

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Přírodovědecká fakulta

2009

Mezidruhová kompetice a hostitelské
spektrum entomopatogenních hlístovek
(Steinernematidae, Nematoda)

Doktorská disertační práce

Vladimír Půža

Školitel: RNDr. Zdeněk Mráček, DrSc.

Půža V. 2009. Mezidruhová kompetice a hostitelské spektrum entomopatogenních hlístovek (Steinernematidae, Nematoda). [Interspecific competition and host range of entomopathogenic nematodes (Steinernematidae, Nematoda). Ph.D. thesis, in Czech.] – 62 pp. Faculty of Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace

The presented thesis deals with interspecific competition and host range of entomopathogenic nematodes and assess the mechanisms enabling coexistence of multiple EPN species. The thesis further studied the scavenging ability of EPNs and their defense mechanisms against invertebrate scavengers. The results revealed that coexisting EPN species share the same niche and their interaction are complex and may be asymmetric. EPNs were found to be able to colonise and multiply in cadavers of different insects and scavenging seems to be an important alternative to normal infection. The defence of EPNs against scavengers seems to be an adaptation of the nematode-bacteria complex.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem uvedenou práci vypracoval samostatně a že všichni spolupracovníci jsou řádně uvedeni jako spoluautoři dílčích kapitol.

Prohlašuji, že v souladu § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své disertační práce, a to v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných Přírodovědeckou fakultou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích 29.9. 2009

Vladimír Půža

Poděkování

Na tomto místě bych chtěl poděkovat svému školiteli RNDr. Zdeňku Mráčkovi za zázemí, které mi poskytl během celé doby mého studia i za přínosné konzultace dosažených výsledků. Můj dík dále zaslouží laborantka paní Lenka Kropáčková, za ochotu a vytváření přátelského prostředí na pracovišti (i za mnohý úklid po mé práci v laboratoři). V neposlední řadě chci poděkovat všem svým blízkým za trpělivost a podporu.

Seznam použitých publikací

Půža V., Mráček Z. 2005. Seasonal dynamics of entomopathogenic nematodes of the genera *Steinernema* and *Heterorhabditis* as a response to abiotic factors and abundance of insect hosts. *Journal of Invertebrate Pathology*, 89, 116–122.

Půža V., Mráček Z. 2009. Mixed infection of *Galleria mellonella* with two entomopathogenic nematode (Nematoda: Rhabditida) species: *Steinernema affine* benefits from the presence of *Steinernema kraussei*. *Journal of Invertebrate Pathology* 102, 40–43.

Půža V., Mráček Z. Mechanisms of coexistence of two sympatric entomopathogenic nematodes *Steinernema affine* and *S. kraussei* (Nematoda: Steinernematidae). Manuscript

Půža V., Mráček Z. Does scavenging extend the host range of entomopathogenic nematodes (Nematoda: *Steinernematidae*)? Manuscript

Foltan P., Půža V. 2009. To complete their life cycle, pathogenic nematode–bacteria complexes deter scavengers from feeding on their host cadaver. *Behavioural Processes* 80, 76–79.

Vyjádření spoluautorů o významném podílu V. Půži na společně publikovaných pracích:

Z. Mráček.....

P. Foltan.....

1. Úvod

Entomopatogenní hlístice čeledí Steinernematidae a Heterorhabditidae (Nematoda), takzvané „hlístovky“ (Weiser a Mráček, 1988), představují důležitou složku většiny půdních ekosystémů celého světa.

Jsou to paraziti hmyzu, a mezi ostatními entomopatogenními hlísticemi jsou vyjímečné svou životní strategií kombinující parazitaci a saprofytismus, kdy brzy po invazi hlístovky zabíjejí hostitele pomocí symbiotických bakterií rodů *Xenorhabdus* a *Photorhabdus* a dále se vyvíjejí v jeho mrtvém těle.

Hlístovky jsou tradičně považovány za parazity s velmi širokým okruhem hostitelů, zahrnujícím představitele mnoha hmyzích řádů (Laumond et al., 1979; Poinar, 1979).

Tyto vlastnosti, spolu s možností snadné kultivace a neškodností pro obratlovce, dělají z hlístovek vhodný prostředek pro biologickou ochranu rostlin (Begley, 1990; Ehler, 1990).

První využití hlístovek se datuje již do třicátých let 20. století, avšak hlavní rozmach nastal až v posledních desetiletích (Ehlers, 1996). V dnešní době jsou hlístovky běžně používány při kontrole celé řady hmyzích škůdců (Smits, 1996), jsou masově kultivovány a mají pevné místo na trhu s prostředky proti škodlivému hmyzu (Georgis, 2002).

Současně s rozmachem ve využívání hlístovek v biologickém boji byl odstartován rovněž rozsáhlý výzkum této skupiny, nicméně stále existuje řada nezodpovězených otázek, a to zejména z oblasti fungování přírodních populací hlístovek ve vztahu k hmyzím hostitelům či k jiným druhům hlístovek. Takové poznatky jsou přitom velmi zajímavé z teoretického hlediska, kde mohou poskytnout mnoho obecných informací o vztazích mezi patogeny a jejich hostiteli či evoluci parazitace. Zároveň jsou tyto znalosti prakticky využitelné, a to jak k maximalizaci efektivity používání hlístovek, tak pro hodnocení vlivu aplikací původních i nepůvodních druhů hlístovek na jejich přírodní populace.

1.1. Systematika a zařazení skupiny

Entomopatogenní hlístovky jsou hlístice (Nematoda) patřící do řádu háďátek (Rhabditida). Skupina entomopatogenních hlístovek má v současné době více než 60 druhů, řazených do dvou čeledí. Do čeledi Steinernematidae Chitwood & Chitwood, 1937 se řadí rody *Steinernema* Travassos, 1927 doposud s více než padesáti popsányými druhy a rod *Neosteinerema* Nguyen & Smart, 1994 s druhem jediným.

Čeď Heterorhabditidae Poinar, 1976 obsahuje jediný rod *Heterorhabditis* Poinar, 1976 s cca 15 dosud známými druhy.

Příbuznost obou čeledí hlístic byla dlouhou dobu sporná. Dnes se však zdá, že skupina hlístovek je polyfyletická (Blaxter et al., 1998), kdy čeleď Steinernematidae patří do skupiny Panagrolaimomorpha, zatímco čeleď Heterorhabditidae je sesterská skupině Strongylida.

