

VILNIAUS UNIVERSITETAS
GAMTOS TYRIMŲ CENTRAS

SVETLANA ORLOVSKYTĖ

PLĖVIASPARNIŲ LIZDAVIETĖSE-GAUDYKLĖSE
APSIGYVENANTYS VABZDŽIAI IR JŲ PRIKLAUSOMYBĖ NUO
ANTROPOGENINIŲ VEIKSNIŲ

Daktaro disertacija

Biomedicinos mokslai, ekologija ir aplinkotyra (03 B)

Vilnius, 2017

Disertacija rengta 2012–2016 metais Gamtos tyrimų centro Ekologijos institute.

Mokslinis vadovas – doc. dr. Eduardas Budrys (Gamtos tyrimų centro Ekologijos institutas, biomedicinos mokslai, ekologija ir aplinkotyra – 03 B).

TURINYS

SAVOKOS.....	5
ĮVADAS.....	7
1. LITERATŪROS APŽVALGA.....	13
1.1. Lizdavietėse-gaudyklėse įsikuriančių vabzdžių bendrijos sudėtis.....	13
1.1.1. Lizdus įrengiantys plėviasparniai.....	13
1.1.2. Gamtiniai priešai.....	28
1.2. Auksavapsvių rūšių antrininkų sisteminiai tyrimai.....	38
1.2.1. <i>Chrysis ignita</i> grupės rūšinės sudėties ir morfometrinių požymių tyrimai.....	39
1.2.2. Auksavapsvių molekuliniai požymių tyrimai.....	44
1.3. Plėviasparnių vabzdžių lizdavietės-gaudyklės ir jų panaudojimas bendrijos tyrimuose.....	48
1.4. Antropogeninių veiksnių įtaka lizdavietėse-gaudyklėse apsigyvenantiems vabzdžiams.....	53
1.4.1. Kraštovaizdžio pokytis.....	53
1.4.2. Buveinių fragmentacija.....	57
1.4.3. Buveinių sukcesijos stadijų pokyčiai.....	60
1.4.4. Miško eksploatacija.....	62
2. TYRIMŲ MEDŽIAGA IR METODAI.....	64
2.1. Lizdavičių-gaudyklių metodas.....	64
2.2. Tyrimų medžiaga.....	65
2.3. Sisteminiai bendrijos kleptoparazitinių rūšių antrininkų tyrimai.....	66
2.3.1. Molekuliniai tyrimai.....	66
2.3.2. Morfometriniai tyrimai.....	70
2.3.3. Mitybinės specializacijos tyrimai.....	72
2.4. Bendrijos sudėties ir antropogeninių veiksnių įtakos jai tyrimai.....	72

3. REZULTATAI IR JŲ APTARIMAS.....	78
3.1. Lizdavičių-gaudyklių bendrijos rūšinė sudėtis Lietuvoje.....	78
3.2. <i>Chrysis ignita</i> komplekso kleptoparazitinės rūšys antrininkės.....	84
3.2.1. Molekuliniai žymenys ir filogenetiniai ryšiai.....	84
3.2.2. Morfometriniai požymiai.....	90
3.2.3. Mitybinė specializacija.....	91
3.2.4. Apibendrinimas.....	93
3.3. Antropogeninių veiksnių įtaka lizdavičių-gaudyklių vabzdžių bendrijos rodikliams Lietuvoje.....	95
3.3.1. Antropogeninis poveikis rūšių apsigyvenimo tikimybei buveinėje.....	95
3.3.2. Antropogeninis poveikis rūšių gausumui.....	98
3.3.3. Antropogeninis poveikis lyčių santykiui ir lervų svoriui.....	101
3.3.4. Antropogeninis poveikis rūšių turtingumui ir įvairovei.....	103
3.3.5. Apibendrinimas.....	104
IŠVADOS.....	109
LITERATŪROS SĄRAŠAS.....	110
PUBLIKACIJŲ SĄRAŠAS.....	129
PRIEDAI.....	130

SĄVOKOS

Bendrija – konkrečiame plote ir konkrečiu laiku esančių kelių ar keliolikos rūšių populiacijų, sąveikaujančių tarpusavyje ir su gyvenama aplinka, sistema.

Bendrijos struktūra – bendrijos rūšių turtingumas (rūšių skaičius) ir jų gausumas (tos pačios rūšies individų skaičius).

Bioindikacija – aplinkos pokyčio vertinimas pagal rūšies ar rūšių grupės atsaką į jį.

Biologinė kontrolė – kenkėjų gausumo mažinimas panaudojant jų gamtinius priešus, genetines manipuliacijas, sterilizaciją, feromonus.

Buveinė – aplinka, kurioje gyvena konkreti rūšis ar rūšių bendrija.

Buveinių fragmentacija – antropogeninis natūralių buveinių plotų mažinimas ir jų suskaldymas į smulkesnius vienetus, atskirtus vienas nuo kito agrarinių ar urbanizuotų buveinių.

Ekosistema – bendrijos ir abiotinės jos aplinkos visuma.

Gamtiniai priešai – organizmai, kurie misdami kitomis rūšimis ar jų maisto atsargomis mažina tų rūšių gausumą.

Generalistai – vabzdžių rūšys, mintančios kitų rūšių, priklausančių daugiau nei vienai genčiai, atstovais.

Kleptoparazitai – organizmai, kurie sunaikinę parazituojamo vabzdžio – šeimininko – kiaušinį arba lervą jo lizde, minta šeimininko sukauptomis maisto atsargomis savo palikuonims.

Kraštovaizdis – gamtinių ir antropogeninių komponentų, susijusių medžiagiais, energetiniais ir informaciniais ryšiais, Žemės paviršiaus junginys.

Medynas – medžių grupė ar miško dalis, nuo kitų besiskirianti dydžiu, amžiumi ir / ar rūšine sudėtimi.

Miško eksploatacija – medžių kirtimas dirbamų plotų ir medienos gavimo tikslais.

Mitybiniai ryšiai – mitybinės sąveikos tarp lizdavičių-gaudyklių bendrijos gamtinių priešų ir jų šeimininkų – lizdus įrengiančių plėviasparnių.

Mitybinis tinklas – tarpusavyje susijusių mitybinių grandinių – energijos ir maisto medžiagų srautų, einančių nuo augalų per augalėdžius link plėšrūnų – rinkinys.

Parazitai – organizmai, visiškai priklausomi nuo kito organizmo – šeimininko, kuris jų vystymosi eigoje išlieka gyvybingas.

Parazitizmo dažnis – lizdavietyse-gaudyklėse lizdus įrengusių plėviasparnių gamtinių priešų (plėšrūnų, parazitoidų ir / ar kleptoparazitų) užimtų ir visų palikuonių akelių skaičiaus santykis tam tikrame plote per tam tikrą laiko vienetą.

Parazitoidai – organizmai, per savo vystymąsi suvartojantys ne daugiau vieno šeimininko, kurio žūtis parazitoido vystymosi pabaigoje neišvengiama.

Plėšrūnai – organizmai, vystymosi metu suvartojantys daugiau nei vieną grobio vienetą ir kurių vystymasis visuomet lemia grobio žūtį.

Populiacija – mažiausia tos pačios rūšies individų grupė, gebanti savarankiškai evoliucionuoti.

Rūšis – realiai gamtoje tam tikru laikotarpiu egzistuojanti populiacijų sistema, kuri pasižymi panašiomis morfologinėmis, anatomicinėmis, fiziologinėmis-biocheminėmis, ekologinėmis, etologinėmis ir kitomis ypatybėmis, eksploatuoja specifinę ekologinę nišą, užima tam tikrą arealą, lytinio dauginimosi atveju kryžminasi tarpusavyje ir duoda vislius palikuonis.

Specialistai – vabzdžių rūšys, mintančios kitų rūšių, priklausančių ne daugiau nei vienai genčiai, atstovais.

Sukcesija – kryptingas procesas, kurio metu vyksta bendrijos rūšinės sudėties pokyčiai.

Šeimininkai – vabzdžiai, kaip maisto šaltinis naudojami jų parazitų, parazitoidų ir / ar kleptoparazitų.

ĮVADAS

Temos aktualumas

Plėviasparniai vabzdžiai (Hymenoptera) yra viena iš skaitlingiausių vyraujančių vabzdžių grupių. Šis būrys yra pasiekęs evoliucinio sudėtingumo viršūnę bendruomeninių rūšių, atskirų reprodukcinį kastų bei endoparazitizmo išsivystymu, nepriklausomai atsiradusiu keliuose geluoninių plėviasparnių linijose (Austin, Dowton, 2000).

Bitės, būdamos vienos iš pagrindinių entomofilinių augalų apdulkintojų, užima svarbią padėtį daugumos sausumos ekosistemų mitybiniuose tinkluose (Vanbergen, 2013). Pavieniui gyvenančios bitės ir vapsvos prisideda prie bendruomeninių rūšių apdulkinamos tiek natūraliai augančius, tiek kultivuojamus augalus (Michener, 2000; Sjödin, 2007; Sobek *et al.*, 2009). Jos tampa vis reikšmingesnės ne tik dėl spartaus medunešių bičių nykimo vidutinėse Šiaurės pusrutulio platumose (Neumann, Carreck, 2010), bet ir dėl veiksmingesnio kai kurių augalų rūšių apdulkinimo, lyginant su medunešėmis bitėmis. Todėl pavieniui gyvenančios bičių rūšys naudojamos žemės ūkyje, pvz., *Osmia cornifrons* (Radoszkowski, 1887) – vaismedžių apdulkinimui (Michener, 2000).

Dauguma pavieniui gyvenančių vapsvų yra plėšrūnai, reguliuojantys kai kurių augalėdžių vabzdžių, tokių kaip lapsukių vikšrų (Lepidoptera: Tortricidae), lapgraužių (Coleoptera: Chrysomelidae), straubliukų (Coleoptera: Curculionidae), populiacijas (Jennings, Houseweart, 1984; Harris, 1994; Klein *et al.*, 2004; Sobek *et al.*, 2009). Ta pačia funkcija pasižymintys plėviasparniai parazitoidai (Hymenoptera: Chalcidoidea, Ichneumonoidea, Proctotrupoidea) plačiai naudojami biologinei vabzdžių kenkėjų kontrolei (DeBach, Rosen, 1991; Austin, Dowton, 2000). Iš jų bene dažniausiai biologiniais regulatoriais pasirenkami vyčių šeimos (Ichneumonidae) parazitoidai, taikomi kenkėjų vabalų (Coleoptera: Curculionidae) (Shoubu *et al.*, 2005), drugių (Lepidoptera: Tortricidae) (Lacey *et al.*, 2003) bei kitų plėviasparnių (pvz., pjūklelių (Hymenoptera: Tenthredinidae)) (Soper *et al.*, 2015) populiacijų valdyme.

Tiek pavieniui gyvenančios bitės, reikšmingos dėl apdulkinimo, tiek plėšrūnų funkciją atliekančios pavienės vapsvos ir kiti plėviasparniai sudaro lizdavietėse-gaudyklėse apsigyvenančių vabzdžių bendriją. Be panaudojimo žemės ūkyje ir biologinės kontrolės procese, ši bendrija pripažinta tinkama ekosistemų, kraštovaizdžio ir buveinių būklės bei jų pokyčių vertinimui (Tscharntke *et al.*, 1998; Sjödin, 2007; Budrys *et al.*, 2010) dėl šių savybių: užtektinai gausi rūšių; jautri aplinkos pokyčiams; paplitusi įvairiose buveinėse; aiškios daugumos ją sudarančių rūšių padėtys mitybiniame tinkle. Be to, lizdavietėse-gaudyklėse apsigyvenantys vabzdžiai yra priklausomi nuo didelio rinkinio išteklių (Tscharntke *et al.*, 1998), tokių kaip negyva mediena su ertmėmis lizdams, medžiagos lizdų įrengimui, maisto medžiagos palikuonims ir suaugusiems vabzdžiams, poravimuisi tinkama aplinka. Biologinės įvairovės tyrimuose naudojamas ne tik šios bendrijos rūšių turtingumas ir gausumas, bet ir ekologinės funkcijos bei sąveikos – apdulkinimas, plėšrumas, parazitizmas (Tscharntke *et al.*, 1998; Tylianakis *et al.*, 2004).

Darbo tikslas ir uždaviniai

Šio darbo tikslas – ištirti Lietuvoje plėviasparnių lizdavietėse-gaudyklėse įsikuriančių vabzdžių bendrijos struktūrą ir įvertinti antropogeninių veiksnių įtaką jai. Tikslui įgyvendinti iškelti šie uždaviniai:

1. Nustatyti lizdavietėse-gaudyklėse įsikuriančių vabzdžių bendrijos rūšinę sudėtį Lietuvoje;
2. Išaiškinti gausiausias, bet menkai iširtos kleptoparazitų grupės – auksavapsvių *Chrysis ignita* komplekso – sisteminę sudėtį;
3. Nustatyti šios bendrijos mitybinį tinklą;
4. Įvertinti skirtingo erdvinio masto antropogeninių veiksnių (žemės ūkio naudmenų plotų didėjimo, miško buveinių plotų mažėjimo ir fragmentacijos, ankstyvesnių sukcesijos stadijų įsigalėjimo, miško eksploatacijos) įtaką šios bendrijos rūšių rodikliams;
5. Nustatyti jautriausias antropogeniniams veiksniams, ekosistemų natūralumo bioindikacijai tinkamas bendrijos rūšis;

6. Įvertinti antropogeninių veiksnių įtaką bendrijos mitybinių ryšių įvairovei.

Mokslinis darbo naujumas

- Patikslinta Europoje lizdavietėse-gaudyklėse įsikuriančių vabzdžių bendrijos rūšinė sudėtis, jose pirmąkart aptiktos 6 lizdus įrengiančių plėviasparnių ir 11 gamtinių priešų rūšių;
- Nustatyti nauji gamtinių priešų *Chrysis ignita* komplekso rūšių antrininkių molekuliniai ir morfometriniai požymiai, sudaryti originalūs apibūdinimo raktai;
- Nustatyti nauji 28 *COI* haplotipai, priklausantys 10 *Chrysis ignita* komplekso rūšių;
- Sukurta 20 naujų pradmenų, tinkančių *Chrysis ignita* komplekso rūšių mitochondrinės ir branduolio DNR sekų nuskaitymui;
- Pirmą kartą nustatytos *Chrysis ignita* rūšių 15 mitochondrinės DNR (*CO2*, *ATP8*, *ATP6*, *CO3*, *ND3*, *CytB*, 9 tRNR), 3 branduolio rDNR (18S, 5,8S, 28S rRNR) ir 2 vidinių transkribuojamų tarpiklių (*ITS1*, *ITS2*) sekos;
- Nustatyti didžiausiu kintamumu iš tirtų DNR sekų pasižymintys ir artimų auksavapsvių rūšių atskyrimui tinkamiausi genai (*ATP8*, *ATP6*, *CO3* ir *ND3*);
- Aprašytos 2 naujos mokslui rūšys: *Chrysis horridula* Orlovskytė, 2016 ir *Ch. parietis* Budrys, 2016; naujos klosčiavapsvės *Ancistrocerus* rūšies aprašymas rengiamas paskelbimui;
- Patikslinta šios bendrijos mitybinio tinklo struktūra, nustatyta 80 naujų Europoje mitybinių ryšių tarp bendrijos gamtinių priešų ir jų šeimininkų;
- Nustatyti nauji antropogeninio poveikio bendrijos lizdus įrengiantiems plėviasparniams dėsningumai;
- Nustatyta bendrijos rūšis, kurios santykinis gausumas yra tinkamas miško ekosistemų natūralumo bioindikacijai.

Mokslinė ir praktinė darbo reikšmė

- Gauti nauji duomenys apie bendrijos rūšinę sudėtį ir mitybinio tinklo struktūrą bus naudingi kituose lizdavietyse-gaudyklėse įsikuriančių vabzdžių bendrijos tyrimuose;
- Parengti Šiaurės Europos *Chrysis ignita* rūšių antrininkų komplekso molekulinis ir morfologinis apibūdinimo raktai papildys jau esamus raktus ir tokiu būdu palengvins šių rūšių atskyrimą;
- Atlikta *Chrysis ignita* rūšių antrininkų komplekso filogenijos rekonstrukcija suteiks daugiau žinių apie filogenetinius šios grupės rūšių ryšius ir galės būti panaudota kaip pagrindas tolimesniems vidurūšinių bei tarprūšinių šios grupės skirtumų tyrimams;
- Sukurti ir išbandyti nauji pradmenys bei nustatytos naujos DNR sekos leis naudoti daugiau žymenų ir tokiu būdu patikimiau atlikti plėviasparnių molekulinės taksonomijos tyrimus ir filogenijos rekonstrukciją;
- Rastos reikšmingos bendrijos rodiklių priklausomybės nuo antropogeninių veiksnių pasitarnaus buveinių bioindikacijai ir biologinės įvairovės tyrimams.

Hipotezės

Tiriant antropogeninį poveikį bendrijos rodikliams siekta patikrinti:

- Ar antropogeniniai veiksniai turi įtakos bendrijos rūšių apsigyvenimui ir jų palikuonių gausumui lizdavietyse-gaudyklėse;
- Ar antropogeniniai veiksniai lemia lizdavietyse-gaudyklėse apsigyvenančių plėviasparnių lyginamąjį lervų svorį ir lyčių santykį;
- Ar antropogeninis poveikis mažina lizdavietyse-gaudyklėse apsigyvenančių vabzdžių bendrijos mitybinių ryšių įvairovę.

Ginamieji teiginiai

- Lietuvos miško ir žemės ūkio ekosistemose aptinkama santykinai didelė lizdavietyse-gaudyklėse įsikuriančių vabzdžių rūšių įvairovė, sudaryta iš 4 mitybinių lygmenų ir 5 gildijų: bičių, vapsvų-grobuonių, kleptoparazitų, parazitoidų ir plėšrūnų;

- Bendrijos kleptoparazitų *Chrysis ignita* kompleksą sudaro 15 savarankiškų rūšių antrininkių;
- Tarp bendrijos gamtinių priešų vyrauja rūšys specialistai;
- Visi ištirti skirtingo erdvinio masto antropogeniniai veiksniai daro įtaką bendrijos rodikliams;
- Dalis bendrijos rūšių yra jautrios antropogeniniams veiksniams ir tinka ekosistemų natūralumo bioindikacijai.

Rezultatų pristatymas ir aprobavimas

Tyrimų rezultatai paskelbti 4 moksliniuose straipsniuose ir 3 nacionalinių bei 1 tarptautinės konferencijų tezėse. Disertacijos tema pristatyti 2 žodiniai ir 2 stendiniai pranešimai.

Disertacijos struktūra ir apimtis

Disertaciją sudaro šie skyriai: Sąvokos, Įvadas, Literatūros apžvalga (4 poskyriai), Tyrimų medžiaga ir metodai (4 poskyriai), Rezultatai ir jų aptarimas (3 poskyriai), Išvados, Literatūros sąrašas (211 šaltinių), Publikacijų disertacijos tema sąrašas ir Priedai (8 lentelės). Disertacijos apimtis 162 psl. (iš jų 33 psl. priedų), į ją įeina 7 lentelės ir 22 paveikslai. Disertacijos tekstas parašytas lietuvių kalba, santrauka – anglų kalba.

Padėkos

Nuoširdžiai dėkoju šio mokslinio darbo vadovui doc. dr. Eduardui Budriui už vertingus praktinius ir teorinius patarimus, pagalbą planuojant, atliekant tyrimus bei apdorojant gautus duomenis, ruošiant publikacijas ir disertacijos rankraštį. Padėką reiškiu dr. Villu Soon (Gamtos istorijos muziejus, Tartu, Estija) ir Juho Paukkunen (Suomijos Gamtos istorijos muziejus, Helsinkis, Suomija) už dalijimąsi žiniomis ir kolekcinė auksavapsvių medžiaga bei kitiems straipsnių bendraautoriams. Esu dėkinga Ritai Radzevičiūtei ir dr. Virmantui Stunžėnui už pagalbą įsisavinant molekulinės biologijos metodus bei P. B. Šivickio parazitologijos laboratorijos vadovui habil. dr. Gediminui Valkiūnui už suteiktą

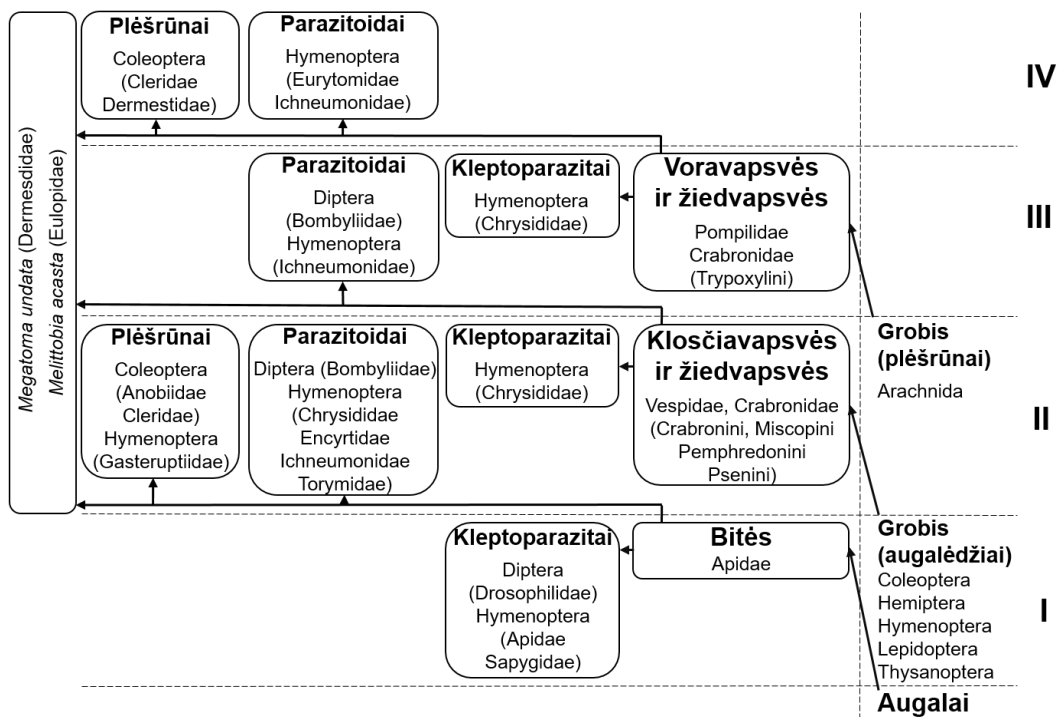
proga naudotis reikalinga įranga. Taip pat padėką reiškiu disertacijos rankraštį vertinusiems recenzentams doc. dr. Kęstučiui Arbačiauskui ir doc. habil. dr. Linui Balčiauskui už naudingas pastabas ir patarimus bei Cheminės ekologijos ir elgsenos laboratorijos darbuotojams už malonią atmosferą darbe. Ypatingai dėkoju šeimai už visokeriopą palaikymą ir tikėjimą manimi.

Tyrimai buvo atlikti naudojantis Gamtos tyrimų atviros prieigos centro įranga ir finansuoti ES 7-osios bendrosios programos SCALES (projekto Nr. 226852), Lietuvos Mokslo tarybos FRAGILEGEN (sutarties Nr. MIP-115/2010), SINANTROPAI (MIP-033/2011) ir KIRTAVIETĖS (MIP-042/2014) projektų.

1. LITERATŪROS APŽVALGA

1.1. Lizdavietėse-gaudyklėse įsikuriančių vabzdžių bendrijos sudėtis

Šiame darbe tiriamų lizdavietėse-gaudyklėse apsigyvenančių vabzdžių mitybinį tinklą sudaro mitybinės sąveikos tarp pavieniui gyvenančių, lizdus įrengiančių plėviasparnių – bičių ir vapsvų, priklausančių 3 mitybiniams lygmenims, – bei jų gamtinių priešų iš 4 mitybinių lygmenų (1 pav., 1, 2 priedai).



1 pav. Lizdavietėse-gaudyklėse apsigyvenančių vabzdžių bendrijos mitybinis tinklas. Romėniškais skaičiais dešinėje pažymėti mitybiniai lygmenys.

1.1.1. Lizdus įrengiantys plėviasparniai

Plėviasparnių būrys (Hymenoptera) – vienas iš 4 didžiųjų vabzdžių būrių (Coleoptera, Lepidoptera, Diptera), jungiantis virš 100000 aprašytų rūšių (Austin, Dowton, 2000; Whitfield, 2000). Būrys skirstomas į 2 pobūrius: Symphyta – liemeniapilvius ir Apocrita – smaugtapilvius. Apocrita pobūrio atstovai pasižymi persmaugimu tarp 1-o ir 2-o pilvelio segmentų plonu ir cilindrišku, kartais itin ilgu kiaušdėčiu (Goulet, Huber, 1993; O’Neill, 2001). Šis pobūris dalijamas į polifiletinę Parasitica grupę, sudarytą tik iš parazitoidų,

ir monofiletinę Aculeata – geluoninių plėviasparnių grupę, kurios dauguma atstovų yra augalėdžiai ar plėšrūnai ir tik santykinai nedidelė dalis parazituoja kitus organizmus (Godfray, 1994). Geluoniniai plėviasparniai pasižymi kiaušdėčio modifikacijomis, kurių dėka vietoje pirminės funkcijos – kiaušinio dėjimo – kiaušdėtis naudojamas tik nuodų suleidimui, o kiaušinis dedamas per pilvinės kiaušdėčio dalies pamate esančią kūno angą. O dauguma Parasitica rūšių jį naudoja tiek kiaušinio dėjimui, tiek šeimininko paralyžiavimui. Dalis Aculeata grupės rūšių yra pavieniui gyvenančios bitės ir vapsvos, kurių patelės, nepriklausomai nuo kitų tų pačių rūšių individų, savo palikuonis savarankiškai aprūpina maistu ir vystymosi vieta – lizdu (O’Neill, 2001).

