen JG Jr., 1987.** Ovaries, ovarioles and oocytes in parasitic bees
(Hymenoptera: Apoidea). *Pan-Pacific Entomologist* **63**: 155-164
- Alves-dos-Santos I, Melo GAR & Rozen JG Jr. 2002.** Biology and immature stages of the
bee tribe Tetrapediini (Hymenoptera: Apidae). *American Museum Novitates* **3377**: 1-
45
- Baker JR. 1971.** Development and sexual dimorphism of larvae of the bee genus *Coelioxys*.
Journal of the Kansas Entomological Society **44**: 225-235
- Begon M, Townsend CR & Harper JL. 2006.** Ecology: From Individuals to Ecosystems.
Wiley-Blackwell: 752pp.
- Bennett FD. 1966.** Notes on the biology of *Stelis (Odontostelis) bilineolata (Spinola)*, a
parasite of *Euglossa cordata* (Linnaeus) (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae).
Journal of the New York Entomological Society **74**: 72-79
- Bennett FD, 1972.** Observations on *Exaerete* spp. And their hosts *Eulaema terminata* and
Euplusia surinamensis (Hymen., Apidae, Euglossinae) in Trinidad. *Journal of the
New York Entomological Society* **80**: 118-124
- Bogusch P. 2003a.** Biologie vybraných druhů kleptoparazitických včel. (Hymenoptera:
Apocrita, Apoidea). *Diplomivá práce. Katedra zoologie. Přf UK. Praha*
- Bogusch P. 2003b.** Host foraging behaviour and distribution of six species of cleptoparasitic
bees of the subfamily Anthophorinae (Hymenoptera: Apidae). *Acta Societas
Zoologicae Bohemicae* **67**: 65-70
- Bogusch P. 2005.** Biology of the cleptoparasitic bee *Epeoloides coecutiens* (Hymenoptera:
Apidae: Osirini). *Journal of the Kansas Entomological Society* **78**: 1-12
- Bogusch P, Kratochvíl L & Straka J. 2006.** Generalist cuckoo bees (Hymenoptera:
Apoidea: *Sphecodes*) are species-specialist at the individual level. *Behavioral
ecology and sociobiology* **60**: 422-429
- *Bohart GE. 1970.** The evolution of parasitism among bees. *Utah State University 41st
Faculty Honor Lecture*: 1-33

- Brockmann HJ. 1993.** Parasitizing conspecifics: Comparisons between Hymenoptera and birds. *Trends in ecology and evolution* **8**: 2-4
- *Camargo JMF, Zucchi R & Sakagami SF. 1975.** Observations on the bionomics of *Epicharis (Epicharana) rustica flava* (Olivier) including notes on its parasite, *Rhathymus sp.* (Hymenoptera, Apoidea: Anthophoridae). *Studia Entomologica* **18**: 313-340
- Cane JH. 1983.** Olfactory evaluation of *Andrena* host nest suitability by kleptoparasitic *Nomada* bees. *Animal Behavior* **31**: 127-135
- Danforth BN, Brady SG, Sipes SD & Pearson A. 2004.** Single-copy nuclear genes recover cretaceous-age divergences in bees. *Systematic Biology* **53**: 309-326
- Danforth BN & Visscher PK. 1993.** Dynamics of a host-cleptoparasite relationship: *Holcopasites ruthae* as a parasite of *Calliopsis pugionis* (Hymenoptera: Anthophoridae, Andrenidae). *Annals of the Entomological Society of America* **86**: 833-840
- Dawkins R & Krebs JR. 1979.** Arms races between and within species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **205**: 489-511
- Eickwort GC. 1975.** Gregarious nesting of the mason bee *Hoplitis anthocopoides* and the evolution of parasitism and sociality among Megachilid bees. *Evolution* **29**: 142-150.
- Field J. 1992.** Intraspecific parasitism as an alternative reproductive tactic in nest-building wasps and bees. *Biological Review* **67**: 79-126
- Garófalo CA & Rozen JG Jr. 2001.** Parasitic behavior of *Exaerete smaragdina* with descriptions of its mature oocyte and larval instars (Hymenoptera: Apidae: Euglossini). *American Museum Novitates* **3349**: 1-26
- Graenicher S. 1927.** On the biology of the parasitic bees of the genus *Coelioxys* (Hymenoptera, Megachilidae). *Entomological news* **38**: 231-235, 273-276
- Immelmann K & Beer C. 1989.** A dictionary of ethology. *Harvard University Press*, 336pp.
- Integrated Taxonomic Information System (online). 2008.** World Bee Checklist (cit. 29.4. 2009). Available at: www.its.gov/beechecklist.html
- *Iwata K. 1993.** Studies on the nesting habits and parasites of *Megachile sculpturalis* Smith. *Mushi* **6**: 4-24
- Iwata K & Sakagami SF. 1966.** Gigantism and dwarfism in bee eggs in relation to the modes of life with notes on the number of ovarioles. *Japanese Journal of Ecology* **16**: 4-16

