

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

KATEDRA ZOOLOGIE



**Hostitelská specializace u řasníků
(Strepsiptera)
Bakalářská práce**

Kateřina Jůzová

Školitel: Mgr. Jakub Straka

Praha 2009

Děkuji svému školiteli Mgr. Jakubu Strakovi za trpělivou pomoc při psaní této práce. Díky patří i mé rodině a přátelům za všestrannou pomoc a psychickou podporu, dále také všem, kteří přispěli ke zdárnému dokončení této práce.

Obsah

1. Abstrakt	4
2. Úvod	5
3. Literární přehled	6
3.1. Obecná část.....	6
3.1.1. Interakce hostitel-parazit obecně	6
3.1.2. Hostitelská specifita obecně	7
3.2. Řasníci (Strepsiptera)	10
3.2.1. Řasníci: Parazité nebo parazitoidi?.....	10
3.2.2. Biologie řasníků.....	10
3.2.2.1. Larva prvního instaru.....	10
3.2.2.2. Endoparazitická larvální stadia.....	12
3.2.2.3. Samec.....	13
3.2.2.4. Samice	14
3.2.3. Interakce hostitel-řasník	14
3.2.3.1. Superparazitismus.....	15
3.2.3.2. Multiparazitismus	16
3.2.3.3. Morfologické změny hostitele	17
3.2.3.4. Behaviorální změny	18
3.2.4. Hostitelská specializace a specifita řasníků.....	20
3.2.4.1. Problémy s určením hostitelské specifity	20
3.2.4.2. Názory na hostitelskou specifitu řasníků.....	21
3.2.4.3. Specializace řasníků v průběhu evoluce.....	22
3.2.4.4. Hostitelé řasníků skupiny Strepsiptera s. str.....	24
3.2.4.5. Obrana proti imunitní odpovědi hostitele.....	25
4. Závěry a diskuze	28
5. Souhrn.....	30
6. Seznam použité literatury	31
7. Přílohy	39

1. Abstrakt

Řasníci jsou skupina obligátních parazitů s vysoce specializovanými adaptacemi k životu se svými hostiteli. Adaptace se projevují jak na morfologické úrovni vznikem nových struktur, tak na změnách hostitelova chování, kterým řasníci pravděpodobně manipulují ve svůj prospěch. U jednoho druhu je podrobně popsán unikátní způsob obrany proti imunitní odpovědi hostitele. Během vývoje skupiny vznikaly jednotlivé adaptace v závislosti na změnách hostitelského spektra. Výrazný je sexuální dimorfismus dospělých jedinců: samice je endoparazitická a neotenická (kromě bazální čeledi Mengerillidae), zatímco samec je volně žijící a létá. To může způsobit rozdílnou klasifikaci druhu u samce a samice. U mnoha rodů řasníků není znám ani jejich hostitel. Tyto nedostatky a některé další jsou zmíněny v této práci jako fakt, který znesnadňuje nebo přímo znemožňuje odhad a měření hostitelské specifity u řasníků. Také jsou zde uvedeny některé adaptace a jiné aspekty související se vztahem hostitel-parazit.

Klíčová slova: řasnokřídílí, parazitismus, specializace, adaptace, hostitelská specifita, superparazitismus

Abstract

Strepsiptera are a group of obligatory parasites with highly specialized adaptations to the life with hosts. The adaptations appear either on morphological level by development of new structures, or on changes of host behaviour probably used in manipulation for their benefit. At least one strepsipteran species have developed unique mode of defence against the host's immune response. During the evolution of Strepsiptera, particular adaptations have resided in dependence on host changes. Sexual dimorphism of adult individuals is distinctive. Female is endoparasitic and neotenic (except the basal family Mengerillidae), while male is free living and flies. For this reason male and female could be classified in separate species. Moreover, the hosts are unknown in many genera of Strepsiptera. These and other deficiencies are mentioned in this study as a fact, which makes difficult or even impossible to estimate and measure host specificity in Strepsiptera. Some of the adaptations and other aspects host-parasite associations are also mentioned.

Key words: Strepsiptera, parasitism, adaptace, host specificity, superparasitism

2. Úvod

Řasníci jsou entomofágní řád hmyzu s kosmopolitním rozšířením. Parazitují na sedmi řádech hmyzu (Thysanura, Blattodea, Mantodea, Orthoptera, Hemiptera, Diptera, Hymenoptera). Některé čeledi řasníků jsou velmi hostitelsky specifické a parazitují jen určité hostitele, jiné naopak nejsou specifické vůbec (Kathirithamby 1989b). Mezi hostiteli řasníků jsou také ekonomicky významní škůdci, například druh *Segestidea novaeguineae* (Brancsik) (Orthoptera: Tettigoniidae), který napadá palmy rodu *Elaeis* (Arecales) v Papui Nové Guiney je parazitován řasníkem *Stichotrema dallatorreanum* Hofeneder. Využití tohoto řasníka k biologické kontrole škůdce palem se zvažuje (Solulu et al. 1998). Také řasník *Caenocholex fenyesei* je navržen jako možný činitel pro udržování nižší populace škůdců, v tomto případě mravenců *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) (Kathirithamby & Hamilton 1995, Cook et al. 1997).

Řasníci mají mnoho nezvyklých a unikátních znaků (autapomorfí). Vykazují extrémní sexuální dimorfismus. Dospělí samci jsou okřídlení a volně žijící, zatímco samice jsou, kromě čeledi Mengenillidae, trvale endoparazitické a neotenické (Kathirithamby 1989b, 2009). U čeledi Myrmecolacidae je tento rozdíl umocněn tím, že samci parazitují na hostitelích z jiných řádů hmyzu než samice (Kathirithamby 1989, Kathirithamby & Hamilton 1992, Kathirithamby & Johnston 2004). První pár křídel samců je modifikovaný v útvar podobný halterám, druhý pár křídel je naopak široký a má redukovanou křídelní žilnatinu (Kathirithamby 1989b).

Další neobvyklou charakteristikou je svlékání larev řasníků, kdy kromě prvního svlékání už nenásleduje odvržení exuvie. Jednotlivé svlečky se tak vrství na sebe (Kathirithamby et al. 1984). Patrně to souvisí s ochranou proti imunitní odpovědi hostitele na endoparazita (Manfredini et al. 2007). Imunitní reakce je také odvrácena „maskováním“ řasníků hostitelskou epidermis při vstupu larvy prvního instaru do hostitele (Kathirithamby et al. 2003, Manfredini et al. 2007).

Pro úspěšnou parazitaci vyvinuli řasníci různé morfologické adaptace. Ty se liší v závislosti na jejich hostitelském spektru (Pohl & Beutel 2008). Taktéž pozměněné chování hostitelů v důsledku infekce jim napomáhá při parazitaci (Beani 2006).

Řasníci jsou vhodná skupina na zkoumání parazitické manipulace (Beani 2006), ale i dalších biologických otázek. Zvláště některé druhy jsou poměrně snadno sbíratelné a lehce se s nimi zachází při experimentech (Hughes et al. 2004a).

3. Literární přehled

3.1. Obecná část

3.1.1. Interakce hostitel-parazit obecně

Paraziti a jejich hostitelé jsou v nepřetržitých „závodech ve zbrojení“ (*Arm races*, Dawkins & Krebs 1979), kdy se hostitel snaží různými mechanismy bránit proti parazitaci a parazit naopak vyvíjí způsoby, jak obranné mechanismy hostitele překonat. Obrana parazita proti hostiteli zahrnuje schopnost obstát proti imunitnímu systému hostitele, setrvat v jeho těle a efektivně z něj čerpat zdroje. Také šíření infekčních stadií k vyhledání hostitele a penetrování do jeho těla (v případě endoparazitů) je důležitým aspektem úspěšné parazitace. Naproti tomu nejdůležitější obranou hostitele proti parazitům je jeho imunitní systém určený k zabití parazita nebo k redukci jeho vitality a plodnosti. Obranou hostitele jsou také různé vzorce chování, které minimalizují riziko kontaktu s infekčními stadii parazita (Moore 2002).

Omezení úspěšné infekce dalších hostitelských druhů může být způsobeno ekologickými a fyziologickými zábranami. Ekologická omezení mají za následek neschopnost parazita setkat se se zástupci vhodných druhů s dostatečnou frekvencí. Fyziologická omezení zamezují parazitům se v potenciálních nových hostitelích efektivně množit (Combes et al. 2001).

Parazitace může způsobovat změny fenotypu hostitelského organismu. Ty mohou být morfologické, anatomické, fyziologické nebo behaviorální (Combes et al. 2001). Mezi význačný způsob ovlivnění fenotypu hostitele patří parazitická kastrace. Může zapříčínovat modifikaci vzhledu sekundárních pohlavních charakteristik, změnu fyziologických vlastností i účinky na chování. Parazitická kastrace redukuje reprodukční úsilí hostitele a může tak zvyšovat množství dostupné energie pro jiné než rozmnožovací účely, například pro růst. Reprodukce totiž zahrnuje mnoho energetických výdajů a spoustu riskantních situací. Přerozdělení energetických výdajů a ovlivnění aktivity hostitele znamená pro parazita větší pravděpodobnost dokončení svého životního cyklu. Zvýšený růst hostitele má pro parazita výhodu ve větší velikosti těla hostitele, což může znamenat snazší obranu před predátory a lepší schopnost kompetovat o zdroje (Baudoin 1975).

Změna hostitelova chování parazitům může umožnit snazší přenos na další hostitelské druhy (Moore & Gotelli 1990). Pozměněné chování následované po infekci parazitem může být

považováno za adaptivní manipulaci, musí ovšem splňovat určité předpoklady (Poulin 1995). Musí být komplexní, musí prokazovat znaky účelného designu (*purposive design*) a zvyšovat fitness hostitele nebo parazita. Pozměněné chování je s větší pravděpodobností adaptací, jestliže vzniklo nezávisle v několika liniích hostitele nebo parazita. Jestliže tyto podmínky nejsou splněny, mohou být změny v chování hostitele následkem parazitace jen jako vedlejší efekt infekce, případně adaptace hostitele k zmírnění patologických následků. Význam pro parazita by v tom případě žádný nebyl by byl jen náhodný. Další možností je i to, že parazit může pozměňovat chování hostitele, protože tato schopnost byla společná jeho předkům. Pro předky mohla být adaptivní, ale pro samotného parazita už adaptivní není (Poulin 1995).

Jak parazit mění chování hostitele? Může k tomu využívat přímých i nepřímých mechanismů. Přímými mechanismy mohou paraziti působit na hostitelův nervový systém nebo svaly. Nepřímý efekt na změnu chování může mít parazit ovlivňováním hostitelských tkání (jiných, než nervových nebo svalových). Přítomnost parazita tak může působit na vývoj hostitele, metabolismus nebo imunitní systém, což může vést i k pozměněnému chování hostitele (Thomas et al. 2005).

3.1.2. Hostitelská specifita obecně

Hostitelská specifita (*host specificity*) je důležitý znak parazitů a její hodnota nám říká více, než by se na první pohled mohlo zdát. Odráží například lépe než jiné parametry šíři ekologické niky parazita a tím i jeho pozici a roli v biosféře. Navíc může vypovídat o pravděpodobnosti, se kterou parazit úspěšně invaduje nové prostředí, nebo jak se přizpůsobí novým hostitelům a bude je následovat při introdukci do nových geografických oblastí. Hostitelská specifita je proto důležitý znak stejně, ne-li více, jako třeba velikost těla nebo plodnost (Poulin & Mouillot 2003).

Podle nejvíce přijímané definice je hostitelská specifita rozsah, ve kterém je parazitický taxon omezený na určitý počet hostitelských druhů použitých v daném stadiu životního cyklu. Specifita klesá se vzrůstajícím počtem vhodných hostitelů (Poulin 2007).

Měření hostitelské specifity lze provádět různými způsoby. Specifita může být odhadována jako součet využívaných hostitelských druhů z publikovaných záznamů. To však přináší mnohá úskalí. Vysoká hostitelská specifita může být artefaktem způsobeným nedostatečným sběrem vzorků. Počet známých hostitelských druhů pak výrazně pozitivně

koreluje s množstvím záznamů o parazitických druzích. Jestliže je počet využívaných hostitelských druhů podhodnocen v případě málo studovaných parazitických druhů, není příliš adekvátní hostitelskou specifičtí měřit.

Dalším problémem při užívání výčtu hostitelských druhů může být to, že tato metoda nepřináší přesnou míru specifičtí parazitů v jedné populaci, ale jen druhu jako jednotky. Jestliže je známý určitý počet hostitelských druhů, které parazitický druh využívá, neznamená to, že jedinci dané populace jsou schopni využívat všechny uvedené hostitele. Členové populace mohou být adaptováni jen na lokálně dostupné hostitelské druhy. Proto mohou být více hostitelsky specifičtí, než jak by se jevil specifický jejich druh jako celek. Stejně tak nesprávná identifikace druhů kvůli výskytu druhů kryptických a synonymizace druhů může ovlivňovat odhad hostitelské specifičtí (Poulin 2007).