Lizdo struktūra

Lizdus įrengiančios rūšys suradusios grobį gabena jį į vietą, apsaugotą nuo gamtinių priešų ir nepalankių aplinkos sąlygų (O’Neill, 2001). Tiriamos bendrijos bitės ir vapsvos lizdus įrengia tuščiaviduriuose augalų stiebuose ar negyvoje medienoje esančiose ertmėse (Krombein, 1967; Michener, 2000). Šios ertmės dažniausiai yra ksilofagų vabalų (Coleoptera: Anobiidae, Brentidae, Cerambycidae, Scolytinae) išeinamieji takai (Stokland *et al.*, 2012), tačiau taip pat jos gali atsirasti ir dėl bakterijų, grybų, kitų bestuburių ar stuburinių veiklos bei aplinkos veiksnių (vėjo, lietaus) (Morato, Martins, 2006). Paprastai lizdai linijiniai, sudaryti iš pertvaromis atskirtų cilindriškos formos akelių, kurių kiekvienoje sukauptos maisto atsargos ir kiaušinis (kartais stebimas ir kelių kiaušinių buvimas 1 akelėje, pvz., *Megachile polycaris* Say, 1831 (Hymenoptera: Apidae), *Isodontia mexicana* (Saussure, 1867) (Hymenoptera: Sphecidae) lizduose). Užpildžius akelę grobiu formuojama pertvara, paprastai keliais milimetrais toliau nuo maisto atsargų. Priklausomai nuo rūšies, pertvaras sudaro įvairios medžiagos: molis, smėlis, smulkūs akmenukai, sakai, augalinės dalys, organinės liekanos, voratinkliai, vapsvų ir bičių išskyros (pvz., šilkas) (Krombein, 1967; Budrys *et al.*, 2010). Pagrindinė pertvarų funkcija yra apsaugoti akelėse besivystančius palikuonis nuo kanibalizmo ir užtikrinti pakankamą maisto kiekį kiekvienam iš jų. Be to, pertvaros, kaip ir iš tų pačių

medžiagų suformuotas kamštis lizdo gale, apsaugo palikuonis nuo gamtinių priešų. Kai kurios bičių ir vapsvų rūšys išstis akeles padengia pertvaroms formuoti naudojamomis medžiagomis (pvz., augalų lapų dalimis – *Megachile* Latreille, 1802 (Hymenoptera: Apidae)) (Krombein, 1967). Lizdai įrengiami taip patvariai, kad jų sandara nepakinta per visą palikuonių vystymosi laiką (O'Neill, 2001).

Lyties determinacija

Lizdus ertmėse įrengiančioms bitėms ir vapsvoms, kaip ir visam plėviasparnių būriui, būdinga haplodiploidinė artenotokinė lyties sistema: neapvaisintų kiaušinių (iš jų vystysis haploidiniai patinai) chromosomų skaičius yra dvigubai mažesnis nei apvaisintų (iš pastarųjų – diploidinės patelės) (Werren, 1987; Goulet, Huber, 1993). Pagrindinis šios sistemos privalumas yra galimybė pašalinti iš populiacijos recesyvines letalias mutacijas, kurios haploidiniuose individuose visada pasireiškia, todėl negali būti maskuojamos ir tokiu būdu perduotos kitai kartai (Goulet, Huber, 1993). Kartu plėviasparnių būrys pasižymi lyties determinacija, turinčia didelę įtaką rūpinimosi palikuonimis strategijų ir bendruomeniškumo evoliucijai. Šios savybės dėka apvaisintos patelės geba pačios apspręsti dedamo kiaušinio lytį apvaisindamos jį arba ne.

Anot R. A. Fisher (1930) teorijos, patinų reprodukcinė reikšmė yra lygi patelių reprodukcinei reikšmei, kadangi kiekviena lytis perduoda palikuonims po lygią dalį genetinės medžiagos. Tokiu būdu lyčių santykis populiacijoje turėtų būti 1:1. Tačiau nustatyta, kad dėl plėviasparniams būdingo lytinio dimorfizmo (paprastai patelės stambesnės, patinai smulkesni), patelės deda daugiau neapvaisintų kiaušinių (būsimų patinų). Jų vystymuisi reikalingas mažesnis maisto medžiagų kiekis nei patelėms, tokiu būdu indėlis į abiejų lyčių palikuonis yra išlyginamas (Keller *et al.*, 2001). Tai patvirtina lizdavietyse-gaudyklėse įsikuriančių pavienių klosčiavapsvių (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) lyčių santykių tyrimai: jų metu nustatytos rūšys, kurių populiacijose patinų skaičius buvo reikšmingai didesnis nei patelių, pvz., *Ancistrocerus*

gazella (Panzer, 1798) moteriškos lyties individų rasta 34,4 %, *Discoelius zonalis* (Panzer, 1801) – 30 %, *Symmorphus murarius* (Linnaeus, 1758) – 39,3 % (Nevronytė, 2009). Kita vertus, pastarojo tyrimo metu aptikta ir prieštaraujančių R. A. Fisher (1930) teorijai duomenų, mat dalies rūšių populiacijose vyravo patelės, pvz., *A. trifasciatus* (Müller, 1776) patelės sudarė 56,6 %, *S. bifasciatus* (Linnaeus, 1761) – 57,7 %, *S. debilitatus* (Saussure, 1855) – 77,3 % populiacijos. Tokius lyčių santykio skirtumus tarp plėviasparnių gali lemti vienas ar keli iš šių veiksnių:

- Konkurencija tarp tos pačios rūšies giminingų vyriškos lyties palikuonių. Taip nutinka buveinėje gyvenant tik kelioms negiminingoms tos pačios rūšies linijoms ir / ar kuomet iš tų pačių lizdų išsiritę patinai niekur nesitraukdami laukia pasirodančių patelių. Tokiomis aplinkybėmis giminingi patinai konkuruoja tarpusavyje dėl apvaisinimo galimybės. Esant didelei konkurencijai tarp jų, patelės motinos, dėdamos daugiau apvaisintų kiaušinių, iš kurių išsiritą patelės, mažina konkurenciją tarp savo vyriškos lyties palikuonių (Hamilton, 1967). Šis reiškinys patvirtintas ištyrus lizdavietyse-gaudyklėse apsigyvenančių žiedvapsvių *Trypoxylon malaisei* Gussakovskij, 1932 (Hymenoptera: Crabronidae) lyčių santykio poslinkį (Oku, Nishida, 1999). Šių tyrimų metu nustatyta, kad dėl giminingų patinų konkurencijos patelių populiacijoje padidėjo 30 %. O esant konkurencijai tarp negiminingų patinų, stebimas jų kūno svorio didėjimas, mat patelė motina vystymosi eigoje aprūpina juos didesniu maisto medžiagų kiekiu (Helms, 1994).
- Ištekiai – patelė motina lytį apsprendžia priklausomai nuo buveinėje esančių resursų: didelis kiekis aukštos kokybės maisto medžiagų, lizdų įrengimo vietų ir kitų būtinų išteklių lemia mažą konkurenciją dėl jų bei tokiu būdu nulemia didesnę apvaisintų kiaušinių, iš kurių vystysis reprodukciskai vertingesnės patelės, dėjimą (Charnov, 1979; Ulbrich, Seidelmann, 2001; Royle *et al.*, 2012).
- Lizdo skersmuo – nustatytas ryšys tarp lizdo skersmens ir lyčių santykio populiacijoje: didėjant skersmeniui, patelių dalis taip pat didėja (Krombein, 1967; Goulet, Huber, 1993; O'Neill, 2001). Tai patvirtina ir iš žinomo

skersmens lizdų išaugintos klosčiavapsvės *Ancistrocerus antilope* (Panzer, 1798), *A. trifasciatus*, *Discoelius zonalis* (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae), *Symmorphus allobrogus* (Saussure, 1855), *S. bifasciatus*, *S. crassicornis* (Panzer, 1798), *S. gracilis* (Brullé, 1832), *S. murarius* (Nevronytė, 2009).

- Akelės padėtis lizde – dažniausiai į vidines akeles dedami apvaisinti, į išorines – neapvaisinti kiaušiniai. Patinų vystymasis trunka viena ar keliomis dienomis trumpiau nei patelių, todėl iš išorinių akelių išsiritę patinai gali palikti lizdą netrukdydami lėčiau besivystančių moteriškos lyties palikuonių (Krombein, 1967; Michener, 2000).
- Generacija – rūšių, pasižyminčių keliomis generacijomis per metus, pavasarinėje generacijoje stebimas didesnis patelių, vasarinėje – patinų gausumas (Krombein, 1967).
- Parazitizmo dažnis – didėjant parazitizmo dažniui didėja patinų dalis populiacijoje. Tai aiškinama tuo, jog dėl patelėms reikalingo didesnio maisto atsargų kiekio jų akelės ilgiau pildomos (Danforth, Visscher, 1993; Ulbrich, Seidelmann, 2001). Parazitavimo tikimybė didėja ilgiau esant atviroms akelėms, kas pastebėta tiriant bitės *Calliopsis pugionis* Cockerell, 1925 (Hymenoptera: Apidae) lyčių santykį, priklausantį nuo jos kleptoparazito *Holcopasites ruthae* Cooper, 1991 (Hymenoptera: Apidae) parazitizmo intensyvumo (Danforth, Visscher, 1993).
- Apvaisinimas – dėl patinų trūkumo neapvaisintos / nesėkmingai apvaisintos / išsikvojusios spermą patelės deda tik neapvaisintus kiaušinius, iš kurių vystosi patinai, todėl kitoje kartoje šis jų trūkumas kompensuojamas ir patelės vėl deda daugiau apvaisintų kiaušinių – būsimų patelių (West *et al.*, 1998).

Plėviasparnių patelių vystymasis iš apvaisintų kiaušinių, patinų – iš neapvaisintų yra apsprendžiamas genetinio mechanizmo, vadinamojo vieno lokuso komplementariojo lyties nustatymo („single locus complementary sex determination“ (*sl-CSD*)) (Beukeboom, 2001). Jo veikimas pasireiškia tuo, kad

iš apvaisintų diploidinių kiaušinių dėl lytį apsprendžiančio geno polimorfinio alelio heterozigotiškumo vystosi patelės, o iš neapvaisintų kiaušinių – homozigotiški pagal šį geną patinai. Tačiau įvaisos (inbrydingo) populiacijoje atveju didėja tikimybė, kad ir diploidiniai individai, kurie turėtų tapti patelėmis, bus pagal lytį apsprendžiantį geną homozigotiški ir vystysis kaip diploidiniai patinai (Butcher *et al.*, 2000; Boer *et al.*, 2008). Paprastai stebima vieno lytį apsprendžiančio lokuso kintamumo įtaka (Wilgenburg *et al.*, 2006), nors pasitaiko ir kelių lokusų variantų (Boer *et al.*, 2008). Iš diploidinių kiaušinių išsiritę homozigotiniai patinai pasižymi mažu gyvybingumu ir nevaisingumu, dėl ko jų genai nėra perduodami palikuonims. Šitokia genų eliminacija iš populiacijos mažina genetinę populiacijos įvairovę (Beukeboom, 2001; Boer *et al.*, 2008). Tai įrodyta ištyrus vyčio *Venturia canescens* (Gravenhorst, 1829) (Hymenoptera: Ichneumonidae) populiacijas, kuomet rasta teigiama koreliacija tarp didesnės diploidinių patinų dalies ir mažesnės genetinės įvairovės (Collet *et al.*, 2016). Kita vertus, pasitaiko ir išimčių, kuomet diploidiniai homozigotiniai patinai pasižymi didesniu gyvybingumu ir vaisingumu lyginant su haploidiniais patiniais (Cowan, Stahlhut, 2004; Stahlhut, Cowan, 2004).

Kūno svoris

Su plėviasparnių lytimi taip pat ženkliai susijęs ir kitas rodiklis – svoris: paprastai patelės pasižymi didesniu, patinai – mažesniu svoriu. Svoris taip pat teigiamai susijęs su vystymosi eigoje suvartotų maisto medžiagų, suneštų patelės motinos, kiekiu, kuris yra pagrindinis tėvinių formų indėlio į palikuonis vertinimo rodiklis (Helms, 1994): ištyrus pavienių klosčiavapsvių (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) lizdų akelių turinį nustatyta, kad abiejų lyčių priešlėliukių svoriai buvo patikimai tiesiogiai proporcingi į akeles prinešto grobio svoriams, pvz., *Symmorphus allobrogus* į akeles su moteriškos lyties palikuonimis prinešė 35 %, *S. murarius* – 41,8 % daugiau grobio nei į akeles su besivystančiais patiniais, dėl to priešlėliukės stadijos patinai buvo lengvesni už pateles: *S. allobrogus* vyriškos lyties lervos svėrė 40,4 %, *S. murarius* – 48,8 % mažiau nei moteriškos lyties lervos (Nevronytė, 2009).

Didesnis kūno svoris (atitinkamai ir kūno dydis) didina individo išgyvenamumą ir dauginimosi sėkmę. Gebėdami geriau apginti teritoriją ir patelę, didesnio svorio ir dydžio patinai sėkmingiau dauginasi (O'Neill, 2001), pvz., ištyrus pavieniui gyvenančią bitę *Anthidium septemspinorum* Lepeletier, 1841 nustatyta, kad stambiausi šios rūšies patinai per 10 min laiko tarpą sugeba dvigubai daugiau kartų kopuliuoti lyginant su smulkiausiaisiais tos pačios rūšies patiniais (Sugiura, 1994). O stambios patelės produkuoja ne tik didesnio svorio palikuonis, bet ir daugiau patelių, pvz., stambesnės bitės *Osmia rufa* (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Apidae) patelės per tą patį laiko vienetą sugeba surinkti tokį maisto medžiagų kiekį, kurio užtektų patelės vystymuisi, tuo tarpu smulkios patelės spėja maistu aprūpinti tik patino akelę. Patelių skaičiaus ir jų svorio mažėjimas mažina reprodukcinį ateinančių kartų potencialą, kas lemia mažėjantį populiacijos dydį ir didelę išnykimo galimybę (Ulbrich, Seidelmann, 2001).

Kūno dydis taip pat svarbus ne tik dauginimesi, bet ir maisto palikuonims paieškose: tiriant hipotezę, anot kurios oligolektinės bitės (Hymenoptera: Apidae) linkusios įveikti didesnę atstumą nei polilektinės, nes jų maisto objektų yra palyginti mažiau ir jie labiau išsibarstę, skirtumų nepastebėta (Gathmann, Tschardtke, 2002), tačiau paaiškėjo, kad svarbiausias veiksnys, teigiamai susijęs ne tik su maisto paieškų atstumu, bet ir su paieškų trukme, yra kūno dydis (Gathmann, Tschardtke, 2002; Zurbuchen *et al.*, 2010). Ryšys tarp kūno dydžio ir maisto paieškų laiko aptiktas ir tarp kitų šeimų atstovų: tiriant Indonezijoje vikšrus medžiojančias klosčiavapsves *Rhynchium haemorrhoidale umeroatrum* Gusentleitner, 1991 (Hymenoptera: Vespidae) pasirodė, kad jos, stambiausios iš tyrimo metu stebėtų rūšių, pasižymėjo ilgiausia maisto paieškų trukme. Vadinasi, stambesnės rūšys geba įveikti didesnius atstumus, skiriančius lizdų įrengimo ir maisto išteklių gausias vietas (Klein *et al.*, 2004).

Vystymosi ciklas

Būdamos plėviasparniais, bendrijos lizdus įrengiančios bitės ir vapsvos pasižymi pilnos metamorfozės vystymusi, kuriam iki virtimo suaugėliu būdingas juvenilinių – kiaušinio, lervinių ir lėliukės – stadijų perėjimas

(Krombein, 1967; Goulet, Huber, 1993; Michener, 2000; O'Neill, 2001). Iš viso suaugusi Aculeata grupės patelė vidutiniškai padeda apie 15 pailgų, lengvai lenktų balsvos spalvos kiaušinių (O'Neill, 2001), bičių dedamų ant maisto atsargų (Michener, 2000), vapsvų tvirtinamų prie grobio (Pompilidae) arba akelės sienelės (Vespidae) (Krombein, 1967; O'Neill, 2001). Iš kiaušinio išsiritusi lerva misdama neriasi 4–5 kartus. Lervos aklos, bekojės, su mažomis antenomis ar be jų, tačiau visada su išsivysčiusiu burnos aparatu (Goulet, Huber, 1993; O'Neill, 2001). Baigusios maitintis paskutinio ūgio lervos kūnas putlus, su ryškiais žiediniais skerspjūviais, ribos tarp kūno segmentų silpnai išreikštos, integumentas skaidrus ir blizgantis, pro jį matoma trachėjinė sistema ir dažnai oenocitai – sekrecinės ląstelės, randamos po epidermiu lervos pilvelio segmentuose. Po mekonijaus išskyrimo ir kokono susukimo lervos kūnas suglemba (išskyrus *Euodynerus* Dalla Torre, 1904 (Vespidae) genties atstovų), suplokštėja, atskirtis tarp segmentų išryškėja, integumentas tampa blausus, matinis, dažnai smulkiai raukšlėtas – ši lervos stadija vadinama priešlėliuke. Ji įeina į diapauzę – būseną, kurios metu vystymasis yra slopinamas. Paprastai diapauzė trunka nuo rudens iki pavasario, kai kurių bičių atveju – ir ilgiau (Krombein, 1967). Po diapauzės priešlėliukės kūnas išsipučia, persitvarko organai, tamsėja akių užpakaliniai kraštai ir po išsinėrimo pasirodo lėliukė, kuri morfologiškai panaši į suaugėlį, tačiau dar nėra įgijusi skiriamųjų taksonominių požymių. Lėliukei vystantis pigmentuojasi ir sklerotizuoja integumentas, tamsėja akys. Praėjus kelioms dienoms po visiškos kūno pigmentacijos paskutinį kartą išsinėrusi lėliukė virsta suaugusiu vabzdžiu. Sutvirtėjus integumentui ir išsitiesus sparnams, suaugėlis palieka lizdą ir leidžiasi į mitybinių augalų paieškas, ant kurių poruojasi bei maitinasi (Krombein, 1967).

Mityba

Pagrindinis suaugusių bičių ir vapsvų energijos šaltinis yra nektare esantys angliavandeniai, nors kai kurių rūšių vapsvos papildomai jų gauna kartu su lipčiumi (saldžiomis straubliuočių (Hemiptera) išskyromis) ar augalų sultimis. Nedidelis kiekis amino rūgščių, esantis nektare, yra panaudojamas azoto

apykaitoje. Be nektaro, kartais stebimas apvaisintų vapsvų patelių (pvz., *Anoplius* Dufour, 1834 (Pompilidae), *Diodontus* Curtis, 1834, *Oxybelus* Latreille, 1796, *Pemphredon* Latreille, 1796 (Crabronidae)) maitinimasis kitų nariuotakojų hemolimfa, o bičių – žiedadulkėmis (Michener, 2000; O’Neill, 2001).

Bičių ir vapsvų lervų vystymuisi būtinas baltymingas maistas. Žiedadulkės – pagrindinis bičių lervų baltymų, mineralinių medžiagų ir vitaminų šaltinis. Paprastai jos maišomos su nektaru (Michener, 2000), nors kai kurios rūšys (pvz., *Ctenoplectra cornuta* Gribodo, 1891 (Apidae)) vietoj jo naudoja augalų aliejus (Rozen, 2010). Priklausomai nuo rūšies, bičių akelėse sukauptos maisto atsargos būna įvairios formos (Michener, 2000; O’Neill, 2001), pvz., *Hylaeus* Fabricius, 1793 ir *Colletes* Latreille, 1802 genčių atstovų dėl santykinai nedidelės dalies žiedadulkių maisto atsargos dedamos į akelę skystos konsistencijos, *Anthophora* Latreille, 1803, *Megachile* dėl didesnės žiedadulkių dalies – kietesnės, bet pakankamai skystos akelės formai įgauti. O *Halictus* Latreille, 1804 genties bičių dėl didžiausios žiedadulkių dalies maisto atsargos yra kietos konsistencijos ir įgavusios rutulio / suspausto rutulio formą.

Vapsvų lervos baltymų gauna iš patelės motinos sumedžiotų nariuotakojų. Tam, kad būtų užtikrintas lengvas grobio gabenimas bei saugus ir šviežias maistas palikuonims, aptiktas grobis paralyžiuojamas paprastai geliant į pilvinę pusę ar membranines sritis šalia kojų pamatų. Nuodai leidžia greitai pavergti auką ir paversti ją gyvu, bet nejudriu organizmu, negalinčiu pakenkti gležnomis juvenilinėms stadijoms. Grobis gabenamas į lizdą naudojant mandibules, kojas ir / ar kiaušdėtį. Dauguma voravapsvių (Pompilidae) ir klosčiavapsvių (Vespidae) nevisiškai paralyžiuoja grobį, dėl ko jo apytakos ir virškinimo sistemos tęsia veiklą, tad grobis gali išsituštinti ir, laiku nesuvartotas, net virsti lėliuke. Grobio skaičius, tiekiamas kiekvienai lervai, priklauso nuo vapsvos rūšies ir svyruoja nuo vieno iki keliasdešimties vienetų (O’Neill, 2001).

Bendrijos taksonominė sudėtis Europoje

Anot surinktų duomenų iš lizdavičių-gaudyklių (1 priedas), Europoje lizdus ertmėse įrengiantys plėviasparniai priklauso kosmopolitinėms bičių (Apidae), žiedvapsvių (Crabronidae), smiltvapsvių (Sphecidae), voravapsvių (Pompilidae) ir klosčiavapsvių (Vespidae) šeimoms.

Apidae (Hymenoptera: Apoidea) – bičių šeima, kurioje aprašyta apie 16500 rūšių (Michener, 2000). Tai paprastai tvirti ir plaukuoti (išskyrus *Hylaeus*, *Nomada Scopoli*, 1770 gentis) 1-o mitybinio lygmens atstovai, savo palikuonis maitinantys žiedadulkių ir nektaro mišiniu. Žiedadulkės renkamos naudojant specializuotas struktūras – plaukelių šepetėlius ant užpakalinių kojų (*Colletes*), pilvelio sternitų (*Megachile*) ar propodeumo šonų (*Andrena Fabricius*, 1775), tačiau kai kurios rūšys (pvz., *Hylaeus*) šių struktūrų neturi ir žiedadulkes kartu su nektaru gabena gurklyje (Goulet, Huber, 1993; Michener, 2000). Pagal žiedadulkes, rastas šių plėviasparnių lizduose, įrengtuose Europoje kabintose lizdavičių-gaudyklėse, bičių mitybiniai augalai priklauso amarilinių (Amaryllidaceae), graižaziedžių (Asteraceae), agurklinių (Boraginaceae), kryžmažiedžių (Brassicaceae), katilėlinių (Campanulaceae), ankštinių (Fabaceae), nakvišinių (Onagraceae), vėdryninių (Ranunculaceae) ir razetinių (Resedaceae) šeimoms (1 priedas). Pagal mitybinių augalų pasirinkimą bitės skirstomos į polilektines – žiedadulkes renkančias iš įvairių tarpusavyje negiminingų augalų rūšių (pvz., *Osmia rufa* (Gathmann, Tscharntke, 2002)), oligolektines – besispecializuojančias ties konkrečiu augalų taksonu (pvz., *Chelostoma rapunculi* (Lepelletier, 1841), *Megachile lapponica* Thomson, 1872 (Gathmann, Tscharntke, 2002)) bei monolektines – rūšis, besimaitinančias tik viena augalų rūšimi, nors aplinkoje yra kitų giminingų jai augalų (Michener, 2000).

Bitės lizdus įrengia dirvoje, augalų stiebuose, medienos ertmėse, po akmenimis, lapais, sraigčių kriauklėse arba tvirtina prie įvairių paviršių (akmenų, augalų, pastatų), bendruomeninių rūšių sudėtingos sandaros lizdai taip pat aptinkami graužikų urvuose ir paukščių lizduose. Priklausomai nuo genties,

lizdų įrengimui bitės naudoja įvairias medžiagas: molį, sakus (*Anthidiellum* Cockerell, 1904, *Heriades* Spinola, 1808), augalinės kilmės dalis – lapus (*Megachile*, *Osmia* Panzer, 1806), pūkus (*Anthidium* Fabricius, 1804), organines liekanas, smulkius akmenukus. Dalis bičių rūšių formuoja ištais akeles naudodamos lapų dalis (*Megachile*) ar liaukines išskyras (*Colletes*), atsparias vandeniui ir apsaugančias palikuonis nuo patogenų (Krombein, 1967; Атанасов и др., 1981; Goulet, Huber, 1993).

Dauguma bičių rūšių pasižymi keliomis generacijomis per metus ir žiemoja priešlėliukės stadijos. Kita vertus, *Osmia* genties atstovai žiemoja kaip suaugusios apvaisintos patelės bei kartu su nedidele kitų bičių rūšių grupe pasižymi viena generacija per metus (Krombein, 1967).

Bičių šeimai būdingas platus gyvenimo būdų spektras: jai priklauso tiek pavieniui gyvenančios, tiek agregacijas kuriančios (kelios patelės tame pačiame lizde įrenginėja atskiras akeles), tiek bendruomeninės rūšys (Goulet, Huber, 1993). Į šeimą įeina augalėdės ir kleptoparazitinės bitės (Michener, 2000).

Anot Europoje atliktų tyrimų, lizdavietyse-gaudyklėse lizdus įrengia *Anthophora* (1 rūšis), *Chalicodoma* Lepeletier, 1841 (2 rūšys), *Chelostoma* Latreille, 1809 (3 rūšys), *Colletes* (1 rūšis), *Heriades* (2 rūšys), *Hylaeus* (14 rūšių), *Hoplitis* Klug, 1807 (4 rūšys), *Megachile* (7 rūšys), *Osmia* (10 rūšių) ir *Pseudoanthidium* Friese, 1898 (1 rūšis) genčių atstovai (1 priedas).

Crabronidae (Hymenoptera: Apoidea) – žiedvapsvių šeima, pasižyminti smulkiomis ir retai 10 mm dydį siekiančiomis rūšimis (Goulet, Huber, 1993; O'Neill, 2001). Žiedvapsvės lizdus įrengia tuščiaviduriuose augalų stiebuose, medienoje ir jos ertmėse, dirvoje, plyšiuose (Tormos *et al.*, 1996, 2005). Šios šeimos atstovai priklauso 2-am ir 3-am mitybiniam lygmenims, jų palikuonims būdingas platus mitybinis spektras, į kurį įeina vorai (Arachnida) ir virš 12 vabzdžių būrių (Bohart, Menke, 1976). Pagal Europoje lizdavietyse-gaudyklėse rastas grobio liekanas, šios šeimos Crabronini ir Miscophini (Crabroninae) tribų žiedvapsvės medžioja dvisparnių (Diptera), šiengraužių (Psocoptera), straubliuočių (Hemiptera) būrių atstovus, Trypoxylini tribos

(Craboninae) rūšys gaudo vorus (Arachnida), o Pemphredonini ir Psenini (Pemphredoninae) – blakes (Hemiptera: Heteroptera) ir tripsus (Thysanoptera) (1 priedas).