1.2. Symbiotické bakterie

Hlístovky žijí v mutualistické symbióze s bakteriemi rodů *Xenorhabdus* a *Photorhabdus*, patřícími do čeledi Enterobacteriaceae (Boemare et al., 1993). Po průniku hlístovky do hostitele jsou bakterie uvolněny, rychle se namnoží a produkují toxiny způsobující smrt hostitele. Hlístovkám pak namnožené bakterie slouží jako potrava (Bird a Akhurst, 1983; Poinar, 1990). Sekundární metabolity bakterií potlačují rozvoj bakterií ze střeva hostitele a brání invazi jiných mikroorganismů (bakterií či hub) do mrtvolky hostitele (Forst a Clarke, 2002).

1.3. Invazní larva

Životní cyklus hlístovek probíhá v mrtvém hostiteli s jedinou výjimkou v podobě larvy třetího instaru, tzv. invazní larvy. Toto stadium vykazuje mnohé adaptace k pobytu ve vnějším prostředí. Jednou z nich je nesvlečená kutikula předchozího instaru obalující tělo invazních larev některých druhů hlístovek. Ta může chránit larvy proti predátorům i proti některým nematofágním houbám (Timper a Kaya, 1989). Tyto larvy v půdě nepřijímají potravu (Poinar a Leutenegger, 1968) a mají značné energetické zásoby v buňkách střeva a ve zvětšených hypodermálních žlázách (Poinar, 1990).

Invazní larvy jsou schopny do určité vzdálenosti rozpoznat přítomnost hmyzího hostitele. Svými citlivými smyslovými orgány (hlavové papily a amphidy) detekují chemické látky, které hostitel vylučuje (Schmidt a All, 1979; Gaugler et al., 1980).

Jakmile hlístovka zaregistruje látky vylučované potenciálním hostitelem, začíná se pohybovat po chemickém gradientu těchto látek směrem ke zdroji = hostiteli. Je-li hostitel nalezen, hlístovky do něj mohou pronikat několika způsoby. Nejčastější je průnik ústním otvorem, dále průnik řití či skrze spirakula, méně častým je pak průnik intersegmentální membránou či skrz kutikulu (Mráček et al., 1988; Ishibashi a Kondo, 1990).

1.4. Životní cyklus

Invazní larvy po průniku do hostitele uvolní ústním otvorem symbiotické bakterie, které se namnoží a během 1–2 dnů způsobí hostitelovu smrt. Invazní larvy se po průniku svlékají do larev čtvrtého instaru. Ty požírají symbiotické bakterie, rostou a brzy pak dospívají do první

generace dospělců (tzv. obří generace). U rodu *Steinernema* jsou dospělci odděleného pohlaví (amfimiktičtí) a kopulují, u rodu *Heterorhabditis* jsou tyto dospělci hermafroditičtí.

Samice produkují vajíčka, z nichž se přes čtyři larvální instary vyvíjí mnohem menší (tzv. „normální“) generace. Tato generace je amfimiktická u obou rodů. Také samice druhé generace kladou po oplození vajíčka. Tento cyklus se opakuje až do vyčerpání živin, kdy vývoj pokračuje pouze do třetího larválního instaru – invazní larvy, která opouští mrtvolu hostitele. Životní cyklus hlístovek je zpravidla dokončen v průběhu 7–15 dnů (Poinar, 1979; Adams a Nguyen, 2002).

1.5. Hostitelské spektrum

Hlístovky při laboratorních testech napadají velké množství hmyzu různých řádů (Poinar, 1979). Jsou známy též laboratorní infekce jiných členovců: stejnonožců (Poinar a Paff, 1985), pavouků a sekáčů (Poinar a Thomas, 1985), roztočů (Zhioua et al., 1995), koryšů a stonožek (Bathon, 1996).

Rozsah a složení hostitelského spektra hlístovek v přirozeném prostředí však stále představuje nevyřešenou otázku. První odhady (Poinar, 1979; Laumond et al., 1979) na základě výsledků laboratorních testů byly značně nadhodnocené, neboť hlístočky v testech napadaly pestrou paletu hmyzu z nejrůznějších biotopů. Hlístovky jsou však svým vývojem vázány na půdu a mohou za přirozených podmínek napadat pouze ty druhy hmyzu, které se v půdě alespoň určitou dobu vyskytují (Bathon, 1996). Hostitelské spektrum je pak možno vymezit jako soubor hmyzu, ve kterém se hlístočky množí v přirozeném prostředí (Peters, 1996).

Nálezy těl hmyzu přirozeně nakažených hlístočkami jsou velmi vzácné, nicméně Peters (1996) shromáždil všechny dostupné literární údaje o těchto výskytech. Z jeho studie vyplývá, že mezi nálezy převažují zástupci řádů Diptera, Coleoptera, Lepidoptera a Hymenoptera především v larválním stadiu. Zdá se tedy, že právě tento hmyz slouží jako nejčastější hostitelé hlístovek. Je zde však řada výjimek: zdá se, že některé larvy dvoukřídlých (Poinar, 1979), larvy kovaříků (Elateridae) (Eidt a Thurston, 1995) či dospělci střevlíků (Carabidae) (Georgis et al., 1991; Rópek a Javorská, 1994) jsou vůči hlístočkám imunní. Důvodem jsou nejrůznější obranné mechanismy hmyzu, které zahrnují morfologické bariéry bránící průniku hlístic (Eidt and Thurston, 1995), agresivní chování umožňující zneškodnění invazních larev hlístovek mandibulami (Gaugler et al., 1994) či další behaviorální strategie, jako je například zvýšená frekvence defekace a vypuzení invazních larev ze střeva pozorované u larev mouchy *Liriomyza trifolii* (Le Beck et al., 1993). Další možností je

detekce hlístovek a přemístění na bezpečné místo, což bylo popsáno u kolonií mravenců ošetřených hlístovkou *Steinernema carpocapsae* (Drees et al., 1992). Hlístovky, které proniknou do hostitele, pak často čelí silné a komplexní imunitní odpovědi (Dunphy a Thurston, 1990).

Obecně lze konstatovat, že vhodní hostitelé nedisponují výše zmíněnými strategiemi. Z hlediska morfologie mají většinou kousací ústní ústrojí, jejich kutikula není příliš sklerotizovaná, její povrch je hladký, bez chlupů, které by znesnadňovaly přístup k tělu (Weiser a Mráček, 1988). Velký význam má patrně též velikost hostitele. Hlístovky sice napadají i velice malé hostitele, jako jsou např. larvy blechy *Xenopsylla cheopis* (Mráček a Weiser, 1983) či mšice (Mráček a Růžička, 1990), obecně však platí, že čím větší hostitel, tím větší produkce potomstva hlístovek (Lindegren et al., 1993; Shapiro-Ilan a Gaugler, 2002).