Vzhledem k tomu, že počet hostitelských druhů využívaných parazitem byl uznán pouze jako hrubá míra hostitelské specifičtí, užívá se pro ni názvu hostitelský rozsah (*host range*) (Lymbery 1989, podle Poulin 2007).

Měření hostitelské specifičtí pouhým výčtem hostitelských druhů počítá s jejich stejnoměrným využíváním, ale nezahrnuje ekologickou perspektivu, například když jsou někteří hostitelé využívání více intenzivně než jiní (Poulin & Mouillot 2003, 2005, Poulin 2007). Správné měření by tedy mělo zahrnovat i to, jak intenzivně a jak často jsou hostitelské druhy infikovány daným parazitem. S tím počítá *Rohdův index* (Rohde 1980, podle Poulin 2007), který je založen relativní intenzitě, se kterou parazit využívá různé druhy hostitele. Tím respektuje nerovnoměrnost využití hostitelských zdrojů.

Evoluční perspektiva by při výpočtech také neměla být opomenuta, protože fylogenetický vztah mezi různými hostitelskými druhy je důležitý. Je rozdíl, jestli parazit využívá hostitele z jednoho rodu nebo z různých čeledí, i když se jedná o stejný počet hostitelských druhů. Pro tento účel vytvořili Poulin & Mouillot (2003) index hostitelské specifičtí, označovaný jako S_{TD} . Tento index měří průměrnou taxonomickou vzdálenost všech hostitelských druhů využívaných daným druhem parazita a je nezávislý na počtu publikovaných záznamů o parazitovi. Se vzrůstající taxonomickou vzdáleností hostitelských druhů klesá hostitelská specifičtí parazita. Podobný index sestavili Fallon et al. (2005) pro vzdálenost mezi hostitelskými druhy.

Skloubením ekologické a evoluční perspektivy vznikl index S_{TD}^* (Poulin & Mouillot 2005), který počítá nejen s průměrnou taxonomickou vzdáleností využívaných hostitelů, ale posuzuje je i mírou výskytu parazita na hostitelských druzích. Velkou nevýhodou indexů S_{TD} a S_{TD}^* je to, že je nelze použít při parazitaci jen jednoho druhu hostitele. Není tam totiž další

hostitelský druh, od kterého by se mohla počítat taxonomická vzdálenost (Poulin & Mouillot 2003, 2005, Poulin 2007).

Různé druhy hostitelů nemusejí být vždy stejně dostupné pro dané parazity. V tom případě se může počet a taxonomická diverzita využívaných hostitelských druhů lišit v geografickém měřítku v závislosti na přítomnosti a početnosti lokálních hostitelských druhů (Poulin 2007). Toto zvažuje například studie Krasnov et al. (2004) na blechách a jejich hostitelích, kde se liší hostitelská specifita mezi jednotlivými populacemi.

Pro porozumění, proč jsou některé druhy hostitelsky specifické, zatímco jiné nikoliv, je nutné porozumět, jak se parazité a hostitelé společně vyvíjeli od počátku jejich vzájemného vztahu. Rozdíly a podobnosti mezi hostitelskými fylogenetickými stromy a stromy jejich parazitů tak mohou osvětlit historii jejich svazku (Poulin 2007).

3.2. Řasníci (Strepsiptera)

3.2.1. Řasníci: Parazité nebo parazitoidi?

Ve studiích o řasnících je značná nejednotnost názoru na to, zda jsou parazité nebo parazitoidi. Parazitoid je definován jako organismus, který se vyvíjí na- nebo v- jednom hostiteli, získává z něj živiny a způsobí mu smrt přímým nebo nepřímým následkem svého vývoje (Eggleton & Gaston 1990). Kuris (1974) usuzuje, že parazitické kastrátory přináší jiný typ smrti - reprodukční smrt, a proto jsou to také parazitoidi. Eggleton & Gaston (1990) tuto definici odmítají a argumentují tím, že hostitelé napadení parazitickými kastrátory pokračují v kompetici o zdroje a mohou být stále ještě napadeni parazitoidy.

Řasníci kastrují své hostitele (Smith & Hamm 1914, Salt 1927, Kathirithamby 1989b, 1998, Solulu et al. 1998) a smrt hostitele je buď přímým nebo nepřímým důsledkem parazitace (Kathirithamby 2009). Životně důležité kritérium úspěšné parazitace vyplývající z jejich biologie je pro řasníky přežívání hostitele, včetně jeho mobility. Parazitace řasníkem může přivodit smrt hostitele jen po jeho opuštění samcem řasníka, který za sebou zanechává prázdné pupárium, čili prostor, který může být infikován houbovou infekcí (Kathirithamby 1989a, 2009).

Řasníci vyvíjejí na jediném hostiteli a získávají z něj živiny, čímž ho kastrují a případně usmrtní. Kathirithamby (2009) z toho vyvozuje, že jsou řasníci parazitoidi a tento termín proto používá (v samostatných publikacích takřka výhradně) (Kathirithamby 1989a, 1989b, 1991, 1998, 2001, 2009). Většina autorů zabývajících se řasníky však používá termínu parazit, resp. edoparazit, jako například Hughes (Hughes et al. 2003a, 2003b, 2004a, 2004b, Hughes & Kathirithamby 2005), Beani (Beani et al. 2005, Beani 2006), Kifune (1979, 1991, Kifune & Maeta 1975, 1978), nebo Pohl (Pohl & Beutel 2004, 2005, 2008, Pohl et al. 2005). V této práci je používán termín parazit.

3.2.2. Biologie řasníků

3.2.2.1. Larva prvního instaru

Larvy prvního instaru bývají někdy označovány jako triungulini nebo také triungulinidi (např. Kathirithamby 1978, Riek 1970, Cook et al. 1997). Tento termín byl původně používán

jen pro larvy majek (Coleoptera: Meloidae), případně dalších brouků kvůli přítomnosti tří „drápků“ na nohou jejich larev (Perkins 1905, Kathirithamby 1989b, 2009). Tyto drápky ovšem řasníci postrádají a jediným společným rysem larev prvního instaru u těchto skupin hmyzu je jejich volně žijící larva vyhledávající hostitele (Kathirithamby 1989b). Kathirithamby (1989b) označení triungulin pro řasníky odmítá, aby nedocházelo k mylnému spojování s larvami majek.

Larvy prvního instaru byly zpočátku považovány za parazity řasníků (Westwood 1839, 1840), neboť se mělo za to, že dospělá (neotenická) samice řasníka je larva (např. Kirby 1813, Westwood 1836, Westwood 1840).

Viviparně je produkováno velké množství (1000 - 750 000) malých larev (O'Connor 1959, podle Kathirithamby 2009). Vývoj prvních instarů v těle samice je asynchronní (Kathirithamby 1989b, 2009). Počet vyprodukovaného potomstva závisí na velikosti samice a hostitele (Kathirithamby 1991, Makino & Yamashita 1998). Larva prvního instaru je jedním ze dvou volně žijících stadií. Výjimkou je čeleď Mengenillidae: poslední larvální instary obou pohlaví vylézají z hostitele a kuklí se mimo něj (Kinzelbach 1978, Kathirithamby 1989b, 1991, 2009) nebo v případě některých druhů se samice v hostiteli i kuklí a opouštějí ho jako volně žijící samice (Silvestri 1943, podle Kathirithamby 2009). Larvy se ze samice dostávají přes otvor v části těla samice, která extruduje z hostitele (*brood canal opening, genital opening*).

Larvy, které parazitují hemimetabolní hmyz (hmyz s proměnou dokonalou) se mohou poměrně snadno dostat ke svým budoucím hostitelům. Dospělci hemimetabolního hmyzu totiž často žijí ve stejném prostředí, jako jejich larvy, které řasníci napadají (Kathirithamby 1991; 2009). K parazitaci endopterygotního hmyzu (hmyzu s proměnou dokonalou) se však larvy prvního instaru musí šířit do hnízd, kde jsou umístěny larvy hostitele. Jedním z možných způsobů přenosu je využití dlouhých štětů na posledním abdominálním článku ke skákacím pohybům. To larvám řasníků umožňuje skočit na hostitele, jak bylo pozorováno Kirkpatrickem (1937a,b), O'Connorem (1959, podle Kathirithamby 2009) a Riekem (1970). Abdominální štěty mohou být dlouhé až polovinu či třetinu délky těla prvního instaru (Kathirithamby 1989; 1991). Schopnost skoku však postrádají řasníci čeledi Stylopidae (Pohl & Beutel 2008). U druhu *Stylops pacificus* Bohart (Stylopidae) jsou abdominální štěty dlouhé jen pětinu délky těla (Bohart 1941). Přesto i oni využívají přenosu do hnízda hostitele pomocí samotného hostitele. Linsley & MacSwain (1957) pozorovali u tohoto druhu transport larev prvního instaru do hnízda hostitele *Andrena complexa* Viereck (Hymenoptera: Andrenidae) v jeho voleti. K tomu dojde tak, že stylopizovaná (řasníkem parazitovaná) včela při sbírání pylu uvolní larvy řasníků prvního instaru do květu. Larvy jsou pak sebrány spolu s nektarem do žaludku jinou včelou a vyvrženy přímo v hnízdě, kde napadá larvy.

Přenos larev prvního instaru do hnízda hostitele pomocí hostitelského druhu je předpokládán také pro druh řasníka *Xenos vesparum* Rossi. Častý výskyt *Xenos vesparum* ve velkém množství v některých hnízdech vosíků *Polistes dominulus* Christ (Hymenoptera: Vespinaea) poukazuje na tento typ přenosu. Bylo pozorováno, že se vosíci parazitovaní gravidní samicí *X. vesparum* nacházeli poblíž hnízd vosíků. Vysoká parazitární zátěž jedinců v těchto hnízdech (počet jedinců, kteří vstoupili do hostitele) napovídá o tom, že se stylopizovaní vosíci přesunou k hnízdu a vypustí larvy prvního instaru přímo do hnízda (Hughes et al. 2003a).

Vstup do hostitele je skutečně obvykle přes jakoukoli část těla, u rovnokřídlého hmyzu (Orthoptera) dokonce i přes chodidlové články (Kathirithamby 2001). Většina larev prvního instaru vstupuje do larválních/nymfálních stadií hostitele, avšak parazitace vajíček hostitele byla taktéž popsána (Linsley & MacSwain 1957, Hughes et al. 2003a, Maeta et al. 2001). Linsley & MacSwain (1957) pozorovali, že larva prvního instaru penetrovala do chorionu vajíčka a svlékla se do druhého instaru. Až potom larva druhého instaru dokončila průnik do vajíčka.

Larvy prvního instaru čeledi Myrmecolacidae, u kterých samci a samice parazitují jiné hostitele (Kathirithamby 1989, Kathirithamby & Hamilton 1992, Kathirithamby & Johnston 2004) jsou podle některých autorů morfologicky sexuálně dimorfní (Honda 1977; Kifune 1983), ale podle jiných autorů to tak není nebo na prohlášení sexuální dimorfie prvních instarů chybí potřebné údaje (Kathirithamby 1989b, 2009, Kathirithamby & Johnston 2004).

3.2.2.2. Endoparazitická larvální stadia

Po vstupu do hostitele podstupuje larva prvního instaru hypermetamorfózu a svléká se do apodního druhého instaru. Endoparazitická larvální stadia jsou obvykle tři (Kathirithamby 1989b, 2009). U těchto stadií není apolýza (proekdyze) následována ekdyzí (Kathirithamby 1984, Manfredini et al. 2007). Pohlaví jsou rozlišitelná od třetího instaru, kdy larvy samců mají na rozdíl od larev samic tři páry rudimentárních panožek (Kathirithamby 1984, 1989b).

Obě pohlaví čeledi Mengenillidae na konci svého larválního vývoje opouštějí hostitele, aby se kuklila externě. Podle Kathirithamby (2009) je to na konci čtvrtého instaru, podle Pohl & Beutel (2008) už na konci druhého instaru. U některých druhů čeledi Mengenillidae jsou ale výjimky. Samice některých druhů se kuklí v hostiteli a teprve potom ho opouští jako volně žijící dospělec (Silvestri 1943, podle Kathirithamby 2009), případně některé samice sice opustí hostitele, ale zůstávají v pupáriu (Pohl & Beutel 2008). U ostatních řasníků (čili skupiny Stylopodia) extruduje hostitelskou kutikulou přední část těla řasníka. Kutikula posledního instaru

samec sklerotizuje, aby utvořila pupárium. Přední extrudovaná část pupária tvoří útvar zvaný cephalothéka (*cephalotheca*). Extrudovaná část larvy samice krátce po extruzi také sklerotizuje a utvoří tak oblast známou jako cephalothorax (*cephalothorax*, přední část těla samice) (Kathirithamby 1989b, 2000, 2009). Samci a samice čeledi Mengerillidae mají pupárium pohyblivé a dostanou se z něj vyražením přední části pupária (cephalothéky nebo cephalothoraxu). U ostatních řasníků samec opustí pupárium prolomením víka cephalothéky, zatímco samice zůstává permanentně endoparazitická a neotenická (Kathirithamby 1989b, 1991, 2003, 2009).