Priklausomai nuo substrato, žiedvapsvių lizdai linijiniai (augalų stiebuose) arba šakoti (dirvoje) (Tormos *et al.*, 1996, 2005), jų akelės atskirtos pertvaromis iš organinių liekanų (*Diodontus*), sakų (*Passaloecus* Shuckard, 1837), molio ar grunto (*Trypoxylon* Latreille, 1796), tačiau kai kurios akelių neformuoja, pvz., *Tracheliodes amu* Pate, 1942 rūšies lizduose pertvaras atstoja palikuonims sukauptas grobis. *Diodontus* – vienintelės žiedvapsvės, lizdo akeles išklojančios plona, pusiau skaidria membrana, kuri susidaro sustingus šių vapsvų liaukinėms išskyroms. Žiedvapsvių kokonai pasižymi didele morfologine įvairove: kiaušinio formos (*Solierella* Spinola, 1851) arba cilindriški, su smailėjančiais (*Trypoxylon*) ar užapvalintais (*Diodontus*) galais, pusiau skaidrūs (*Rhopalum* Stephens, 1829), baltos (*Diodontus*) ar rudos (*Trypoxylon*) spalvų. Kartais kokonai pinami tarp šilko gijų įterpiant smulkius akmenukus ir molį (*Solierella*, *Pison* Jurine, 1808) (Krombein, 1967).

Šeimą sudaro pavieniui gyvenančios ir bendruomeninės rūšys (Goulet, Huber, 1993; O'Neill, 2001), dauguma jų yra plėšrūnai, tačiau dalis (pvz., *Nysson* Latreille, 1802) pasižymi kleptoparazitiniu gyvenimo būdu (Wcislo, 1987).

Europoje lizdavietais-gaudyklėmis apsigyvena žiedvapsvės iš *Crossocerus* Lepeletier & Brullé, 1835 (8 rūšys), *Ectemnius* Dahlbom, 1845 (1 rūšis), *Nitela* Latreille, 1809 (3 rūšys), *Passaloecus* (9 rūšys), *Pemphredon* (6 rūšys), *Psenulus* Kohl, 1897 (5 rūšys), *Rhopalum* (2 rūšys), *Solierella* (1 rūšis), *Spilomena* Shuckard, 1838 (3 rūšys), *Stigmus* Panzer, 1804 (2 rūšys) ir *Trypoxylon* (6 rūšys) genčių (1 priedas).

Sphecidae (Hymenoptera: Apoidea) – smiltvapsvių šeima, apjungianti 660 nuo vidutinio iki stambaus (52 mm) kūno dydžio rūšių. Šios 2-am ir 3-am mitybiniam lygmenim priklausančios šeimos atstovai lizdus įrengia molyje, dirvoje, tuščiaviduriuose žolinių augalų stiebuose, medienos ertmėse. Akelių

formavimui naudojamos augalinės kilmės medžiagos (*Isodontia* Patton, 1880), sakai (*Podium* Fabricius, 1804). Palikuonys maitinami vorais (Arachnida), tiesiasparniais (Orthoptera: Acrididae, Gryllidae, Tettigoniidae), drugiais (Lepidoptera), pjūkleliais (Hymenoptera: Tenthredinoidea) bei tarakongyvių būrio atstovais (Dictyoptera: Blattodea, Mandotea, Phasmatodea) (Bohart, Menke, 1976). Kartais pertvaros tarp akelių neformuojamos (*Isodontia*), dėl ko lervos, besivystydamos viena šalia kitos, minta tuo pačiu grobiu, tačiau kanibalizmu nepasižymi. Priešlėliukių kokonai blizgantys, rudos spalvos, cilindriški, smailėjantys į abu galus, vienasluoksniai (*Podium*) ar dvisluoksniai (*Isodontia*).

Šeimoje randama tiek pavieniui gyvenančių, tiek bendruomeninių rūšių, plėšrūnų ir ektoparazitoidų (Goulet, Huber, 1993).

Iki šiol Europoje lizdavietyse-gaudyklėse tik kartą aptiktas Sphecidae šeimos atstovas, priklausantis *Isodontia mexicana* rūšiai (1 priedas).

Pompilidae (Hymenoptera: Vespoidea) – voravapsvių šeima, kurioje aprašyta apie 4200 rūšių su didžiausia įvairove tropikuose. Paprastai šios 3-am mitybiniam lygmeniui priklausančios šeimos palikuonys minta Araneae būrio vorais, kitų Arachnida būrių atstovai šios šeimos grobiu būna itin retai (Goulet, Huber, 1993; Archer, 1998; O'Neill, 2001), ką patvirtina ir Europoje lizdavietyse-gaudyklėse aptiktuose voravapsvių lizduose rastos grobio liekanos (1 priedas). Prisitaikiusios prie grobio gyvenimo būdo, šios vapsvos didžiąją suaugusio vabzdžio gyvenimo dalį praleidžia bėgiodamos, trumpus skrydžius atlikdamos tik kliūčių įveikimui. Sumedžioto ir paralyžiuoto grobio gabenimas taip pat vyksta žeme, kas yra unikalumu tarp kitų, grobį skraidinančių, vapsvų. Įvairiu laipsniu paralyžiuoti vorai gabenami naudojantis mandibulėmis, tempiami priešakyje (*Pompilus cinereus* (Fabricius, 1775)) ar atbulomis (dauguma kitų Pompilinae pošeimio atstovų) (Day, 1988). Dalis šeimos rūšių transportavimo ir sandėliavimo palengvinimo tikslais pašalina visas ar dalį grobio kojų (pvz., *Auplopus* Spinola, 1845) (Krombein, 1967). Kai kurios voravapsvės pradeda rūpintis maisto atsargomis savo palikuonims dar prieš

lizdo įrengimą, kuris formuojamas tuščiaviduriuose augalų stiebuose, medienos ertmėse (*Dipogon* Fox, 1897), įvairių substratų plyšiuose (*Agenioideus* Ashmead, 1902, *Anoplochares* Banks, 1939, *Anoplius*), nors dauguma Pompilinae pošeimio rūšių lizdus rausia dirvoje (Day, 1988; Vander Wall, 1990). Lizdų akelių formavimui naudojamos organinės liekanos (*Dipogon*), molis (*Auplopus*) (Krombein, 1967).

Voravapsvės kiaušinių tvirtina prie grobio (Day, 1988; Archer, 1998; O'Neill, 2001), kuris į akelę paprastai dedamas po 1 vienetą (Krombein, 1967), todėl svarbiausia sąlyga grobiui yra dydis, o ne sisteminė priklausomybė, dėl ko dauguma voravapsvių rūšių priskiriamos generalistams (Evans, Yoshimoto, 1962; Archer, 1998). Po kelių dienų iš kiaušinio išsiritusi lerva siurbia voro hemolimfą iki visiško jo suvartojimo, po ko supynusi rudos spalvos šilkinį kokoną žiemoja jame priešlėliukės stadijos, nors yra stebėtas ir suaugusių apvaisintų *Anoplius viaticus* (Linnaeus, 1758) (Day, 1988), *Priocnemis* Schioedte, 1837 (Pompilidae) (O'Neill, 2001) patelių žiemojimas. Dauguma voravapsvių rūšių pasižymi keliomis generacijomis per metus (Day, 1988).

Visos voravapsvės gyvena pavieniui, dauguma jų yra plėšrūnai, tačiau nedidelė dalis (pvz., Ceropalinae pošeimis) yra kitų voravapsvių kleptoparazitai ir vorų parazitoidai (Атанасов и др., 1981; Shimizu, Wahis, 2007).

Europoje lizdavietėse-gaudyklėse apsigyvena *Agenioideus* (1 rūšis), *Anoplius* (1 rūšis), *Auplopus* (1 rūšis) ir *Dipogon* (4 rūšys) genčių atstovai (1 priedas).

Vespidae (Hymenoptera: Vespoidea) – klosčiavapsvių šeima su 4000 aprašytų rūšių, kurių didžiausia įvairovė aptinkama tropikuose (Goulet, Huber, 1993). Šios šeimos palikuonys priklauso 2-am mitybiniui lygmeniui ir minta drugių vikšrais (Lepidoptera) (Goulet, Huber, 1993) bei vabalų (Coleoptera) ir pjūklelių (Hymenoptera: Tenthredinoidea) lervomis (Krombein, 1967; Goulet, Huber, 1993; Archer, 1998; O'Neill, 2001). Dažnai klosčiavapsvių sukeltas grobio paralyžius būna nestiprus, tad grobis iki jo suvartojimo įgalus išsytuštinti ir judinti galūnes, o retais atvejais – pasiekti suaugėlio stadiją (Krombein, 1967).

Kiaušinis į akelę dedamas prieš pripildant ją grobiu, kabinamas prie sienelės plona kelių milimetrų ilgio gija. Grobio akelėje būna nuo vieno iki keliasdešimties vienetų, dažniausiai šis kiekis priklauso ne vien nuo medžiojamo grobio, bet ir nuo laiko išteklių, mat akelė privalo būti užpildyta iki lervos išsiritimo iš jau padėto kiaušinio. Lervos, prieš virsdamos priešlėliukėmis, pina plonus, pusiau permatomus rusvos spalvos kokonus. Priklausomai nuo rūšių geografinio pasiskirstymo, skiriasi iš jų susiformavusių lėliukių vystymosi laikas, pvz., Holarktinėje zoogeografinėje srityje aptinkamų klosčiavapsvių lėliukės vystosi trumpiau (pvz., *Ancistrocerus catskill* (Saussure, 1853) vystosi 9 paras), o Neotropinėje ir Australinėje – ilgiau (pvz., *Pachodynerus erynnis* (Lepelletier, 1841) – 20–22 paras). Dauguma šeimos rūšių pasižymi keliomis generacijomis per metus (Krombein, 1967).

Šeimą sudaro tiek pavieniui gyvenančios, tiek bendruomeninės rūšys (Hunt *et al.*, 1982). Dauguma jų yra plėšrūnai, nors kelios rūšys parazituoja kitas klosčiavapsves (Goulet, Huber, 1993).

Trys ketvirtadaliai (3000 rūšių) Vespidae rūšių priskiriami pavienių klosčiavapsvių pošeimiiui (Eumeninae), pasižyminčiam pavieniui gyvenančiomis rūšimis, nors pasitaiko ir pusiau bendruomeninio gyvenimo būdo atvejų. Šios vapsvos lizdus įrengia dirvoje, negyvos medienos ertmėse, molyje naudodamos gruntą (Archer, 1998), augalines dalis (asmeniniai stebėjimai, neskelbti duomenys), molį (*Ancistrocerus sikhimensis* Bingham, 1898), iš kurio kartais formuojamos ištisos akelės (*Eumenes* Latreille, 1802) (Boesi *et al.*, 2005). Europoje lizdavietyse-gaudyklėse rastuose pavienių klosčiavapsvių lizduose aptiktos grobio liekanos, priklausančios vabalų (Coleoptera: Chrysomelidae, Curculionidae) ir drugių (Lepidoptera: Crambidae, Gelechiidae, Gracillariidae, Incurvariidae, Noctuidae, Tortricidae) šeimų atstovams (1 priedas).

Europoje lizdavietyse-gaudyklėse lizdus įrengia *Alastor* Lepelletier, 1841 (2 rūšys), *Allodynerus* Bluethen, 1938 (2 rūšys), *Ancistrocerus* Wesmael, 1836 (9 rūšys), *Discoelius* Latreille, 1809 (2 rūšys), *Eumenes* (1 rūšis), *Euodynerus* (5 rūšys), *Gymnomerus* Bluethen, 1938 (1 rūšis), *Leptochilus* Saussure, 1853

(1 rūšis), *Microdynerus* Thomson, 1874 (2 rūšys), *Symmorphus* Wesmael, 1836 (9 rūšys), *Syneuodynerus* Bluethen, 1951 (1 rūšis) ir *Stenodynerus* Saussure, 1863 (3 rūšys) genčių atstovai (1 priedas).

1.1.2. Gamtiniai priešai

Bendrijos lizdus įrengiančių bičių ir vapsvų gamtiniai priešai skiriami į plėšrūnų, parazitoidų, kleptoparazitų bei parazitų grupes. Anot Europoje surinktų duomenų (2 priedas), lizdavietyse-gaudyklėse apsigyvenančių plėviasparnių gamtiniai priešai priklauso vabalų (Coleoptera), dvisparnių (Diptera) ir plėviasparnių (Hymenoptera) vabzdžių būriams bei, remiantis kelių stebėjimų duomenimis, erkių infraklasei (Chelicerata: Arachnida: Acari).

Santykiai tarp gamtinių priešų ir jų grobio / šeimininkų – ilgo koevoliucinio proceso rezultatas. Suaugusios bendrijos bitės ir vapsvos yra prisitaikiusios nuo gamtinių priešų gintis tvirtu egzoskeletu ir mandibulėmis, įspėjamosiomis kutikulės spalvomis, geluonimi (O'Neill, 2001), o viena iš pagrindinių jų palikuonių apsaugų yra patelių motinų įrengti lizdai. Jiems įrengti parenkamos kiek įmanoma sunkiau pastebimos (Bohart, Menke, 1976) ir nepatrauklios (pvz., spygliuoti, nuodingi augalai (Krombein, 1967)) vietos. Lizdų kamščiai ir pertvaros, o kartais – ir išsivienėję iš kietų medžiagų suformuotos akeles bei į lervų kokonus įpinti akmenukai apsunkina gamtinių priešų patekimą į jį. Dažnai baigdamas lizdą vapsvos kaip dar vieną kliūtį formuoja papildomas pertvaras, tokiu būdu sudarydamos tuščias, prieanginėmis vadinamas, akeles (Krombein, 1967), kurios kartais užpildomos negyva organika – pvz., žuvusiomis skruzdėlėmis (*Deuteragenia ossarium* Ohl, 2014 (Pompilidae)) (Staab *et al.*, 2014). Tarp bendrijos rūšių taip pat stebimas lizdo saugojimas ir gamtinių priešų baidymas (dalis *Oxybelus* (Crabronidae)), lizdo angos uždarymas kamščiu prieš kiekvieną išskridimą ir patinų lizdo angos blokavimas patelėms medžiojant (dalis *Trypoxylon*, (Pompilidae)) (Krombein, 1967; Bohart, Menke, 1976). Pastebėjusios gamtinio priešo kiaušinių lizde, patelės motinos arba jį pašalina / sunaikina, arba apleidžia lizdą (O'Neill, 2001).

Gamtiniai priešai atitinkamai prisitaikę prie savo šeimininkų / grobio. Tai ypač būdinga gausiausioms bendrijos gamtinių priešų grupėms – parazitoidams ir kleptoparazitams. Jie, būdami specifiškesni šeimininkams nei plėšrūnai savo grobiui (Price *et al.*, 2011), pasižymi didele ekologinių ir fiziologinių prisitaikymų prie šeimininkų įvairove (Bonet, 2002), pvz., parazituojančių rūšių gausumas ir paplitimas teigiamai koreliuoja su jų šeimininkų gausumu ir paplitimu (Wcislo, 1987), parazitoidų ir kleptoparazitų skraidymo laikas suderintas su jų šeimininkų išsiritimo ir kiaušinių dėjimo laiku (Thorp *et al.*, 1983), paprastai sutampa ir parazituojančio vabzdžio bei jo šeimininko generacijų skaičius (Krombein, 1967). Parazitoidai ir kleptoparazitai yra prisitaikę ir morfologiškai, pvz., dauguma auksavapsvių, kurių šeimininkai yra aktyvūs ir gebantys apginti savo lizdus, turi kelis nelanksčius, smarkiai sklerotizuotus pilvelio tergitus bei įgaubtą ventralinį jo paviršių. Tokia pilvelio sandara leidžia pavojui iškilus susisukti taip pridengiant neapsaugotas tarpsegmentines membranas (Kimsey, Bohart, 1990; Wiśniowski, 2015).

Anot Europoje atliktų tyrimų duomenų, lizdavietyse-gaudyklėse parazitizmo dažnis svyruoja nuo 2 % (Gathmann *et al.*, 1994) iki 18,4 % (Fabian *et al.*, 2013). Nustatyta, kad jis priklauso ne tik nuo šeimininkų gausumo (kuo daugiau šeimininkų – tuo daugiau gamtinių priešų užimtų akelių) (Wcislo, 1987; Kruess, Tschardt, 2002), bet ir nuo kraštovaizdžio bei buveinių charakteristikų (žiūrėti 3.3. poskyrį „Antropogeninių veiksnių įtaka lizdavičių-gaudyklių vabzdžių bendrijos rodikliams Lietuvoje“ 95 psl.).

Plėšrūnai

Lizdus negyvos medienos ertmėse įrengiančių suaugusių bičių ir vapsvų plėšrūnų kategorijai priklauso kiti plėviasparniai, plėšriamūsės (Diptera: Asilidae), skruzdžių liūtai (Neuroptera: Myrmeleontidae), žygiai (Coleoptera: Carabidae) ir krabvorai (Araneae: Thomisidae), taip pat driežai, šikšnosparniai, graužikai ir paukščiai. Juvenilinėmis stadijomis minta skruzdėlės (Hymenoptera: Formicidae) ir vabalai (Coleoptera) (Day, 1988; Linsenmaier,

1997; O'Neill, 2001; Saghaei *et al.*, 2010). Pastarųjų atstovai (Anobiidae, Cleridae, Dermestidae) rasti ir Europoje kabintose lizdavietyse-gaudyklėse:

Anobiidae (Coleoptera: Bostrichoidea) – skaptukų šeima, kurioje aprašyta apie 2200 rūšių. Daugumos jų lervos minta negyva mediena (Hedobiinae, Xyletininae), kitos vystosi grybuose (dauguma Dorcatominae) (White, 1982), augalų stiebuose (dalis Ernobiinae), maisto produktuose (pvz., prieskoniuose, grūduose) (Ptininae), augalėdžių žinduolių ekskrementuose, muziejiniuose eksponatuose, apdirbtoje odoje ir tabake (Гурьева, Крыжановский, 1965; Nardi, Zahradník, 2004) bei pavieniui gyvenančių bičių (*Chelostoma*, *Hoplitis*, *Megachile*, *Osmia*) lizduose (Majka *et al.*, 2007).

Iki šiol rasta 1 šiai šeimai priklausanti rūšis, *Ptinus sexpunctatus* Panzer, 1789, Europoje lizdavietyse-gaudyklėse įsikūrusių *Osmia* genties bičių lizduose (2 priedas).

Dermestidae (Coleoptera: Bostrichoidea) – kailiavabalių šeima, kurių lervos vystosi paukščių lizduose, žinduolių urvuose, maitoje, po medžių žieve bei daugiausiai minta negyva organine medžiaga, nors šeimoje pasitaiko ir augalėdžių. Dauguma šios šeimos atstovų yra zoologinių kolekcijų, šilkininkystės, maisto produktų kenkėjai (Гурьева, Крыжановский, 1965), o dalis rūšių – vabzdžių ir voragyvių juvenilinių stadijų plėšrūnai (Krombein, 1967).

Europoje lizdavietyse-gaudyklėse gausiai aptinkami *Megatoma undata* (Linnaeus, 1758) rūšies kailiavabaliai, pasižymintys plačiu mitybiniu spektru: ši rūšis rasta bičių *Chelostoma*, *Hylaesus*, *Megachile*, *Osmia*, žiedvapsvių *Crossocerus*, *Nitela*, *Passaloecus*, *Pemphredon*, *Psenulus*, *Spilomena*, *Trypoxylon*, voravapsvių *Auplopus*, *Dipogon* ir klosčiavapsvių *Allodynerus*, *Ancistrocerus*, *Symmorphus* genčių atstovų lizduose; taip pat yra aptiktas *Trogoderma* Dejean, 1821 genties kailiavabalis voravapsvės *Trypoxylon figulus* (Linnaeus, 1758) lizde (2 priedas).

Cleridae (Coleoptera: Cleroidea) – kosmopolitinė keršvabalių šeima su 3600 aprašytų rūšių, kurių didžiausia įvairove pasižymi tropikai (Eggleton, Belshaw, 1992; Zappi, Pantaleoni, 2010). Daugumos jų (pvz., *Denops* Fisher von Waldheim, 1829, *Opilo* Latreille, 1802, *Thanasimus* Latreille, 1806, *Tillus* Olivier, 1790) tiek lervos, tiek suaugėliai yra kitų nariuotakojų (dažniausiai vabzdžių), susijusių su sumedėjusiais augalais, plėšrūnai (Гурьева, Крыжановский, 1965; Gerstmeier *et al.*, 1999; Zappi, Pantaleoni, 2010). Šiai šeimai taip pat priklauso drugių parazitoidai (*Phyllobaenus* Dejean, 1837) ir pavieniui gyvenančių bičių *Anthophora*, *Megachile*, *Osmia* genčių juvenilinių stadijų plėšrūnai (dalis *Trichodes* Herbst, 1792) (Eggleton, Belshaw, 1992).

Anot skelbtų duomenų, Europoje rastos 2 keršvabalių rūšys, *Trichodes alvearius* (Fabricius, 1792) ir *T. apiarius* (Linnaeus, 1758), bičių *Megachile* ir *Osmia* lizduose, įrengtuose lizdavietyse-gaudyklėse. Vienu atveju *T. alvearius* rastas žiedvapsvės *Trypoxylon figulus* lizde (2 priedas).

Parazitoidai

Didžiausia įvairove ir gausumu iš lizdavietyse-gaudyklėse apsigyvenančių bičių ir vapsvų gamtinių priešų pasižymi parazitoidai. Dauguma jų patelių prieš dėdamos kiaušinių laikinai ar visam laikui paralyžiuoja šeimininką (Goulet, Huber, 1993). Kiaušdėčio viršūninėje dalyje esančios nervinės galūnėlės leidžia joms įvertinti ne tik potencialaus šeimininko tinkamumą kiaušinio dėjimui, bet ir nustatyti, ar jame nesivysto kito parazitoido kiaušinis (DeBach, Rosen, 1991). Dažniausiai kiekvienam kiaušiniui pasirenkamas atskiras šeimininkas (pavieniai parazitoidai), tačiau pasitaiko ir kelių ar keliolikos individų vystymasis tame / ant to paties šeimininko (visuomeniniai parazitoidai) (Bonet, 2002). Pagal šeimininko ekologinę grupę skiriami pirminiai parazitoidai, mintantys lizdus įrengiančiomis rūšimis, ir hiperparazitoidai, kiaušinius dedantys į / ant kitų parazitoidų ar kleptoparazitų rūšių atstovų (DeBach, Rosen, 1991; Bonet, 2002; Price *et al.*, 2011). Kiaušinis dedamas griežtai nustatytoje vietoje: į (endoparazitoidai), ant / šalia (ektoparazitoidai) šeimininko (DeBach, Rosen, 1991; O'Neill, 2001). Ektoparazitoidų kiaušinio dėjimo vieta privalo tenkinti

kelias sąlygas: pirma, kiaušinis turi būti saugus tuo atveju, jei šeimininkas atsigautų po paralyžiaus ir taptų judrus; antra, po išsiritimo 1-o ūgio lerva privalo greitai surasti ne tik patį šeimininką, bet ir vietą jame, kurią prakirtus galėtų maitintis; trečia, kiaušinis privalo būti paslėptas nuo suaugusio šeimininko – patelės motinos, formuojančios akele. Manoma, kad ektoparazitizmas buvo protėvinė forma endoparazitizmui ir plėšrumui plėviasparnių būryje (O'Neill, 2001). Endoparazitizmas – evoliuciškai jaunesnis, iš ektoparazitizmo atsiradęs gyvenimo būdas, tačiau nepaisant to, jo išsivystymo lygis yra tiek aukštas, kad sudarę simbiozę su virusais endoparazitoidai sugeba išvengti šeimininko imuninės sistemos reakcijos į svetimkūnį – jų padėtą kiaušinį (Goulet, Huber, 1993; Stock *et al.*, 2009).

Europoje lizdavietyse-gaudyklėse rasti parazitoidai priklauso dvisparnių (Diptera: Bombyliidae) ir plėviasparnių (Hymenoptera: Encyrtidae, Eulophidae, Eurytomidae, Gasteruptionidae, Ichneumonidae, Torymidae) būriams:

Bombyliidae (Diptera) – kosmopolitinė musių zvimbeklių šeima, apjungianti apie 4000 rūšių su didžiausia įvairove aridiniuose regionuose. Dauguma šios šeimos atstovų yra vorų (Araneae) ir vabzdžių (Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Neuroptera, Orthoptera) ektoparazitoidai (O'Neill, 2001). Dalis rūšių priskiriamos kiaušinių plėšrūnams (Eggleton, Belshaw, 1992; Karimpour, 2012), kai kurios parazituoja Hymenoptera parazitoidus (hiperparazitizmo atvejai būdingi Anthracinae pošeimiui) (Yeates, Greathead, 1997).

Plačiai Europoje lizdavietyse-gaudyklėse paplitęs šios šeimos atstovas *Anthrax anthrax* (Schrank, 1781) parazituoja bičių *Chelostoma*, *Megachile*, *Osmia* ir vapsvų *Ancistrocerus* rūšis (2 priedas).

Encyrtidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) šeimoje aprašyta apie 3600 plėviasparnių rūšių, kurių dauguma yra kitų vabzdžių (Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera), vorų (Araneae) ir erkių (Acari) pavieniai ar bendruomeniniai endoparazitoidai, kai kurie iš jų pasižymi hiperparazitizmu (Noyes, 1988, 2016).

Iki šiol Europoje lizdavietėse-gaudyklėse aptikta 1 šios šeimos rūšies, *Coelopencyrtus arenarius* (Erdos, 1957), atstovai, užėmę *Heriades* ir *Hylaeus* bičių lizdus (2 priedas).

Eulophidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) šeimą sudaro apie 3900 aprašytų plėviasparnių rūšių, kurių dalis yra augalėdžiai ir plėšrūnai, o likę parazituoja platų šeimininkų spektrą, apimančią apvaliašias kirmėles (Nematoda), voragyvius (Arachnida) ir virš 10 vabzdžių būrių juvenilines stadijas. Viena jų – *Melittobia* Westwood, 1848, geluoninių plėviasparnių ektoparazitoidas (Day, 1988), pasižymintis ryškiu lytiniu dimorfizmu, 2 dimorfinių generacijų buvimu ant paties šeimininko ir patinų kovomis (Goulet, Huber, 1993). Apvaisinta sparnuota patelė, šeimininko lizde radusi priešlėliukę, ant jos integumento deda didelį kiekį kiaušinių (superparazitizmo atvejis). Netrukus išsiritę trumpasparniai patinai ir patelės dauginasi tarpusavyje, dėl ko iš ant to paties šeimininko padėtų kiaušinių išsiritę sparnuoti suaugėliai palieka akeleį ir ieško kitų šeimininkų. *Melittobia* genties rūšys yra plataus spektro generalistai, parazituojantys tiek pavienes, tiek bendruomenines bites ir vapsvas (O'Neill, 2001). Taip pat ši gentis pasižymi hiperparazitizmu: stebėtas vystymasis ant kleptoparazito *Chrysis* Linnaeus, 1761 sp. (Tylianakis *et al.*, 2006).

Europoje lizdavietėse-gaudyklėse aptikta *Chaenotetrastichus* Graham, 1987 (1 rūšis) ir *Kocourekia* Boucek, 1966 (1 rūšis) genčių atstovų, tačiau dažniausiai randamas *Melittobia acasta* (Walker, 1839) rūšies generalistas, parazituojantis bičių *Chelostoma*, *Heriades*, *Megachile*, *Osmia*, *Pseudoanthidium*, žiedvapsvių *Agenioideus*, *Passaloecus*, *Spilomena*, *Trypoxylon*, voravapsvių *Auplopus*, *Dipogon* ir klosčiavapsvių *Allodynerus*, *Ancistrocerus*, *Discoelius*, *Symmorphus* genčių atstovus (2 priedas).

Eurytomidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) – kosmopolitinė vabzdžių šeima, kurioje aprašyta apie 1400 rūšių su didžiausia įvairove tropikuose (Noyes, 2016). Dauguma jos atstovų yra augalėdžių parazitoidai, mintantys vabalų (Coleoptera), dvisparnių (Diptera), plėviasparnių (Hymenoptera) ir tiesiasparnių (Orthoptera) juvenilinėmis stadijomis. Taip pat šeimoje pasitaiko ir augalėdžių

(pvz., *Bruchophagus* Ashmead, 1888), mintančių bent 10 augalų šeimų (Gates, 2008; Stojanova *et al.*, 2012), ir vyčių (Hymenoptera: Ichneumonidae) hiperparazitoidų (Goulet, Huber, 1993).

Europoje atliktų tyrimų metu lizdavietėse-gaudyklėse rasta *Eurytoma nodularis* Boheman, 1836, parazituojanči *Trypoxylon figulus* žiedvapsves (2 priedas).

Torymidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) – kosmopolitinė plėviasparnių šeima su apie 960 aprašytų rūšių, kurių nedidelė dalis yra augalėdžiai (Stojanova *et al.*, 2012), likusios (pvz., Cynipidae) parazituoja kitų šeimų plėviasparnius (Noyes, 2016).

Europoje lizdavietėse-gaudyklėse bičių *Osmia* lizduose rasti *Monodontomerus* Westwood, 1833 (2 rūšys) genties atstovai (2 priedas).

Gasteruptiidae (Hymenoptera: Evanioidea) – kosmopolitinė plėviasparnių vabzdžių šeima su maždaug 500 aprašytų rūšių, kurių didžiausia įvairovė pasižymi tropikai (Goulet, Huber, 1993). Dalis rūšių yra kitų vabzdžių plėšrūnai, kitos – pavieniui gyvenančių bičių ir vapsvų, lizdus įrengiančių dirvoje ar medienoje, parazitoidai ir plėšrūnai (Eggleton, Belshaw, 1992; Goulet, Huber, 1993).

Europoje lizdavietėse-gaudyklėse dažnai aptinkama *Gasteruption assectator* (Linnaeus, 1758) rūšis, mintanti bičių *Heriades*, *Hylaeus* atstovais, ir *G. jaculator* (Linnaeus, 1758) (2 priedas).

Ichneumonidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea) – kosmopolitinė, gausiausia rūšių skaičiumi (virš 60000 aprašytų rūšių), vyčiais vadinama plėviasparnių būrio šeima, didžiausia įvairovė pasižyminti R. Palearktikoje ir R. Nearktikoje (Goulet, Huber, 1993). Vyčiai, sudarantys apie 20 % visų parazitinių vabzdžių rūšių (DeBach, Rosen, 1991), yra kitų vabzdžių (Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Neuroptera, Raphidioptera, Trichoptera) lervų ir lėliukių bei voragyvių (Arachnida: Araneae, Pseudoscorpionida) kiaušinių ir suaugėlių parazitoidai. Be to, nemažą šeimoms

dalį sudaro kitų plėviasparnių (Hymenoptera: Ichneumonidae, Braconidae) ir dvisparnių (Diptera: Tachinidae) hiperparazitoidai (Атанасов и др., 1981; Goulet, Huber, 1993).

Europoje lizdavietėse-gaudyklėse aptinkami *Dusona* Cameron, 1901 (1 rūšis), *Ephialtes* Gravenhorst, 1829 (4 rūšys), *Lochetica* Kriechbaumer, 1892 (1 rūšis), *Nematopodius* Gravenhorst, 1829 (2 rūšys), *Perithous* Holmgren, 1859 (2 rūšys), *Poemenia* Holmgren, 1859 (4 rūšys), *Stenarella* Szepligeti, 1916 (1 rūšis), *Thrybius* Townes, 1956 (1 rūšis) genčių atstovai, parazituojantys bičių *Chelostoma*, *Heriades*, *Megachile*, *Osmia*, žiedvapsvių *Passaloecus*, *Psenulus*, *Trypoxylon* ir klosčiavapsvių *Allodynerus*, *Ancistrocerus*, *Symmorphus* genčių rūšis (2 priedas).

Kleptoparazitai

Dar viena pavieniui gyvenančių bičių ir vapsvų gamtinių priešų grupė, aptinkama Europoje kabinamose lizdavietėse-gaudyklėse, yra kleptoparazitai. Dažnai iš kiaušinio išsiritusios kleptoparazitinių rūšių lervos pasižymi gerai išsivysčiusiais burnos organais ir judėjimui pritaikytomis struktūromis (pvz., Chrysididae šeimos atstovai). Sunaikinęs šeimininko kiaušinį ar jau išsiritusią lervą, kleptoparazitas maitinasi šeimininko maisto atsargomis, bitės ar vapsvos patelės motinos paliktomis savo palikuoniui. Iki šiol lizdavietėse-gaudyklėse rasti kleptoparazitai priklauso dvisparnių (Diptera: Drosophilidae) ir plėviasparnių (Hymenoptera: Apidae, Chrysididae, Sapygidae) būriams:

Drosophilidae (Diptera) – kosmopolitinė vaisinių muselių šeima, kurią sudaro virš 3000 aprašytų rūšių. Šios šeimos atstovai pasižymi stipriai išreikštu lytiniu dimorfizmu, priekinių kojų ir burnos dalių pakitimais. Dalis vaisinių muselių rūšių yra saprofagai, mintantys irstančia augalija ir vaisiais, mikofagai, lapų minuotojai, tačiau dauguma jų priskiriamos plėšrūnams ir parazitoidams (*Cladochaeta* Coquillett, 1900, dalis *Drosophila* Fallen, 1823), mintantiems bičių lervomis, vorų juvenilinėmis stadijomis ir varlių embrionais (Remsen, O’Grady, 2002).

Taip pat šioje šeimoje pasitaiko ir kleptoparazitų, kuriems priklauso ir *Cacoxenus indagator* Loew, 1858 rūšis, rasta *Osmia* bičių lizduose, įrengtuose Europoje kabintose lizdavietyse-gaudyklėse (2 priedas).

Apidae (Hymenoptera: Apoidea) – dalis bičių šeimos rūšių pasižymi kleptoparazitiniu gyvenimo būdu. Jų suaugėliai neturi žiedadulkių rinkimui skirtų plaukelių šepetukų (Krombein, 1967), o ankstyvosios vystymosi stadijos skiriasi nuo augalėdžių kiaušinių smulkumu ir specifine lervinių stadijų morfologija (stambesnėmis sklerotizuotomis galvomis ir ilgomis, lenktomis, aštriomis mandibulėmis), pritaikyta šeimininko juvenilinių stadijų sunaikinimui (Michener, 2000). Kleptoparazitinės *Coelioxys* Latreille, 1809 genties bitės savo kiaušinį įterpia į vidinę šeimininko akelės sienelę dar iki tol, kol briaigamos nešti maisto atsargos. Dažnai šios bitės į tą pačią akelę deda kelis kiaušinius, dėl ko anksčiausiai išsiritusi lerva sunaikina ne tik šeimininko, bet ir kitus savo rūšies atstovų kiaušinius (Michener, 2000). Taip pat kai kurių kleptoparazitinių rūšių (pvz., *Sphecodes* Latreille, 1805) patelės motinos pačios sunaikina akelėje rastą šeimininko kiaušinį (Goulet, Huber, 1993).

Europoje lizdavietyse-gaudyklėse aptinkami *Coelioxys* (3 rūšys) ir *Stelis* Panzer, 1806 (5 rūšys) genčių atstovai, parazituojuojantys *Chelostoma*, *Heriades*, *Hoplitis*, *Megachile*, *Osmia* ir *Pseudoanthidium* genčių bites (2 priedas).

Chrysididae (Hymenoptera: Chryridoidea) – kosmopolitinė auksavapsvių šeima, kurioje aprašyta apie 3000 rūšių su didžiausia įvairove aridiniuose regionuose (Kimsey, Bohart, 1990). Europoje aptinkamos 483 rūšys (Wiśniowski, 2015). Šios šeimos atstovai pasižymi prarasta gėlimo funkcija ir redukuotu matomų pilvelio segmentų skaičiumi (Morgan, 1984; O'Neill, 2001). Auksavapsvės yra kitų pavieniui gyvenančių plėviasparnių (Hymenoptera), drugių (Lepidoptera) ir gyvalazdžių (Phasmatodea) parazitoidai ir kleptoparazitai (Kimsey, Bohart, 1990; Morgan, 1984). Dalis auksavapsvių rūšių (pvz., *Stilbum cyanurum* (Forster, 1771) pasižymi plačiu šeimininkų spektru, kitos (pvz., *Chrysis sexdentata* Christ, 1791, *Ch. splendidula* Rossi,

1790) prisitaikiusios parazituoti tik kelių šeimininkų rūšių lizduose (Kimsey, Bohart, 1990; Martynova, Fateryga, 2015).

Priešlėliukių ovalios formos, tankūs, blizgantys kokonai dažnai tvirtinami prie akelės sienelių išorinėmis gijomis. Chrysidinae pošeimio atstovų kokonai unikalūs 1 ar keliais neblizgiais šilko sutankėjimais šalia priekinio galo; spėjama, kad šios struktūros atlieka lervos palaikomąją funkciją likusios kokono dalies pynimo metu (Krombein, 1967).

Anot Europoje atliktų tyrimų, lizdavietyse-gaudyklėse aptiktos *Chrysis* (19 rūšių), *Trichrysis* Lichtenstein, 1876 (1 rūšis) genčių kleptoparazitai ir *Chrysura* Dahlbom, 1845 (3 rūšys), *Omalus* Panzer, 1801 (2 rūšys), *Pseudomalus* Ashmead, 1902 (3 rūšys) parazitoidai, kurių šeimininkai priklauso bičių *Hoplitis*, *Osmia*, žiedvapsvių *Passaloecus*, *Pemphredon*, *Psenulus*, *Trypoxylon*, voravapsvių *Auplopus* ir klosčiavapsvių *Allodynerus*, *Ancistrocerus*, *Discoelius*, *Euodynerus*, *Syneuodynerus*, *Symmorphus* genčių rūšims (2 priedas).

Sapygidae (Hymenoptera: Vespoidea) – plėviasparnių būrio šeima, kurioje aprašyta apie 80 rūšių. Šią šeimą sudaro ektoparazitoidai ir kleptoparazitai, kurių daugumos šeimininkais tampa pavieniui gyvenančios bitės, lizdus įrengiančios negyvos medienos ertmėse (Атанасов и др., 1981). Kiaušinis dedamas tarp lapų, dengiančių akelių sieneles, sluoksnių. Kartais, kai kiaušinių toje pačioje akelėje būna padėta keletas, pasireiškia kanibalizmas (Archer, 1998; Bogusch, 2007).

Europoje atliktų tyrimų metu lizdavietyse-gaudyklėse rasti *Monosapyga* Pic, 1920 (1 rūšis), *Sapyga* Latreille, 1796 (2 rūšys) ir *Sapygina* A. Costa, 1887 (1 rūšis) genčių kleptoparazitai bičių *Chelostoma*, *Heriades*, *Osmia* lizduose (2 priedas).

Parazitai

Vieninteliai žinomi lizdavičių-gaudyklių bendrijos atstovų parazitai priklauso voragyvių (Chelicerata: Arachnida) klasei, erkių (Acari) infraklasei (Krombein, 1967; O'Neill, 2001): dalis Pyemotidae ir Saprogllyphidae šeimų

rūšių parazituoja pavieniui gyvenančias bites ir vapsvas misdamos jų hemolimfa, bet nesukeldamos žūties. Tačiau tarp šio būrio atstovų taip pat pasitaiko ir bičių ankstyvųjų vystymosi stadijų parazitoidų (Chaetodactylidae) (Krombein, 1967) bei mintančių negyvais audiniais saprofagų, kurių veikla kartais veda prie šeimininkų žūties (Acaridae ir Anoetidae) (O'Neill, 2001). Taip pat nustatyti keli kleptoparazitizmo atvejai: erkė *Lackerbaueria krombeini* Baker, 1962 (Acaridae) buvo rasta *Diodontus* lizde, po vapsvos kiaušinio sunaikinimo mintanti akelėje patelės motinos paliktu paralyžiuotu grobiu (Krombein, 1967).

Europoje lizdavietyse-gaudyklėse randamos erkės, parazituojančios bičių *Osmia* ir klosčiavapsvių *Allodynerus*, *Ancistrocerus* šeimų atstovus (2 priedas).

Šio tyrimo metu siekta patikslinti ir, tikėtina, išplėsti kitose Europos šalyse surinktus duomenis apie lizdavietyse-gaudyklėse įsikuriančių vabzdžių bendriją: lizdus įrengiančių plėviasparnių ir jų gamtinių priešų rūšių turtingumą, gausumą, įvairovę bei bendrijos mitybinių ryšių įvairovę.

1.2. Auksavapsvių rūšių antrininkų sisteminiai tyrimai

Anot skelbtų Europoje lizdavičių-gaudyklių pagalba surinktų duomenų, didžiausiu rūšių skaičiumi tarp gamtinių priešų pasižymi auksavapsvių šeima (Hymenoptera: Chrysididae): aptiktos 27 šios šeimos rūšys bičių (Apidae), žiedvapsvių (Crabronidae) ir klosčiavapsvių (Vespidae) šeimų atstovų lizduose (2 priedas). Jos sudaro 41 % visų aptiktų 66 gamtinių priešų rūšių, tokiu būdu tapdamos svarbia lizdavičių-gaudyklių vabzdžių bendrijos dalimi. Žymi dalis *Chrysis* genties rūšių sudaro artimų, todėl pagal morfologinius požymius ypač sunkiai atskiriamų *Ch. ignita* (Linnaeus, 1758) rūšių antrininkų kompleksą, kuris priklauso *Ch. ignita* rūšių grupei. Šioje didžiausioje *Chrysis* genties grupėje aprašyta virš 100 rūšių, paplitusių Palearktikoje, Nearktinėje, Neotropinėje ir Etiopinėje srityse (Kimsey, Bohart, 1990). *Ch. ignita* grupė išsiskiria santykinai plačia galva, ryškia kaktos briauna, ilgomis antenomis, nedantytomis mezopleuronais ir ryškia išilginę keterą turinčiu 3-u pilvelio tergitu

(Linsenmaier, 1997). Anot mitochondrinių 12S ir 16S ribosominių RNR genų (12S ir 16S) tyrimų (Soon, Saarma, 2011), dalis Palearktinių grupės rūšių buvo padalintos į 4 pogrupius, iš kurių dviejų, pavadintų „*ignita*“ ir „*comta*“ kladomis, atstovai yra aptinkami Europoje. Šiuos pogrupius sudaro itin panašios rūšys, besiskiriančios tik nežymiais kutikulės punkturuotės ir keliais kitais morfologiniais požymiais, todėl jie buvo apjungti į *Ch. ignita* rūšių antrininkų kompleksą.

Chrysis ignita komplekso auksavapsvės yra pavieniui gyvenančių klosčiavapsvių (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) kleptoparazitai (Pärn *et al.*, 2015). Jos dažnai įsikuria lizdavietyse-gaudyklėse, kuriose kartu su šeimininkais formuoja vieną gausiausių ir įvairiausių Europos taksocenų (Gathmann, Tschardt, 1999). Vieni svarbiausių erdmėse apsigyvenančių vabzdžių bendrijos rodiklių bioindikaciniuose tyrimuose yra parazitizmo dažnis ir gamtinių priešų, įtraukiant ir auksavapsves, rūšių įvairovė (Tschardt *et al.*, 1998; Steffan-Dewenter, 2002; Tylianakis *et al.*, 2006; Albrecht *et al.*, 2007; Holzschuh *et al.*, 2009, 2010; Fabian *et al.*, 2013). Daugumos tyrimų rezultatai įvardija *Ch. ignita* rūšį kaip generalistą, tačiau naujausi tyrimai (Pärn *et al.*, 2015) atskleidė, kad anksčiau laikyta kaip viena, *Ch. ignita* sudaryta iš grupės rūšių, kurių mažiausiai kelios yra specialistai su sąlyginai siauru šeimininkų spektru. Tikslus *Chrysis* rūšių apibūdinimas gali būti esminis gamtinių priešų rūšių turtingumo ir mitybinių sąveikų įvairovės vertinime ekosistemų tyrimuose naudojant lizdavietyse-gaudyklėse, todėl vienas iš šio darbo tikslų buvo įvertinti molekulinis, morfologinius ir mitybinius bendrijos gamtinių priešų auksavapsvių *Ch. ignita* komplekso rūšių antrininkų skirtumus.

1.2.1. *Chrysis ignita* grupės rūšinės sudėties ir morfometrinių požymių tyrimai

Didelę reikšmę *Chrysis ignita* grupės auksavapsvių sisteminės padėties nustatymui turėjo W. Linsenmaier (1959, 1997), D. Morgan (1984), J. van der Smitten (2010), J. Paukkunen ir kolegų (Paukkunen *et al.*, 2015) morfologinių,

o kartu ir morfometrinių požymių pagrindu sudaryti atpažinimo raktai. Kiti autoriai (Valkeila, 1971; Kunz, 1994; Archer, 1998; Niehuis, 2000) taip pat prisidėjo prie žinių plėtojimo naujų rūšių ir jų skiriamųjų požymių aprašymais, tačiau nepaisant šios grupės gausumo ir tyrėjų pastangų, dalis rūšių dėl artimo giminingumo yra sunkiai morfologiškai atskiriamos tarpusavyje, todėl iki šiol daugumos autorių nuomonės skyrėsi dėl įtrauktinų į šią grupę rūšių:

E. Valkeila (1971) Šiaurės Europos faunos *Chrysis ignita* grupėje išskyrė 12 rūšių, kitų autorių nepriklausomomis laikytas jis įvertino kaip tam tikrų rūšių sinonimus, o kai kuriuos anksčiau išskirtus porūšius pakėlė iki rūšių rango: *Ch. angustula* Schenck, 1856 (rūšį *Ch. gracilis* Schenck, 1856 ir porūšį *Ch. a. gracilis* Schenck, 1856 autorius laikė *Ch. angustula* rūšies sinonimais); *Ch. ignita*; *Ch. impressa* Schenck, 1856 (*Ch. i. impressa* Schenck, 1856 porūšį pakėlė iki rūšies rango); *Ch. longula* Abeille de Perrin, 1879 (rūšį *Ch. sublongula* Linsenmaier, 1951 sinonimizavo su *Ch. longula*); *Ch. mediadentata* Linsenmaier, 1951; *Ch. mediata* Linsenmaier, 1951 (*Ch. m. fenniensis* Linsenmaier, 1959 porūšį laikė *Ch. mediata* rūšies sinonimu); *Ch. pseudobrevitarsis* Linsenmaier, 1951; *Ch. rutiliventris* Abeille de Perrin, 1879 (porūšį *Ch. r. vanlithi* Linsenmaier, 1959 sinonimizavo su *Ch. rutiliventris*); *Ch. schenckiana* Linsenmaier, 1959 (porūšį *Ch. i. schenckiana* Linsenmaier, 1959 pakėlė iki rūšies rango); *Ch. subcoriacea* Linsenmaier, 1959 (porūšį *Ch. l. subcoriacea* Linsenmaier, 1959 pakėlė iki rūšies rango). Taip pat nepriklausomomis autorius laikė naujai aprašytas *Ch. corusca* Valkeila, 1971 ir *Ch. scintillans* Valkeila, 1971 rūšis. Aprašydamas *Ch. corusca*, E. Valkeila jos atskyrimui nuo *Ch. angustula* naudojo viršugalvio ilgio ir pločio santykį (viršugalvio ilgio ir pločio santykis 20 : 21–22).

D. Morgan (1984) D. Britanijos auksavapsvių apibūdinimo rakte *Chrysis ignita* grupėje išskyrė 10 rūšių, kurios taip pat aptinkamos ir Šiaurės Europoje: *Ch. angustula*, *Ch. fulgida* Linnaeus, 1761, *Ch. ignita*, *Ch. impressa*, *Ch. longula*, *Ch. mediata*, *Ch. pseudobrevitarsis*, *Ch. ruddii* Shuckard, 1836, *Ch. rutiliventris* ir *Ch. schencki* Linsenmaier, 1968. Skirdamas jas, autorius

ypatingą dėmesį skyrė morfometriniams požymiams: matuodamas vidurinių kojų blauzdų pentinų ilgį, jis atskyrė *Ch. pseudobrevitarsis* (abu pentinai vienodo ilgio); bendro skydelio, užkrūtinio ir propodeumo ilgio (MPL) ir propodeumo pločio (PPW) santykį D. Morgan naudojo *Ch. angustula* atskirti; apskaičiavęs 1-o pilvelio tergito ir vidukrūtinio duobučių skersmenų santykius bei išmatavęs kūno ilgį, jis atskyrė *Ch. longula* (vidukrūtinio punkturuotės dydis lygus 1-o pilvelio tergito punkturuotės dydžiui, kūno ilgis > 10 mm), pagal 2-o ir 1-o pilvelio tergītų duobučių skersmenų santykius išskyrė 2 rūšių grupes, kurias sudarė *Ch. ignita*, *Ch. impressa*, *Ch. schencki* (2-o ir 1-o tergītų punkturuotės dydžių santykis 0,75–1) ir *Ch. mediata*, *Ch. rutiliventris* (2-o ir 1-o tergītų punkturuotės dydžių santykis – 0,5); naudodamasis antenos botagėlio 1-o ir 2-o narelių ilgių santykiais, D. Morgan atskyrė *Ch. ignita* rūšį (patelių 1,25–1,43 : 1, patinų 1,0–1,2 : 1) bei tarpusavyje – *Ch. impressa* (1-o ir 2-o narelių ilgių santykis 1,25–1,4 : 1) ir *Ch. schencki* (1-o ir 2-o narelių ilgių santykis = arba > 1,5 : 1) rūšių patinus.

Lygindamas kitų autorių darbus, P. X. Kunz (1994) išsamiai apžvelgė Vokietijoje aptinkamas *Chrysis ignita* grupės rūšis tirdamas jų biologiją bei paslėptų pilvelio segmentų morfologiją ir priėjo prie išvados, kad daugelis kitų autorių anksčiau išskirtų *Ch. ignita* grupės rūšių tėra sinonimai. Anot jo, į šią grupę teįeina 4 rūšys: *Ch. fulgida*, *Ch. ignita*, *Ch. mediata* ir *Ch. pseudobrevitarsis*. Tokiu būdu D. Morgan (1984) laikytas savarankiškomis 7 rūšis jis apibūdino kaip *Ch. ignita* (= *Ch. angustula* = *Ch. impressa* = *Ch. longula* = *Ch. ruddii* = *Ch. rutiliventris* = *Ch. schencki*).

W. Linsenmaier (1997) *Chrysis ignita* grupės viduje išskyrė dar kelias rūšių grupes, besiskiriančias viena nuo kitos labiau negu rūšys grupių viduje. Anot jo, *Ch. ruddii* grupei priklauso *Ch. ruddii* (*Ch. auripes* Wesmael, 1839 jis laikė *Ch. ruddii* sinonimu) ir remdamasis skirtinga vidukrūtinio ir pilvelio tergītų punkturuote ir užpakalinio krašto forma, vėl išskyrė, E. Valkeila (1971) susinonimizuotus, *Ch. rutiliventris* porūšius *Ch. r. vanlithi* ir *Ch. r. rutiliventris* Abeille de Perrin, 1879; anot jo, *Ch. iris* Christ, 1791 grupėje tėra vienintelė

Ch. iris; į *Ch. obtusidens* Dufour et Perris, 1840 įeina *Ch. obtusidens* ir *Ch. indigotea* Dufour et Perris, 1840 (*Ch. nitidula* Fabricius, 1775 sinonimizuota su *Ch. indigotea*); *Ch. mediata* grupę sudaro *Ch. brevitarsis* Thomson, 1870, *Ch. pseudobrevitarsis*, *Ch. valida* Mocsary, 1912, *Ch. chinensis* Mocsary, 1912 ir *Ch. mediata* bei jos porūšiai *Ch. m. mediadentata* Linsenmaier, 1951 ir *Ch. m. fenniensis*; *Ch. ignita* grupei priklauso *Ch. angustula*, *Ch. comta* Förster, 1853, *Ch. fulgida*, *Ch. ignita* (šia rūšį W. Linsenmaier (1959) išskyrė į A ir B formas), *Ch. longula* ir *Ch. sculpturata* Mocsary, 1912. D. Morgan (1984) laikytas nepriklausomomis, o P. X. Kunz (1994) *Ch. ignita* sinonimais, *Ch. impressa* ir *Ch. schencki* rūšis W. Linsenmaier laikė *Ch. ignita* porūšiais (*Ch. i. impressa*, *Ch. i. schencki* Linsenmaier, 1968). Šveicarijoje gyvenančių Chrysididae šeimos rūšių apibūdinimo rakte užpakalinių kojų blauzdų ir letenų santykį kaip požymį autorius naudojo *Ch. brevitarsis* ir *Ch. pseudobrevitarsis* (blauzdų ilgis nėra didesnis už letenų ilgį) išskirti iš kitų *Ch. ignita* grupės rūšių, kurių letenėlės pastebimai ilgesnės už blauzdas. Kaip ir D. Morgan (1984), likusias rūšis W. Linsenmaier atskyrė kaip pagrindą naudodamas pilvelio tergītų punktiruotės dydžių santykius: anot jo, *Ch. i. clarinicolis* Linsenmaier, 1951, *Ch. i. schencki* ir *Ch. mediata* rūšių 2-o pilvelio tergito punktiruotė smulkesnė už 1-ojo, o *Ch. m. mediadentata*, *Ch. sculpturata* ir *Ch. ignita* – 1-o ir 2-o pilvelio tergītų punktiruotė yra vienodo dydžio.