- Iyengar EV. 2007.** Kleptoparasitic interactions throughout the animal kingdom and a re-evaluation, based on participant mobility, of the conditions promoting the evolution of kleptoparasitism. *Biological Journal of the Linnean Society* **93**: 745-762
- *Knerer G & Atwood CE. 1967.** Parasitization of social halictine bees in southern Ontario. *Proceedings of the Entomological Society of Ontario* **97**: 103-110
- Marchetti K, Nakamura H & Gibbs HL. 1998.** Host-race formation in the Common Cuckoo. *Science* **282**: 471-472
- Michener ChD. 1955.** Biological observations on *Hoplitis Pilosifrons* and *Stelis Lateralis* (Hymenoptera, Megachilidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* **28**: 81-87
- Michener ChD. 1953.** The biology of a leafcutter bee (*Megachile brevis*) and its associates. *University of Kansas Science Bulletin* **35**: 1659-1748
- Michener ChD. 1978.** The parasitic groups of Halictidae (Hymenoptera: Apoidea). *The University of Kansas Science Bulletin* **51**: 291-339
- Michener ChD. 2007.** The Bees of the World. *Johns Hopkins University Press*, Baltimore: 953pp.
- Packer L. 1986.** The biology of a subtropical population of *Halictus ligatus* IV: A cuckoo-like caste. *Journal of the New York Entomological Society* **94**: 458-466
- Payne RB. 1977.** The ecology of brood parasitism in birds. *Annual review of ecology and systematics* **8**: 1-28
- Perkins RCL. 1899.** Hymenoptera Aculeata, 1-115. In: Sharp D, ed. *Fauna Hawaiiensis Vol. 1*. Cambridge University Press.
- Petanidou T, Ellis WN & Ellis-Adam AC. 1995.** Ecogeographical patterns in the incidence of brood parasitism in bees. *Biological Journal of the Linnean Society* **55**: 261-272
- Ramírez-Arriaga E, Cuadriello-Aguilar JI & Hernández EM. 1996.** Nest structure and parasite of *Euglossa atroveneta* Dressler (Apidae: Bombinae: Euglossini) at Unión Juárez, Chiapas, México. *Journal of the Kansas Entomological Society* **69**: 144-152
- Rosenheim JA. 1990.** Density-dependent parasitism and the evolution of aggregated nesting in the solitary Hymenoptera. *Annals of the Entomological Society of America* **83**: 277-286
- Roig-Alsina A & Rozen JG Jr. 1994.** Revision of the cleptoparasitic bee tribe Protepeolini, including biologies and immature stages (Hymenoptera: Apoidea: Apidae). *American Museum Novitates* **3099**: 1-27