1.5.1. Mezidruhové rozdíly

Peters (1996) uvádí, že některé druhy hlístovek jsou spíše generalisti se širším hostitelským spektrem (např. *S. feltiae*), zatímco jiné druhy (*S. glaseri*) jsou spíše specialisti s užším spektrem hostitelů. Hlístovka *S. scapterisci* v přirozených podmínkách napadá především krtonožky rodu *Scapteriscus* (Nguyen a Smart, 1990). Nedávno popsany druh *S. scarabaei* se zdá být specializován na infekci larev vrubounovitých brouků (Stock a Koppenhoefer, 2003). U většiny druhů hlístovek však bude hostitelské spektrum patrně širší.

Je pravděpodobné, že užší přirozené hostitelské spektrum bude dáno spíše nedostatečnou nabídkou hmyzu, než schopností hlístic infikovat jen malou část hostitelů. V laboratoři bylo např. prokázáno, že výše zmíněná *S. scapterisci* je schopna infikovat i mnoho jiného hmyzu (Grewal et al., 1993).

Z hlediska koexistence více druhů hlístovek na jedné lokalitě je zajímavou otázkou, zda tyto druhy využívají stejné hostitele, anebo dochází k rozrůznění hostitelů (viz následující kapitola).

1.6. Scavenging

V nedávné době San Blas a Gowen (2008) infikovali mrtvé housenky zavíječe voskového (*Galleria mellonella*) několika druhy hlístovek a zjistili že všechny testované druhy jsou schopny mrtvé housenky nakazit a rozmnožit se v nich. San Blas et al. (2008) pak pozorovali, že některé druhy hlístovek dokonce preferovaly scavenging před normální infekcí. Autoři usoudili, že kolonizace a rozmnožování v uhynulém hmyzu by mohlo být alternativou k paraziticko-saprophytickému způsobu života. Nicméně, pro potvrzení těchto závěrů je nezbytný další výzkum s větším množstvím hmyzích hostitelů.

1.7. Mezidruhová kompetice

Mezidruhová kompetice hlístovek rovněž představuje téma s množstvím dosud nezodpovězených otázek. Je při tom zřejmé, že porozumění mezidruhovým interakcím hlístovek je velmi důležité pro vyhodnocení dopadu používání původních i nepůvodních hlístovek v rámci biologického boje na přirozené populace hlístovek (Stuart et al., 2006).

Vzhledem k častému výskytu hlístovek v druhových směsích (Amarasinghe et al., 1994; Stuart a Gaugler, 1994; Campbell et al., 1995; Sturhan, 1999) a faktu, že hlístovky se patrně nebrání směsným infekcím s jinými druhy (Bovien, 1937; Koppenhöfer et al., 1995; Koppenhöfer a Kaya, 1996a), může k mezidruhové kompetici patrně často docházet i v přirozeném prostředí.

Interakce různých druhů hlístovek byly zevrubně studovány v mnoha laboratorních experimentech. Je známo, že hlístovky rodů *Heterorhabditis* a *Steinernema* mohou sice společně infikovat hostitele, avšak nemohou se dále společně vyvíjet, a jedna hlístice převládne (Alatorre-Rosas a Kaya, 1990).

Různé druhy z čeledi Steinernematidae mohou napadnout a rozmnožit se v jednom hostiteli (Kondo, 1989; Koppenhöfer et al., 1995). Hlístice jsou však kompeticí do různé míry negativně ovlivněny.

Kondo (1989) simultánně infikoval larvy můry (*Spodoptera litura*) třemi druhy hlístovek a pozoroval, že zatímco *Steinernema carpocapsae* nebyla kompeticí negativně ovlivněna, reprodukce *S. feltiae* a *S. glaseri* byla kompeticí výrazně snížena.

V zavíječi voskovém (*Galleria mellonella*) nakaženém směsí hlístovek *S. glaseri* a *S. carpocapsae* byla reprodukce druhého druhu narušena (Koppenhöfer et al., 1995). V osenici *Agrotis ipsilon* nakažené stejnými druhy byla situace opačná (Koppenhöfer a Kaya, 1996a). V larvách brouků *Cyclocephala hirta* infikovaných směsí tří druhů hlístovek byla pozorována reprodukce pouze u *S. glaseri*, zatímco *S. carpocapsae* a *S. riobrave* se nebyly schopny se vůbec rozmnožit (Koppenhöfer a Kaya, 1996a).

Vzhledem k zhusta negativnímu vlivu smíšených infekcí a přitom častému výskytu druhových směsí hlístovek v přirozeném prostředí lze předpokládat existenci mechanismů které by kompetici nějakým způsobem předcházely.

Hlístovky mají v přirozeném prostředí shlukovité rozmístění (Spiridonov et al, 2007; McGraw a Koppenhöfer, 2009), které může limitovat jejich interakce a přispívat tak k jejich koexistenci (Kaya a Koppenhofer 1996; Stuart et al., 2006).

Dalším faktorem usnadňujícím koexistenci mohou být rozdíly ve strategii napadání hostitele (tzv. foraging strategy) a s ní související rozdíly v hostitelské preferenci a vertikální distribuci (Alatorre-Rosas a Kaya, 1990; Koppenhöfer a Kaya, 1996a).

Lewis et al. (1992) rozlišili dva základní typy strategie napadání hostitele: tzv. „cruiser“, který se aktivně pohybuje v půdě a hledá hostitele (typické např. pro druh *Steinernema glaseri*) a tzv. „ambusher“, který čeká na místě na procházejícího hostitele (např. *S. carpocapsae*).

Kaya and Koppenhöfer (1996b) ukázali, že druh se strategií ambusher *S. carpocapsae* a druh se strategií cruiser *S. glaseri* mohou koexistovat v umělém prostředí právě díky odlišné lokaci v půdním sloupci. Koppenhöfer a Kaya (1996a) pak prokázali, že ve zjednodušeném laboratorním systému se dvěma hlístovkami a dvěma hostiteli napadá hlístice se strategií ambusher pohyblivého hostitele, zatímco hlístice se strategií cruiser hostitele sedentárního.