2000 m. O. Niehuis aprašė naują rūšį *Chrysis leptomandibularis* Niehuis, 2000 ir priskyrė ją *Ch. ignita* rūšių grupei. Skirdamas morfologiškai panašias rūšis *Ch. angustula* ir *Ch. leptomandibularis*, jis atkreipė dėmesį į mandibulių storį, kurių lygino su apatinės lūpos čiupiklio viršūniniu segmentu (*Ch. angustula* individų – $\frac{3}{4}$ viršutinės mandibulės dalies platesnė už viršūninį čiupiklio segmentą; *Ch. leptomandibularis* – $\frac{3}{4}$ viršutinės mandibulės dalies plotis lygus viršūninio čiupiklio segmento pločiui). Taip pat šio autoriaus teigimu, 1-as *Ch. leptomandibularis* antenos botagėlio narelis, lyginant su jo pločiu, yra santykinai trumpesnis (ilgis / plotis 1,8–2), o *Ch. angustula* –

santykinai ilgesnis (ilgis / plotis 2–2,4). Skirdamas šias rūšis jis taip pat pastebėjo, kad *Ch. leptomandibularis* galva yra siauresnė (galvos pločio ir atstumo tarp akių santykis – 4,2) už *Ch. angustula* (galvos pločio ir atstumo tarp akių santykis – 4,5).

2010 m. J. van der Smissen sudarė *Chrysis ignita* grupės iš 21 rūšies, aptinkamos Vokietijoje ir kaimyninėse šalyse, atpažinimo raktą, skiriančią abi lytis atskirai. Autorė pritarė W. Linsenmaier (1997) *Ch. ignita* grupės rūšių skirstymui į smulkesnes grupes, tačiau įvedė šiokių tokių pataisymų: *Ch. ruddii* grupėje palikta *Ch. ruddii* rūšis, *Ch. r. vanlithi* ir *Ch. r. rutiliventris* porūšiai; *Ch. obtusidens* taip pat tebeprisklaido *Ch. ignita* grupei, tačiau *Ch. mediata* grupė buvo padalyta į 2 grupes – *Ch. pseudobrevitarsis* (įeina *Ch. valida*, *Ch. brevitarsis* ir *Ch. pseudobrevitarsis*) ir *Ch. mediata* (sudaro *Ch. chinensis*, *Ch. mediata*, *Ch. mediadentata* (pakelta iki rūšies rango), *Ch. solida* Haupt, 1956 (*Ch. m. fenniensis* pakelta iki rūšies rango ir sinonimizuota su *Ch. solida*)). Taip pat autorė skėlė *Ch. ignita* grupę į *Ch. longula* (jai priklauso *Ch. longula*, *Ch. angustula*, *Ch. corusca*, *Ch. leptomandibularis*, *Ch. subcoriacea*) ir *Ch. ignita* (sudaro *Ch. comta*, *Ch. ignita* A, *Ch. ignita* B, *Ch. impressa*, *Ch. schencki* (abu W. Linsenmaier (1997) porūšiai pakelti iki rūšies rango), *Ch. lusitanica* Bischoff, 1910 (*Ch. sculpturata* sinonimizuota su *Ch. lusitanica*)) grupes. *Ch. clarinicornis* Linsenmaier, 1951 (W. Linsenmaier (1997) porūšis *Ch. i. clarinicornis* pakeltas iki rūšies rango), *Ch. fulgida* ir *Ch. iris* rūšys iš grupės buvo pašalintos. Rūšių skyrimo metu, be jau anksčiau apibūdinimo raktuose naudotų pilvelio tergitų punkturuotės, galvos dalių ir botagėlio narelių ilgių skirtumų, J. van der Smissen (2010) dėmesį atkreipė į užpakalinio krašto formą ir į mandibulės ilgio ir pločio santykius, kurių skirtumai itin reikšmingi skiriant *Ch. angustula* (ilgis : plotis = 0,71 : 0,13 mm) ir *Ch. leptomandibularis* (ilgis : plotis = 0,67–0,73 : 0,044 mm) rūšis.

Naujausiame J. Paukkunen ir kolegų (Paukkunen *et al.*, 2015) sudarytame Šiaurės Europos ir Baltijos šalių faunos auksavapsvių apibūdinimo rakte, anot kurio *Chrysis ignita* grupę sudaro 20 rūšių, J. van der Smissen pašalintos

Ch. clarinicolis, *Ch. fulgida* ir *Ch. iris* rūšys vėl įtrauktos į grupę, kaip ir *Ch. indigotea*, W. Linsenmaier (1997) buvusi priskirta *Ch. obtusidens* grupei. Be to, W. Linsenmaier (1997) *Ch. rutiliventris vanlithi* porūšis pakeltas iki rūšies rango, o W. Linsenmaier (1959) išskirtoms *Ch. ignita* formoms A ir B suteikti nomenklatūriniai pavadinimai: forma A sinonimizuota su *Ch. terminata* Dahlbom, 1854, forma B – su *Ch. ignita* rūšimi. Šiame rakte į *Ch. ignita* grupę įtraukta ir naujai aprašyta *Ch. borealis* Paukkunen, Ødegaard & Soon, 2014 rūšis, kuri nuo artimiausios *Ch. impressa* skiriasi genetiškai (Soon *et al.*, 2014) ir morfologiškai: *Ch. borealis* pasižymi tamsesnėmis spalvomis ir ilgesniais 1-ais antenų flagelomerais. Sudarytame apibūdinimo rakte iš morfometrinių požymių pagrindinis dėmesys buvo skiriamas pilvelio tergūtų punkturuotei, flagelomerų ilgiams, mandibulių pločiui. Taip pat šiame rakte pabrėžtos dabartinės sisteminės *Ch. ignita* rūšių problemos, kaip antai neaiški *Ch. mediata* – *Ch. solida* rūšių padėtis, filogenetinių pogrupių su neaprašytais rūšimis egzistavimas bei patinus skiriančių morfologinių požymių trūkumas.

1.2.2. Auksavapsvių molekuliniai požymių tyrimai

Sistematiniuose tyrimuose įprasta naudoti plika akimi ar optinių prietaisų pagalba pastebimus morfologinius individų požymius ir, įvertinus jų skirtumus, priskirti tiriamus individus vienam ar kitam taksonui. Tačiau skiriant artimas pagal morfologinius požymius rūšis susiduriama su fenotipinio plastiškumo problema, dažnai lemiančia neteisingus individų apibūdinimus. Taip pat kyla neaiškumų naudojant morfologinius požymius filogenetinių ryšių tyrime – sunkiai atskiriamos homologijos ir analogijos bei nustatoma riba tarp ankstyvųjų ir vėlyvųjų homologijų.

Tokiais atvejais molekuliniai tyrimai įgauna pranašumą prieš klasikinius morfologinius metodus. Tiriant vabzdžių, tarp jų ir auksavapsvių, genetinės medžiagos kintamumą paprastai taikoma mitochondrinės ir branduolio DNR atkarpų sekoskaita (Caterino *et al.*, 2000) – pilnų arba dalinių genų sekų ir tarpgeninių sričių nukleotidinės sudėties nustatymas (Sanger *et al.*, 1977).

Mitochondrinė DNR

Vabzdžių mitochondrinis (mt) genomas sudarytas iš žiedinės dvigrandės DNR, kurios dydis svyruoja tarp 14503 bp ir 19571 bp. Beveik visus iki šiol sekvenuotų vabzdžių mitochondrinius genomus sudaro 37 genai, iš kurių 2 koduoja ribosominę RNR (16S rRNR, 12S rRNR), 13 – baltymus (CO1, CO2, CO3, Cytb, ND1-6, ND4L, ATP6, ATP8) ir 22 – transportinę RNR (Kambhampati, Smith, 1995; Graur, Li, 2000; Hu *et al.*, 2009; Mandal *et al.*, 2014). Šis genomas pasižymi A-T nekoduojančių bazių porų, dalyvaujančių transkripcijos ir replikacijos iniciacijoje bei reguliacijoje, gausa (63–88 % viso genomo) (Wagener, 2006; Skevington *et al.*, 2007; Mandal *et al.*, 2014). Be kontrolinės dalies, likusią genomo dalį sudaro kompaktiškai išsidėsčiusios koduojančios sekos be intronų ir su nedidele dalimi tarpgeninių sričių (Hu *et al.*, 2009).

Dėl mitochondrinio genomo paveldėjimo iš motinos, žymiai didesnio jo kiekio ląstelėse, haploidiškumo, rekombinacijos ir intronų nebuvimo, didesnio evoliucionavimo greičio, lyginant su branduolio genomu, dėl galimybės naudoti universalius pradmenis (Lin, Danforth, 2004; Magnacca, Danforth, 2007) ir gana paprasto sekų padauginimo ir jų sekoskaitos, mtDNR genai paskutiniaisiais dešimtmečiais tapo dažniausiai naudojamais molekuliniais žymenimis populiacijų genetikoje, filogeografijoje, filogenetiniuose ir taksonominiuose tyrimuose (Kambhampati, Smith, 1995; Grande *et al.*, 2004; Lin, Danforth, 2004; Skevington *et al.*, 2007; Hu *et al.*, 2009; Mandal *et al.*, 2014). Taip pat dėl mtDNR buvimo visuose gyvūnuose atsiranda galimybė lyginti ir labai tolimų taksonų homologines sekas. Be to, labiau tikėtina, kad daugiakopijinė mtDNR geriau išlieka adatėlėmis prismeigtuose kolekcinuose vabzdžių individuose negu branduolio DNR (Pickett, Wenzel, 2004).

Iki šiol jau yra sekvenuoti 30 pilnų ar beveik pilnų mt geluoninių plėviasparnių (Hymenoptera: Aculeata) rūšių genomų iš Apoidea antšeimio (pvz., *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 (Crozier, Crozier, 1993), *A. cerana* Fabricius, 1793 (Tan *et al.*, 2011), *Bombus ignitus* Smith, 1869 (Cha *et al.*,

2007), *Colletes gigas* Cockerell, 1918 (Huang *et al.*, 2014), *Hylaeus dilatatus* (Kirby, 1802) (Tan *et al.*, 2015), *Melipona bicolor* Lepeletier, 1836 (Silvestre *et al.*, 2008), *Philanthus triangulum* (Fabricius, 1775) (Kaltenpoth *et al.*, 2012)), Vespoidea (pvz., *Abispa ephippium* (Fabricius, 1775) (Cameron *et al.*, 2008), *Camponotus atrox* Emery, 1925 (Kim *et al.*, 2016), *Polistes* Latreille, 1802 sp. (Cameron *et al.*, 2008), *Solenopsis invicta* Buren, 1972, *S. richteri* Buren, 1972, *S. geminata* (Fabricius, 1804) (Gotzek *et al.*, 2010), *Vespa bicolor* Fabricius, 1787 (Wei *et al.*, 2016), *V. mandarinia* Smith, 1852 (Chen *et al.*, 2015), *Vespula germanica* (Fabricius, 1793) (Zhou *et al.*, 2016), *Wallacidia oculata* (Fabricius, 1804) (Wei *et al.*, 2014)) bei Chrysidoidea (*Primeuchroeus* Linsenmaier, 1968 sp. (Castro *et al.*, 2006)).

Taikant molekulinis žymenis sistematiniuose ir filogenetiniuose Chrysididae šeimos tyrimuose dažniausiai pasirenkami mt genomo genai arba jų atkarpos. Be *Primeuchroeus* sp. (Castro *et al.*, 2006), tirti ir kitų auksavapsvių mt genai: nustatčius 33 Cleptinae ir Chrysidinae (Elampini, Parnopini, Chrysidini) pošeimiams priklausančių rūšių dalines mtDNR sekas įrodyta, kad 16S rRNR ir CO1 koduojantys genai yra tinkami auksavapsvių filogenetiniams ryšiams tirti (Niehuis, Wägele, 2003). 16S rRNR geno (*16S*) veiksmingumas patvirtintas ir V. Soon bei U. Saarma (2011) *Chrysis ignita* rūšių grupės filogenetinių ryšių tyrime, kurio metu kartu vertinant pilnas valino *tRNR*, *12S* ir dalines *ND4* genų sekas buvo įrodyta monofiletinė šios grupės kilmė, nustatyti giminystės ryšiai bei pasiūlyta pakoreguoti kai kurių rūšių sistematinę padėtį (pvz., *Ch. i. melaensis* Linsenmaier, 1968 ir *Ch. i. bischoffi* Linsenmaier, 1959 porūšius pakelti iki rūšių rango). Be to, pagal ištisines šių ir dalinę *CO1* genų sekas patvirtinta, kad nepaisant vidurūšinio haplotipų kintamumo, dauguma *Ch. ignita* grupės rūšių formuoja atskiras kladas (Soon *et al.*, 2014), išskyrus 2 rūšių poras, *Ch. ignita* – *Ch. impressa* ir ypač *Ch. mediata* – *Ch. solida*, tarp kurių reikšmingi genetiniai skirtumai *CO1*, *12S* ir *16S* genų sekose nerasti.

Branduolio DNR

Didžioji dalis ląstelės genetinės medžiagos saugoma branduoliuose chromosomų – sudėtinių struktūrų iš baltymų, RNR ir DNR – pavidalu. Kiekvienoje chromosomoje aptinkami šimtai / tūkstančiai genų, sudarantys klasterius arba esantys atskirti nekoduojančiomis sritimis – intronais, kurių, priklausomai nuo genų ir taksonų, skaičius ir ilgis yra įvairus (100–10000 bp) tarp (Hoy, 2013). Artimiausias bendrijai vabzdys, kurio ištirtas pilnas branduolio genomas, yra medunešė bitė *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae). Jos branduolio genomas sudarytas iš 16 chromosomų (patinų – haploidinių, patelių – diploidinių (žr. skyrelį „Lyties determinacija“ 15 psl.)), sudarytų iš 10157 genų, koduojančių rRNR, tRNR ir baltymus. Šio genomo apimtis – 236000000 bp (236 mln. bp). Lyginant su dvisparnių *Anopheles gambiae* Giles, 1902 ir *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 (Diptera) genomais, lėčiau evoliucionuojantis bitės genomas išsiskiria didele dalimi A-T gausių regionų (67 %) ir dinukleotidų CpG saitų, jame nėra pagrindinių transpozonų šeimų, RNR interferencijos ir DNR metilinimo genais jis panašesnis į stuburinių genomą. Be to, *A. mellifera* turi mažiau įgimto imuniteto, detoksikacijos fermentų, kutikulę sudarančių baltymų ir skonio receptorių genų, tačiau pasižymi didesniu skaičiumi uoslės receptorių genų, būtinų nektaro ir žiedadulkių paieškoms (Weinstock *et al.*, 2006).

Kaip ir mitochondrijų, branduolio genai taip pat taikomi vabzdžių filogenijos ir taksonomijos tyrimuose (Mount *et al.*, 2007). Dėl mažesnio egzonų evoliucionavimo greičio (Lin, Danforth, 2004; Hoy, 2013) dauguma branduolio genų naudojami aukštesniųjų taksonų filogenetinėje analizėje, tačiau kai kurie jų (pvz., *18S* ir *28S*) pasižymi skirtingu greičiu evoliucionuojančiais regionais, todėl gali būti naudojami ir žemesniųjų taksonų genetinio kintamumo tyrimuose (Hillis, Dixon, 1991; Caterino *et al.*, 2000).

Be *Apis mellifera* (Weinstock *et al.*, 2006), iš geluoninių plėviasparnių pilnas branduolio genomas yra žinomas nemažos grupės skruzdėlių (Hymenoptera: Formicidae): *Acromyrmex echinator* Forrel, 1899 (Nygaard *et al.*, 2011),

Atta cephalotes (Linnaeus, 1758) (Suen *et al.*, 2011), *Camponotus floridanus* (Buckley, 1866) (Bonasio *et al.*, 2010), *Cerapachys biroi* (Forel, 1907) (Oxley *et al.*, 2014), *Harpegnathos saltator* (T.C. Jerdon, 1851) (Bonasio *et al.*, 2010), *Linepithema humile* (Mayr, 1868) (Smith *et al.*, 2011) ir *Solenopsis invicta* Buren, 1972 (Wurm *et al.*, 2011).

Auksavapsvių branduolio DNR tyrimai, lyginant su mtDNR, atliekami rečiau. Dažnai šių vapsvų branduolinė genetinė medžiaga naudojama įtraukiant juos kaip išorinę grupę teisingam rūšių išdėstymui filogenetiniame medyje: nagrinėjant artimos auksavapsvėms Bethyridae šeimos (Hymenoptera: Chrysidoidea) filogenetinius ryšius pagal dalines branduolio 28S rRNR koduojančio geno (28S) sekas kaip išorinę grupę naudotos *Chrysis ruddii*, *Cleptes semiauratus* (Linnaeus, 1761) rūšių ir *Omalus* genties atstovai (Carr *et al.*, 2010), o tiriant kitos to paties antšeimio Dryinidae (Hymenoptera: Chrysidoidea) šeimos filogeniją pagal dalines branduolio 18S ir 28S genų sekas – *Ch. cembraicola* Krombein, 1957, *Ch. principalis* Smith, 1874 ir *Ch. seoulensis* Tsuneki, 1959 rūšys (Tribull, 2015). Vertinant Vespoidea (Hymenoptera) antšeimio filogenetinius ryšius pagal rRNR (28S) ir baltymus koduojančius branduolio genus (elongacijos veiksnį EF1- α , ilgabangį rodopsiną Lop1 ir wingless receptorių Wnt1), kaip išorinę grupę į analizę įtraukta *Hedychridium* Abeille de Perrin, 1878 gentis (Pilgrim *et al.*, 2007).

1.3. Plėviasparnių vabzdžių lizdavietės-gaudyklės ir jų panaudojimas bendrijos tyrimuose

Plėviasparnių vabzdžių tyrimams naudojamos dvejopos konstrukcijos lizdavietės-gaudyklės: pirmiausia pradėta taikyti gaudykles, pagamintas iš medienos bloką su įvairaus skersmens (3–13 mm) ir ilgio (5–15,2 cm) išgręžtomis ertmėmis. Mediena joms paprastai pasirenkama vietinių augalų rūšių – priklausomai nuo tyrimo vietos, baltosios pušies *Pinus strobiformis* (Pinaeaceae) (Krombein, 1967), paprastosios pušies *Pinus sylvestris* (Pinaceae) (Paini, Bailey, 2002; Paini, 2004; O'Neill *et al.*, 2007), paprastosios eglės *Picea*

abies (Pinaceae) (Chapman, Stewart, 1996), brazilinės araukarijos *Araucaria angustifolia* (Araucariaceae) (Buschini, 2006; Buschini, Woiski, 2008), europinio kėnio *Abies alba* (Pinaceae) (Boesi *et al.*, 2005), sparnuotosios tongapupės *Dipteryx alata* (Fabaceae) (Loyola, Martins, 2006, 2008). Tam, kad vėliau būtų lengviau dirbti su lizduose esančia medžiaga, dažnai į išgręžtas ertmes įterpiami paprastojo bambuko *Bambusa vulgaris* (Poaceae) tarpubambliai ir / ar kartono vamzdeliai (Camillo, 2004; Aguiar *et al.*, 2005; O’Neill *et al.*, 2007; Nascimento, Garófalo, 2014).

Visgi plačiau naudojamos lizdavietės-gaudyklės, kurias sudaro ryšulėlis (19–320 vnt.) įvairaus skersmens (1,9–20 mm) ir ilgio (10–30 cm) vamzdelių iš kartono (Gazola, Garófalo, 2009), plastiko (Taki *et al.*, 2004), raukšlėtosios gervuogės *Rubus fruticosus* (Rosaceae) stiebų (Danks, 1971), paprastojo bambuko *Bambusa vulgaris* (Poaceae) (Perugueti, 2005; Gazola, Garófalo, 2009; Torretta, 2015), japoninio pelėvirkščio *Reynoutria japonica* (Polygonaceae) (Klein *et al.*, 2002, 2004, 2006), *Arundo donax* (Poaceae) (Tylianakis *et al.*, 2006), bet plačiausiai naudojami paprastosios nendrės *Phragmites australis* (Poaceae) tarpubambliai, įdėti į plastikinį vamzdelį (Tscharntke *et al.*, 1998; Kruess, Tscharntke, 2002; Steffan-Dewenter, 2002, 2003; Budrienė, 2003; Budrys *et al.*, 2010; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Budrienė *et al.*, 2004; Klein *et al.*, 2006; Albrecht *et al.*, 2007; Holzschuh *et al.*, 2009, 2010, 2013; Schüep *et al.*, 2011; Budrys, Budrienė, 2012; Coudrain *et al.*, 2013; Fabian *et al.*, 2013; Pereira-Peixoto *et al.*, 2014; Steckel *et al.*, 2014; Pärn *et al.*, 2015). Kartais lizdaviečių-gaudyklių sutvirtinimui naudojamas popierius, apvyniotas polietileno plėvele (Martynova, Fateryga, 2015), arba aliuminis (Münster-Swendsen, Calabuig, 2000). Anot A. Budrienės ir kolegų (Budrienė *et al.*, 2004), dauguma ertmėse lizdus įrengiančių geluoninių plėviasparnių rūšių renkasi konkrečiau skersmens lizdą. Natūraliai gamtoje jos užima negyvoje medienoje esančias ertmes, kurios paprastai yra ksilofagų vabalų (Coleoptera: Anobiidae, Brentidae, Cerambycidae, Scolytinae) išeinamieji takai, todėl spėjama, kad bitės ir vapsvos užima tokio skersmens lizdaviečių-gaudyklių

ertmes, kokio skersmens takuose apsigyvena įprastai gamtoje aptinkamoje negyvoje medienoje.

Norint apsaugoti lizdavietes-gaudyklės nuo nepalankių klimato veiksnių (perkaitimo, drėgmės pertekliaus), kartais jos dengiamos mediniais stogeliais (Albrecht *et al.*, 2007; Holzschuh *et al.*, 2009, 2010; Fabian *et al.*, 2013), kanapiniu audeklu (Taki *et al.*, 2004). Pastebėta, kad lizdavietės su priedanga turi teigiamos įtakos lizdų apgyvendinimui (Taki *et al.*, 2004) – ermėse lizdus įrengiančios pavieniui gyvenančios bitės ir vapsvos dažniau įsikuria pridengtose lizdavietėse-gaudyklėse, tačiau skirtumų tarp parazitizmo intensyvumo pridengtose ir nepridengtose lizdavietėse nėra nustatyta (Taki *et al.*, 2008); vadinasi, priedangos netrukdo gamtiniams priešams aptikti lizdus. Vengiant skruzdėlių ir kitų besparnių gamtinių priešų, naudojami klijai (pvz., „Tanglefoot“), kuriais padengiama lizdavietės dalis, besiribojanti su paviršiumi, prie kurio ji tvirtinama (Klein *et al.*, 2004; Tylianakis *et al.*, 2004, 2006). O lizdavičių apsaugos nuo grybų sumetimais naudojami nekenksmingi plėviasparniams plataus spektro fungicidai, kuriais lizdavietės apipurškiamos kartą per mėnesį (Tylianakis *et al.*, 2006).

Tyrimų vietose lizdavietės-gaudyklės tvirtinamos 1–1,5 m aukštyje prie medinių stulpelių, įkasamų į žemę (Krombein, 1967; Gathmann *et al.*, 1994; Tscharrntke *et al.*, 1998; Steffan-Dewenter, 2002, 2003; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Loyola, Martins, 2006, 2008; Albrecht *et al.*, 2007; Bushini, Woiski, 2008; Holzschuh *et al.*, 2009, 2010, 2013; Schüep *et al.*, 2011; Fabian *et al.*, 2013), 1–2 m aukštyje ant sumedėjusių augalų (krūmų ir medžių) (Chapman, Stewart, 1996; Klein *et al.*, 2002, 2004; Taki *et al.*, 2004; O’Neill *et al.*, 2007; Budrys *et al.*, 2010) bei 0,6–3,3 m aukštyje ant medinių, molinių pastatų sienų (Budriene, Budrys, 2004; Budrienė *et al.*, 2004; Perugueti, 2005; Budrys *et al.*, 2010; Pärn *et al.*, 2015; Torretta, 2015).

Priklausomai nuo tyrimo vietos, lizdavietės-gaudyklės kabinamos šiltuoju arba drėgnuoju metų laiku (Europoje – maždaug balandžio–spalio mėnesiais).