- Rozen JG Jr. 1967.** The immature instars of the cleptoparasitic genus *Dioxys* (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of the New York Entomological Society* **75**: 236-248
- Rozen JG Jr. 1968.** The biology and description of a new species of African *Thyreus*, with life history on two species of *Anthophora* (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the New York Entomological Society* **77**:51-59
- Rozen JG Jr. 1970.** Biology and immature stages of the panurgine bee genera *Hypomacrotera* and *Psaenythia* (Hymenoptera: Apoidea). *American Museum Novitates* **2416**: 1-16
- Rozen JG Jr. 1977.** Immature stages and ethological observations on the cleptoparasitic bee tribe Nomadini (Apoidea, Anthophoridae). *American Museum Novitates* **2638**: 1-16
- Rozen JG Jr. 1986a.** The natural history of the old world Nomadine parasitic bee *Pasites maculatus* (Anthophoridae: Nomadinae) and its host *Pseudapis diversipes* (Halictidae: Nomiinae). *American Museum Novitates* **2861**: 1-8
- Rozen JG Jr. 1986b.** Survey of the number of ovarioles in various taxa of bees (Hymenoptera: Apoidea). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **88**: 707-710
- Rozen JG Jr. 1987.** Nesting biology of the bee *Ashmeadiella holtii* and its cleptoparasite, a new species of *Stelis* (Apoidea: Megachilidae). *American Museum Novitates* **2900**: 1-10
- Rozen JG Jr. 1991.** Evolution of cleptoparasitism in Anthophorid bees as revealed by their mode of parasitism and first instars (Hymenoptera: Apoidea). *American Museum Novitates* **3029**: 1-36
- Rozen JG Jr. 1992.** Biology of the bee *Ancylandrena larreae* (Andrenidae: Andreninae) and its cleptoparasite *Hexepeolus rhodogyne* (Anthophoridae: Nomadinae) with a review of egg deposition in the Nomadinae (Hymenoptera: Apoidea). *American Museum Novitates* **3038**: 1-15
- Rozen JG Jr. 1994a.** Biology and immature stages of some cuckoo bees belonging to Brachynomadini, with descriptions of two new species (Hymenoptera: Apidae: Nomadinae). *American Museum Novitates* **3089**: 1-23
- Rozen JG Jr. 1994b.** Biologies of the bee genera *Ancylandrena* (Andrenidae: Andreninae) and *Hexepeolus* (Apidae: Nomadinae), and phylogenetic relationships of *Ancylandrena* based on its mature larva (Hymenoptera: Apoidea). *American Museum Novitates* **3108**: 1-19

- Rozen JG Jr. 1996.** Phylogenetic analysis of the cleptoparasitic bees belonging to the Nomadinae based on mature larvae (Apoidea: Apidae). *American Museum Novitates* **3180**: 1-38
- Rozen JG Jr. 2000.** Systematic and geographic distributions of neotropical cleptoparasitic bees, with notes on their modes of parasitism. *Anais do IV Encontro sobre Abelhas, 2000, Ribeirão Preto – SP, Brasil*: 204-210
- Rozen JG Jr. 2001.** Ovarioles and oocytes of two old world cleptoparasitic bees with biological notes on *Ammobatoides* (Hymenoptera: Apidae). *American Museum Novitates* **3326**: 1-9
- Rozen JG Jr., 2003.** Eggs, ovariole numbers, and modes of parasitism of cleptoparasitic bees, with emphasis on neotropical species (Hymenoptera: Apoidea). *American Museum Novitates* **3413**: 1-36
- Rozen JG Jr. 2008.** Biology and immature stages of the bee *Nomioides patruelis* (Halictidae: Halictinae: Nomioidini) and of its cleptoparasite, *Chiasmognathus pashupati* (Apidae: Nomadinae: Ammobatini), with a preliminary phylogeny of the Halictidae based on mature larvae (Apoidea). *American Museum Novitates* **3604**: 1-23
- Rozen JG Jr., Eickwort KR & Eickwort GC. 1978.** The bionomics and immature stages of the cleptoparasitic bee genus *Protepeolus* (Anthophoridae, Nomadinae). *American Museum Novitates* **2640**: 1-24
- Rozen JG Jr. & Favreau MS. 1967.** Biology notes on *Dioxys pomonae pomonae* and on its host, *Osmia nigrobarbata* (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of the New York Entomological Society* **75**: 197-203
- Rozen JG Jr. & Kamel SM. 2007.** Investigations on the biologies and immature stages of the cleptoparasitic bee genera *Radoszkowiana* and *Coelioxys* and their Megachile hosts (Hymenoptera: Megachilidae: Megachilini). *American Museum Novitates* **3573**:1-43
- Rozen JG Jr. & Kamel SM. 2008.** Hospicidal behavior of the cleptoparasitic bee *Coelioxys* (*Allocoelioxys*) *coturnix*, including descriptions of its larval instars (Hymenoptera: Megachilidae). *American Museum Novitates* **3636**: 1-15
- Rozen JG Jr. & McGinley RJ. 1991.** Biology and larvae of the cleptoparasitic bee *Townsendiella pulchra* and nesting biology of its host *Hesperapis larreae* (Hymenoptera: Apoidea). *American Museum Novitates* **3005**: 1-11