3.2.2.3. Samec

Dospělí samci řasníků jsou 1,5 až 6 milimetrů velcí (od hlavy po poslední desátý abdominální segment) (Kathirithamby 1989b, 2009). Jsou velmi krátkověcí, po opuštění hostitele se dožívají pouze několika málo hodin (Kifune & Maeta 1975, 1978, Linsley & MacSwain 1957, Kathirithamby 2005, Kathirithamby 2009). Za takto krátkou dobu musí vyhledat a oplodnit samici.

Samci mají neobvyklý habitus: velké složené oči, vějířovitá tykadla, široká zadní křídla a přední mesothorakální křídla vysoce modifikovaná v útvar vzhledem podobný metathorakálním halterám u dvoukřídlého hmyzu (Diptera) (Kinzelbach 1978, Kathirithamby 1989b, 1991, 2009). Oči mají podivuhodný organizační princip v porovnání s očima ostatních zástupců hmyzu (Buschbeck et al. 1999): mají méně konvexních čoček, ale jsou mnohem širší a anatomická organizace očí je podobná některým dávno vyhynulým trilobitům (Buschbeck et al. 1999, 2003). Buschbeck et al. (2003) usuzují, že se tyto oči mohly vyvinout kvůli původně „nočním stadiím“. Také poukazují na to, že nejvíce ancestrální skupina současně žijících řasníků- čeled' Mengerillidae- se jeví jako skupina nočních živočichů: krátce žijící dospělci jsou nacházeni ve světelných pastech (Riek 1970, Kinzelbach 1978, Kathirithamby 1989b) a parazitují na rybenkách (Zygentoma: Lepismatidae) (Kathirithamby 1987), které jsou aktivní v noci.

Tykadla samců nesou na povrchu senzorické orgány (Riek 1970, Kathirithamby 1989b, 1991). Podle chemotaktické orientace směrem k samici jsou schopny určit přítomnost samičího feromonu (Linsley & MacSwain 1957). Po vyhledání samice dojde k přenosu spermií přes genitální otvor (Kathirithamby 1989b, 1991, 2000, 2009), nebo v případě čeledi Mengerillidae přes jakoukoli část těla kromě hlavy (Silvestri 1943, podle Kathirithamby 2009).

3.2.2.4. Samice

Dospělé samice čeledi Mengenillidae jsou bezkřídle a žijí mimo tělo hostitele. U všech ostatních řasníků jsou sexuálně dospělé samice neotenické a zůstávají trvale endoparazitické. Z těla hostitele pak extruduje jen část těla samice nazývaná cephalothorax. (Kathirithamby 1989b, 1991, 2000, 2009). Termín cephalothorax může být dosti zavádějící. Externě viditelné části totiž nejsou jen hlava (*cephalon*) a hrud' (*thorax*), ale také přední část prvního abdominálního článku (Kinzelbach 1978, Pohl & Beutel 2008). V tomto review je používán tradičně užívaný termín cephalothorax, myšlena je tím však přední část těla samice včetně části prvního článku zadečku.

Velikost neotenické samice se výrazně liší podle velikosti hostitele. Když je plně vyvinutá, vyplňuje celou abdominální dutinu hostitele a často i část hrudní dutiny (Kathirithamby 1989b). Velikost samice kolísá dokonce i v rámci stejného druhu, a to nejen v závislosti na velikosti hostitele, ale i na počtu dalších přítomných (superparazitujících) samic v tom samém hostiteli (Makino & Yamashita 1998).

Vzhledem ke krátkověkosti dospělých samců je předpokládáno, že jsou samci přitahováni samicemi pomocí feromonů z Nasonowovy žlázy v cephalothoraxu (Dallai et al. 2004). Hughes et al. (2004b) nalákali samce na chycené samice. Stejně tak Riek (1970), který navíc zaznamenal, že panenské samice byly schopny lákat samce po více než čtyřtýdenní období. Kirkpatrick (1937b) pomocí samic lákal samce dokonce po 119 dní. To napovídá o tom, že samci mohou být vábeni samicí účinkem feromonů (Kathirithamby 2009).

3.2.3. Interakce hostitel-řasník

Řasníci parazitují na sedmi řádech hmyzu. Nejen, že napadají hostitele ze skupin hemimetabolního hmyzu (s proměnou nedokonalou) a ametabolní rybenky (*Zygentoma*), ale i holometabolní hmyz (s proměnou dokonalou) (Kathirithamby 1989b). Řasníci jsou unikátní tím, že holometabolní hmyz napadají už v larválních stádiích hostitele a zůstávají ve stejném jedinci až do jeho dospělého stadia, což dovedou jako jediní parazité hmyzu (Hughes & Kathirithamby 2005). Jelikož řasníci provázejí hostitele až do jejich dospělosti, spojení s nimi může být velmi dlouhé. Samice řasníků, které se svými hostiteli i přezimují tak mohou s hostiteli asociovat až jeden rok (Hughes et al. 2004b).

Řasnici snižují jako parazitičtí kastrátoři (Smith & Hamm 1914, Salt 1927, Kathirithamby 1989b, 1998, Solulu et al. 1998) hostitelův reprodukční úspěch. Zatímco jsou řasnici vysoce patogenní k dospělým hostitelům (ve smyslu narušení normálních fyziologických procesů), nejsou patogenní k larvám hostitelů. Larva prvního instaru vstoupí do nedospělého stadia hostitele, ale vývoj řasnika pokračuje až v pozdním stadiu kukly hostitele. Předpokládá se, že to má snížit negativní dopad na hostitele během ranných stadií vývoje (Hughes & Kathirithamby 2005). Jakkoli jsou řasnici patogenní k hostitelům, jsou závislí na disperzi hostitele, a tak neomezují hostitelovu mobilitu. Navíc mohou prodloužit délku života hostitele na tak dlouho, dokud sami nedospějí (v případě samce) nebo dokud neprodukují potomky (v případě neotenické samice) (Kathirithamby 2009).

3.2.3.1. Superparazitismus

Ve starších publikacích některých autorů převládá názor, že je obvykle na jednoho hostitele jeden řasník a jen občas se vyskytne na hostiteli více řasníků při jakékoli kombinaci pohlaví řasnika (Riek 1970; Kathirithamby 1989a; 1991). O parazitaci hostitele vícero řasníky, zaměřených hlavně na parazitaci vosků (Hymenoptera: Vespidae) nebo včel rodu *Andrena* (Hymenoptera: Andrenidae), jsou však zmínky už v počátečních studiích/publikacích pojednávajících o řasnících. Superparazitismus v nich není nic nezvyklého (např. Thwaites 1841, Friese 1883, Hubbard 1892, Wheeler 1910). Brues (1903) dokonce popisuje nejméně třicet jedna řasníků *Xenos pallidus* Brues obou pohlaví v různých stadiích vývoje v larvě vosíka *Polistes annularis* Linnaeus (Hymenoptera: Vespidae).

Detailnější zkoumání těla řasníků umožňuje objevit i neextrudované jedince, které není možné při pouhém zevním ohledání hostitele započítat, a tak počty parazitujících řasníků mohou být bez vypitvání hostitele zkreslující. Například Hughes et al. (2004a,b) dokládají, že při pozorování dospělých vosků bylo méně než jedno procento viditelně stylopizováno, čili mělo extrudovaný cephalothorax, přestože skutečný počet řasníků byl více než osmkrát větší.

V nejvyšší míře se publikace o superparazitismu vztahují na parazitaci vosků (např. Khalifa 1953; Riek 1970, Dunkle 1979, Kifune 1979, Hughes et al. 2003a, 2004a, 2004b, Vannini et al. 2008). Ostatním hostitelským řádům není věnována taková pozornost, přestože u nich může být superparazitismus taktéž značný. Například při stylopizaci hostitelů z řádu dvoukřídlí (Diptera) hovoří Drew & Allwood (1985) o běžném obsazení jednoho hostitele dvěma až šesti řasníky.

Hughes et al. (2003a) v práci zaměřené na častý výskyt řasníků u vosíků rodu *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae) našli podobně jako Brues (1903) v hostitelích obvykle více než jedno vývojové stadium řasníků, což vysvětlují mnohonásobným vstupem do těla hostitele. Superparazitaci nesourozeneckými řasníky, kteří napadají jednoho stejného hostitele potvrdili u tohoto druhu Vannini et al. (2008).

Parazitární zátěž (počet parazitů v hostiteli) příležitostně dosahuje nezvykle vysokých hodnot. Ve studii Hughes et al (2003a) to bylo až devět řasníků na jednoho hostitele u *Polistes dominulus* Christ, u *P. gallicus* Linnaeus až patnáct a u *P. carnifex* Fabricius až čtyřicet řasníků. To bylo podle zkoumajících dokonce pod skutečnou hodnotou. Nutno poznamenat, že bylo počítáno každé proniknutí řasníka do těla hostitele, třebaže byl parazit obrannou reakcí hostitele enkapsulován. Byli tedy zaznamenáni nejen viditelně extrudovaní jedinci, jako tomu v jiných studiích obvykle bývá.

Parazitární zátěž je u nedospělých vosíků vyšší než u dospělců, kteří jsou obvykle parazitováni jednotlivě (Hughes et al. 2003a, 2004a, 2004b). Může to být tím, že parazitace jedním řasníkem nemá vliv na mortalitu nedospělého hostitele (Hughes & Kathirithamby 2005), ale superparazitismus může larvu zabít a jedinec se tak nedožije dospělosti. (Hughes et al. 2004a, Beani 2006) V laboratorních podmínkách bylo také pozorováno odstranění superparazitovaných larev z buňky dospělými vosíky (Hughes et al. 2004a).

3.2.3.2. Multiparazitismus

Obvykle je hostitel parazitován jen jedním druhem řasníka (Kathirithamby 1989b, 1991). Stylopizaci řasníky odlišných druhů popisuje Riek (1970): křísa *Platybrachus decemmacula* Walker (Hemiptera: Eurybrachyidae) byl parazitován řasníkem *Halictophagus tryoni* Perkins a zároveň řasníkem *Deinelenchus australiensis* Perkins. Jedná se o řasníky z odlišných čeledí. Riek dále zmiňuje stejný druh křísa, který byl parazitován larvou můry čeledi Epipyropidae (Lepidoptera) a zároveň řasníky *Halictophagus tryoni* nebo *Deinelenchus australensis*. Další případy napadení hostitele řasníkem a jiným parazitem našel u křísa *Dardus abbreviatus* Guérin-Méneville (Hemiptera: Eurybrachyidae) napadeného zároveň hlísticí (Nematoda: Mermithidae) a řasníkem *Deinelenchus*, nebo u kněžice *Poecilometis strigatus* Westwood (Hemiptera: Pentatomidae), kde jsou údajně řasníci rodu *Halictophagus* občas asociováni s larvami z čeledi kuklicovitých (Diptera: Tachinidae).

Kathirithamby (1989a) popisuje multiparazitismus řasníků *Halictophagus tryoni* a *Deinelenchus australiensis* na křísovi rodu *Platybrachus*. Údajně je to první záznam o multiparazitismu více druhů řasníků na jednom hostiteli (Kathirithamby 1989a,b). Jak uvádí, materiál k examinaci použila ze sbírek nasbíraných E. F. Riekm v letech 1943 a 1944 a z jeho nepublikovaných zápisků, nicméně Riek sám tento případ multiparazitismu již dříve publikoval, jak je uvedeno v předchozím odstavci.

3.2.3.3. Morfologické změny hostitele

Parazitace řasníky je na tolik vyvinutá, že hostitele příliš nepoškozují. Může však vést k morfologickým změnám hostitele, hlavně v pohlavních znacích. Primární, sekundární a terciární pohlavní znaky sice mohou být následkem parazitace ztraceny, ale hostitel přežívá přinejmenším až do ukončení cyklu parazita (Kathirithamby 1989b).

Výzkumy provedené na včelách, hlavně rodu *Andrena* (Hymenoptera: Andrenidae), ukázaly výrazné změny ve vnějším vzhledu hostitele (Smith & Hamm 1914, Salt 1927, 1931). Salt (1927) uvedl u většiny zkoumaných stylopizovaných blanokřídlých (Hymenoptera) ztrátu některých pohlavních znaků u obou pohlaví. Dokonce u nich probíhá jakási výměna mezi určitými znaky pohlaví, což může být podle něj považováno za „intersexualitu“. Typickým příkladem je situace u rodu *Andrena*, kde mají samci na lících žluté nebo bílé skvrny, které u samic zcela chybí. Stylopizace však způsobuje zmenšení nebo úplné vymazání těchto značek na tváři samce. U samice se naopak objeví. Tak se stylopizovaní samci včel rodu *Andrena* více podobají samicím a naopak. Další výraznou změnou v důsledku stylopizace je prodloužení a zeštíhlení třetího článku tykadla u samců, zatímco u samic je zkrácen a je širší. Znaků, projevujících změnu vzhledu včel v důsledku stylopizace je více, všechny však mají tendenci k připodobnění vzhledu opačného pohlaví.