Tyrimų Ekvadore metu įrodyta, kad ertmėse apsigyvenančių plėviasparnių rūšių skaičius pasižymi sezoniškumu: tiek bičių, tiek vapsvų rūšių turtingumas yra didesnis lietinguoju sezonu (tikėtina, dėl didesnio maisto išteklių kiekio) (Veddeler, 2006). Lizdų angos paprastai nukreipiamos į rytinę ar pietinę pusę (Nørgaard, Skou, 1972; Gathmann *et al.*, 1994; O’Neill *et al.*, 2007). Nustatyta, kad lizdavietėse-gaudyklėse, nukreiptose angomis į pietus ir rytus, įsikuria dauguma bendrijos rūšių. Kita vertus, kai kurios iš jų (pvz., klosčiavapsvės *Symmorphus bifasciatus*, *S. crassicornis*, *S. gracilis*) vengė šiomis kryptimis pakabintų lizdavičių – tikėtina, kad tai vienas iš būdų išvengti konkurencijos su tyrimo vietoje vyravusia *S. allobrogus* rūšimi (Budrienė *et al.*, 2004)

Paprastai lizdavietės-gaudyklės tikrinamos kas 2 savaites–mėnesį užpildytus lizdus pakeičiant panašaus skersmens tuščiais tarpubambliais (Klein *et al.*, 2002, 2004, 2006; Taki *et al.*, 2004; Aguiar *et al.*, 2005; Perugueti, 2005; Buschini, 2006; Loyola, Martins, 2006, 2008; Tylianakis *et al.*, 2006; Bushini, Woiski, 2008; Torretta, 2015). Pasibaigus sezonui lizdavietės surenkamos. Atrenkami bičių ir vapsvų įrengti lizdai, kurie preparuojami prieš (Tscharrntke *et al.*, 1998; Steffan-Dewenter, 2002; Budrienė, 2003; Bushini, Woiski, 2008; Budrys *et al.*, 2010; Budrys, Budrienė, 2012) ar po hibernacijos (sulėtėjusios medžiagų apykaitos būsenos) 4–5° temperatūroje (Albrecht *et al.*, 2007; Loyola, Martins, 2008; Fabian *et al.*, 2013; Pärn *et al.*, 2015). Lizdų preparavimo metu pagal lizdo konstrukciją, grobio likučius ir lervos morfologiją nustatoma lizdo šeimininko, grobio ir gamtinių priešų, jei jų yra, taksonominė priklausomybė (Budrys *et al.*, 2010) bei įvertinamas lizdo šeimininko gausumas (akelių skaičius), mirtingumo, parazitizmo intensyvumas.

Lizdavietės-gaudyklės plačiai naudojamos tirti ertmėse lizdus įrengiančių pavieniui gyvenančių plėviasparnių rūšių turtingumui ir gausumui (Krombein, 1967; Danks, 1971, Aguiar *et al.*, 2005; Buschini, 2006; Buschini, Woiski, 2008; Budrys *et al.*, 2010; Fabian *et al.*, 2013; Nascimento, Garófalo, 2014), lyčių santykiui populiacijoje (Sugiura, 1994; Oku, Nishida, 1999), vystymosi biologijos tyrimuose (Paini, 2004; Boesi *et al.*, 2005; Perugueti, 2005). Taip pat

lizdavičių-gaudyklų metodas naudojamas plėviasparnių mitybiniui tinklui tirti (Münster-Swendsen, Calabuig, 2000; Tylianakis *et al.*, 2004; Aguiar *et al.*, 2005; Boesi *et al.*, 2005; Loyola, Martins, 2006; Albrecht *et al.*, 2007; O'Neill *et al.*, 2007; Fabian *et al.*, 2013; Martynova, Fateryga, 2015; Torretta, 2015), pvz., lizdavičių-gaudyklų pagalba nustatius Estijos faunos auksavapsvių (Hymenoptera: Chrysididae) šeimininkus ir įvertinus jų specializacijos lygį paaiškėjo, kad dauguma šių gamtinių priešų pasižymi minimaliu šeimininkų persidengimu tarp kleptoparazitinių rūšių (Pärn *et al.*, 2015), kas leidžia panaudoti šeimininkų spektrą skiriant artimas ir sunkiai atskiriamas auksavapsvių rūšis.

Lizdavičių-gaudyklės, kaip papildomas lizdų įrengimo vietas, siūloma naudoti erdmėse įsikuriančių bičių ir vapsvų gausumui didinti (Gathmann *et al.*, 1994; Tschardt *et al.*, 1998), mat pasirodė, kad dėl nuolatos 5 metus teikiamų papildomų lizdų įrengimo vietų *Osmia rufa* populiacija ženkliai padidėjo (Steffan-Dewenter, Schiele, 2008). Kartais stebimas net didesnis lizdavičių nei buveinėje esančių natūralių ertmių užėmimo aktyvumas (Westerfelt *et al.*, 2015): Suomijos miškuose atliktų tyrimų metu pastebėta, kad bendrijos vapsvos, užėmusios 1,8 % natūralių ertmių, apgyvendino 38 % lizdavičių-gaudyklėse esančių ertmių.

Dėl greito ir lengvo gaminimo, paprastų medžiagų ir nesudėtingos priežiūros eksponavimo metu plėviasparnių lizdavičių-gaudyklės dažnai naudojamos ekosistemų, kraštovaizdžio, buveinių kokybės ir pokyčių vertinimui (Gathmann *et al.*, 1994; Tschardt *et al.*, 1998; Klein *et al.*, 2002; Steffan-Dewenter, 2002; Sjödin, 2007; Budrys *et al.*, 2010).

1.4. Antropogeninių veiksnių įtaka lizdavietyse-gaudyklėse apsigyvenantiems vabzdžiams

Antropogeninių veiksnių poveikis biologinei įvairovei skirstomas į (Stanners, Bourdeau, 1995):

- gamtinių buveinių ir ištisų ekosistemų fizinį naikinimą (žemdirbystė, gyvulininkystė, miškų kirtimas, sausinimas, drėkinimas);
- naudingųjų iškasenų eksploataciją bei rūšių kaip žaliavų šaltinio naudojimą;
- urbanizaciją ir technologinę plėtrą;
- globalią aplinkos taršą antropogeninės kilmės kenksmingomis medžiagomis;
- laukinių rūšių domestikaciją ir introdukciją.

Antropogeninis poveikis lizdavietyse-gaudyklėse apsigyvenantiems vabzdžiams dažniausiai tiriamas naudojant skirtingo erdvinio masto antropogeninius veiksnius. Vieni jų veikia kraštovaizdžio lygmenyje, kuris, veikiamas antropogeninės kilmės trikdžių, keičiasi.

1.4.1. Kraštovaizdžio pokytis

Vienas iš pagrindinių kraštovaizdžio požymių yra kraštovaizdžio heterogeniškumas (Kavaliauskas, 2011). Jis tiesiogiai priklauso nuo pusiau natūralių buveinių – miškų, pievų su natūralia augmenija – dalies jame (didėjant tokių buveinių kraštovaizdyje, didėja jo heterogeniškumas) (Steffan-Dewenter, 2002). Šių buveinių nykimas, daugiausiai lemiamas žemės ūkio veiklos (Gathmann *et al.*, 1994), mažina heterogeniškumą, kartu ir išteklių įvairovę, o per ją – ir lizdavietyse-gaudyklėse apsigyvenančių plėviasparnių bendrijos gausumą ir įvairovę (Loyola, Martins, 2008). Anot A.-M. Klein ir kolegų (Klein *et al.*, 2004), bendriją sudarančios rūšys gali išgyventi tik heterogeniškame kraštovaizdyje, kuriame yra gausus rinkinys išteklių, būtinų ertmėse įsikuriančioms pavieniui gyvenančioms bitėms ir vapsvoms (Gathmann, Tschardtke, 2002; Holzschuh *et al.*, 2009, 2013). Tą patvirtina bendrijos sudėties tyrimai įvairiose buveinėse: atlikus pramoninio miško likučiuose

Brazilijoje tyrimus paaiškėjo, kad kuo tyrimo vietos panašesnės augalų rūšine sudėtimi, tuo ir lizdavietyse-gaudyklėse įsikuriančių plėviasparnių rūšių turtingumas mažesnis (Loyola, Martins, 2008). Taip pat kraštovaizdžio heterogeniškumo mažėjimas neigiamai veikia ir mitybinius ryšius: Ekvadore tiriant parazitoidų-šeimininkų sąveikas paaiškėjo, kad miško iškirtimas, kurio dėka suvienodėjo kraštovaizdžio struktūra, taip pat sumažino ir sąveikų įvairovę, kuri tapo itin panaši skirtinguose buveinių tipuose, pvz., ryšių laukuose ir ganyklose (Laliberté, Tylianakis, 2010). O didesnis kraštovaizdžio heterogeniškumas teigiamai veikia bendrą erdmės lizdus įrengiančių pavienių bičių ir vapsvų (Steffan-Dewenter, 2002; Fabian *et al.*, 2013) bei jų gamtinių priešų (Steffan-Dewenter, 2002, 2003; Steckel *et al.*, 2014) rūšių turtingumą.

Europoje vienos pagrindinių pusiau natūralių kraštovaizdžio buveinių yra miškai. Dėl didelio negyvos medienos kiekio, reikalingo lizdams įrengti, miškų buvimas fragmentuotame agrariniame kraštovaizdyje yra svarbus bendrijos atstovams, ypač vapsvoms (tai paaiškinama tuo, jog vapsvos, kitaip nei bitės, yra labiau priklausomos nuo skirtingų buveinių tipų kraštovaizdyje, mat pasižymi mažesniu plitimu dėl didesnio prierašumo prie konkrečių maisto išteklių, lizdų įrengimo vietų ir statybinių medžiagų (Steffan-Dewenter, 2002, 2003)): nustatyta, kad vapsvų rūšių turtingumą ir įvairovę teigiamai veikia didesnė miško buveinių dalis kraštovaizdyje (Schüepp *et al.*, 2011), pavienių klosčiavapsvių gausumas mažėja didėjant atstumui iki artimiausio miško (Klein *et al.*, 2004), vapsvų rūšių turtingumas ir gausumas didžiausias miško buveinėse (Holzschuh *et al.*, 2009). Be to, miško buveinių kraštovaizdyje buvimas, teigiamai veikdamas bendrą šeimininkų rūšių turtingumą, didina ir jų gamtinių priešų įvairovę, kas veda prie didesnės mitybinių sąveikų įvairovės (Fabian *et al.*, 2013).

Nustatyta, kad kitos pusiau natūralios buveinės, tokios kaip nesukultūrintos pievos, taip pat teigiamai veikia bendriją: daugėjant nepasėlinių žolinių buveinių kraštovaizdyje didėja bičių rūšių turtingumas bei gausumas (Holzschuh *et al.*,

2010), o pievos su natūralia augalija pasižymi dvigubai didesniu bičių rūšių turtingumu lyginant su pasėlių laukais (Gathmann *et al.*, 1994).

Ir nors daugeliu atvejų didėjantis kraštovaizdžio heterogeniškumas palankiai veikia bendrijos rūšis, kartais stebimas kai kurių augalėdžiais mintančių vapsvų (Fabian *et al.*, 2013) (tarp jų ir pavienių klosčiavapsvių Eumeninae (Steffan-Dewenter, 2003)) rūšių turtingumo mažėjimas. Mat aplinkinis kraštovaizdis gali būti sudarytas ir iš buveinių, galinčių ne tik tiekti papildomų išteklių, jei konkreti rūšis yra generalistas, bet ir atkirsti galimus maisto šaltinius nuo jų vartotojų, ypač jei rūšis specialistas (Steffan-Dewenter, 2002, 2003). Tokiu atveju specialistų išsaugojimas yra nulemtas tinkamų buveinių ploto ir jų susisiekimo, o generalistų ar rūšių, kurios priklauso nuo skirtingose buveinėse randamų išteklių, išsaugojimui itin svarbus heterogeniškas kraštovaizdis (Steffan-Dewenter, 2003).

Intensyvus žemės ūkis veda ne tik prie sumažėjusio kraštovaizdžio heterogeniškumo, bet ir buveinių supaprastėjimo, kas taip pat lemia rūšių įvairovės mažėjimą (Holzschuh *et al.*, 2010), o kompleksinėse buveinėse aptinkamas didesnis augalėdžių gamtinių priešų rūšių turtingumas ir daugiau specialistų rūšių (Samways *et al.*, 2010). Pusiau natūralios buveinės pasižymi dideliu augalų rūšių skaičiumi (Gathmann *et al.*, 1994), kuris didina bičių ir vapsvų bei jų gamtinių priešų rūšių turtingumą ir gausumą (Tscharntke *et al.*, 1998; Albrecht *et al.*, 2007; Fabian *et al.*, 2013), kadangi didelė augalų įvairovė produkuoja didesnę nektaro ir žiedadulkių, grobio bei potencialių lizdo įrengimo vietų kiekį ir įvairovę (Gathmann, 1998; Tscharntke *et al.*, 1998; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Taki *et al.*, 2008; Sobek *et al.*, 2009). Įrodyta, kad bitės užtrunka žymiai mažiau laiko pildydamos lizdo akeles maisto atsargomis palikuonims pievose su įvairia augalija nei monokultūrinėje aplinkoje. O pavienių medžių – potencialių lizdo įrengimo vietų – buvimas pievose didina tiek bičių, tiek vapsvų rūšių turtingumą (Tscharntke *et al.*, 1998). Panašūs rezultatai gauti Šveicarijos rapsų laukuose ir šalia jų esančiuose soduose atliktų tyrimų metu (Pereira-Peixoto *et al.*, 2014). Be to, didelės augalų įvairovės ir

vertikalios stratifikacijos dėka vaismedžių pievos pasižymi dideliu bendru vapsvų ir bičių rūšių turtingumu lyginant su kitais buveinių tipais agrariniame Vokietijos kraštovaizdyje (Gathmann *et al.*, 1994). Taip pat bičių, vapsvų ir jų gamtinių priešų rūšių turtingumą ir gausumą teigiamai veikia sumedėjusių augalų rūšių gausūs miškai (Taki *et al.*, 2008; Sobek *et al.*, 2009). Taip pat nustatyta, kad heterogeniškos buveinės dažnai pasižymi daugeliu smulkių bendrijos rūšių, nerandamų monokultūrinėje buveinėje, buvimu (Tschardtke *et al.*, 1998).

Kraštovaizdžio ir buveinės pokyčiai parazitoidams daugiausia pasireiškia per jų šeimininkus, kadangi ryšių tarp šeimininkų ir jų gamtinių priešų stiprumas labiau veikiamas šeimininkų rūšių turtingumo ir gausumo nei erdvinių parametru (Steffan-Dewenter, 2003). Mažėjanti rūšių įvairovė žemesniame mitybiniame lygmenyje koreliuoja su mažesne rūšių įvairove aukštesniuose lygmenyse (Albrecht *et al.*, 2007), visgi aukštesni mitybiniai lygmenys turėtų jautriau reaguoti į buveinių praradimą nei jų šeimininkai, kadangi jie privalo rasti buveines, užimtas šeimininkų, o šeimininkai ieško tiesiog tinkamų buveinių, kas buvo įrodyta tiriant parazitoidų specialistų atsaką į intensyvų žemės naudojimą lyginant su jų šeimininkais (Holzschuh *et al.*, 2010). Ir nors kartais tiesioginis ryšys tarp parazitizmo ir kraštovaizdžio ar buveinės charakteristikų nenustatomas (Steffan-Dewenter, 2003), netiesioginis ryšys visgi egzistuoja, mat parazitizmo dažnis yra teigiamai susijęs su parazitoidų rūšių turtingumu ir gausumu (Tschardtke *et al.*, 1998; Steffan-Dewenter, 2003; Veddelar, 2006; Veddelar *et al.*, 2010) bei jų įvairove (Tylianakis *et al.*, 2006), pvz., parazitizmo dažnio skirtumai nenustatyti tarp žolinių augalų ir miško buveinių, tačiau jis mažėja mažėjant parazitoidų įvairovei, kuri didžiausia rasta miško buveinėse (Holzschuh *et al.*, 2009). Tokiu būdu miško buveinės teigiamai veikia ne tik bendrijos rūšis, bet ir jų mitybines sąveikas, atsispindinčias per parazitizmo dažnį.

Apibendrinant anksčiau atliktų tyrimų duomenis, antropogeninis kraštovaizdžio pokytis, pasireiškiantis kraštovaizdžio heterogeniškumo

mažėjimu dėl miškų kirtimo ir didėjančių pasėlių laukų ploto bei buveinių vienodėjimo, paprastai mažina lizdavietyse-gaudyklėse įsikuriančios bendrijos rūšių turtingumą, gausumą, įvairovę bei mitybinių ryšių įvairovę.

Vis tik dėl miškininkystės ir žemės ūkio poveikio kraštovaizdis kinta ne tik mažėjant jame natūralių buveinių daliai, bet ir vykstant tų buveinių fragmentacijai.

1.4.2. Buveinių fragmentacija

Buveinių fragmentacija keičia veikiančiąsias populiacijų dinamikos jėgas trukdydama populiacijoms susisiekti ir mažindama išteklių aprūpinančių buveinių plotą (Steffan-Dewenter, Schiele, 2008; Price *et al.*, 2011). Tyrimais įrodyta, kad mažėjant buveinės plotui bendras lizdavietyse-gaudyklėse apsigyvenančių vabzdžių rūšių turtingumas ir gausumas bei atskirai bičių, pavienių klosčiavapsvių (*Eumeninae*) ir jų gamtinių priešų rūšių turtingumas bei *Eumeninae* gausumas pastebimai mažėja (Steffan-Dewenter, 2003). Panašus rezultatas nustatytas ir buveinių izoliacijos metu (Tylianakis *et al.*, 2004; Klein *et al.*, 2006): tostant miško buveinėms, mažėja bendras bendrijos bičių, vapsvų ir jų gamtinių priešų rūšių turtingumas.

Buveinių izoliaciją mažina natūralių ar pusiau natūralių buveinių „koridoriai“ – žolinių ar sumedėjusių augalų juostos, siejančios atskirtas lizdų įrengimo ir maitinimosi vietas fragmentuotame agrariniame kraštovaizdyje (Holzschuh *et al.*, 2009; Samways *et al.*, 2010). Jie plačiai naudojami Europoje kaip vienas iš būdų sumažinti neigiamas buveinių fragmentacijos pasekmes ir padidinti buveinių susisiekimą (Holzschuh *et al.*, 2009). Šio metodo privalumai įrodyti tyrimais, kurių metu tokių „koridorių“ dėka buvo atkurtas pievų buveinių susisiekimas su mišku, dėl ko lizdavietyse-gaudyklėse lizdus įrengiančių vapsvų rūšių turtingumas padidėjo 1,8 kartus, o gausumas – 6 kartus lyginant su šiais jų rodikliais izoliuotose buveinėse (Holzschuh *et al.*, 2009). Be to pastebėta, kad sujungtose „koridoriais“ buveinėse bendrijos vapsvų rūšių turtingumas atitiko buveinėse šalia miško pakraščiu esančių rūšių turtingumą (Schüepp *et al.*,

2011). Šveicarijoje žolinių augalų juostų fragmentuotame agrariniame kraštovaizdyje teigiama įtaka nustatyta ir bendrijos mitybinių ryšių skaičiumi (Fabian *et al.*, 2013).

Ir nors „koridorių“ poveikis bičių rūšių turtingumui ir įvairovei nustatytas nebuvo, buveinių susisiekimas teigiamai veikia bičių gausumą, kuris, kaip ir jų efektyvus populiacijos dydis, didėja mažėjant atstumui iki atkurtų pievų (Albrecht *et al.*, 2007; Steffan-Dewenter, 2003). Tai patvirtinta tiriant pasėlių laukų ir pusiau natūralių pievų tarpusavio atskirtumo poveikį dažnai vietinei Vokietijos bičių rūšiai *Osmia rufa* (Hymenoptera: Apidae): pusiau natūralioms pievoms esant šalia rapsų laukų tikimybė, kad juose apsigyvens *O. rufa*, padidėjo iki 59 % lyginant su laukais, izoliuotais nuo pievų, o ir pusiau natūraliose pievose šių bičių gausumas buvo 55 % didesnis, kai šios pievos siejosi su laukais. Rapsų žiedadulkių procentas lizdų akelėse buvo didesnis laukuose ir susietose pievose nei atskirtose pievose. Be to, tiek rapsų laukuose, tiek pusiau natūraliose pievose pastebėtas tiesioginis ryšys tarp rapsų žiedadulkių procento bičių lizduose ir akelių skaičiaus, kas rodo, kad net intensyviai naudojamos buveinės, jei jos susijusios su pusiau natūraliomis buveinėmis, gali ženkliai didinti pavieniui erdmėse apsigyvenančių bičių gausumą (Holzschuh *et al.*, 2013).

Žemės ūkio veikla keičia priėjimą prie maisto išteklių ir tinkamų lizdų įrengimo vietų, tokiu būdu keisdama maisto paieškų atstumą ir kartu bičių bei vapsvų gausumą. Šių vabzdžių gebėjimas įveikti atstumus tarp maitinimosi vietų ir lizdų yra itin svarbus išlikimui (Klein *et al.*, 2004), tad norint išsaugoti gyvybingas jų populiacijas, būtina žinoti didžiausią įveikiamą atstumą tarp lizdų įrengimo ir maitinimosi vietų. Tuo tikslu Šveicarijoje buvo tirtos pavieniui gyvenančios oligolektinės bitės *Chelostoma rapunculi*, *Hylaeus punctulatissimus* Smith, 1842 ir *Hoplitis adunca* (Panzer, 1798) (Hymenoptera: Apidae) sodinant jų mitybinius augalus skirtingais atstumis nuo fiksuotų lizdaviečių. Rezultatai parodė, kad nors didžiausias atstumas siekė 1400 m, realus atstumas (įveiktas 50 % tirtų patelių) tarp lizdų įrengimo ir maitinimosi

vieta, užtikrinantis populiacijos gyvybingumą ir išlikimą, tebuvo 300 m (Zurbuchen *et al.*, 2010).

Maisto paieškų trukmė taip pat priklauso ne tik nuo kūno dydžio (žr. skyrelį „Kūno svoris“ 18 psl.), bet ir nuo maisto objekto: nustatyta, kad didelis augalų rūšių skaičius trumpina bičių kelionės laiką, pvz., tiriant polilektinę rūšį *Osmia rufa* (Hymenoptera: Apidae), pastebėtas ryškus trukmės sumažėjimas daugėjant augalų rūšių. Taip pat nustatyta, kad maisto paieškų laikas ilgesnis skurdesnėse augalų rūšių buveinėse lyginant jas su gausiomis: *O. rufa* užtruko dvigubai ilgiau negausioje augalų rūšių buveinėje lyginant su gausia (Gathmann, Tschardtke, 2002), o *Heriades fulvescens* Cockerell, 1920 (Hymenoptera: Apidae) paieškos laikas buvo tuo didesnis, kuo mažiau buveinėje aptikta žydinčių augalų rūšių (Klein *et al.*, 2004).

Parazitizmo dažnį lemia ne tik šeimininkai, bet ir buveinių izoliacija. Tyrimų duomenimis, parazitizmo dažnis mažėjo didėjant lizdaviečių-gaudyklė atstumui nuo natūralių miško buveinių (Tylianakis *et al.*, 2004; Klein *et al.*, 2006; Schüepp *et al.*, 2011), atkurtų (Albrecht *et al.*, 2007) ir pusiau natūralių pievų fragmentų (Tschardtke *et al.*, 1998). Kartais parazitizmo dažnį atstumas iki pusiau natūralios buveinės veikia net labiau nei šeimininkų gausumas, mat jose aukštesnieji mitybiniai lygmenys geba formuoti dideles populiacijas. Kadangi daugeliu atvejų gamtiniai priešai specifiškesni šeimininkams nei plėšrūnai grobiui, jie yra labiau priklausomi ir nuo izoliacijos poveikio bei jautriau reaguoja į atskyrimą nuo miškų (Klein *et al.*, 2006). Kuo labiau izoliuota buveinė, tuo bendrijos rūšių mirtingumas dėl gamtinių priešų yra mažesnis, dėl ko mažėja tiek pačių gamtinių priešų, tiek bendrijos mitybinių ryšių įvairovė (Tschardtke *et al.*, 1998), o šeimininkų populiacijos reguliacija vyksta silpniau (Schüepp *et al.*, 2011).

Apibendrinant anksčiau atliktų buveinių fragmentacijos poveikio lizdavietėse-gaudyklėse įsikuriančios bendrijos atstovams tyrimų duomenis, mažėjantys buveinių plotai, kartu ir prastėjantis susisiekimas tarp jų, taip pat,

kaip ir antropogeninės kilmės trikdžių paveiktas kraštovaizdis, dažniausiai mažina bendrijos rūšių turtingumą, gausumą, įvairovę bei mitybinių ryšių įvairovę. Kita vertus, daugumos buveinių fragmentacijos tyrimų, kurių rezultatai apžvelgti, metu dėmesys skirtas pievose apsigyvenančiai vabzdžių bendrijai, kai miške lizdavietės-gaudyklės paprastai nebuvo kabintos.

Be buveinių fragmentacijos, žmogaus ūkinė veikla veikia kaip sukcesijas sukeliantis veiksnys, skatinantis ankstyvesnių sukcesijos stadijų įsigalėjimą.

1.4.3. Buveinių sukcesijos stadijų pokyčiai

Pastebėta, kad vėlyvų sukcesijos stadijų buveinės teigiamai veikia lizdavietėse-gaudyklėse apsigyvenančių vabzdžių bendriją: vėlyvų sukcesijos stadijų pievos pasižymi didesniu šios bendrijos bičių rūšių turtingumu ir gausumu lyginant su ankstyvosiomis (Gathmann *et al.*, 1994). Tai gali būti paaiškinta mažesniu augalų rūšių skaičiumi ankstyvų sukcesijos stadijų buveinėse, dėl ko tirtos bitės *Osmia caerulea* (Linnaeus, 1758) ir *Megachile versicolor* Smith, 1844 (Hymenoptera: Apidae) užtruko dvigubai ilgiau aprūpindamos akeles maistu nei kiti tų pačių rūšių atstovai, maisto atsargas palikuonims rinkę vėlyvų sukcesijos stadijų laukuose (Gathmann *et al.*, 1994).