- Rozen JG Jr., Melo GAR, Aguiar AJC & Alves-dos-Santos I. 2006.** Nesting biology and immature stages of the Tapinotaspine bee genera *Monoeca* and *Lanthanomelissa* and of their Osirine cleptoparasites *Protosiris* and *Parepeolus* (Hymenoptera: Apidae: Apinae). *American Museum Novitates* **3501**: 1-60
- Rozen JG Jr. & Özbek H. 2003.** Oocytes, eggs, and ovarioles of some long-tongued bees (Hymenoptera: Apoidea). *American Museum Novitates* **3393**: 1-35
- Rozen JG Jr. & Özbek H. 2005a.** Notes on the egg and egg deposition of the cleptoparasite *Thyreus ramosus* (Hymenoptera: Apidae: Melectini). *Journal of the Kansas Entomological Society* **78**: 34-40
- Rozen JG Jr. & Özbek H. 2005b.** Egg deposition of the cleptoparasitic bee *Dioxys cincta* (Hymenoptera: Apoidea: Megachilidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* **78**: 221-226
- Rozen JG Jr. & Roig-Alsina A. 1991.** Biology, larvae and oocytes of the parasitic bee tribe Caenoprosopidini (Hymenoptera: Anthophoridae: Nomadinae). *American Museum Novitates* **3004**: 1-10
- Rozen JG Jr., Roig-Alsina A & Alexander BA. 1997.** The cleptoparasitic bee genus *Rhopalolemma*, with reference to other Nomadinae (Apidae), and biology of its host *Protodufourea* (Halictidae: Rophitinae). *American Museum Novitates* **3194**: 1-28
- Rozen JG Jr. & Snelling RR. 1986.** Ethology of the bee *Exomalopsis nitens* and its cleptoparasite (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the New York Entomological Society* **94**: 480-488
- Rozen JG Jr, Straka J & Rezkova K.** Oocytes, larvae, and cleptoparasitic behavior of *Biastes emarginatus* (Hymenoptera: Apidae: Nomadinae: Biastini). *In press*
- Rust RW & Thorp RW. 1973.** The biology of *Stelis chlorocyanea* a parasite of *Osmia nigrifrons* (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* **46**: 548-562
- Sick M, Ayasse M, Tengö, Engels W, Lübke G & Francke W. 1994.** Host-parasite relationship in six species of *Sphecodes* bees and their Halictid hosts: Nest intrusion, intranidal behavior, and Dufour's gland volatiles (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of Insect Behavior* **7**: 101-117
- Straka J & Bogusch P. 2007a.** Phylogeny of the bees of the family Apidae based on larval characters with focus on the origin of cleptoparasitism (Hymenoptera: Apiformes). *Systematic Entomology* **32**: 700-711