Askew (1971) poukazuje na to, že parazitická kastrace sama o sobě není zodpovědná za sklon k „výměně“ sekundárních pohlavních charakteristik mezi pohlavími, neboť u hmyzu hormony nejsou produkovány gonádami. Salt (1931) změny vnějšího vzhledu hostitelů diskutuje pod různými teoriemi. Vyvozuje, že stylopizace narušuje nutriční rovnováhu hostitele a tím ovlivňuje produkci pohlavních hormonů, která způsobí morfologickou intersexualitu.

U vosíků nejsou změny vnějšího vzhledu tolik výrazné a buď je autoři nezmiňují vůbec, nebo zaznamenávají jen změnu zbarvení více do červena (Brues 1903, Wheeler 1910, Salt

1927). U silně parazitovaných vosíků je popsáno zvětšení zadečku a jeho asymetrie (Khalifa 1953).

Stylopizovaní křísi (Hemiptera: Delphacidae) jsou také nacházeni v intersexuálních formách (Otake et al. 1976). Studie stylopizovaných křísů (Kathirithamby 1978) ukázala, že primární (vnitřní) sexuální orgány jsou redukovány nebo u většiny jedinců vymizelé. Sekundární (vnější) pohlavní orgány, jako například kladélko u samice nebo aedeagus u samce, případně genitální rudimenty u larev, jsou redukovány nebo přímo ztraceny. Terciální znaky (extragenitální orgány a znaky odlišující pohlaví), které se vyskytují jen u samců, jsou u stylopizovaných křísů úplně vymizelé.

3.2.3.4. Behaviorální změny

Stylopizovaný hmyz může následkem parazitace jevit změny chování. Bývá méně aktivní než neparazitovaní jedinci, infikované včely a vosy zřídka zakládají hnízda (Kathirithamby 1991). Jsou nacházeny bez vitality a jeví ztrátu síly letu (Hubbard 1892, Brues 1903, Pierce 1911). Instinkt pro sbírání pylu u včel se zdá být vymizelý (Smith & Hamm 1914, Salt 1927). Salt (1927) se domnívá, že existuje gradace od mírně po těžce stylopizované hostitele. Kopulace stylopizovaných včel byla pozorována v párech, kde byla parazitovaná samice, samec nebo i oba jedinci (Robertson 1910). Zdá se tedy, že sexuální instinkt není parazitací ztracený.

Westwood (1839) uvádí nezvyklé chování parazitovaných včel rodu *Andrena* (Hymenoptera): parazitované včely čas od času na květu ohnou zadeček pod sebe a přitlačí ho proti květu, čímž se uvolní množství larev prvního instaru.

Linsley & MacSwain (1957) popisují podobnou změnu chování parazitovaných včel rodu *Andrena* jako Westwood (1839), ale více detailněji: před uvolňováním larev ze samice řasníka poletují včely z květu na květ a prozkoumávají květní nektaria. Let z jednoho květu na druhý je relativně pomalý a často odpočívají na rostlině nebo na zemi. Jakmile začnou larvy prvního instaru řasníka vylézat na zadeček hostitele, předchozí aktivity jsou vystřídány překvapivě odlišným modelem chování. Včely začnou létat rychle z květu na květ. Když jsou na něm, ohnou zadeček pod tělo a táhnou ho přes tyčinky květu nebo jej na tyčinky tisknou takovým způsobem, až je dorzální část velké části zadečku hustě pokryta pylem. Během tohoto procesu je cephalothorax samice řasníka otírán o tyčinky a larvy jsou naneseny na květ. Pyl pravděpodobně zpomaluje rychlost, jakou larvy unikají z těla samice řasníka. Odhad, jak dlouho stráví při tomto procesu včela na jednotlivém květu byl jedna až dvě vteřiny.

Pozoruhodný jev je také letní mimohnízdni agregace neaktivních stylopizovaných vosíků v době, kdy je kolonie plně aktivní. Velikost těchto shluků je kolem dvanácti až čtrnácti samic a jsou tvořeny dělnicemi, nikoliv pohlavními jedinci. Charakterizuje je extrémní inaktivita a jsou silně vázány na určité místo. Typické hnízdní chování, jako je agresivita u nich nebylo pozorováno (Hughes et al. 2004b). Přitom se běžné mimohnízdni agregace skládají z neparazitovaných budoucích královen a jsou běžné jen na konci reprodukční fáze (West-Eberhard 1969) nebo v průběhu diapauzy (Hunt et al. 1999). Agregace stylopizovaných vosíků jsou také vytvářeny uměle infikovanými vosíky držnými v zajetí. Po umělém infikování parazitované dělnice opustily hnízdo vždy ještě před extruzí řasníků. Den, kdy stylopizovaní vosíci opouštějí hnízdo nejspíš vyjadřuje rovnováhu mezi pobytem v hnízdě pro získání potravy na vývoj parazita a mezi opuštěním hnízda kvůli omezení útoku ze strany zdravých vosíků proti neaktivním parazitovaným jedincům (Hughes et al. 2004b).

Beani (2006) konstatuje, že namísto nového chování projevuje vosík *P. dominulus* obvyklý model chování, ale zcela nepatřičný k sezóně nebo nenáležící jeho kastě. Navrhuje možnost, že z pohledu kolonie může být časné opuštění hnízda interpretováno jako altruistický čin, který zabrání infekci příbuzenstva. Hughes et al. (2004b) také možnost altruistického aktu zvažují, ale nakonec ji vyvrací tím, že samice řasníka je infekční, jen když je oplodněna a kopulace, jak se zdá, se neuskutečňuje přímo v hnízdě. Navíc hnízdo opouštějí i vosíci, které parazitují samci řasníků. Z toho vyvozují, že je opuštění hnízda přímo adaptivní manipulace parazita hostitelovým chováním, které podporuje dokončení životního cyklu parazita a usnadňuje jeho reprodukci.

O'Donnel (1997) předpokládá, že za určitých okolností mohou parazité podporovat sociální chování jejich hostitelů. Podle této hypotézy může redukovaný reprodukční potenciál způsobený parazity (parazitickými kastrátory) podporovat nekompetitivní dělbu a specializaci práce u sociálních druhů, kde je silná intrakoloniální kompetice pro reprodukci. Reprodukčně postižené samice tak mohou přispívat k reprodukčnímu úspěchu příbuzných. Tomu však odporují výsledky jak autorů Hughes et al. (2004b), tak Dapporto et al. (2007). Ty naopak dokládají, že se stylopizovaní vosíci *Polistes dominulus* nezapojují do prací ve skupině. Dapporto et al. (2007) popisují, že infikované samice vykazují menší dominanci a méně útočného chování než nestylopizované samice. Mechanismus pozměněného chování se údajně zdá být jednoduchý: jako přímý následek kastrace způsobující redukci ovaríí. Agresivita vosíků totiž závisí hlavně na juvenilním hormonu, který je produkován žlázou *corpora allata*, a na dalších hormonech, které sekretují ovaria. Dominantní samice mají proto větší ovaria a žlázu *corpora allata* (Röseler 1991).

Inaktivní strategie hostitele a vyvarování se plýtvání energie může zvýhodňovat řasníka tím, že zvyšuje šanci na přežívání hostitele přes zimu (Dapporto et al. 2007). Oplodněné samice řasníků *Xenos vesparum* totiž přezimují v jejich hostitelích. Mezi hibernujícími *P. dominulus* je až čtvrtina vosíků stylopizovaných. Samčí pupária byla u přezimujících vosíků nalezena jen výjimečně, a to na hostitelích parazitovaných zároveň samicemi. Jsou buď prázdná nebo s mrtvým samcem řasníka, kterému se nepodařilo uniknout z pupária ještě před hostitelovou diapauzou. Po přezimování v těle vosíka produkují samice řasníka larvy prvního instaru. (Hughes et al. 2004b).

Také stylopizované dělnice sršně *Vespa analis* (Hymenoptera: Vespidae) přezimují, nejen jejich královny (Makino & Yamashita 1998). Tatsuta & Makino (2003) taktéž usuzují, že navozená hibernace dělnic je manipulací hostitelem s cílem zvýšení reprodukčního úspěchu parazita. Oplodněné samice řasníka totiž mohou zvýšit svoji fitness tím, že produkují potomstvo až další rok, namísto produkce okamžité v době konce hnízdní sezóny, kdy se počet larev hostitelů snižuje.

Chování stylopizovaných mravenců (Hymenoptera: Formicidae), které parazitují samci řasníků čeledi Myrmecolacidae (samice parazitují jiné hostitele) je naproti tomu podle Kathirithamby & Hamilton (2005) opačné než u vosíků. Zůstávají totiž co nejdéle v hnízdě a teprve když je samec řasníka připraven opustit hostitele, vylézají mravenci ven. Narozdíl od samice nevyžaduje samec řasníka přemístování hostitele k dosažení disperze potomstva. Tak je stylopizovaný mravenec více chráněn před predátory.

3.2.4. Hostitelská specializace a specifita řasníků

3.2.4.1. Problémy s určením hostitelské specifity

Hostitelská specifita je velmi úzce spojena s konceptem druhu. Nesprávná identifikace druhů a následná synonymizace může ovlivňovat odhad hostitelské specifity (Poulin 2007). To může být problém právě řasníků. Nesnáze při klasifikaci druhů řasníků nastávají kvůli velmi rozdílné biologii samců a samic. Mnoho známých druhů je popsáno samostatně jen z volně žijících dospělců samců. Samice řasníků jsou (kromě jedné čeledi) trvale endoparazitické, neotenické a bez znaků dospělce jsou obtížně taxonomicky identifikovatelné (Kathirithamby 1989b). U čeledi Myrmecolacidae, kde samci a samice parazitují jiné hostitele (Kathirithamby

1989, Kathirithamby & Hamilton 1992, Kathirithamby & Johnston 2004) je problém různého popisu druhu pro obě pohlaví ještě výraznější. V této čeledi je do současnosti zaznamenáno 109 druhů. Jen u deseti z nich jsou známy samice, ve většině případů však nepřirazené k určitému samci, čili popsány jako samostatný druh (Kathirithamby 2009).

Mnoho druhů řasníků také může být kryptických. Znamená to, že morfologicky si odpovídající populace řasníků mohou být různých druhů. Ty však mohou být klasifikované jako druh stejný. Teprve v posledních letech s nárůstem molekulárních studií na řasnících mohou být lépe odhaleny kryptické druhy, jak ukazuje Kathirithamby & Johnston (2004).

Dalším problémem odhadu hostitelské specifity u řasníků by mohlo být podhodnocení počtu hostitelských druhů. U samic je díky jejich endoparazitismu jejich hostitel obvykle znám. Volně žijící samci však bývají chyceni do pastí bez hostitele. U čeledi Myrecolacidae je hostitel znám jen u deseti samců z celkového počtu téměř 100 lapených druhů samců (Kathirithamby 2009). U čeledi Bohartillidae nejsou hostitelé známi vůbec (Pohl & Beutel 2008, Kathirithamby 2009).

3.2.4.2. Názory na hostitelskou specifitu řasníků

Řasnici mají široké hostitelské spektrum, parazitují sedm hmyzích řádů ve 33 čeledích (Kathirithamby 1989b). Přesto jejich druhová rozmanitost není nijak velká - je známo jen necelých 600 druhů řasníků (Kathirithamby 2009: příloha článku). Podle Kathirithamby (1989b) některé druhy řasníků nejsou vůbec vázané na určitý druh hostitele, například rod *Halictophagus* Perkins parazituje na několika čeledích řádu Hemiptera. Specifita může být rozšířena přes rod nebo i čeleď. Hlavně v odvozenějších skupinách mají řasnici hostitelskou specifitu vysokou (Kathirithamby 1989b).

Riek (1970) spatřuje u řasníků parazitujících na blanokřídlém hmyzu vysokou hostitelskou specifitu. Oproti tomu řasnici, co stylopizují hmyz z podřádů Sternorrhyncha (Hemiptera) a Auchenorrhyncha (Hemiptera) nemají podle Rieka hostitelskou specifitu tak vysokou a mají tendenci vyskytovat se na všech blízce příbuzných druzích hostitele na téže lokalitě.

K podobnému závěru jako Riek (1970) dochází už Bohart (1941). Podle něj nejsou řasnici vůbec hostitelsky specifictí. Jeden druh řasníka je často nacházen u blízce příbuzných druhů hostitele, mnohdy i z odlišných rodů. Taktéž poznamenává, že stupeň specifity u řasníků

parazitujících blanokřídlý hmyz (Hymenoptera) je docela vysoký, ale tuto vlastnost nemají řasnici parazitující výše zmíněné podřády Sternorrhyncha a Auchenorrhyncha..