Pievų ekosistemų su visomis joms būdingų augalų ir gyvūnų rūšimis išlikimas ženkliai priklauso nuo ganymo ir šienavimo. Šios veiklos stabdo sukcesiją neleidamos pievų ekosistemoms apaugti krūmais ir medžiais bei taip išsaugodamos joms būdingą augaliją. Reguliariai ir tausojamai šienaujamos ir ganomos pievos išsiskiria didele biologine įvairove, tačiau šių veiklų intensyvumo didinimas siekiant geresnių ekonominių rezultatų yra nemaža grėsmė pievų ir jose gyvenančių rūšių išlikimui (Ignatavičius, Ložytė, 2010). Tai atsispindi ir tiriamoje bendrijoje: lyginant jos rodiklius intensyviai naudojamose (ganomose, šienaujamosiose pievose) ir atkurtose (pievose su natūralia augalija) buveinėse rasta, kad tiek vapsvų ir bičių, tiek jų gamtinių priešų rūšių turtingumas bei gausumas, mitybinių ryšių įvairovė ir parazitizmo

dažnis didesnis neganomose buveinėse, lyginant jas su intensyviai ganomomis (Kruess, Tschardtke, 2002), atkurtose nei intensyviai naudojamose buveinėse (Albrecht *et al.*, 2007). O lyginant ekstensyviai ir intensyviai naudojamoms buveinėms, skirtumas rastas tarp bendrijos rūšių gausumo, kuris pasirodė esantis didesnis ekstensyviai naudojamose ganyklose, tikėtina dėl mažesnio augalėdžio vabzdžio-augalo sąveikų trikdymo. Taigi, nuosaikus ganymas ir šienavimas yra svarbus veiksnys pievų ekosistemų biologinės įvairovės išsaugojimui (Kruess, Tschardtke, 2002).

Kita vertus, taip pat stebėtas teigiamas intensyvaus buveinių naudojimo poveikis bendrijai: Sulavesyje tirtos agrarinės sistemos (kavos plantacijos), besiskiriančios naudojimo intensyvumu, lizdavietyse apsigyvenančių vabzdžių bendrijos sudėčiai nustatyti. Pasirodė, kad bičių, vapsvų ir jų gamtinių priešų rūšių turtingumas ir gausumas didėjo didėjant buveinės naudojimo intensyvumui. Tai gali būti paaiškinama tuo, kad tokio tipo buveinėse gausu kenkėjų, kurių dalis – vikšrai – yra pagrindinis pavienių klosčiavapsvių Eumeninae (Hymenoptera), didžiosios tirtos bendrijos dalies, grobis. Be to, kavos plantacijos pasižymi sumedėjusių augalų buvimu, kurie suteikia tinkamą bendrijai lizdų įrengimo vietas (Klein *et al.*, 2002; Hoehn *et al.*, 2010).

Apibendrinant anksčiau atliktus tyrimus, antropogeninės kilmės trikdžių nepaveiktose, vėlyvų sukcesijos stadijų buveinėse aptinkamas didžiausias lizdavietyse-gaudyklėse įsikuriančių vabzdžių bendrijos rūšių turtingumas ir gausumas bei mitybinių ryšių įvairovė. Kita vertus, jei išsaugomas pakankamas išteklių, būtinų bendrijai, kiekis, antropogeninis buveinių ankstyvų sukcesijos stadijų įsigalėjimas taip pat gali turėti teigiamą įtaką bendrijai. Be to, kaip ir buveinių fragmentacija, antropogeninis sukcesijos poveikis bendrijai iki šiol daugiausiai tirtas pievų, o ne miško buveinėse.

Vienas iš antropogeninių veiksnių, lemiantis ankstyvesniųjų sukcesijos stadijų įsigalėjimą, yra miško eksploatacija.

1.4.4. Miško eksploatacija

Atliktų tyrimų, susijusių su lizdavietyse-gaudyklėse apsigyvenančių vabzdžių bendrijos priklausomybe nuo miško eksploataavimo, nėra gausu. Vis tik tiriant bendrijos vapsvas skirtingo amžiaus kaimyninės Baltarusijos pušynuose nustatyta, kad didžiausiu rūšių turtingumu ir gausumu pasižymėjo 40 m. pušynai, lyginant su 20 m. atsodintu tos pačios medžių rūšies jaunuolynu (Шляхтенок, Агунович, 2001). To priežastimi gali būti nedidelis tinkamos lizdams įkurti negyvos medienos kiekis, randamas jaunuolynuose (Szczepko *et al.*, 2013), dėl ko jauni miškai vapsvų pasirenkami rečiau. Taip pat nustatyta, kad bendrijos parazitizmo intensyvumas didėja kartu su buveinės amžiumi (Tscharntke *et al.*, 1998).

Daugumoje eksploatuojamų miškų negyvos medienos kiekis santykinai nedidelis. Tačiau atkreipus dėmesį į jos naudą, kuri pasireiškia ne tik anglies izoliavimo, maisto medžiagų kaupimo, vandens sulaikymo funkcijomis, bet ir buveinių organizmams sukūrimu (Kraus, Krumm, 2013), nuo paskutinio XX a. dešimtmečio vidurio biologinės įvairovės išsaugojimo tikslais kirtavietyse paliekami ir negyvi medžiai – sausi stuobriai (Westerfelt *et al.*, 2015). Teigiamą negyvos medienos įtaką lizdavietyse-gaudyklėse apsigyvenančių plėviasparnių bendrijai patvirtinta nustatius teigiamą ryšį tarp bendrijos vapsvų rūšių turtingumo ir gausumo bei medžių išvartų kiekio (Loyola, Martins, 2008), nors dažniau bendrijos vapsvos aptinkamos vertikaliai išsidėčiusioje negyvoje medienoje – sausuose stuobriuose, lyginant su išvartomis ir kelmais (Westerfelt *et al.*, 2015).

Apibendrinant atliktų tyrimų, susijusių su miško eksploatacijos įtaką tiriamos bendrijos rodikliams, rezultatus, miško eksploatacija lemia mažėjantį lizdavietyse-gaudyklėse įsikuriančios bendrijos rūšių turtingumą ir gausumą. Didžiausia tikimybė, jog šį neigiamą poveikį sukelia miško eksploataavimo metu šalinama negyva mediena. Kita vertus, literatūroje nerasta duomenų apie miško

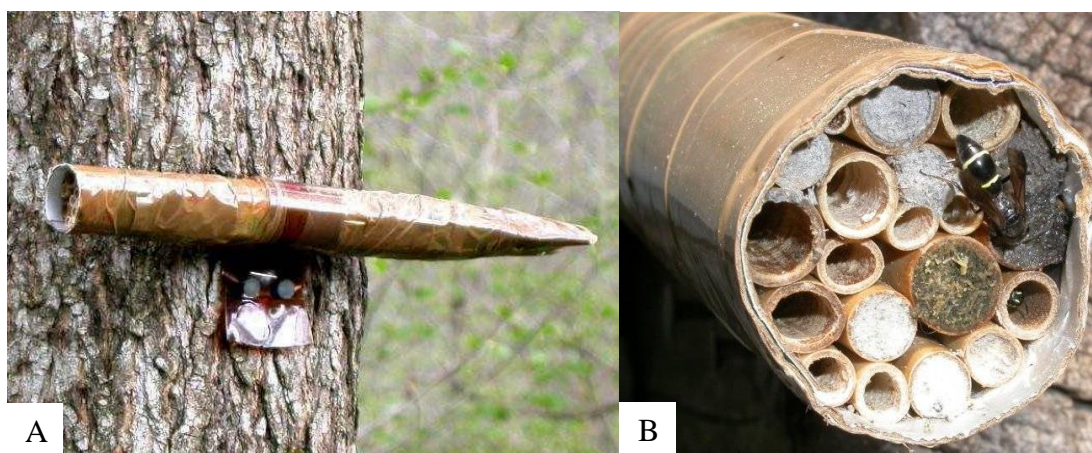
eksploatacijos poveikį bendrijos 1-o mitybinio lygmens – bičių – rūšių turtingumui ir gausumui.

Nepaisant visų tyrimų, vertinusių antropogeninės kilmės trikdžių poveikį lizdavietyse-gaudyklėse apsigyvenančių bičių, vapsvų ir jų gamtinių priešų bendrijai, iki šiol nėra atlikta analizės, kuri apibendrintų skirtingo erdvinio masto antropogeninį poveikį, todėl šio darbo metu siekta įvertinti bendrą žemės ūkio naudmenų plotų didėjimo, miško buveinių plotų mažėjimo ir fragmentacijos, ankstyvesnių sukcesijos stadijų įsigalėjimo, miško eksploatacijos įtaką lizdavietyse-gaudyklėse įsikuriančių vabzdžių bendrijos rodikliams.

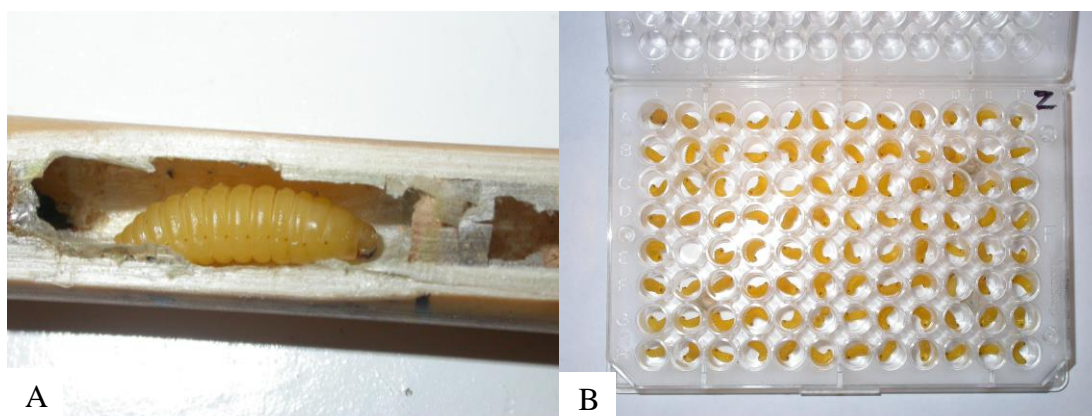
2. TYRIMŲ MEDŽIAGA IR METODAI

2.1. Lizdavičių-gaudyklių metodas

Tyrime buvo naudotos originalios konstrukcijos lizdavičių-gaudyklės (Budrienė, 2003; Budrys *et al.*, 2010), sudarytos iš 20–35 natūralaus ilgio (19–322 mm) ir skersmens (1,9–8,6 mm) pernykščių paprastosios nendrės *Phragmites australis* (Poaceae) tarpubamblių ryšulėlių, apvyniotų Tetrapack kartono pakuotėmis ir sutvirtintų lipnia juosta. Šios plėviasparnių vabzdžių bendrijai rinkti skirtos gaudyklės sėkmingai pritaikytos atliekant tyrimus 13 Europos šalių tarptautinio projekto ALARM metu 2007–2008 m. (Budrys *et al.*, 2010). Šio tyrimo metu lizdavičių tvirtintos horizontaliai 3,5 m aukštyje miško buveinėse ant medžių kamienų (2 pav. A, B). Kiekvienoje buveinėje eksponuota po 1 lizdavičių-gaudyklių ėminių, kurių daugumą sudarė po 5 lizdavičių-gaudykles, nutolusias viena nuo kitos kaip mažiau nei per 25 m ir kabintas ant, jei įmanoma, skirtingos rūšies storiausiais kamienais pasižyminčių medžių. Jei buveinėje buvo sausų stuobrių, bent 1 lizdavičių tvirtinta ant vieno iš jų. Po eksponavimo rudenį surinktos lizdavičių-gaudyklės būdavo išardomos (3 pav. A), atrenkami nendrių tarpubambliai su juose plėviasparnių vabzdžių įrengtais lizdais. Į ėminio sudėtį įskaičiuojamos tik tos lizdavičių, kuriose rastas bent vienas plėviasparnio įrengtas lizdas. Lizdų preparavimo metu į duomenų bazę suvedinėti duomenys apie lizdą (ertmės skersmuo, ilgis, akelių gyiliai), grobį (sisteminė priklausomybė, jei įmanoma – individų skaičius akelėje), šeimininkus bei jų gamtinius priešus (sisteminė priklausomybė, priešlėliukių svoris ir galvos kapsulės plotis). Lizdo ilgis, akelių gyiliai matuoti liniuote 1 mm tikslumu, lizdo skersmuo ir lervos galvos kapsulės plotis – MBS-10 stereoskopinio mikroskopo mikrometru; lervos svoris elektroninėmis Kern ABJ svarstyklėmis 0,1 mg tikslumu. Po lizdų preparavimo gyvos priešlėliukės 3–5 mėnesius būdavo laikomos 4°C temperatūroje imituojant žiemojimą (3 pav. B). Pavasarį, padidinus temperatūrą iki 25°C, iš jų išsirisdavo suaugę vabzdžiai, kurie būdavo sveriami, apibūdinami ir užfiksavus juos 96 % etanolyje, saugomi 4°C temperatūroje, Gamtos tyrimų centro (Vilnius, Lietuva) kolekcijoje.



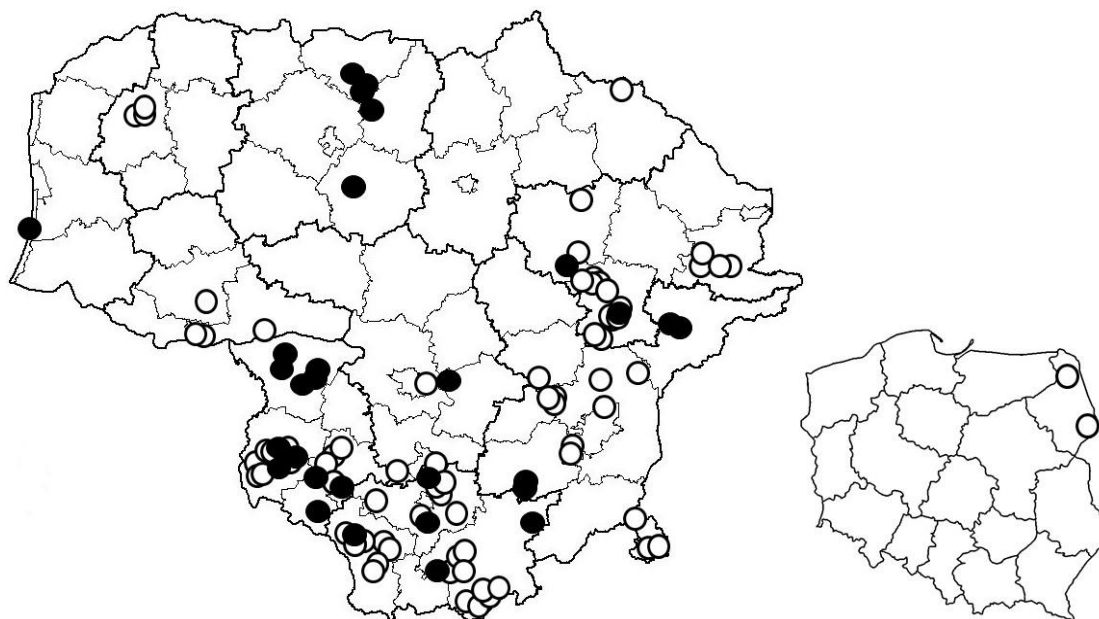
2 pav. Plėviasparnių vabzdžių lizdavietė-gaudyklė ant medžio kamieno (A) ir iš arti (B), kurioje matomos dar nepanaudotos ertmės (tušti nendrių stiebų tarpubambliai) ir įrengti lizdai (priklausomai nuo plėviasparnio rūšies, įvairiomis medžiagomis užkimšti nendrių stiebų tarpubambliai).



3 pav. Klosčiavapsvės *Symmorphus murarius* lizdo akelė su joje besivystančiu priešlėliukės stadijos palikuonimi (A) ir į konteinerį žiemojimui sudėtos priešlėliukės (B).

2.2. Tyrimų medžiaga

Lizdaviečių-gaudyklių eksponavimas 2012–2015 m. atliktas 15 Lietuvos rajonų priklausančiose 31 miško vietovėje. Be naujai šių gaudyklių pagalba surinktos medžiagos, į analizuojamų duomenų masyvą įtraukti ir 2003–2011 m. kai kuriose iš išvardintų (pvz., Buktos miške, Punios šile, Želtiškių miške) bei kitose vietovėse (pvz., Gerkiškėse, Pogarendos miške, Račiškių miškelyje) tuo pačiu metodu surinkti duomenys. Viso tyrime panaudoti duomenys iš 117 vietovių, priklausančių 28 Lietuvos ir 1 Lenkijos rajonui (3 priedas, 4 pav.). Iš jų surinkti 377 ėminiai, sudaryti iš 1586 lizdaviečių-gaudyklių.



4 pav. Lizdavičių-gaudyklių eksponavimo vietovių žemėlapiai (kairėje – Lietuvos, dešinėje – smulkesnio mastelio Lenkijos teritorijose). Juodos spalvos apskritimai nurodo doktorantūros metu vykdytų lauko tyrimų vietas, baltos spalvos apskritimai – anksčiau vykdytų tyrimų, kurių duomenys naudoti, vietas.

Sistematiniams *Chrysis ignita* komplekso rūšių antrininkų (Hymenoptera: Chrysididae) tyrimams panaudoti 1465 individai, iš kurių 1240 išauginti iš lizdavičių-gaudyklių, o 225 sugauti entomologiniais tinkleliais (tikslios surinkimo vietovės nurodytos S. Orlovskytė *et al.*, 2010, 2016; V. Soon *et al.*, 2014). Tirti individai saugomi Gamtos tyrimų centro (Vilnius, Lietuva), Vilniaus universiteto (Vilnius, Lietuva) ir Tartu universiteto Gamtos istorijos muziejaus (Tartu, Estija) kolekcijose.

2.3. Sistematiniai bendrijos kleptoparazitinių rūšių antrininkų tyrimai

2.3.1. Molekuliniai tyrimai

Molekulinio auksavapsvių kintamumo tyrimams pasirinkti 297 individai, priklausantys 15 *Chrysis ignita* komplekso rūšių: *Ch. angustula*, *Ch. brevitarsis*, *Ch. corusca*, *Ch. horridula* Orlovskytė, 2016, *Ch. ignita*, *Ch. impressa*, *Ch. leptomandibularis*, *Ch. longula*, *Ch. mediata*, *Ch. parietis* Budrys, 2016, *Ch. pseudobrevitarsis*, *Ch. schencki*, *Ch. solida*, *Ch. subcoriacea* ir *Ch. terminata*. mtDNR COI-5' 750 bp ilgio „barkodinės“ sekos (Hebert *et al.*,

2003) analizė buvo skirta morfologiškai artimoms rūšims atskirti, o likusios *COI-3'* sekos ištyrimas – įvertinti tų pačių rūšių haplotipų kintamumui.

Iš jų 39 individai, priklausantys 15 *Chrysis ignita* komplekso rūšių bei pasižymintys skirtingais *COI* haplotipais, bei 1 *Ch. fulgida* individas, naudotas kaip išorinė grupė filogenetinėje rekonstrukcijoje, atrinkti tolimesnės ištisinės mitochondrinio genomo sekos tyrimams nuo dalinės metionino tRNR geno sekos iki dalinės aspartato tRNR sekos įtraukiant pilnas šių genų sekas: izoleucino tRNR (*tRNR-ile*), cisteino tRNR, tirozino tRNR, *CO1*, *CO2*, lizino tRNR, asparto rūgšties tRNR, ATP sintazės 8 ir 6 subvienetų (*ATP8* ir *ATP6*), 3-o citochromo c oksidazės subvieneto (*CO3*), glicino tRNR, *ND3*, alanino tRNR ir arginino tRNR (*tRNR-arg*). Ištirti ir kiti dažnai sistematikoje naudojami molekuliniai žymenys, tokie kaip dalinė mitochondrinio citochromo b (*CytB*) geno seka ir ištisinis branduolio genų regionas, apimantis 18S rRNR geno V5–V9 kilpas (*18S*), vidinį transkribuojamą tarpiklį *ITS1*, pilną 5,8S rRNR geno seką, vidinį transkribuojamą tarpiklį *ITS2* (*18S–ITS2* seka) bei dalinę 28S rRNR geno seką su itin kintančiomis D2 ir D3 kilpomis (*28S*).

Šie individai, kartu su kitais 67 *Ch. ignita* komplekso rūšių atstovais, pasižyminčiais didele *COI* haplotipų įvairove (4 priedas), įtraukti į filogenetinę *Ch. ignita* komplekso rūšių antrininkų rekonstrukciją. Haplotipai išskirti V. Soon ir kt. (Soon *et al.*, 2014) tyrimų pagrindu; naujai aptikti haplotipai pavadinti pagal artimiausius jiems haplotipus, prie raidės ir skaičiaus derinio pridedant „a“, „b“ ir kt. (pvz., H155a).

Bendras genetinės medžiagos išskyrimas atliktas taikant 2 DNR išskyrimo būdus – su „GeneJet Genome Purification Kit“ (Thermo Fisher Scientific) DNR išskyrimo rinkiniu arba su Tris-borato-EDTA (TBE 1×) buferiu (Stunžėnas *et al.*, 2011). Daugeliu atvejų DNR skyrimui naudoti 96 % etanolyje saugomų mėginių krūtinės raumenų plaušeliai (1–3 mm³), po ko individai naudoti morfometriniuose tyrimuose. Skiriant su TBE buferiu taikytas mechaninis mėginio trynimasis 1 min su 50 μl 1× TBE buferiu tarp šiurkščių objektinių stiklelių, inkubavimas 95°C temperatūroje 10 min, laikymas 20°C temperatūroje

3 min ir centrifugavimas 5 min 13400 rpm greičiu. Naudojant DNR išskyrimo rinkinį, į kurio sudėtį įeina fermentas proteinazė K, laikytasi gamintojo protokolo. Išskirta DNR saugota -20°C temperatūroje. Polimerazinės grandininės reakcijos (PGR) atliktos naudojantis PGR amplifikatoriumi įtraukiant neigiamą kontrolę. 50 μl tūrio PGR mišinį sudarė 25 μl $2\times$ PGR buferio (Thermo Fisher Scientific) (į kurį įėjo *DreamTaq* polimerazė, dNTP, buferis ir 4 mM MgCl_2), 14 μl dejonizuoto vandens, 1 μl DNR ir po 5 μl 10 pmol koncentracijos kiekvieno pradmens (5 priedas). Nauji pradmenys sukurti *Primeuchroeus* sp. mtDNR sekos (Castro *et al.*, 2006) pagrindu ir pradmenų kūrimo programa (Rozen, Skaletsky, 1998). Į PGR programą, sudarytą pagal P. D. N. Hebert ir kolegų tyrimus (Hebert *et al.*, 2003), įėjo šie etapai: pradinė denatūracija, priklausomai nuo pradmenų trunkanti 2–5 min $80\text{--}95^{\circ}\text{C}$; 35–40 denatūracijos ciklą po 30–40 s $94\text{--}95^{\circ}\text{C}$, pradmenų prisijungimo ciklą po 30–60 s $45\text{--}52^{\circ}\text{C}$, sintezės ciklą po 1–1,5 min $68\text{--}72^{\circ}\text{C}$; galutinė sintezė, trunkanti 5–10 min esant $68\text{--}72^{\circ}\text{C}$ temperatūrai. Po PGR vykdyta elektroforezė naudojant 1,5 % agarozės (Thermo Fisher Scientific) gelį. Į gelį įlašintas 10 mg/ml koncentracijos etidžio bromidas (EtBr) (Carl Roth) arba GelRed dažas (Biotium) leido nustatyti PGR produkto ilgį, koncentraciją, švarumą apšvietus gelį 305 nm bangos ilgio UV spinduliais. Pradmenų ir dNTP perteklius šalintas pagal standartinį egz nukleazės I / krevečių šarminės fosfatazės (Exonuclease I / Shrimp Alkaline Phosphatase) protokolą (Thermo Fisher Scientific). PGR produktas išsodintas 96 % etanoliu ir siųstas sekoskaitai į MacroGen sekvenavimo centrą (Seulas, Pietų Korėja), naudojantį BigDye[®] Terminator v3.1 Cycle (Applied Biosystems) sekvenavimo rinkinį. Gautos sekos lygintos rankiniu būdu ir ruoštos tolimesnei analizei pasitelkiant BioEdit 7.2.5 programą (Hall, 1999). Fasta formato vertimas į Nexus atliktas su Mesquite 3.04 programa (Maddison, Maddison, 2015).

Naudojantis „Characteristic Attribute Organisation System“ (CAOS) algoritmu (Sarkar *et al.*, 2002, 2008; Bergmann *et al.*, 2009) iš nuskaitytų bei pridėtų V. Soon ištirtų *Chrysis borealis*, *Ch. clarinicollis*, *Ch. subcoriacea*,

Ch. vanlithi Linsenmaier, 1959 rūšių *COI-5'* sekų išskirti atskiri rūšių požymiai. Internetinė programa CAOS-Barcode panaudota aptikimui kiekvienos rūšies „simple pure“ (sPu) požymių, skiriančių konkrečią rūšį nuo likusių tirtų *Ch. ignita* komplekso rūšių. sPu požymių skaičius 100 bp ilgio mtDNR sekoje laikytas kaip vienas iš molekulinį žymenų efektyvumo rodiklių šių rūšių antrininkų skyrime.

Nukleotidų pakaitų modelių sulyginimas ir tinkamiausiai aprašančio modelio parinkimas vykdytas naudojantis MEGA programos 6 versija (Tamura *et al.*, 2013). Tirtų mtDNR sekų nukleotidų pakaitas geriausiai aprašė „general time reversible“ modelis su Gamma pasiskirstymu (naudotos 5 diskrečios kategorijos) ir nekintančių saitų frakcija (GTR+G+I). Šis modelis taikytas preliminariam filogenetinių *Chrysis ignita* komplekso rūšių filogenetinių ryšių atkūrimui naudojant didžiausios tikimybės (maximum likelihood, ML) kriterijų. MEGA 6 programa taip pat pasitelkta porinių atstumų tarp tiriamų sekų įvertinimui, vidutinių atstumų viduje ir tarp rūšių apskaičiavimui, rankiniam medžių, reikalingų CAOS analizėje, braižymui ir Newick formato medžių gavimui. Nexus formato medžiai kurti naudojantis Mesquite 3.04 programa.