- Straka J & Bogusch P. 2007b.** Description of immature stages of cleptoparasitic bees *Epeoloides coecutiens* and *Leiopodus trochantericus* (Hymenoptera: Apidae: Osirini, Protepeolini) with remarks to their unusual biology. *Entomologica Fennica* **18**: 242-254
- Tengö J & Bergström G. 1976.** Odor correspondence between *Melitta* females and males of their nest parasite *Nomada flavopicta* K. (Hymenoptera: Apoidea). *Journal of the Chemical Ecology* **2**: 57-65
- Tengö J & Bergström G. 1977.** Cleptoparasitism and odor mimetism in bees: Do *Nomada* males imitate the odor of *Andrena* females? *Science* **196**: 1117-1119
- *Tengö J, Sick M, Ayasse M, Engels W, Svensson BG, Lubke G & Francke W. 1992.** Species specificity of Dufour's gland morphology and volatile secretions in kleptoparasitic *Sphecodes* bees (Hymenoptera: Halictidae). *Biochemical Systematics and Ecology* **20**: 351-362
- Torchio PF. 1989.** Biology, immature development, and adaptive behavior of *Stelis montana*, a cleptoparasite of *Osmia* (Hymenoptera: Megachilidae). *Annals of the Entomological Society of America* **82**: 616-632
- Torchio PF, Rozen JG Jr., Bohart GE & Favreau MS. 1967.** Biology of *Dufourea* and its cleptoparasite, *Neopasites* (Hymenoptera: Apoidea). *Journal of the New York Entomological Society* **75**: 132-146
- Vollrath F. 1984.** Kleptobiotic interactions in invertebrates: 61-94. In: Barnard ChJ, eds. Producers and scroungers: strategie of exploitation and parasitism. *Taylor & Francis*: 303pp.
- Wcislo WT. 1987.** The roles of seasonality, host synchrony, and behaviour in the evolutions and distributions of nest parasites in Hymenoptera (Insecta), with special reference to bees (Apoidea). *Biological Review* **62**: 515-543
- Wheeler WM. 1919.** The parasitic Aculeata, a study in evolution. *Proceedings of the American Philosophical Society* **58**: 1-40
- Wuellner CT. 1999.** Alternative reproductive strategies of a gregarious ground-nesting bee, *Dieunomia triangulifera* (Hymenoptera: Halictidae). *Journal of Insect Behavior* **12**: 845-863

12 Příloha

Tabulka 1: Přehled kleptoparazitických taxonů včel a způsobů parazitismu.

Kleptoparazitické taxony jsou uvedeny podle Michenera (2007) a Straky & Bogusche (2007); **tučně** jsou označeny taxony u kterých došlo k nezávislému vzniku kleptoparazitismu; *) taxony, ve kterých jsou všechny druhy výhradně kleptoparazitické.

Způsob kladení vajíček: U do uzavřených již plně zásobených buněk; O do otevřených buněk; ×) způsob kladení není znám; otazník (?) je přidán, pokud způsob kladení není jistý.

Způsob zabíjení kompetitorů: D kompetitory zabíjí dospělá samice; L kompetitory zabíjí larva, číslo označuje který larvální instar; ×) způsob zabíjení kompetitorů není znám; otazník (?) je přidán pokud způsob zabíjení není jistý.

Poznámka: V tabulce není zohledněno u kolika druhů z daného taxonu byl daný způsob parazitismu popsán.

Některé údaje zde uvedené proto nemusí být absolutní.

	kladení vajíček	způsob zabíjení	odkaz – kladení vajíček	odkaz – způsob zabíjení
čeleď COLLETIDAE				
podčeleď HYLAEINAE				
<i>Hylaeus</i> Fabricius, 1793 (<i>Nesoprosopis</i> Perkins, 1899)	×	×		
čeleď HALICTIDAE				
podčeleď HALICTINAE				
Tribe Halictini				
* <i>Echthralictus</i> Perkins & Cheesman, 1928	×	×		
<i>Halictus</i> Latreille, 1804 (* <i>Paraseladonia</i> Pauly, 1997)	×	×		
<i>Lasioglossum</i> Curtis, 1833 (<i>Dialictus</i> Robertson, 1901)	×	D		Michener, 2007
* <i>Paradialictus</i> Pauly, 1984	×	×		
<i>Parathrincostruma</i> Blüthgen, 1933	×	×		
* <i>Sphecodes</i> clade (* <i>Eupetersia</i> Blüthgen, 1928; * <i>Ptilocleptis</i> Michener, 1978; * <i>Microsphecodes</i> Eickwort & Stage, 1972; * <i>Nesosphecodes</i> Engel, 2006; * <i>Sphecodes</i> Latreille, 1805)	U	D? ^c	Bohart, 1970 in: Rozen, 2003	Rozen, 1967; Michener, 2007
Tribe Augochlorini				
<i>Megalopta</i> Smith, 1853 (* <i>Noctoraptor</i> Engel, Brooks & Yanega, 1997)	×	×		
<i>Megommation</i> Moure, 1943 (* <i>Cleptommatation</i> Engel, Brooks & Yanega, 1926)	×	×		
* <i>Temnosoma</i> Smith, 1853	×	×		