Nicméně, v přirozeném prostředí je situace mnohem složitější, protože je zde přítomno velké množství různých hostitelů. Dále pak většina známých druhů hlístovek spojuje ve svém chování prvky obou popsaných strategií, nejedná se patrně o dva vyhraněné typy chování, ale mnohem spíše o kontinuum životní strategie, kdy každý druh stojí na určitém místě mezi póly cruiser a ambusher (Campbell a Gaugler, 1997).

Bohužel, údajů z přirozeného prostředí je obecně k dispozici jen velmi málo. Přitom poznání interakcí druhů, které spolu koexistují v přirozeném prostředí přináší mnohem hodnotnější informace. Campbell et al. (1995) studovali populace dvou druhů hlístovek na golfových hřištích a došli k závěru, že *Heterorhabditis bacteriophora* se přednostně množí v larvách brouka *Popillia japonica* zatímco *S. carpocapsae* patrně využívala jiné hostitele. U těchto hlístovek ke koexistenci přispívala strategie napadání hostitele, kdy *H. bacteriophora* je cruiser, zatímco *S. carpocapsae* ambusher. Gruner et al. (2009) pozorovali, že na společně obývané lokalitě hlístovka *Heterorhabditis marelatus* napadala larvy *Hepialus californicus*, které byly rezistentní k infekci hlístovkou *S. feltiae*, která na lokalitě patrně napadala menší a více rozšířené hostitele. Zde byla podle autorů základem koexistence obou druhů resistance dominantního hostitele *Hepialus californicus* k *S. feltiae*.

Naopak Spiridonov et al. (2007) usuzovali, že hlístovky *S. affine* a *S. feltiae* vyskytující se společně na lokalitě pravděpodobně využívají stejné hostitelské spektrum, složené z malých larev much (Diptera). Co bylo zajímavé, výskyt obou druhů byl významně pozitivně korelován, a to jak vertikálně, tak horizontálně. Mechanismus umožňující jejich koexistenci nebyl jasný.

Je zjevné, že nepočtené studie zkoumající koexistenci hlístovek v přirozeném prostředí přináší navíc velmi různorodé výsledky. Vztahy mezi druhy hlístovek mohou být patrně velmi komplexní a mechanismy umožňující jejich koexistenci nejinak. V současné době je tedy těžké toto téma jakkoli uzavřít.

1.8. Kompetice s bezobratlými scavengery

Bezobratlí scavengeri (neboli organismy živící se mrtvými těly jiných živočichů) teoreticky představují pro hlístovky vážnou hrozbu. Jak již bylo zmíněno (kap. 1.4.), životní cyklus hlístovek v mrtvém hostiteli trvá cca 1–2 týdny. Během této doby je pro hlístovky pochopitelně důležité, aby jimi obsazené tělo nebylo poškozeno nebo dokonce zničeno. Tlak hmyzích scavengerů na bezobratlé mrtvoly v přirozeném prostředí je však extrémně velký, kdy většina mrtvol mizí během několika hodin (Seastedt et al., 1981; Fellers a Fellers, 1982; Ratana et al., 1991; Foltan et al., 2005).

Lze tedy předpokládat existenci určitých mechanismů, které by bránily konzumaci nakažených těl hostitelů scavengery.

Zdá se, že nakažení mrtvoly hlísticemi snižuje její atraktivitu pro mravence (Baur et al., 1998; Zhou et al., 2002). Žádní další scavengeri však dosud nebyli z tohoto hlediska testováni. Otázkou pak zůstává, zda je případný odpuzující vliv adaptací scavengera, který se brání nákaze po případném pozření invazní larvy, nebo se jedná o adaptaci parazitické hlístice.

2. Cíle práce

Předkládaná dizertační je zaměřená na studium mezidruhové kompetice a hostitelského spektra entomopatogenních hlístic. Práce zkoumá mechanismy umožňující koexistenci více druhů hlístovek na jedné lokalitě. Dalším cílem pak je zhodnotit možnost scavengingu, jako alternativní životní strategie hlístovek a prozkoumat mechanismy obrany entomopatogenních hlístic proti hmyzím scavengerům.

3. Citovaná literatura

- Adams B.J., Nguyen K.B. 2002. Taxonomy and systematics. In: Gaugler, R., Kaya, H.K., (Eds.), Entomopathogenic nematodes in Biol. Control. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 357–372.
- Alatorre-Rosas R., Kaya H.K. 1990. Interspecific competition between entomopathogenic nematodes in the genera *Heterorhabditis* and *Steinernema* for an insect host in sand. *J. Invertebr. Pathol.* 55, 179–188.
- Amarasinghe L.D., Hominick W.M., Briscoe B.R., Reid A.P. 1994. Occurrence and distribution of entomopathogenic nematodes in Sri Lanka. *J. Helminthol.* 68, 277–286.
- Bathon H. 1996. Impact of entomopathogenic nematodes on non-target hosts. *Biocontrol. Sci. Techn.* 6, 421–434.
- Baur M.E., Kaya H.K., Strong D.R. 1998. Foraging ants as scavengers on entomopathogenic nematode-killed insects. *Biological Control* 12, 231–236.
- Begley J.W. 1990. Efficacy against insects in habitats other than soil. In: Gaugler, R., Kaya, H.K., (Eds.), Entomopathogenic nematodes in Biol. Control. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 215–227.
- Bird A.F., Akhurst R.J. 1983. The nature of the intestinal vesicle in nematodes of the family Steinernematidae. *Int. J. Parasitol.* 13, 599 – 605.
- Blaxter M.L., De Ley P., Garey J.R., Liu L.X., Scheldeman P., Vierstraete A., Vanfleteren J.R., Mackey L.Y., Dorris M., Frisse L.M., Vida J.T., Thomas W.K. 1998. A molecular evolutionary framework for the phylum Nematoda. *Nature* 392, 71–75.
- Boemare N.E., Akhurst R.J., Mourant R.G. 1993. DNA relatedness between *Xenorhabdus* spp (Enterobacteriaceae), symbiotic bacteria of entomopathogenic nematodes, and a proposal to transfer *Xenorhabdus luminescens* to a new genus, *Photorhabdus* gen. nov. *Int. J. Syst. Bacteriol.* 43, 249–255.
- Bovien P. 1937. Some types of association between nematodes and insects. *Vidensk. Meddr. Dansk. Naturh. Foren.* 101, 1–144.
- Campbell J.F., Gaugler R. 1997. Inter-specific variation in entomopathogenic nematode foraging strategy: Dichotomy or variation along continuum? *Fundam. Appl. Nematol.* 20, 393–398.
- Campbell J.F., Lewis E.E., Yoder F., Gaugler R., 1995. Entomopathogenic nematodes (*Heterorhabditidae* and *Steinernematidae*) seasonal population dynamics and impact on insect populations in turfgrass. *Biol. Control.* 5, 598–606.