3.2.4.3. Specializace řasníků v průběhu evoluce

Podle komplexní fylogenetické studie na základě morfologie řasníků (Pohl & Beutel 2005) vytvořili Pohl & Beutel (2008) evoluční scénář řasnokřídlých. Ten podkřývá příčiny vysoké specializace a velkých morfologických změn vedoucích od nejpůvodnějších po evolučně nejodvozenější skupiny řasníků. Také objevy jedinců ve fosilní pryskyřici, hlavně řasníků *Protoxenos janzeni* z Baltského jantaru (stáří 39-50 milionů let, eocén) (Pohl et al. 2005) a *Cretostylops engeli* z Barmského jantaru (stáří přibližně 100 milionů let, mezozoikum- křída) (Grimaldi et al. 2005, podle Pohl & Beutel 2008), vrhají nové světlo na evoluční vývoj skupiny. Některé evoluční změny řasníků z této kapitoly jsou uvedeny v tabulce I v příloze této práce, fylogenetické rozdělení skupin řasníků podle studie Pohl & Beutel je na obrázku I v příloze.

Nálezy řasníků v jantaru dokumentují, že řasnokřídlí už byli velmi specializovaná skupina s mnoha autapomorfii dospělých samců už ve svrchním mezozoiku (*Cretostylops* z jantaru stáří 100 milionů let).

Oddělení nejbazálnější větve - čeledi Protoxenidae (s jediným vyhynulým zástupcem rodu *Protoxenos*) a ostatních řasníků bylo spojeno se zřetelnou redukcí velikosti jedinců a s mnoha morfologickými změnami. Například narozdíl od dnešních samců řasníků byl *Protoxenos* schopný pravděpodobně přijímat potravu. Autoři studie Pohl & Beutel (2008) usuzují, že vyhynulý řasník mohl konzumovat mrtvé organizmy, protože podle ortognátní pozice hlavy a velmi štíhlým, nijak modifikovaným nohám je spíše nepravděpodobné, že by byli aktivními predátory. Nepřítomnost specializovaných přichycovacích struktur na tarzomérách (části chodidlových článků) rodu *Protoxenos* (Pohl et al. 2005) indikuje, že jejich samice byly volně žijící. Tyto struktury jsou totiž přítomné u všech samců, kteří mají endoparazitické samice (Pohl & Beutel 2005).

Současné linie řasníků (čili čeled' Mengenillidae a skupina Stylopidea) se vyznačují obligatorním parazitismem nedospělých stadií a extrémně zmenšenými larvami prvního instaru. To je zřejmě důsledkem nutnosti úspěšného vstupu do relativně malého hmyzího hostitele a potřeby produkce velkého počtu potomků. Přestože spousta orgánů bylo u samců současných řasníků redukováno, další orgány se velmi specializovaly, jako například tykadla, složené oči nebo velmi rozvinutý létací aparát (Pohl & Beutel 2008).

Další apomorfií spojenou s parazitismem je u larev prvního instaru schopnost skákat díky abdominálním štětům a svalům připojeným na jejich bázi (Pohl & Beutel 2008). Toho využívají k skákání na hostitele, jak popisují například Kirkpatrick (1937a,b), Riek (1970) nebo O'Connor (1959, podle Kathirithamby 2009).

Larvy prvních instarů mají typická larvální očka (stemata) endopterygotního hmyzu. Jsou dobře vyvinutá a schopná rozpoznat vhodného hostitele (Pohl & Beutel 2008). Dokonce rozlišují i jednotlivé barvy, jak bylo demonstrováno na druhu *Corioxenos antestiae* Blair (Corioxenidae). Tento druh řasníka skákal na různě barevné proužky papíru a nejvíce preferoval oranžovou a černou barvu, což jsou barvy jeho hostitele *Antestia leneaticollis* Stål (Heteroptera: Pentatomidae) (Kirkpatrick 1937a).

Dramatická změna nastala při oddělení větví Mengenillidae a zbývajících žijících řasníků, čili skupiny Stylopidia. Dospělé samice čeledi Mengenillidae jsou volně žijící a to, že některé neopouštějí pupárium může být interpretováno jako preadaptace k trvalému endoparazitismu. Řasníci této čeledi mají dále zřejmé adaptace k suchým a polosuchým oblastem. Silná sklerotizace jejich pupária redukuje ztráty vody a také je dělá méně atraktivní pro případné predátory.

Evoluční novinkou skupiny Stylopidia byla změna hostitelů z apterygotního hmyzu na hmyz okřídlený a u samic přechod k trvalému endoparazitismu. To bylo spojeno s mnohými morfologickými změnami. U samců se s přechodem k okřídlenému hmyzu vyvinuly struktury s mikrotrichiemi, přítomné alespoň na některém článku tarzomer. Jejich přítomnost umožňuje účinné přichycování se na hostiteli při páření s endoparazitickou samicí (Pohl & Beutel 2008). Také hákovitě zahnutý aedeagus (samčí pohlavní orgán) zaručuje pevné spojení se samicí v průběhu kopulace (Pohl & Beutel 2008).

U čeledi Corioxenidae se vyvinuly zvláštní specializace kvůli jejich parazitaci na plošticích (Hemiptera: Heteroptera), lépe řečeno kvůli polokrovkám ploštic: senzorická místa na tarzomerách slouží pravděpodobně k detekci samice pod hostitelovými polokrovkami, nezvykle dlouhý aedeagus umožňuje samci kopulovat se samicí v její skryté pozici (Pohl & Beutel 2008).

Skupina Stylopidiformia s. str. (čili skupina Stylopidia bez čeledí Corioxenidae a Bohartillidae, jak je patrné z obrázku I v příloze), zahrnující většinu druhů řasníků (90%), nese jedinou jednoznačnou evoluční novinku. Tou je přítomnost přichycovacích struktur samců na všech tarzomerách. Tato apomorfie hrála rozhodující roli v evoluci skupiny, neboť vylepšená přichycovací schopnost umožnila samcům vypořádat se s mnohem širším spektrem hostitelů. Díky tomu mohou parazitovat druhy rychle létající (například včely, mouchy), druhy se skákací

schopností (rovnokřídlý hmyz) nebo druhy s hladkými povrchy (kupříkladu vosy) (Pohl & Beutel 2008).

3.2.4.4. Hostitelé řasníků skupiny Strepsiptera s. str.

Jak bylo nastíněno v předchozí kapitole, řasnokřídlí prošli řadou změn a v průběhu evoluce vytvořili mnoho specializací na různé hostitele. V této kapitole jsou uvedeny skupiny hostitelů jednotlivých čeledí současně žijících řasníků, neboli Strepsiptera sensu stricto, členěných podle klasifikace autorů Pohl & Beutel (2005). Fylogenetické rozdělení řasníků podle Pohl & Beutel (2005) je pro lepší přehlednost znázorněno na obrázku I v příloze. Co se týče Strepsiptera s. str., je tato klasifikace do čeledí shodná s dřívější klasifikací (Kinzelbach 1978), jen s tím rozdílem, že je vyčleněna čeleď Xenidae z pozice dřívější podčeledi Xeninae, jak to navrhl již Pohl (2002). Jako čeleď je vynechána skupina Callipharixenidae, kterou McMahon & Kathirithamby (2008, podle Kathirithamby 2009) včleňují do čeledi Halictophagidae.

Řasníci bazální čeledi Mengenillidae parazitují jako jediná skupina na apterygotním (bezkřídlém) hmyzu (Kathirithamby 1989b, Pohl & Beutel 2008) Jejich hostiteli jsou rybenkovití (Zygentoma: Lepismatidae) (Kinzelbach 1978, Kathirithamby 1989b, Pohl & Beutel 2005, Kathirithamby 2009: příloha článku). Ostatní řasníci, čili řasníci skupiny Stylopodia, parazitují na pterygotních hostitelích.

Čeleď Corioxenidae představuje řasníky specializované na omezenou skupinu hostitelů, kterými jsou heteropterní čeledi ploštičkovití (Hemiptera: Lygaeidae), kněžicovití (Hemiptera: Pentatomidae) a hrabulkovití (Hemiptera: Cydnidae) (Kathirithamby 1989b, Pohl & Beutel 2008, Kathirithamby 2009: příloha článku).

Řasníci z čeledi Bohartillidae jsou známí zatím jen jako samci, hostitelé známi nejsou (Pohl & Beutel 2008, Kathirithamby 2009: příloha článku)

U čeledi Halictophagidae je většina jejích členů specializovaná na křísy (Hemiptera: Auchenorrhyncha), nicméně spektrum jejich hostitelů je širší než u všech ostatních skupin řasníků (Pohl & Beutel 2008). Jejich dalšími hostiteli jsou totiž také kněžicovití (Hemiptera: Pentatomidae), pacvrčkovití (Orthoptera: Tridactylidae), rusovití (Blattodea: Blattellidae), švábovití (Blattodea: Blattidae) a jeden druh řasníků parazituje řád dvoukřídlých (Diptera) (Pohl & Beutel 2008, Kathirithamby 2009). Podle Pohl & Beutel (2008)

byl primární hostitel z řádu rovnokřídlí (Orthoptera) a změna k řádu Hemiptera, který stylopizuje většina řasníků, nastala jen jedenkrát v evoluci této skupiny.

Elenchidae je čeledí s nejmenší diverzitou uvnitř Strepsiptera s. str. a také jejich hostitelské spektrum je omezené: všichni parazituji křísy (Hemiptera: Auchenorrhyncha) (Pohl & Beutel 2005, 2008).

Myrmecolacidae je čeleď řasníků, kteří parazituji hostitele náležící dokonce dvěma odlišným řádům: nedospělá stadia samců parazituji mravence (Hymenoptera: Formicidae), samice parazituji na kudlankách (Dictyoptera: Mantodea) a zástupcích řádu rovnokřídlí (Orthoptera) (Kinzelbach 1978, Kathirithamby 1989b, Kathirithamby & Johnston 2004, Kathirithamby & Hamilton 2005). Nález Baltského jantaru s mravencem stylopizovaným samicí jasně náležící čeledi Myrmecolacidae napovídá, že v eocénu na mravencích ještě parazitovala obě pohlaví (Pohl & Kinzelbach 2001, podle Pohl & Beutel 2008).

Zaměření se na žahadlový blanokřídlý hmyz (Aculeata) čeledí Xenidae a Stylopidae shledávají Pohl & Beutel (2008) jako hlavní krok v evoluci řasníků. Čeleď řasníků Xenidae parazituje na kutilkách (Hymenoptera: Crabronidae, Sphecidae) a na vosovitých (Hymenoptera: Vespidae), v případě řasníků čeledi Stylopidae jsou hostitelé výhradně včely (Hymenoptera: Melittidae, Andrenidae, Colletidae a Halictidae) (Kinzelbach 1978, Pohl & Beutel 2005, 2008).

3.2.4.5. Obrana proti imunitní odpovědi hostitele

Jako obligátní endoparazit se musí řasnici potýkat s imunitním systémem hostitele. Navzdory tomu mají mimořádně široké hostitelské spektrum, a to i vzhledem k jejich poměrně malému druhovému bohatství. U čeledi Myrmecolacidae dokonce samci a samice parazituji jiné hostitele, kteří mají pravděpodobně odlišný imunitní systém (Kathirithamby 2009).

Kathirithamby et al. (2003) prokázali na řasnících *Stichotrema dallatorreanum* (Myrmecolacidae) unikátní mechanismus vyvarování se imunitní odpovědi hostitele, který není kromě řasníků známý z žádné jiné skupiny organismů. Larva řasníka prvního instaru v první fázi penetruje kutikulu hostitele (natrávením nebo provrtáním) a zastaví se na povrchu epidermis (pokožky). Epidermis se později (asi po jednom dni) začne oddělovat od endokutikuly, jako kdyby se hostitel počínal svlékat. Epidermis je však oddělená jen na rozmezí, které zaujímá larva řasníka. Postupně se epidermální vrstva protahuje do dutiny těla hostitele, až se utvoří jakýsi vak, ne ještě zcela oddělený od povrchu. V této fázi se larva prvního instaru svlékne do apodní larvy

druhého instaru. Larva druhého instaru se pak ve vaku posunuje stále hlouběji do hostitele. Svlečka prvního instaru zůstává uvnitř epidermálního vaku.

Larva druhého instaru se ještě dvakrát svléká (molting), aby dosáhla čtvrtého instaru. (Kathirithamby et al. 2003). Během moltingu však není apolýza (proekdyze) následována ekdyzí (Kathirithamby 1984, Manfredini et al. 2007), což je také unikátní vlastnost řasníků. Kathirithamby et al. (2003) tuto schopnost vysvětlují tak, že se vyvinula z důvodu poměrně těsného uzavření larvy ve vaku a první svlékání je larva schopná ještě podstoupit, neboť pro ni vak není tak těsný. Tuto teorii ale Manfredini et al. (2007) vyvracejí (popsáno níže).