Tabulka 1: Přehled kleptoparazitických taxonů včel a způsobů parazitismu (pokračování)

	kladení vajíček	způsob zabíjení	odkaz – kladení vajíček	odkaz – způsob zabíjení
čeleď MEGACHILIDAE				
podčeleď MEGACHILINAE				
Tribe Osmiini				
*<i>Bekilia</i> Benoist, 1962	×	×		
<i>Hoplitis</i> Klug, 1807 (*<i>Bytinskia</i> Mavromoustakis, 1954)	×	×		
Tribe Megachilini				
*<i>Coelioxys</i> Latreille, 1809	O	L1+L3?	Baker, 1971; Ramírez-Arriaga et al., 1996; Rozen & Kamel, 2008	Baker, 1971; Rozen & Kamel, 2008
*<i>Radoszkowskiana</i> Popov, 1955	O	L1	Rozen & Kamel, 2007	Rozen & Kamel, 2007
Tribe Anthidiini				
*<i>Afrostelis</i> Cockerell, 1931	×	×		
*<i>Euaspidis</i> Gerstaecker, 1857	U	D	Iwata, 1993 in: Rozen, 2003	Michener, 2007
*<i>Hoplostelis</i> Dominique, 1898	U	D	Bennett, 1966	Bennett, 1966
*<i>Larinostelis</i> Michener & Griswold, 1994	×	×		
*<i>Stelis</i> Panzer, 1806	O	D,L1?,L2<?	Michener, 1955; Rust & Thorp, 1973; Rozen, 1987; Torchio 1989	Bennett, 1966; Rust & Throp, 1973; Rozen, 1987
*<i>Xenostelis</i> Baker, 1999	×	×		
*Tribe Dioxyini	U,O	L1-3	Rozen & Favreau, 1967; Rozen & Özbek, 2003; Rozen & Özbek, 2005b	Rozen & Favreau, 1967

Tabulka 1: Přehled kleptoparazitických taxonů včel a způsobů parazitismu (pokračování)

	kladení vajíček	způsob zabíjení	odkaz – kladení vajíček	odkaz – způsob zabíjení
čeleď APIDAE				
podčeleď *NOMADINAE	O	L1	Rozen, 1992; Rozen, 2000; Rozen, 2003	Rozen, 1991
podčeleď APINAE				
Tribe Ctenoplectrini				
*Ctenoplectrina Cockerell, 1930	×	×		
*Melectine line				
*Tribe Rhathymini	U	L1	Camargo et al., 1975 in Rozen, 2003	Rozen, 1991
*Tribe Ericrocidini	U	L1	Rozen, 1991	Rozen, 1991
*Tribe Melectini	U	L1	Rozen & Özbek, 2003, 2005	Rozen, 1968; Rozen, 1991
*Tribe Isepeolini	O	L1	Rozen, 2003	Rozen, 1991
*Tribe Protepeolini	O	L1	Rozen et al., 1978; Roig- Alsina & Rozen, 1994	Rozen et al. 1978; Roig- Alsina & Rozen, 1994; Rozen, 1991
*Tribe Osirini	U,O?	D+L2?	Rozen et al., 2006; Straka & Bogusch, 2007	Rozen et al., 2006 Straka & Bogusch, 2007b
Tribe Tetrapediini ^b				
*Coelioxoides Cresson, 1878	U	L1	Alves-dos-Santos et al., 2002	Alves-dos-Santos et al., 2002
Tribe Euglossini				
*Exaerete Hoffmannsegg, 1817	U	D+L	Garófalo & Rozen, 2001	Bennett, 1972; Garófalo & Rozen, 2001
*Aglae Lepeletier & Serville, 1825	×	×		

^a Michener uvádí, že kleptoparazitismus v této podčeledi vznikl 10krát, zároveň ale vyjmenovává 11 kleptoparazitických linií, které jsou zde uvedeny

^b Podle Straky & Bogusche (2007) může Tribe Tetrapediini patřit do podčeledi Xylocopinae. Coelioxoides by tak byla první kleptoparazitickou včelou podčeledi Xylocopinae.

^c Autoři běžně tvrdí, že vajíčka či larvy hostitele zabijí dospělá samice, ale neuvádí přesvědčivý důvod tohoto tvrzení.