- Drees B.M., Miller R.W., Vinson S.B., Georgis R. 1992. Susceptibility and behavioral-response of red imported fire ant (Hymenoptera, formicidae) to selected entomogenous nematodes (Rhabditida, Steinernematidae and Heterorhabditidae). *Journal of Economic Entomology* 85, 365–370.
- Dunphy G.B., Thurston G.S. 1990. Insect immunity. In: Gaugler, R., Kaya, H.K., (Eds.), *Entomopathogenic nematodes in Biol. Control*. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 301–323.
- Ehler L.E. 1990. Some contemporary issues in Biological control of insects. In: Gaugler, R., Kaya, H.K., (Eds.), *Entomopathogenic nematodes in Biol. Control*. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 1–16.
- Ehlers R.U. 1996. Current and future use of nematodes in biocontrol: practice and commercial aspects with regard to regulatory policy issues. *Biocontrol. Sci. Techn.* 6, 303–316.
- Eidt D.C., Thurston G.S. 1995. Physical deterrents to infection by entomopathogenic nematodes in wireworms (Coleoptera: Elateridae) and other soil insect. *Can. Entomol.* 127, 423–429.
- Fellers G.M., Fellers J.M. 1982. Scavenging rates of invertebrates in an eastern deciduous forest. *American Midland Naturalist* 107, 389–392.
- Foltan P., Sheppard S., Konvicka M., Symondson W.O.C. 2005. The significance of facultative scavenging in generalist predator nutrition: detecting decayed prey in the guts of predators using PCR. *Molecular Ecology* 14, 4147–4158.
- Forst S., Clarke D. 2002. Bacteria – nematode symbiosis. In: R. Gaugler (Ed), *Entomopathogenic nematology*, CABI publishing, Wallingford, Oxon, UK. p. 57–77.
- Gaugler R., Lebeck L., Nakagaki B., Boush G.M. 1980. Orientation of the entomogenous nematode, *Neoplectana carpocapsae*, to carbon dioxide. *Environ. Entomol.* 9, 649–652.
- Gaugler R., Wang Y., Campbell J.F. 1994. Aggressive and evasive behaviors in *Popillia japonica* (Coleoptera: Scarabaeidae) larvae: defenses against entomopathogenic nematode attack. *Journal of Invertebrate Pathology* 64, 193–199.
- Georgis R. 2002. The biosys experiment: an insider's perspective. In: R. Gaugler (Ed), *Entomopathogenic nematology*, CABI publishing, Wallingford, Oxon, UK. p. 357–372.
- Georgis R., Kaya H.K., Gaugler R. 1991. Effect of steinernematid and heterorhabditid nematodes (Rhabditida, Steinernematidae and Heterorhabditidae) on nontarget arthropods. *Environ. Entomol.* 20, 815–822.

- Grewal P.S., Gaugler R., Kaya H.K., Wusaty M. 1993. Infectivity of the entomopathogenic nematode *Steinernema scapterisci* (Nematoda, Steinernematidae). *Journal of Invertebrate Pathology* 62, 22–28.
- Gruner D.S., Kolekar A., McLaughlin J.P., Strong D.R. 2009. Host resistance reverses the outcome of competition between microparasites. *Ecology* 90, 1721–1728.
- Ishibashi N., Kondo E. 1990. Behavior of infective Juveniles. In: Gaugler, R., Kaya, H.K., (Eds.), *Entomopathogenic nematodes in Biol. Control*. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 139–150.
- Kaya H.K., Koppenhöfer A.M. 1996. Effects of microbial and other antagonistic organisms and competition on entomopathogenic nematodes. *Biocontrol. Sci. Techn.* 6, 357–371.
- Kaya H.K., Koppenhöfer A.M. 1996. Effects of microbial and other antagonistic organisms and competition on entomopathogenic nematodes. *Biocontrol. Sci. Techn.* 6, 357–371.
- Kaya H.K., Stock S.P. 1997. Techniques in insect nematology. In: Lacey L.A. (Ed.), *Manual of Techniques in Insect Pathology*. Academic Press, San Diego, pp. 281–324.
- Kondo E. 1989. Studies on the infectivity and propagation of entomogenous nematodes, *Steinernema* spp. (Rhabditida: Steinernematidae) in the common cutworm, *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae). *Bull. Fac. Agric. Saga Univ.* 67, 1–87.
- Koppenhöfer A.M., Kaya H.K. 1996a. Coexistence of two steinernematid nematode species (Rhabditida: Steinernematidae) in the presence of two host species. *Appl. Soil Ecol.* 4, 221–230.
- Koppenhofer A.M., Kaya H.K. 1996b. Coexistence of entomopathogenic nematode species (Steinernematidae and Heterorhabditidae) with different foraging behavior. *Fundam. Appl. Nematol.* 19, 175–183.
- Koppenhofer A.M., Kaya H.K., Shanmugam S., Wood G.L. 1995. Interspecific competition between steinernematid nematodes within an insect host. *J. Invertebr. Pathol.* 66, 99–103.
- Laumond C., Mauleon H., Kermarrec A. 1979. Données nouvelles sur le spectre d'hotes et le parasitisme du nématode entomophage *Neaplectana carpocapsae*. *Entomophaga.* 24:13–27.
- Lebeck L.M., Gaugler R., Kaya H.K., Hara A.H., Johnson M.W. 1993. Host stage suitability of the leafminer *Liriomyza trifolii* (Diptera, Agromyzidae) to the entomopathogenic nematode *Steinernema carpocapsae* (Rhabditida, Steinernematidae). *Journal of Invertebrate Pathology* 62, 58–63.
- Lewis E.E., Gaugler R., Harrison, R. 1992. Entomopathogenic nematode host finding – response to host contact cues by cruise and ambush foragers. *Parasitology* 105, 309–315.