Když larva čtvrtého instaru extruduje hostitelskou kutikulou, epidermální vak stále obklopuje část řasníka, která zůstává uvnitř těla hostitele.

Řasník uzavřený ve vaku z epidermální vrstvy hostitele je tedy po vstupu do hostitele rozpoznáván imunitním systémem hostitele jako tělu vlastní. To potvrzují i molekulární studie prokazující vak jako hostitelem odvozený, který proto není zlikvidován (Kathirithamby et al. 2003).

Manfredini et al. (2007) provedli pokusy a pozorování týkající se vstupu prvního larválního stadia řasníků *Xenos vesparum* (Xenidae) do hostitele vosíka *Polistes dominulus* (Hymenoptera: Vespidae). Bylo pozorováno, že při průchodu exokutikulou a endokutikulou hostitele larva vrstvy mechanicky odděluje a objevuje se zde jakási nedefinovaná látka sekretovaná pravděpodobně přední částí larvy řasníka. Otvor, který při vstupu řasník vytváří nemelanizuje, což pozorují i Hughes & Kathirithamby (2005) a tuto informaci doplňují tím, že propíchnutí kutikuly hostitele neživým předmětem melanizaci způsobuje. Malanizace obvykle nastává po buněčné odpovědi na cizorodá tělesa a vytváří nepropustnou bariéru (Siva-Jothy et al. 2005).

Proces utváření vaku, jak jej uvádí Kathirithamby et al. (2003) je v tomto případě podle Manfredini et al. (2007) odlišný. Vede k tvorbě nedokončeného a přechodného epidermálního vaku, nebo lépe epidermálního vchlípení. Tato struktura neobklopuje řasníka během celého jeho endoparazitického vývoje, ale jen při vstupu do hostitele dokud parazit nedosáhne tělní dutiny hostitele. Studie neobsahuje detaily, kdy a jak zmizí epidermální vrstva obklopující larvu. Vysvětlení apolýzy bez ekdyze přítomností těsného vaku (Kathirithamby et al. 2003) proto není (alespoň v tomto případě) možné.

Imunitní odpověď vosíka *P. dominulus* na vstup řasníka *X. vesparum* se liší od typické obranné reakce u hmyzu (Siva-Jothy et al. 2005) i od kontrolních experimentů s nylonovými implantáty: proces enkapsulace (opouzďení cizorodé částice) je opožděn a navíc nenapadá larvu druhého instaru, ale jen svlečku prvního instaru, čili jakýsi klamný cíl (pseudo-target). Přesto ani

larva ani svlečka nejsou melanizovány. Kutikula druhého instaru tedy nevyvolává imunitní reakci hostitele, a protože řasník již nepodstupuje ekdyzi, zůstává toto rozhraní mezi parazitem a hostitelem během celého endoparazitického vývoje. Specifita interakce mezi hostitelem a řasníkem ovšem hostiteli stále dovoluje bránit se před jinými zraněními nebo jinými parazity (Manfredini et al. 2007). Byly nalezeny i tři případy enkapsulovaných řasníků. Ve všech těchto případech však bylo svlékání prvního instaru anomální a druhý instar se nestihl dostat pryč ze svlečky, takže byl enkapsulován s ní (Manfredini et al. 2007).

Také Hughes et al. (2003a) prokázali enkapsulaci svleček a několika svlékajících se larev prvního instaru řasníků *Xenos vesparum* v těle přirozeně napadených larev *P. dominulus*.

Není jasné, jestli je zde společný mechanismus, který dovoluje řasníkům unikat imunitní odpovědi při tak velkém hostitelském spektru, nebo jestli jsou vytvořeny rozdílné adaptace podle různých skupin (řádů) hostitelů, které řasníci parazitují.

4. Závěry a diskuze

V posledních desetiletích se řasníci těší stále většímu zájmu ze strany vědců, přesto však studie zaměřené na tento parazitický řád hmyzu jsou obrácené jen k některým jejich čeledím. Některé publikované výsledky o jejich biologii, behaviorální manipulaci hostitelem nebo třeba obraně proti imunitní odpovědi hostitele tím mohou být zkreslující pro řád jako takový a mohou platit jen pro příslušníky daných čeledí nebo dokonce druhů.

Nejvíce pozornosti se zjevně upírá na studium řasníků parazitujících na vosících (Hymenoptera: Vespidae), čili na rod *Xenos* (Xenidae), jak je vidět už z předchozích kapitol (např. Hughes 2003a,b, 2004a,b, Kathirithamby 2005, Beani et al. 2005, Beani 2006, Dapporto et al. 2007, Vannini et al. 2008). Důvod je poměrně očividný: vosíci jsou díky hnízdní biologii a exponovanosti jejich hnízd snadno nalezitelní, navíc výskyt řasníků – jak dokládá Hughes et al. (2003a) – je na vosících dosti vysoký.

Čeď Myrmecolacidae, kde samci parazitují jiné hostitele než samice, je také poměrně často studovaná (např. Cook et al. 1995, 1996, 1997, 1998, Kathirithamby 2001, Kathirithamby & Johnston 2004, Kathirithamby et al. 2007), přesto údaje o této skupině poskytují hlavně samci řasníků. Ze sto devíti současně známých druhů je samice známa jen u deseti z nich, často však popsána jako samostatný druh (Kathirithamby 2009).

Nemalý počet publikací se zabývá také řasníky rodu *Stylops* (Stylopidae), kteří parazitují včely rodu *Andrena* (Hymenoptera: Andrenidae), ale mimo pouhých záznamů o jejich výskytu nebo nálezů nových druhů (např. Kifune & Maeta 1990, Kifune 1991) jsou údaje o jejich biologii a morfologických a behaviorálních změnách na hostitelích známe jen ze starších publikací, které jsou různými autory stále citovány (např. Smith & Hamm 1914, Salt 1927, 1931, Linsley & MacSwain 1957). Současná metodika a jiné možnosti výzkumu a vyhodnocování by však mohly ukázat mnoho nového, například při studiu morfologických změn hostitele.

V souvislosti se vztahem parazit-hostitel je poměrně málo studií o čeledích Elenchidae (např. Raatikainen 1966, Kathirithamby et al. 1984, Kathirithamby 1989a) a Halictophagidae (Waloff 1981), čeledi Mengenillidae a Corioxenidae jsou však mimo záznamů o jejich výskytu dosti opomíjeny, patrně kvůli jejich malé druhové rozrůzněnosti (jen asi 2 % popsaných druhů řasníků tvoří čeď Mengenillidae a asi 14 % Corioxenidae, Pohl & Beutel 2008).

Větší zájem soustředěný na zatím málo prozkoumané skupiny řasníků by mohl odhalit další specializace a přizpůsobení na hostitele, například unikátní obranný mechanismus proti imunitní odpovědi hostitele nebo jejich případnou společnou kospeciaci.

Jak již bylo napsáno v kapitole 3.2.4.1. (Problémy s určením hostitelské specifity), je hostitelská specifita velmi úzce spojena s konceptem druhu a nesprávná identifikace druhů může ovlivňovat odhad hostitelské specifity. Pokud je počet hostitelských druhů podhodnocen, není adekvátní hostitelskou specifitu měřit (Poulin 2007). U řasníků by na výpočet hostitelské specifity měl zřejmý dopad nedostatečný sběr dat, mnohdy ani nejsou hostitelé známi. Navíc je pozornost zaměřena jen k některým druhům či čeledím, což případný výsledek také zkresluje vzhledem k celému řádu.

Dalším problémem je pak popis jednotlivých druhů řasníků. Kvůli výraznému sexuálnímu dimorfismu řasníků jsou samci často popsáni jako jiný druh než samice (Kathirithamby). Rozlišování druhů podle morfologických vlastností může vést k synonymizaci druhů. Například Kinzelbach (1978) navrhuje pro všechny druhy rodu *Stylops* v západní palearktické oblasti sjednocení pod název *Stylops mellitae*. Všechny morfologicky odlišné populace pak navrhuje členit na poddruhy podle toho, na kterém duhu hostitele parazitují. Pokud je tento koncept mylný, užití tohoto návrhu značně sníží hostitelskou specifitu řasníků rodu *Stylops*. Jeden druh řasníka by pak parazitoval na všech blízce příbuzných hostitelích oproti tomu, kdyby to byly samostatné druhy řasníků a každý by byl specializován na svého jednoho hostitele, jak jej pojímají např. Kifune & Hirashima (1985), Kifune & Maeta (1990) a Kifune (1991). Naopak koncept rozdílných druhů řasníků podle druhu hostitelů podporuje i fakt, že multiparazitismus je velmi vzácný jev známý prakticky jen z jednoho případu (Riek 1970), přestože superparazitismus je velice běžný a počet řasníků v jednom hostiteli může dosahovat velmi vysokých hodnot.

Některé čeledi nebo i rody řasníků mají své konkrétní hostitele, které neparazitují řasníci z jiných čeledí/rodů (Kathirithamby 1989b, Pohl & Beutel 2008). Alespoň některé skupiny řasníků jsou tedy velmi hostitelsky specifické (na této úrovni). V současnosti však vzhledem k výše uvedeným nejasnostem patrně nemá smysl hostitelskou specifitu měřit.

V mé budoucí diplomové práci se budu snažit na základě fylogenetických analýz sekvencí několika genů řasníků rodu *Stylops* osvětlit některé nejasnosti týkající se hostitelské specifity i hostitelské specializace. Porovnáním vzniklého fylogenetického stromu spolu s již hotovými fylogenetickými stromy jejich hostitelů se pokusím vyvodit rozdíly a podobnosti ve vývoji těchto skupin. To pomůže vysvětlit i mnohé příčiny specializací v evoluci této skupiny.

5. Souhrn

Řasníci jsou entomofágní skupina hmyzu s velmi širokým hostitelským spektrem. Parazitují na sedmi řádech hmyzu ve třiceti třech čeledích, přestože jejich druhová rozmanitost není nijak veliká - je známo jen necelých 600 druhů řasníků. Aby mohli efektivně parazitovat na svých hostitelích, specializovali se na ně pomocí nejrůznějších morfologických a behaviorálních adaptací.

Morfologické adaptace dokládá například skákací schopnost larev prvního instaru na hostitelský druh jako na možného přenašeče do hnízda. Také vznik různých morfologických struktur na nohou samců je zřejmá adaptace pro snazší kopulaci se samicí, která se musí uskutečnit ve velmi krátkém čase života samce. Čeď od čeledi se tyto adaptace liší v závislosti na tom, jaké skupiny hostitelů parazitují (létající, nelétavé atd.).

Řasníci vyvinuli nejen mnoho nových morfologických struktur, ale také unikátní způsob obrany proti hostitelově imunitě, alespoň jak je známo ze zkoumaných druhů. Po vstupu do hostitelova těla se larva prvního instaru „zamaskuje“ hostitelovou epidermální vrstvou, takže je hostitelem rozpoznána jako tělu vlastní a není proti ní veden útok imunitním systémem hostitele.

Jako parazitičtí kastrátoři mají řasníci vliv na hostitelovo chování a jeho vzhled. Pozměněné chování hostitele se zdá být adaptivní pro parazitův prospěch - umožňuje mu šíření potomstva.

Výskyt řasníků mnohdy dosahuje velmi vysokých hodnot a superparazitismus, alespoň u některých čeledí, není vůbec neobvyklý. Naopak multiparazitismus dvou různých druhů řasníků je velmi vyjímečný.

Hostitelská specifita řasníků je přinejmenším u některých skupin velmi vysoká, protože však převládají nejasnosti o hostitelích a často ani nejsou hostitelé známi, nemá smysl hostitelskou specifitu měřit.

6. Seznam použité literatury

* před zdrojem znamená sekundární zdroj

Askew, R.R. (1971): *Parasitic Insects*. Heinemann Educational Books, London: 316pp.

Baudoin, M. (1975): Host castration as a parasitic strategy. *Evolution* 29 (2): 335-352.

Beani, L., Giusti, F., Mercati, D., Lupetti, P., Paccagnini, E., Turillazzi, S. & Dallai, R. (2005): Mating of *Xenos vesparum* (Rossi) (Strepsiptera, Insecta) revisited. *Journal of Morphology* 265: 291-303.

Beani, L. (2006): Crazy wasps: when parasites manipulate the *Polistes* phenotype. *Annales Zoologici Fennici* 43: 564-574.

Bohart, R.M. (1941): A revision of the Strepsiptera with special reference to the species of North America. *University of California Publications in Entomology* 7: 91-159.

Brues, C.T. (1903): A contribution to our knowledge of the Stylopidae. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere* 18 (2): 241-270.

Buschbeck, E. Ehmer, B. & Hoy, R. (1999): Chunk versus point sampling: Visual imaging in a small insect. *Science* 286: 1178-1180.

Buschbeck, E. K., Ehmer, B. & Hoy, R.R. (2003): The unusual visual system of the Strepsiptera: external eye and neuropils. *Journal of Comparative Physiology A* 189: 617-630.

Combes, C., Buron, I., Connors, V.A. & Simberloff, D. (2001): The universe of parasites. In: *Parasitism: the ecology and evolution of intimate interactions*. University of Chicago Press: 3-44. 728 pp.

Combes, C., Buron, I., Connors, V.A. & Simberloff, D. (2001): Specialization in parasites. In: *Parasitism: the ecology and evolution of intimate interactions*. University of Chicago Press: 45-94. 728 pp.

Cook, J. L., R. E. Gold & S. B. Vinson (1995): Prevalence of the strepsipteran, *Caenocholax fenyesei*, stylopizing *Solenopsis invicta* colonies in Brazos County, Texas. *Proceedings of the 1995 Imported Fire Ant Conference*: 96-101.

Cook, J. L., R. E. Gold & S. B. Vinson (1996): The relationship between *Caenocholax fenyesei* (Strepsiptera: Myrmecolacidae) and its host *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae). *Proceedings of the 1996 Imported Fire Ant Conference*: 145-147.

Cook, J. L., S. B. Vinson & R. E. Gold. (1997): Factors affecting the use of *Caenocholax fenyesei* as a biological control agent of *Solenopsis invicta*. *Proceedings of the 1997 Imported Fire Ant Conference*: 87-90.

- Cook, J.L., Vinson, S.B. & Gold, R.E. (1998):** Developmental stages of *Caenocholax fenyesi* Pierce (Strepsiptera: Myrmecolacidae); Descriptions and significance to the higher taxonomy of Strepsiptera. *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 27 (1): 21-26.
- Dallai, R., Lupetti, P., Giusti, F., Mercati, D., Paccagnini, E. & Turillazzi, S. (2004):** Fine structure of the Nasonow's gland in the neotenic endoparasitic of female *Xenos vesparum* (Rossi) (Strepsiptera, Insecta). *Tissue & Cell* 36: 211–220.
- Dapporto, L., Cini, A., Palagi, E., Morelli, M., Simonti, A. & Turillazzi, S. (2007):** Behaviour and chemical signature of pre-hibernating females of *Polistes dominulus* infected by strepsipteram *Xenos vesparum*. *Parasitology* 134: 545-552.
- Dawkins, R. & Krebs, J. R. (1979):** Arms race between and within species. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 337: 1-20.
- Drew, R.A.I. & Allwood, A.J. (1985):** A new family of Strepsiptera parasitizing fruit flies (Tephritidae) in Australia. *Systematic Entomology* 10: 129-134.
- Dunkle, S. W. (1979):** Sexual Competition for Space of the Parasite *Xenos pallidus* Brues in Male *Polistes annularis* (L.) (Strepsiptera, Stylopidae, and Hymenoptera, Vespidae). *Psyche* 86: 327-336.
- Eggleton, P. & Gaston, K. J. (1990):** “Parasitoid” species and assemblages: convenient definitions or misleading compromises? *Oikos* 59: 417-421.
- Fallon, S.M., Bermingham, E. & Ricklefs, R.E. (2005):** Host Specialization and Geographic Localization of Avian Malaria Parasites. *American Naturalist* 165 (4): 466-480.
- Friese, H. (1883):** Zur Lebensweise der Strepsipteren. *Entomologische Nachrichten* 9 (5): 64-67.
- *Grimaldi, D., Kathirithamby, J., Schawaroch, V. (2005):** Strepsiptera and triungula in Cretaceous amber. *Insect Systematics and Evolution* 36: 1-20. Ex: Pohl, H. & Beutel R.G. (2008): The evolution of Strepsiptera (Hexapoda). *Zoology* 111: 318-338.
- Honda, M. (1977):** Notes on *Stichotrema asahinai* Hirashima et Kifune, a Strepsipteron Parasitic on a Long-horned Grasshopper, *Mecopoda elongata* L. *Kontyû* 45 (4): 526-530.
- Hubbard, H.G. (1892):** The life history of *Xenos*. *Canadian Entomologist* 24: 257-261.
- Hughes, D.P., Beani, L., Turillazzi, S. & Kathirithamby, J. (2003a):** Prevalence of the parasite Strepsiptera in *Polistes* as detected by dissection of immatures. *Insectes Sociaux* 50: 62-68.
- Hughes, D.P., Moya-Raygoza, G. & Kathirithamby, J. (2003b):** The first record among Dolichoderinae (Formicidae) of parasitism by Strepsiptera. *Insectes Sociaux* 50: 148– 150.

- Hughes, D.P., Kathirithamby, J. & Beani, L. (2004a):** Prevalence of the parasite Strepsiptera in adult *Polistes* wasps: field collections and literature overview. *Ethology, Ecology & Evolution*. 16: 363-375.
- Hughes, D.P., Kathirithamby, J., Turillazzi, S. & Beani, L. (2004b):** Social wasps desert the colony and aggregate outside if parasitized: parasite manipulation? *Behavioral Ecology* 15 (6): 1037-1043.
- Hughes, D.P. & Kathirithamby, J. (2005):** Cost of strepsipteran macroparasitism for immature wasps: does sociality modulate virulence? *Oikos* 110: 428-434
- Hunt, J.H., Brodie, R.J., Carithers, P.T., Goldstein, P.Z. & Janzen, D.H. (1999):** Dry Season Migration by Costa Rican Lowland Paper Wasps to High Elevation Cold Dormancy Sites. *Biotropica* 31(1): 192-196.
- Kathirithamby, J. (1978):** The effects of stylopisation on the sexual development of *Javesella dubia* (Kirschbaum) (Homoptera: Delphacidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 10 (2): 163-179.
- Kathirithamby, J., Spencer Smith, D., Lomas, M.B. & Luke, B.M. (1984):** Apolysis without ecdysis in larval development of a strepsipteran, *Elenchus tenuicornis* (Kirby). *Zoological Journal of the Linnean Society* 82 (3): 335-343.
- Kathirithamby, J. (1989a):** Descriptions and biological notes of the Australian Elenchidae (Strepsiptera). *Invertebrate Taxonomy* 3 (2): 175-195.
- Kathirithamby, J. (1989b):** Review of the Order Strepsiptera. *Systematic Entomology* 14: 41-92.
- Kathirithamby, J. & Hamilton, W.D. (1992):** More covert sex: the elusive females of Myrmecolacidae. In: Ridley, M. (ed.): *Narrow roads of gene land*. The collected papers of W. D. Hamilton, Freeman, Oxford: 128-132. 496pp.
- Kathirithamby, J. & W. D. Hamilton (1995):** Exotic pests and parasites. *Nature* 374: 769-767.
- Kathirithamby, J. (1998):** Host-parasitoid associations of Strepsiptera: Anatomical and developmental consequences. *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 27 (1): 39-51.
- Kathirithamby, J. (2000):** Morphology of the female Myrmecolacidae (Strepsiptera) including the *apron*, and an associated structure analogous to the peritrophic matrix. *Zoological Journal of the Linnean Society* 128: 269–287.
- Kathirithamby, J. (2001):** Stand tall and they still get you in your Achilles foot-pad. *Proceedings of the Royal Society London, Series B* 268 (1483): 2287–2289.
- Kathirithamby, J., Ross, L.D. & Johnston, J.S. (2003):** Masquerading as self? Endoparasitic Strepsiptera (Insecta) enclose themselves in host-derived epidermal bag.

Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 100: 7655-7659.

- Kathirithamby, J. & Johnston J.S. (2004):** The discovery after 94 years of the elusive female of a myrmecolacid (Strepsiptera), and the cryptic species of *Caenocholax fenyesi* Pierce sensu lato. *The Royal Society of London, Series B*: 271: S5-S8.
- Kathirithamby, J. (2005):** Further homage to Santa Rosalia. In: Ridley, M. (ed.): *Narrow roads of gene land*. The collected papers of W. D. Hamilton, Freeman, Oxford.: 117-127. 496pp.
- Kathirithamby, J., Taylor, S.J., Valenzuela, J.E., Gomez, J. & Barrera, J.F. (2007):** A light-trapped ant, *Dolichoderus bispinosus* (Formicidae) with evidence of stylopization by male *Caenocholax fenyesi waloffi* (Strepsiptera : Myrmecolacidae) from Mexico. *Entomological News* 118 (3): 279-282.
- Khalifa, A. (1953):** Biological observations on *Polistes gallicus* L. and *Polistes foederata* Koch, with special reference to stylopization. VII. The biology of the Strepsipteron *Xenos vesparum* Rossi. *Bulletin de la Société Fouad 1 er d'Entomologie* 37: 391-401.
- Kifune, T. & Maeta, Y. (1975):** A new subgenus and new species of the genus *Xenos* (Strepsiptera, Stylopidae) from Japan. (Studies on the Japanese Strepsiptera III). *Kontyû* 43 (4): 446-455.
- Kifune T. & Maeta Y. (1978):** A new *Pseudoxenos* (Strepsiptera: Stylopidae) parasitic on *Stenodynerus* (Hymenoptera: Vespidae) from Japan: Studies on the Japanese Strepsiptera V. *Japanese journal of entomology* 46 (3): 416-428.
- Kifune, T. (1979):** A New Species of the Genus *Xenos* from Peru (Strepsiptera : Stylopidae). *Kontyû* 47 (3): 408-411.
- Kifune, T. (1983):** A New *Stichotrema* from Thailand (Strepsiptera, Myrmecolacidae). *Kontyû* 51(1): 83 – 89.
- Kifune, T. & Hirashima, Y. (1985):** Nine new species of the genus *Stylops* (Strepsiptera: Stylopidae) parasitic on the genus *Andrena* (Hymenoptera: Andrenidae) of Japan (Studies on the Japanese Strepsiptera X). *Esakia* 23: 45-57
- Kifune, T. & Maeta, Y. (1990):** Ten new species of the genus *Stylops* (Strepsiptera, Stylopidae) parasitic on the genus *Andrena* (Hymenoptera, Andrenidae) of Japan (Studies on the Japanese Strepsiptera XIII). *Esakia* (Spec. Issue 1): 97-110.
- Kifune, T. (1991):** Two new species of the genus *Stylops* (Strepsiptera, Stylopidae) with records of the andrenid bees in Japan (Studies on the Japanese Strepsiptera XIV). *Japanese Journal of Entomology* 59 (1): 155-163.
- Kinzelbach, R.K. (1978):** Fächerflügler (Strepsiptera). In: Senglaub, K., Hannemann, H.-J. & Schumann, H. (eds.): *Die Tierwelt Deutschlands*, Jena: 166pp.