- Lindgren J.E., Valero K.A., Mackey B.E. 1993. Simple in vivo production and storage methods for *Steinernema carpocapsae* infective juveniles. *Journal of Nematology* 25, 193–197.
- McGraw B.A., Koppenhofer A.M. 2009. Population dynamics and interactions between endemic entomopathogenic nematodes and annual bluegrass weevil populations in golf course turfgrass. *App. Soil Ecol.* 41, 77–89.
- Mráček Z., Hanzal R., Kodrík D. 1988. Sites of penetration of juvenile Steinernematids and Heterorhabditids (Nematoda) into larvae of *Galleria mellonella* (Lepidoptera). *J. Invertebr. Pathol.* 52, 477–478.
- Mráček Z., Růžička Z. 1990: Infectivity and development of *Steinernema* sp. strain Hylobius (Nematoda, Steinernematidae) in aphids and aphidophagous coccinellids. *J. Appl. Ent.* 110: 92–95.
- Mráček Z., Weiser J. 1983. Pathogenicity of *Neoaplectana carpocapsae* (Nematoda) for the flea, *Xenopsylla cheopis*. *J. Invertebr. Pathol.* 42, 133–134.
- Nguyen K.B., Smart G.C. 1990. *Steinernema scapterisci* n. sp. (rhabditida, steinernematidae). *J. Nematol.* 22, 187–199.
- Peters A., 1996. The natural host range of *Steinernema* and *Heterorhabditis* spp. and their impact on insect populations. *Biocontrol. Sci. Techn.* 6, 389–402.
- Poinar G.O., Jr. 1979. *Nematodes for Biological Control of insects*. CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida, pp. 249.
- Poinar G.O., Jr. 1990. Taxonomy and biology of Steinernematidae and Heterorhabditidae. In: Gaugler, R., Kaya, H.K., (Eds.), *Entomopathogenic nematodes in Biol. Control*. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 23–61.
- Poinar G.O., Jr., Leutenegger R., 1968. Anatomy of the infective and normal third-stage juveniles of *Neoaplectana carpocapsae* Weiser (Steinernematidae: Nematoda). *The J. Parasitol.* 54, 340–350.
- Poinar G.O., Jr., Paff. M. 1985. Laboratory infection of terrestrial isopods (Crustacea: Isopoda) with neoaplectanid and heterorhabditid nematodes (Rabbitida: Nematoda). *J. Invertebr. Pathol.* 45, 24–27.
- Poinar G.O., Jr., Thomas G.M. 1985. Laboratory infection of spiders and harvestman (Arachnida: Araneae and Opiliones) with *Neoaplectana* and *Heterorhabditis* nematodes (Rhabditoidea). *J. Arachnol.* 13, 297–302.
- Retana J., Cerdá X., Espadaler X., 1991. Arthropod corpses in a temperate grassland: a limited supply? *Holarctic Ecology* 14, 63–67.

- Ropek D., Jaworska M. 1994. Effect of an entomopathogenic nematode, *Steinernema carpocapsae* Weiser (Nematoda, Steinernematidae), on carabid beetles in field trials with annual legumes. *Anzeiger für Schadlingskunde Pflanzenschutz Umweltschutz* 67, 97–100.
- San-Blas E., Gowen S.R. 2008. Facultative scavenging as a survival strategy of entomopathogenic nematodes. *Int. J. Parasitol.* 38, 85–91.
- San-Blas E., Gowen S.R., Pembroke B. 2008. Scavenging or infection? Possible host choosing by entomopathogenic nematodes. *Nematology* 10, 251–259.
- Seastedt, T.R., Mameli, L., Gridley, K. 1981. Arthropod use of invertebrate carrion. *The American Midland Naturalist* 105, 124–129.
- Shapiro-Ilan D.I., Gaugler R. 2002. Production technology for entomopathogenic nematodes and their bacterial symbionts. *Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology* 28, 137–146.
- Schmidt J., All J.N. 1979. Attraction of *Neoaplectana carpocapsae* (Nematoda: Steinernematidae) to common excretory products of insect. *Environ. Entomol.* 8, 55–61.
- Smits P.H. 1996. Post-application persistence of entomopathogenic nematodes. *Biocontrol. Sci. Techn.* 6, 379–387.
- Spiridonov S.E., Moens M., Wilson M.J. 2007. Fine scale spatial distributions of two entomopathogenic nematodes in a grassland soil. *App. Soil Ecol.* 37, 192–201.
- Stock S.P., Koppenhofer A.M. 2003. *Steinernema scarabaei* n. sp (Rhabditida : Steinernematidae), a natural pathogen of scarab beetle larvae (Coleoptera : Scarabaeidae) from New Jersey, USA. *Nematology* 5, 191–204.
- Stuart R.J., Barbercheck M.E., Grewal P.S., Taylor R.A.J., Hoy C.W. 2006. Population biology of entomopathogenic nematodes: Concepts, issues, and models. *Biol. Control* 38, 80–102.
- Stuart R.J., Gaugler, R. 1994. Patchiness in populations of entomopathogenic nematodes. *J. Invertebr. Pathol.* 64, 39–45.
- Sturhan D. 1999. Prevalence and habitat specificity of entomopathogenic nematodes in Germany. *Proceedings Workshop of entomopathogenic nematodes, Todi, May 1995. Brussels.*
- Timper P., Kaya H.K. 1989. Role of second-stage cuticle of entomogenous nematodes in preventing infection by nematophagous fungi. *J. Invertebr. Pathol.* 54, 314–321.
- Weiser J., Mráček Z. 1988. *Parazitické hlístice hmyzu. Academia, Praha, 258 pp.*

- Zhioua E., Lebrun R.A., Ginsberg G.S., Aeschliman A. 1995. Pathogenicity of *Steinernema carpocapsae* and *S. glaseri* (Nematoda: Steinernematidae) to *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae). *J. Med. Entomol.* 32, 900–905.
- Zhou X.S., Kaya H.K., Heungens K., Goodrich-Blair H. 2002. Response of ants to a deterrent factor(s) produced by the symbiotic bacteria of entomopathogenic nematodes. *Applied and Environmental Microbiology* 68, 6202–6209.

4. Publikace

4.1. Půža V., Mráček Z. 2005. Seasonal dynamics of entomopathogenic nematodes of the genera *Steinernema* and *Heterorhabditis* as a response to abiotic factors and abundance of insect hosts. *Journal of Invertebrate Pathology*, 89, 116–122.

Abstract 1

The seasonal dynamics of entomopathogenic nematodes (EPNs) of the genus *Steinernema* and *Heterorhabditis* were studied during one season in meadow and oak wood habitats, in the vicinity of České Budějovice. The influences of soil temperature, moisture, and abundance of suitable hosts on EPN dynamics were investigated. The host range of these nematodes, in both habitats was also observed. A total of 4 EPN species were found in both habitats. *Steinernema affine* was the dominant species both in oak wood and in meadow. Additionally, the oak wood habitat was inhabited by *S. kraussei* and *S. Weiseri*; the meadow habitat by *Heterorhabditis bacteriophora*. The mean abundance of total EPN community was 28 000 ind.m⁻² in oak wood and 11 000 ind.m⁻² in meadow. The seasonal dynamics of entomopathogenic nematodes in both habitats were characterized by high nematode densities in the beginning of the season, followed by a rapid decrease, and then stabilization. EPN abundances did not show any apparent correlation with soil temperature and moisture, but they were negatively correlated with the abundance of suitable insect hosts. Inter- and intraspecific competition for limited nutrients (hosts) probably played a major role in EPN seasonal dynamics. Broad host range of entomopathogenic nematodes in both habitats was predominantly represented by dipteran and coleopteran larvae. Most common hosts belonged to the families Asilidae, Bibionidae and Empididae (Diptera), as well as Carabidae and Curculionidae (Coleoptera).

Abstrakt 1

Sezónní dynamika entomopatogenních hlístic (EPN) rodů *Steinernema* a *Heterorhabditis* byla studována během jedné sezóny na louce a v dubovém porostu v blízkosti Českých Budějovic. Práce studovala vliv teploty, vlhkosti a počtu vhodných hmyzích hostitelů na dynamiku hlístovek a jejich hostitelské spektrum v obou biotopech. Byly zaznamenány 4 druhy hlístovek. *S. affine* byla dominantním druhem v obou biotopech. Dubový porost dále obývaly *S. kraussei* a *S. weiseri*, zatímco louku *Heterorhabditis bacteriophora*. Průměrná hustota hlístovek byla v dubovém porostu 28000 a na louce 11000 larev na m². Sezónní dynamika v obou biotopech vykazovala vysoké hustoty hlístic na začátku sezóny, následované poklesem a ustálením. Hustota hlístic byla nebyla korelována s teplotou ani vlhkostí, ale byla

zaznamenána negativní korelace s počtem vhodných hostitelů. Hlavní roli v dynamice hlístic tak patrně hrála vnitrodruhová a mezidruhová kompetice o zdroje. Široké spektrum hostitelů hlístic sestávalo zejména z larev hmyzu řádů Diptera a Coleoptera. Nejhojnější hostitelský hmyz náležel do čeledí Asilidae, Bibionidae a Empididae (Diptera) a Carabidae and Curculionidae (Coleoptera).

4.2. Půža V., Mráček Z. 2009. Mixed infection of *Galleria mellonella* with two entomopathogenic nematode (Nematoda: Rhabditida) species: *Steinernema affine* benefits from the presence of *Steinernema kraussei*. *Journal of Invertebrate Pathology* 102, 40–43.

Abstract 2

The interactions of two sympatric entomopathogenic nematodes *Steinernema affine* and *Steinernema kraussei* were studied in a series of laboratory experiments. Single species, simultaneous and sequential infections of *Galleria mellonella* were performed in Eppendorf tubes and the invasion rate, nematode progeny production and the number of hosts producing nematode progeny were observed. The invasion rate of *S. affine* was not affected by the mixed infection whereas the invasion of the latter species was strongly reduced. *S. affine* out-competed *S. kraussei* in all treatments and the progeny production of the latter species occurred only sporadically. In comparison to single species infections, per-host progeny production of *S. affine* was affected only in the treatments with a low dose of *S. affine*, where it was 30–50% lowered. Generally, in the presence of the latter species, *S. affine* was able to infect and multiply in a higher number of hosts in comparison to single species infection, especially at a low inoculation rate. *S. affine* invaded and multiplied also in hosts already infected and even killed by *S. kraussei* producing a normal amount of progeny. Generally the results suggest that the interactions between steinernematid species can be more complex, including a positive effect of one species on another.

Abstrakt 2

V sérii laboratorních experimentů byly studovány interakce dvou sympatrických entomopatogenních hlístic *Steinernema affine* a *Steinernema kraussei*. V mikrozkuvkách byly prováděny jednodruhové a směsné infekce zavíječe voskového *Galleria mellonella* a u obou druhů byla hodnocena invaze do hostitele, procento nakažených hostitelů a produkce potomstva. Invaze *S. affine* nebyla při směsných infekcích ovlivněna, zatímco u *S. kraussei* byla silně snížena. *S. affine* dominovala nad *S. kraussei* ve všech směsných infekcích a produkce potomstva byla u *S. kraussei* minimální. Ve srovnání s jednodruhovou infekcí byla

produkce potomstva *S. affine* ovlivněna pouze při nákazách nízkou dávkou tohoto druhu, kde byla snížena o 30–50%. V přítomnosti druhého druhu ale byla *S. affine* schopná infikovat vyšší procento hostitelů. *S. affine* infikovala rovněž hostitele již nakažené i zabité *S. kraussei* a produkovala zde normální množství potomstva. Výsledky naznačují, že interakce mezi druhy čeledi Steinernematidae jsou velice komplexní a druhy na sebe mohou působit i pozitivně.

4.3. Půža V., Mráček Z. Mechanisms of coexistence of two sympatric entomopathogenic nematodes *Steinernema affine* and *S. kraussei* (Nematoda: Steinernematidae). Manuscript

Abstract 3

Various aspects of the coexistence of two sympatric entomopathogenic nematode species *Steinernema affine* and *S. kraussei* were studied in the field and laboratory. Seasonal dynamics of both nematodes and local insects, and nematode vertical and horizontal distribution were observed in the field in 2007. A series of subsequent laboratory experiments studied the host range of both species and their competition in selected experimental and natural hosts. *S. affine* was dominant in the natural habitat being several times more abundant than the latter species. Both nematodes had a patchy distribution and occurred in all vertical strata of the tested soil profile, however *S. kraussei* preferred lower soil layers than *S. affine*. No spatial relationship between both species was found. In laboratory bioassays, both nematodes were able to attack and multiply in the same spectrum of the local insects from various dipteran and coleopteran families that probably serve as EPN natural hosts. No evidence suggesting any host differentiation between both nematodes was found. Competition experiments shown a strong dominance of *S. affine* in all tested insects and its superiority appears to be universal. Generally it seems that both species share an ecological niche and thus avoidance of competition with the latter species seems to be a crucial moment for *S. kraussei*. Patchy distribution and implicit differences in the horizontal distribution probably markedly contribute the coexistence of both species.