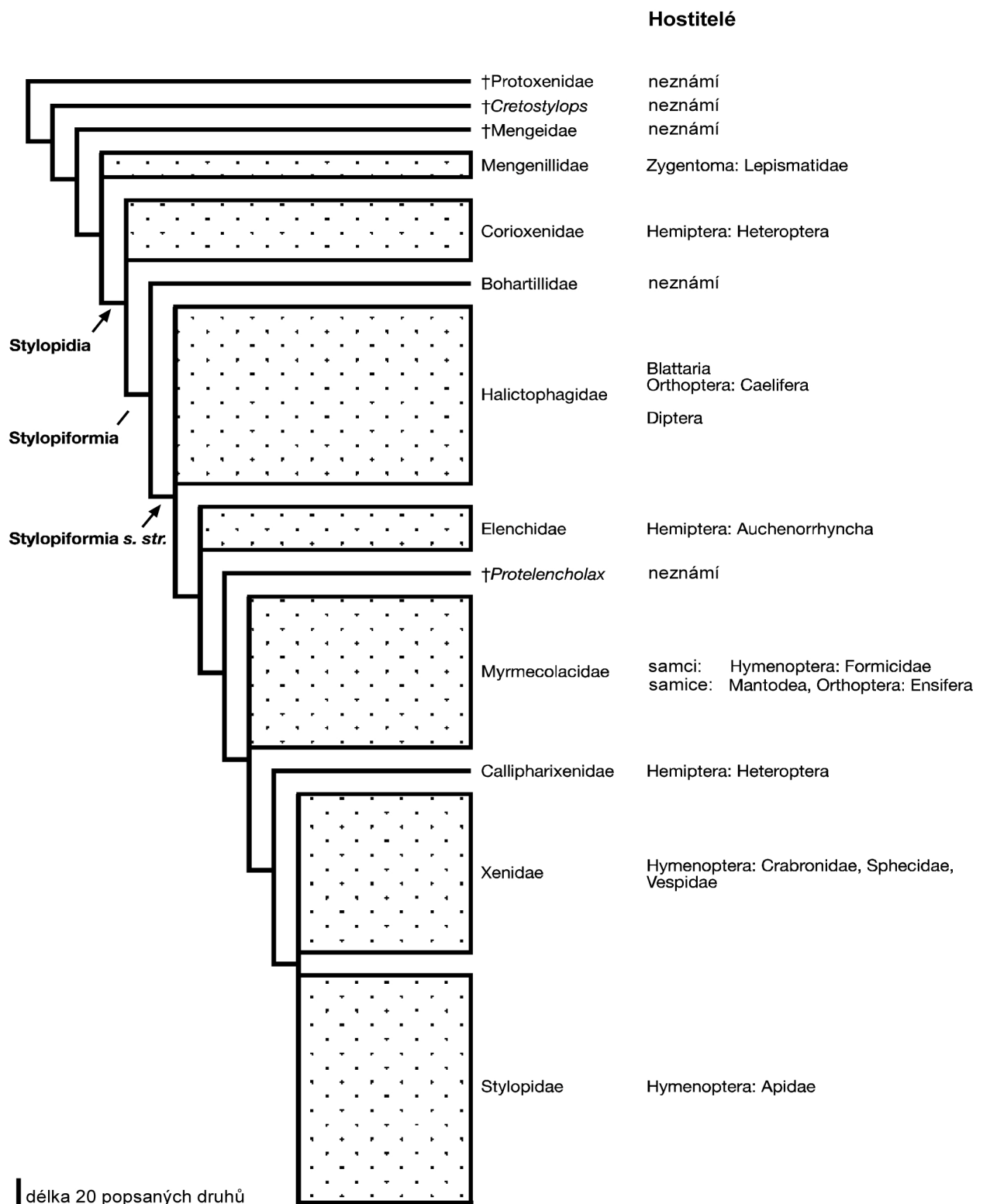
- Kirby, W. (1813):** VI. Strepsiptera, a new order of insects proposed; and the characters of the order, with those of its genera, laid down. *Transactions of the Linnean Society of London* 11: 86-123.
- Kirkpatrick, T.W. (1937a):** Colour vision in the triungulin larva of a Strepsipteron (*Corixenos antestiae* Blair). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London, Series A* 12: 40-44.
- Kirkpatrick, T.W. (1937b):** Studies on the ecology of coffee plantations in East Africa. II. The autecology of *Antestia* spp. (Pentatomidae) with a particular account of a Strepsipterous parasite. Part. II: The bionomics of *Corioxenos antestiae* Blair. *Transactions of the Royal Society of London* 86: 247-343.
- Kuris, A.M. (1974):** Trophic interactions: similarity of parasitic castrators to parasitoids. *Quarterly Review of Biology* 49:129-48.
- Linsley, E.G. & Macswain, J.W. (1957):** Observations on the habits of *Stylops pacifica* Bohart. *University of California Publication in Entomology* 11 (7): 395-430.
- *Lymbery, A.J. (1989):** Host specificity, host range and host preference. *Parasitology Today* 5 (9): 298-298. Ex: Poulin, R. (2007): Host specificity. In: *Evolutionary ecology of parasites*. Princeton University Press. 332 pp.
- Maeta, Y., Gôukon, K., Kitamura, K. & Miyanaga, R. (2001):** Factors that determine the positions where *Pseudoxenos iwatai* Esaki (Strepsiptera: Stylopidae) extrudes from the host abdomen. *Tijdschrift voor Entomologie* 144 (2): 203-215.
- Makino, S. & Yamashita, Y. (1998):** Levels of parasitism by *Xenos moutoni* du Buysson (Strepsiptera, Stylopidae) and their seasonal changes in hornets (Hymenoptera: Vespidae, *Vespa*) caught with bait traps. *Entomological Science* 1 (4): 537-543.
- Manfredini, F., Giusti, F., Beani, L. & Dallai, R. (2007):** Developmental strategy of the endoparasite *Xenos vesparum* (Strepsiptera, Insecta): Host invasion and elusion of its defense reactions. *Journal of Morphology* 268 (7): 588-601.
- *McMahon, D.P. & Kathirithamby, J. (2008).** A molecular phylogeny of Strepsiptera (Insecta). In *23rd Int. Congr. Entomol. 6-12th July, Durban*. Ex: Kathirithamby, J. (2009): Host-Parasitoid Associations in Strepsiptera. *Annual Review of Entomology* 54 (1): 227-249.
- Moore, J. & Gotelli, N. J. (1990):** A phylogenetic perspective on the evolution of altered host behaviours: a critical look at the manipulation hypothesis. In: Bernard, C. J. & Behnke, J. M. (eds.): *Parasitism and host behaviour*: 193-233. 332 pp.
- Moore, J. (2002):** *Parasites and the behavior of animals*. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press, Oxford, USA: 35-118. 315 pp.
- *O'Connor, B.A. (1959):** The coconut treehopper, *Sexava* spp. and its parasites in the Madang district. *Papua New Guin. agric. J.* 11 (4): 121-125. Ex: Kathirithamby, J. (2009): Host-

- Parasitoid Associations in Strepsiptera. *Annual Review of Entomology* 54 (1): 227-249.
- O'Donnell, S. (1997):** How parasites can promote expression of social behaviour in their hosts. *Proceedings of the Royal Society London, Series B* 264: 689-694.
- Otake, A., Somasundaram, P.H. & Abeykoon, M.B. (1976):** Studies on populations of *Sogatella furcifera* (Horv.) and *Nilaparvata lugens* (Stål) and their parasites in Sri Lanka. *Applied Entomology and Zoology* 11 (3): 284-294.
- Perkins, R.C.L. (1905):** Leaf-Hoppers and Their Natural Enemies (Pt. III. Stylopidae). *Report of work of the Experiment station of the Hawaiian Sugar Planters' Association. Division of Entomology. Bulletin* 1 (3): 90-111.
- *Pohl, H. & Kinzelbach, R. (2001):** First record of a female stylopid (Strepsiptera: ? Myrmecolacidae) parasite of a prionomyrmecine ant (Hymenoptera: Formicidae) in Baltic amber. *Insect Systematics & Evolution*, 32 (2): 143–146. Ex: Pohl, H. & Beutel R.G. (2008): The evolution of Strepsiptera (Hexapoda). *Zoology* 111: 318-338.
- Pohl, H. (2002):** Phylogeny of the Strepsiptera based on morphological data of the first instar larvae. *Zoologica Scripta* 31 (1): 123–134.
- Pohl, H. & Beutel, R. G. (2004):** Fine structure of adhesive devices of Strepsiptera. *Arthropod Structure & Development* 33: 31–43.
- Pohl, H. & Beutel, R. G. (2005):** The phylogeny of Strepsiptera (Hexapoda). *Cladistics* 21 (4): 328-374.
- Pohl, H., Beutel, G.B. & Kinzelbach, R. (2005):** Protoxenidae fam. nov. (Insecta, Strepsiptera) from Baltic amber - a 'missing link' in strepsipteran phylogeny. *Zoologica Scripta* 34 (1): 57-69.
- Pohl, H. & Beutel R.G. (2008):** The evolution of Strepsiptera (Hexapoda). *Zoology* 111: 318 338.
- Poulin, R. (1995):** "Adaptive" Changes in the behaviour of parasitized animals: A critical review. *International Journal for Parasitology* 25 (12): 1371-1383.
- Poulin, R. & Mouillot, D. (2003):** Parasite specialization from phylogenetic perspective: a new index of host specificity. *Parasitology* 126: 473-480.
- Poulin, R. & D. Mouillot (2005):** Combining phylogenetic and ecological information into a new index of host specificity. *Journal of Parasitology* 91(3): 511–514.
- Poulin, R. (2007):** Host specificity. In: *Evolutionary ecology of parasites*. Princeton University Press: 41-69. 332 pp.
- Raatikainen, M. (1966):** The effect of different sexes of the parasite *Elenchus tenuicornis* Kirby on the morphology of the adult *Javesella pellucida* F. (Delphacidae). *Acta entomologica Fennica* 32 : 138-146.

- Riek, E.F. (1970):** Strepsiptera. In: Britton, E.B. et al. (eds.): *The Insects of Australia*. Carlton. Melbourne University Press: 622-635. 1029pp.
- Robertson, C. (1910):** Hosts of Strepsiptera. *Canadian Entomologist* 42: 323-330.
- Röseler, P. F. (1991).** Reproductive competition during colony establishment. In: Ross, K.G. & Matthews, R.G. (eds.): *The Social Biology of Wasps*. Comstock, Ithaca. University of California Publications in Entomology: 309–335. 678pp.
- *Rohde, K. (1980):** Host specificity indexes of parasites and their application. *Experientia* 36 (12): 1369-1371. Ex: Poulin, R. (2007): Host specificity. In: *Evolutionary ecology of parasites*. Princeton University Press: 41-69. 332 pp.
- Salt, G. (1927):** The effects of Stylopization on Aculeate Hymenoptera. *Journal of Experimental Zoology* 48 (1): 223-331.
- Salt, G. (1931):** A further study on effects of stylopization on wasps. *Journal of Experimental Zoology*. 59 (1): 133-166.
- *Silvestri, F. (1943):** Studi sugli "Strepsiptera" (Insecta). III. Descrizione e biologia di 6 specie italiane di *Mengenilla*. *Bollettino del Laboratorio di zoologia generale e agraria della Facoltà agraria in Portici* 32: 197-282. Ex: Kathirithamby, J. (2009): Host-Parasitoid Associations in Strepsiptera. *Annual Review of Entomology* 54 (1): 227-249.
- Siva-Jothy, M., Moret, Y. & Rolff, J. (2005):** Insect immunity: An evolutionary ecology perspective. *Advances in Insect Physiology* 32:1–48.
- Smith, J.B. & Hamm, A.H. (1914):** Studies in the experimental analysis of sex. - Part 11. On *Stylops* and stylopisation. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 60 (239): 435-461.
- Solulu, T.M., Simpson, S.J. & Kathirithamby, J. (1998):** The effect of strepsipteran parasitism on a tettigoniid pest of oil palm in Papua New Guinea. - *Physiological Entomology* 23 (4): 388-398.
- Tatsuta, H. & Makino, S. (2003):** Rate of Strepsipteran Parasitism among Overwintered Females of the Hornet *Vespa analis* (Hymenoptera: Vespidae). *Environmental Entomology* 32 (1): 175-179.
- Thomas, F., Adamo, S. & Moore, J. (2005):** Parasitic manipulation: where are we and where should we go? *Behavioural Processes* 68: 185-199.
- Thwaites, G.H.K. (1841):** Notes on a species of *Stylops*. *Transactions of the Entomological Society of London* 3 (1): 67-68.
- Vannini, L., Carapelli, A., Frati, F. & Beani L. (2008):** Non-sibling parasites (Strepsiptera) develop together in the same paper wasp. *Parasitology* 135:1–10.
- Waloff, N. (1981):** The life history and description of *Halictophagus silwoodensis* n.sp. (Strepsiptera) and its host *Ulopa reticulata* (Cicadellidae) in Britain. *Systematic Entomology* 6: 103-113.

- West-Eberhard, M.J. (1969):** The social biology of polistine wasps. University of Michigan Museum of Zoology, *Miscellaneous Publications* 140: 1-101.
- Westwood, J.O. (1836):** (XXXV.) Observations upon the Strepsiptera. *Transactions of the Entomological Society of London* 1 (1): 169-172.
- Westwood, J.O. (1839):** Notice of a minute parasite inhabiting the larva of the Stylopidae. *Transactions of the Entomological Society of London* 2 (1): 184-188.
- Westwood, J.O. (1840):** Order Strepsiptera Kirby. In: Longman, Orme, Brown, Green & Longmans (eds): *An introduction to the modern classification of insects founded on the natural habit and corresponding organisation of the different families* 2, London: 287-306. 587pp.
- Wheeler, W.M. (1910):** The effects of parasitic and other kinds of castration in Insects. *Journal of Experimental Zoology* 8: 377-438.

7. Přílohy



Obrázek I – Fylogenetický strom řasnokřídlých na základě morfologických studií (upraveno podle Pohl & Beutel 2008). Šířka linií naznačuje přibližný počet popsanych současně žijících druhů (při více než deseti družích).

Hostitelé	Samice	Samci	Larvy
úroveň Stylopidae včely			skákací schopnost L ₁ ztracena
úroveň Stylopiformia		vylepšené přichycovací struktury hákovitě zahnutý aedeagus	vylepšené přichycovací schopnosti L ₁
úroveň Stylopidea křídlatí	samice endoparazitická	redukce nohou u samic	samčí přichycovací struktury
úroveň Mengenillidae bezkřídlí	samice bezkřídle	dospělec samec krátce žijící neschopnost přijímat potravu	miniaturizace L ₁ Larvální endoparazitismus skákací schopnost L ₁
úroveň Mengea		menší velikost	
úroveň Protoxenos		malá velikost velké složené oči velká vějířovitá tykadla	požívání mrtvých těl?

Tabulka I – Některé adaptace a znaky řasníků v průběhu evoluce skupiny. Úroveň ve spodní části obrázku odpovídá nejbazálnější skupině řasníků (Protoxenidae), směrem vzůru jsou úrovně odvozenějších skupin.

L₁ = první larvální instar řasníků.

(upraveno podle Pohl & Beutel 2008)