Abstrakt 3

Různé aspekty koexistence dvou sympatrických entomopatogenních hlístic *Steinernema affine* a *Steinernema kraussei* byly studovány v terénu a laboratoři. Sezónní dynamika obou hlístic byla sledována v roce 2007. Série následných laboratorních pokusů hodnotila hostitelské spektrum obou druhů a jejich kompetici v přírodních a laboratorních hostitelích. *S. affine* byla dominantním druhem a byla několikrát početnější. Obě hlístice vykazovaly

shlukovité rozmístění a obývaly všechny testované vrstvy půdy, ačkoli *S. kraussei* preferovala spíše nižší vrstvy než *S. affine*. Žádný výrazný prostorový vztah obou druhů nebyl pozorován. Laboratorní pokusy ukázaly schopnost obou hlístic infikovat a množit se ve stejném spektru hostitelů, zejména larev dvoukřídlých (Diptera) a brouků (Coleoptera), které patrně představují přirozené hostitele obou hlístic. Žádné zjištění neukazovalo na rozrůznění hostitelů mezi oběma hlísticemi. Výzkum kompetice ukázal silnou dominanci *S. affine* ve všech testovaných hostitelích a tato dominance se zdá být univerzální. Zdá se že oba druhy sdílí niku a tak vyhnutí se kompetici se *S. affine* je patrně zásadní pro *S. kraussei*. Shlukovité rozmístění a vyplývající rozdíly v horizontální distribuci obou hlístic pravděpodobně podporují koexistenci obou druhů.

4.4. Půža V., Mráček Z. Does scavenging extend the host range of entomopathogenic nematodes (Nematoda: *Steinernematidae*)? Manuscript

Abstract 4

Living and freeze-killed natural and laboratory hosts with a different level of susceptibility to entomopathogenic nematodes were exposed to the larvae of *S. affine* and *S. kraussei* in two different experimental arenas (Eppendorf tubes, Petri dishes) and the success of the colonisation and eventual progeny production were observed. Both nematodes were able to colonise both living and dead *Galleria mellonella* (Lepidoptera) and *Blatella germanica* (Blattodea) even though the progeny production in dead hosts was in average lower. Living *Poecilus cupreus* and elaterid larvae (Coleoptera) were totally resistant to EPN infection however both nematodes were able to colonize and multiply in several dead *P. cupreus* and in a majority of dead elaterid larvae. By scavenging EPNs can utilize cadavers of insects that are naturally resistant to EPN infection and so broaden their host range. Possible mechanisms of the insect resistance to EPNs are discussed.

Abstrakt 4

Živí a mrazem zabití přírodní a laboratorní hostitelé s různou úrovní náchylnosti k infekci entomopatogenními hlísticemi byli vystaveni larvám *S. affine* a *S. kraussei* ve dvou různých experimentálních nádobách (mikrozkumavky a Petriho misky) a byl pozorován úspěch kolonizace a případná produkce potomstva. Obě hlístice byly schopny kolonizovat živé i mrtvé zavíječe voskové *Galleria mellonella* (Lepidoptera) a rasy domácí *Blatella germanica* (Blattodea) i když produkce potomstva v mrtvých hostitelích byla nižší. Živí střevlíci

Poecilus cupreus a larvy kovaříků (Coleoptera) byli rezistentní k infekci, zatímco obě hlístice kolonizovaly a rozmnožily se v několika mrtvých *P. cupreus* a ve většině mrtvých drátovců. Díky scavengingu tak hlístice mohou využít i těla hostitelů zaživa rezistentních k infekci a rozšířit tak své hostitelské spektrum. Možné mechanismy resistance hmyzu k hlísticím jsou diskutovány.

4.5. Foltan P., Půža V. 2009. To complete their life cycle, pathogenic nematode–bacteria complexes deter scavengers from feeding on their host cadaver. *Behavioural Processes* 80, 76–79.

Abstract 5

The life cycle of commercially used molluscicidal rhabditid nematodes *Phasmarhabditis hermaphrodita* and entomopathogenic steinernematid nematodes is similar: infective stages carry symbiotic bacteria, which kill their host. Nematodes complete their life cycle feeding on the proliferating symbiont and the host tissue. After 1–2 weeks, new infective stages carrying the bacteria leave the host cadaver in search of new hosts. The removal of invertebrate cadavers by scavengers is extremely fast and represents a severe threat to the developing nematodes. Two-choice trials were used to assess prey choice of the generalist predator/scavenger *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae) between *Deroceras reticulatum* (Mollusca: Agriolimacidae) slugs or wax moth *Galleria mellonella* (Lepidoptera: Pyralidae) larvae killed by infection of *P. hermaphrodita*/*Steinernema affine* and control killed by freezing. We demonstrate that the presence of either of the two nematodes tested deters the beetles from consuming infected cadavers. As *P. hermaphrodita* cannot infect an insect host, we hypothesise the deterrent effect being an evolutionary adaptation of the nematode/bacteria complex rather than the ability of the beetles to avoid potentially infective cadavers.

Abstrakt 5

Životní cyklus komerčně využívané moluscicidní hlístice *Phasmarhabditis hermaphrodita* a entomopatogenních hlístic čeledi Steinernematidae je podobný. Infekční stadium nese symbiotické bakterie které zabíjí hostitele. Hlístice požívají bakterie a jimi natrávené tkáně a dokončují životní cyklus. Po 1–2 týdnech nová infekční stadia opouští hostitele a hledají nového. Přirozené odstraňování mrtvol bezobratlých scavengery je extrémně rychlý a představuje závažnou hrozbu pro vyvíjející se hlístice. Dvouvýběrové pokusy byly použity

k testování výběru bezobratlého scavengera *Pterostichus melanarius* (Coleoptera: Carabidae) mezi slimáčky *Deroceras reticulatum* (Mollusca: Agriolimacidae) a larvami zavíječe voskového *Galleria mellonella* (Lepidoptera: Pyralidae) zabíjenými mrazem nebo infekcí příslušnou patogenní hlísticí *P. hermaphrodita* či *Steinernema affine*. Ukazujeme že přítomnost obou hlístic odpuzuje brouky od konzumace nakažené mrtvoly. Vzhledem k tomu, že *P. hermaphrodita* nemůže infikovat hmyzího hostitele, usuzujeme, že odpuzující efekt je adaptací komplexu hlístice/bakterie spíše než adaptací scavengera sloužící k obraně před infekcí.