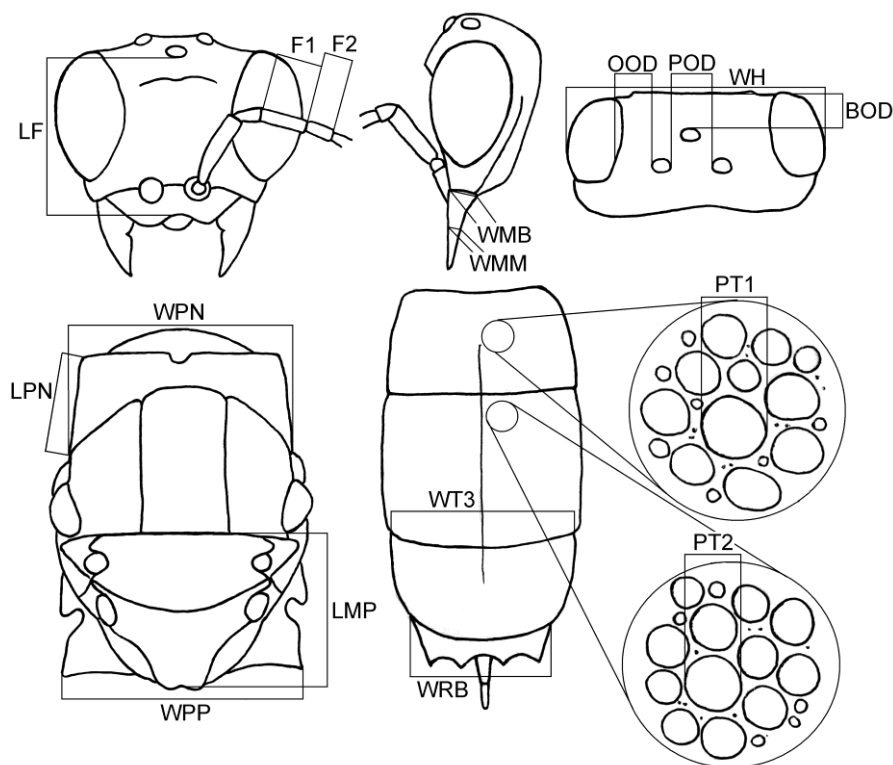
P-atstumai apskaičiuoti lyginamose sekose rastų nukleotidų pakaitų skaičių dalijant iš bendro nukleotidų skaičiaus (Nei, Kumar, 2000). Vertinant žymenų tinkamumą rūšių antrininkų skyrime, santykinis evoliucinius greičius atspindėjo tirtų žymenų p-atstumų lyginimas su mtDNR „barkodinės“ *COI-5'* sekos p-atstumais. Pagal dvi sekas apskaičiuotų atstumų regresijos koeficientai b ir determinacijos koeficientai r^2 gauti naudojantis StatSoft Statistica 8.0 programa.

Galutinės filogenetinių medžių versijos gautos Bayes teoremos pagrindu naudojant MrBayes programos 3.2.3 versiją (Ronquist, Huelsenbeck, 2003). Tirtos mtDNR sekos padalintos į 2 grupes: baltymus ir tRNR koduojančias sekas. GTR+G+I nukleotidų pakaitų modelis (naudojant 5 diskrečias Gamma kategorijas) pritaikytas abiem grupėms, išskyrus Nucmodel nustatymus:

1-ai grupei parinkta „codon“, 2-ajai – „4×4“ pozicija; pakaitų tipų numeris (nst) nustatytas „mixed“. Markovo grandinės Monte Carlo analizė („the Markov Chain Monte Carlo“) vykdyta atliekant 1000000 pakartotinių imties įkėlimų su medžių parinkimu kas kiekvieną 1000 įkėlimų.

2.3.2. Morfometriniai tyrimai

Analizei panaudoti 558 (375♀, 183♂) individai, priklausantys 16 *Chrysis ignita* komplekso rūšių: *Ch. angustula* (30♀, 35♂), *Ch. borealis* (5♀, 1♂), *Ch. brevitarsis* (16♀, 1♂), *Ch. corusca* (14♀, 6♂), *Ch. horridula* (30♀), *Ch. ignita* (34♀, 7♂), *Ch. impressa* (21♀, 11♂), *Ch. leptomandibularis* (25♀, 2♂), *Ch. longula* (30♀, 23♂), *Ch. mediata* (52♀, 25♂), *Ch. parietis* (3♀, 2♂), *Ch. pseudobrevitarsis* (21♀, 1♂), *Ch. schencki* (30♀, 17♂), *Ch. solida* (30♀, 35♂), *Ch. subcoriacea* (10♀, 1♂), *Ch. terminata* (24♀, 16♂). Prieš atliekant matavimus daugumos sunkiai morfologiškai atskiriamų rūšių individų sisteminė priklausomybė patikrinta molekuliniiais metodais, o genetiškai nesiskiriančių *Ch. mediata* ir *Ch. solida* rūšių individai atskirti pagal jų morfologinius skirtumus ir skirtingus šeimininkus. Morfometrinių matavimų metu įvertinta po 17 kiekvieno individo morfometrinių požymių (5 pav.). Matavimai atlikti MBS-10 stereoskopinio mikroskopo mikrometru esant 32–56 kartų padidinimui, matuojant atstumą tarp 2 jį ribojančių taškų taip, kad įsivaizduojama atstumo linija formuotų 90° kampą su optine binokuliario skalės ašimi. Tikslumo padidinimui kiekvieno individo matavimai būdavo atliekami dukart. Skaičiavimai, kurių metu išmatuoti dydžiai paversti į milimetrus, gautos mažiausios ir didžiausios matavimų reikšmės, vidurkiai ir standartinės paklaidos, atlikti naudojantis kompiuterine programa Microsoft Excel 2010.



5 pav. Išmatuoti *Chrysis ignita* komplekso rūšių antrininkų požymiai. BOD – viršutinė kaktos dalis (mažiausias atstumas tarp kaktos briaunos ir priekinio priekinės akelės krašto, matuojamas iš viršaus); F1 – didžiausias kairiosios antenos 1-o botagėlio narelis ilgis, matuojamas iš šono; F2 – didžiausias kairiosios antenos 2-o botagėlio narelis ilgis, matuojamas iš šono; LF – veido ilgis (atstumas tarp priekinio priekinės akelės krašto ir viršutinės lūpos briaunos), matuojamas iš priekio; LMP – bendras skydelio, užkrūtinio ir propodeumo ilgis (didžiausias atstumas tarp priekinio skydelio krašto ir viršūninės propodeumo dalies), matuojamas iš viršaus; LPN – kairiosios prieškrūtinio kraštinės ilgis, matuojamas iš viršaus; OOD – mažiausias atstumas tarp vidinio kairiosios akies ir išorinio kairiosios šoninės akelės kraštų, matuojamas iš viršaus; POD – atstumas tarp vidinių šoninių akelių kraštų, matuojamas iš viršaus; PT1 – didžiausias 1-o pilvelio tergito duobutės skersmuo, matuojamas iš viršaus; PT2 – didžiausias 2-o pilvelio tergito duobutės skersmuo, matuojamas iš viršaus; WH – galvos plotis (didžiausias atstumas tarp išorinių akių kraštų), matuojamas iš viršaus; WMB – kairiosios mandibulės pamato plotis, matuojamas iš šono; WMM – mažiausias kairiosios mandibulės vidurinės dalies plotis, matuojamas iš šono; WPN – prieškrūtinio viršūnės plotis (didžiausias atstumas tarp viršūninės prieškrūtinio dalies šoninių kraštinių), matuojamas iš viršaus; WPP – propodeumo plotis (didžiausias atstumas tarp labiausiai nutolusių propodeumo dantų šoninių kraštinių), matuojamas iš viršaus; WRB – 3-o pilvelio tergito užpakalinio krašto pamato plotis, matuojamas iš viršaus; WT3 – 3-o pilvelio tergito pamato plotis, matuojamas iš viršaus.

Diskriminantinė analizė naudota nustatyti požymiams, geriausiai skiriantiems išmatuotų individų grupes, ir įvertinti diskriminavimo patikimumą. Morfometriniai matavimai panaudoti diskriminantinių lygčių – apibūdinimo

rakto pagrindo – kūrimumi. Kiekviename dvireikšmio rakto žingsnyje ieškota tinkamiausių klasifikacinių funkcijų, atskiriančių 2 individų grupes, naudojant priekinę („forward“) ar atbulinę („backward“) pažingsninę diskriminantinę analizę ir rankinį klasifikacinių tikimybių parinkimą. Kiekvienos tiesinės diskriminantinės lygties koeficientai buvo gauti atėmus abiejų skiriamų tarpusavyje rūšių klasifikacinių funkcijų koeficientus vieną iš kito ir gautus skaičius padalijus iš lygties konstantų skirtumo, taip gautos lygties konstantą supaprastinant iki 1. Vertinant tarprūšinį morfometrinių panašumą naudoti Mahalanobio atstumai tarp rūšių matavimų grupių centroidų, apskaičiuotų naudojantis visais 17 morfometrinių matavimų. Šių atstumų kladograma sudaryta pasitelkus klasterinės analizės nepasverto grupių porų vidurkio („unweighted pair-group average“, UPGA) jungties metodą. Diskriminantinė ir klasterinė analizės atliktos su StatSoft Statistica 8.0 programa.

2.3.3. Mitybinės specializacijos tyrimai

Naudojantis tuo, jog lizdavičių-gaudyklų pagalba gaunama informacija ne tik apie lizdus įrengusias plėviasparnių rūšis, bet ir apie jų gamtinius priešus (žiūrėti 2.1. poskyrį „Lizdavičių-gaudyklų metodas“ 64 psl.), buvo vertintas 1240 *Chrysis ignita* komplekso auksavapsvių, išaugintų iš lizdavičių-gaudyklų, šeimininko pasirinkimas. Naudotas Manly'io indeksas $\alpha_i = (r_i/n_i) / \Sigma(r_j/n_j)$, $j = 1, \dots, m$ (Krebs, 1999), kur α_i = šeimininko rūšies i pasirinkimo indeksas, $0 \leq \alpha_i \leq 1$; m = bendras lizdavičių-gaudyklėse lizdus įrengiančių plėviasparnių rūšių, buvusių *Ch. ignita* komplekso auksavapsvių šeimininkais, skaičius; r_i = šeimininko rūšies i ir visų šeimininkų rūšių, užpultų tiriamos *Ch. ignita* komplekso rūšies, santykis; n_i = šeimininko rūšies i ir visų šeimininkų rūšių, užpultų bendrai visų *Ch. ignita* komplekso rūšių, santykis.

2.4. Bendrijos sudėties ir antropogeninių veiksnių įtakos jai tyrimai

Bendrijos sudėtis nustatyta ištyrus 1586 lizdavičių-gaudyklėse įrengtus lizdus. Dominantinės gausumų klasės (Tischler, 1949) sudarytos suskirsčius

bendrijos lizdus įrengiančias rūšis ir jų gamtinius priešus į klases pagal jų palikuonių akelių gausumą.

Antropogeninių veiksnių poveikis lizdavietyse-gaudyklėse apsigyvenančių vabzdžių bendrijos rodikliams vertintas pagal tyrimų vietas kaip pagrindą naudojant 377 surinktus lizdavičių-gaudyklių ėminius. Imties ėminio priklausomais kintamaisiais, dauguma kurių apskaičiuoti su Microsoft Excel 2010 programa, laikyti:

- Plėviasparnių įvairovė – lizdavičių-gaudyklių ėminyje rastų lizdus įrengusių plėviasparnių rūšių įvairovė, apskaičiuota naudojant Shannon'o įvairovės indeksą $H' = -\sum p_i \log_2 p_i$, $i = 1, \dots, S$ (Heip *et al.*, 1998), kur H' = lizdus įrengusių plėviasparnių rūšių įvairovės indeksas; S = lizdus įrengusių plėviasparnių rūšių skaičius, p_i = rūšies i santykinis gausumas lizdavičių-gaudyklių ėminyje. Tolydus kintamasis;
- Lyginamasis gamtinių priešų gausumas – santykinis gamtinių priešų akelių skaičius lizdavičių-gaudyklių ėminyje, apskaičiuotas dalijant bendrą gamtinių priešų užimtų akelių skaičių iš visų ėminyje rastų akelių skaičiaus. Tolydus kintamasis;
- Lyginamasis gamtinių priešų rūšių turtingumas – lizdavičių-gaudyklių ėminyje rasto bendro gamtinių priešų rūšių skaičiaus ir lizdus įrengusių plėviasparnių rūšių skaičiaus santykis. Tolydus kintamasis;
- Mitybinių ryšių įvairovė – lizdavičių-gaudyklių ėminyje aptiktų gamtinių priešų ir jų lizdus įrengusių šeimininkų rūšių porų įvairovė, apskaičiuota naudojant Shannon'o įvairovės indeksą $H' = -\sum p_i \log_2 p_i$, $i = 1, \dots, S$ (Heip *et al.*, 1998), kur H' = bendrijos mitybinių ryšių įvairovės indeksas; S = bendrijos mitybinių ryšių skaičius, p_i = gamtinio priešo rūšies i užimtų lizdų įrengusio plėviasparnio rūšies akelių skaičius, padalintas iš visų gamtinių priešų rūšių užimtų visų plėviasparnių rūšių akelių skaičiaus lizdavičių-gaudyklių ėminyje. Tolydus kintamasis.

Tiriant likusius bendrijos rodiklius, skaičiuojamus kiekvienai rūšiai atskirai, į analizę įtrauktos tik tos rūšys, kurios rastos ne mažiau kaip 10 lizdavičių-gaudyklų ėminių (viso 28 rūšys) (1 lentelė).

1 lentelė. Lizdavičių-gaudyklėse lizdus įrengusių plėviasparnių rūšys, kurios rastos ne mažiau nei 10 lizdavičių-gaudyklų ėminių.

Rūšys	Lizdavičių-gaudyklų ėminių skaičius
I mit. lygmuo	
<i>Hylaeus communis</i>	250
<i>H. miyakei</i>	13
<i>Megachile centuncularis</i>	25
<i>M. ligniseca</i>	12
II mit. lygmuo	
<i>Ancistrocerus antilope</i>	29
<i>A. balticus</i> sp.n.	52
<i>A. parietinus</i>	32
<i>A. trifasciatus</i>	291
<i>Discoelius dufourii</i>	30
<i>D. zonalis</i>	48
<i>Nitela borealis</i>	10
<i>Passaloecus brevilabris</i>	12
<i>P. insignis</i>	85
<i>P. monilicornis</i>	17
<i>Pemphredon lugens</i>	14
<i>Psenulus concolor</i>	31
<i>Rhopalum clavipes</i>	141
<i>Symmorphus bifasciatus</i>	188
<i>S. connexus</i>	14
<i>S. crassicornis</i>	45
<i>S. gracilis</i>	17
<i>S. murarius</i>	12
III mit. lygmuo	
<i>Agenioideus cinctellus</i>	15
<i>Auplopus carbonarius</i>	34
<i>Dipogon bifasciatus</i>	57
<i>D. subintermedius</i>	229
<i>Trypoxylon clavicerum</i>	50
<i>T. figulus</i>	30

Imties ėminio priklausomais kintamaisiais laikyti:

- Plėviasparnių rūšių apsigyvenimo tikimybė – atskirų lizdus įrengiančių plėviasparnių rūšių buvimas / nebuvimas lizdavičių-gaudyklų ėminyje. Dvireikšmis (kategorinis) kintamasis;
- Plėviasparnių rūšių gausumas – atskirų lizdus įrengusių plėviasparnių rūšių akelių skaičius lizdavičių-gaudyklų ėminyje, kuriame tos rūšys apsigyveno. Siekiant didesnio duomenų tolydumo, jie transformuoti pagal formulę $x = \log_{10}(\text{gausumas} + 1)$. Tolydus kintamasis;

- Patelių dalis populiacijoje – atskirų lizdus įrengusių plėviasparnių rūšių moteriškos lyties palikuonių akelių dalis lizdaviečių-gaudyklių ėminyje, apskaičiuota dalijant patelių akelių skaičių iš abiejų lyčių tos pačios rūšies akelių skaičiaus. Tolydus kintamasis;
- Lyginamasis lervų svoris – atskirų lizdus įrengusių plėviasparnių rūšių priešlėliukės svorio ir tos pačios rūšies bei lyties svorio vidurkio santykis. Tolydus kintamasis.

Nepriklausomais kintamaisiais pasirinkti skirtingo erdvinio masto antropogeninės kilmės veiksniai – žemės ūkio naudmenų plotų didėjimas, miško buveinių plotų mažėjimas ir fragmentacija, ankstyvesnių sukcesijos stadijų įsigalėjimas, miško eksploatacija:

- Žemės ūkio naudmenų plotų didėjimas vertintas naudojantis žemės ūkio naudmenų ir kiekvieno rajono, kuriame kabintos lizdavietės-gaudyklės, bendro ploto santykiu, apskaičiuotu pagal 2015 m. Lietuvos statistikos departamento Oficialiosios statistikos portalą (<http://osp.gov.lt>) ir 2010 m. Europos Sąjungos statistikos agentūros Eurostat (<http://ec.europa.eu>) duomenis. Iš tirtų didžiausia žemės ūkio naudmenų dalimi pasižymėjo Joniškio rajonas (žemės ūkio naudmenos užima 72 % viso ploto), mažiausia – Neringos savivaldybė (0 %). Tolydus kintamasis;
- Miško buveinių plotų mažėjimas, kartu ir fragmentacija vertinta pagal miško fragmentų plotus. Mažiausi plotai buvo mažesni nei 5 ha (pvz., Gasčiūnai, Mockabūdžiai), dalį jų sudarė pavieniai medžiai, išlikę žemės ūkio naudmenų laukuose. Didžiausių miškų plotai viršijo 100000 ha (pvz., Bialoviežo, Labanoro girios). Siekiant suvienodinti duomenų įtaką skirtinguose intervaluose ir priartinti duomenis prie normaliojo skirstinio, jie buvo transformuoti pagal formulę $x = \log_{10}(\text{plotas})$. Tolydus kintamasis;
- Vertinant antropogeninį buveinių ankstyvesnių sukcesijos stadijų įsigalėjimą šio veiksnio rodikliu pasirinktas sukcesijos stadijos vėlyvumas. Jam apskaičiuoti vyraujančios medžių rūšys buvo suskirstytos į pionierines (baltalksnis, beržai, drebulė, gluosnis, juodalksnis, pušis), antrines (eglė,

guoba, klevas, skroblas, uosis) ir klimaksines (ąžuolas, liepa). Kiekvienos šios grupės dalis medyno sudėtyje nustatyta pagal valstybinio miškų kadastro duomenis (Aplinkos ministerijos valstybinė miškų tarnyba, <http://amvmt.lt>). Nustatant sukcesijos stadijų vėlyvumą kiekvieno ėminio buveinėje, pritaikyta formulė: vėlyva sukcesijos stadija = $1 \times (\text{antrinių rūšių dalis}) + 2 \times (\text{klimaksinių rūšių dalis})$, kurioje didesnis „svoris“ (didesnis koeficientas) tikslingai suteiktas klimaksinės sukcesijos stadijos rūšių atstovams. Kiekvienam ėminiui gauti koeficientai (kuo didesnis skaičius, tuo ėminio buveinės sukcesijos stadija yra vėlyvesnė) naudoti kaip nepriklausomi kintamieji. Siekiant eksponentiškai išsidėsčiusius duomenis „ištiesinti“ ir tokiu būdu priartinti prie normaliojo skirstinio, jie transformuoti pagal formulę $x = \log_{10}(\text{vėlyva stadija} + 1)$. Tolydus kintamasis;

- Miško buveinių eksploatacija vertinta naudojant medyno amžių, pateiktą valstybinio miškų kadastro. Tarp siekiančių 250 m. sengirių ir likusių medynų amžiaus yra nemaža atskirtis, tad naikinant ją ir artinant duomenis prie normaliojo skirstinio, pastarieji transformuoti pagal formulę $x = \log_{10}(\text{metai})$. Tolydus kintamasis;

Negyvos medienos buvimas – dar vienas su miško buveinių eksploatacija susijęs veiksnys, kurio poveikis rūšių bendrijai vertintas šiame darbe. Buveinėse, kuriose išlikę sausi stuobriai, bent viena lizdavietė-gaudyklė iš ėminio kabinta būtent ant tokio tipo medžių. Dvireikšmis kintamasis.

Kadangi šiuos antropogeninius veiksnius nulemia tas pats bendras veiksnys – žmogaus veikla, jie šiek tiek tarpusavyje koreliuoja (didžiausia koreliacija, nustatyta tarp ankstyvų sukcesinių stadijų įsigalėjimo ir medyno amžiaus, nesiekia 30 % (determinacijos koeficientas $r^2 = 0,26$)). Vis tik būdami skirtingo erdvinio masto, jie buvo vertinami kiekvienas atskirai ir laikomi nepriklausomais veiksniais.

Dvinarė logistinė regresija taikyta vertinant dvireikšmio priklausomo kintamojo (rūšis yra-nėra ėminyje) priklausomybę nuo nepriklausomų kintamųjų (žemės ūkio naudmenų dalies, miško fragmento ploto, sukcesijos

stadijos vėlyvumo, medyno amžiaus, negyvos medienos buvimo) naudojant logistinės regresijos formulę $p_i = \exp \{z(\mathbf{x}_i)\} / 1 + \exp \{z(\mathbf{x}_i)\}$, $z(\mathbf{x}_i) = a + b_1x_{1i} + b_2x_{2i} + \dots + b_kx_{ki}$ (Čekanavičius, Murauskas, 2002), kur p_i – tikimybė, kad priklausomas kintamasis y_i lygus 1; a, b_1, b_2, b_k – koeficientai; x_{1i}, x_{2i}, x_{ki} – nepriklausomi kintamieji.

Bendrųjų tiesinių modelių (GLM) analizė naudota vertinant tolydžių priklausomų kintamųjų (plėviasparnių rūšių gausumo, lyginamojo gamtinių priešų gausumo, patelių dalies populiacijoje, lyginamojo priešlėliukės svorio, lizdus įrengiančių plėviasparnių įvairovės, lyginamojo gamtinių priešų rūšių turtingumo, mitybinių ryšių įvairovės) reikšmių skirtumus esant skirtingiems nepriklausomiems kintamiesiems (žemės ūkio naudmenų daliai, miško fragmento plotui, sukcesijos stadijos vėlyvumui, medyno amžiui, negyvos medienos buvimui).

Tiek dvinarės logistinės regresijos, tiek bendrųjų tiesinių modelių analizės metu taikytas atbulinis („backward“) pažingsnis tinkamiausio modelio atrinkimas, paėiliui atmetant nepatikimiausiomis p reikšmėmis pasižyminčius nepriklausomus kintamuosius. Tuomet tiriant priklausomų kintamųjų, kurie nagrinėti kiekvienai rūšiai atskirai (plėviasparnių rūšių apsigyvenimo tikimybė ir jų gausumas, patelių dalis populiacijoje, lyginamasis lervų svoris) skirtumus, reikšmingumo lygmenys koreguoti atliekant Bonferroni korekciją dalijant patikimumo lygmenį (0,05) iš rūšių skaičiaus (28); todėl patikimomis laikytos tik tos reikšmės, kurių $p < 0,0018$.

Pasitelkus pagrindinių komponentų analizę (PCA) tolydžios (intervalinės) nepriklausomos kintamosios (žemės ūkio naudmenų dalis, miško fragmento plotas, sukcesijos stadijos vėlyvumas, medyno amžius) transformuotos į apibendrintus faktorius, kurių 2 svarbiausiųjų poveikis lizdus įrengiančių plėviasparnių rūšių gausumui įvertintas koreliacijos pagalba (rūšių gausumai į analizę įterpti kaip papildomos kintamosios).

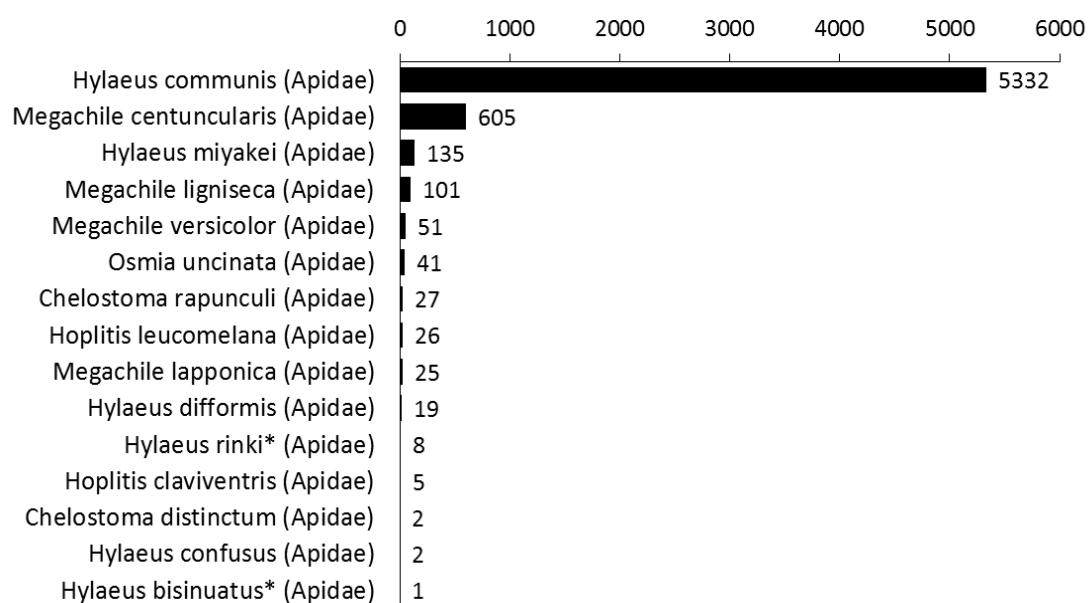
Duomenys analizuoti StatSoft Statistica 8.0 programa naudojant GLZ, GLM ir PCCA modulius.

3. REZULTATAI IR JŲ APTARIMAS

3.1. Lizdavičių-gaudyklų bendrijos rūšinė sudėtis Lietuvoje

Anot duomenų, gautų iš 1586 lizdavičių-gaudyklų, bendrijos lizdus įrengiantys plėviasparniai priklauso 4 šeimoms: bitėms (Apidae), žiedvapsvėms (Crabronidae), voravapsvėms (Pompilidae) ir klosčiavapsvėms (Vespidae). Pietų Europoje lizdavičių-gaudyklėse aptiktų smiltvapsvių (Specidae) (1 priedas) ir tarakonvapsvių (Ampulicidae) (Budrys, 2008, neskelbti duomenys) šeimos atstovų Lietuvoje rasti nepavyko. Viso nustatytos 57 lizdus įrengiančios plėviasparnių rūšys, sudarančios 41,3 % visų iki šiol Europoje rastų bendrijos lizdus įrengiančių rūšių (138 rūšys) (1 priedas).

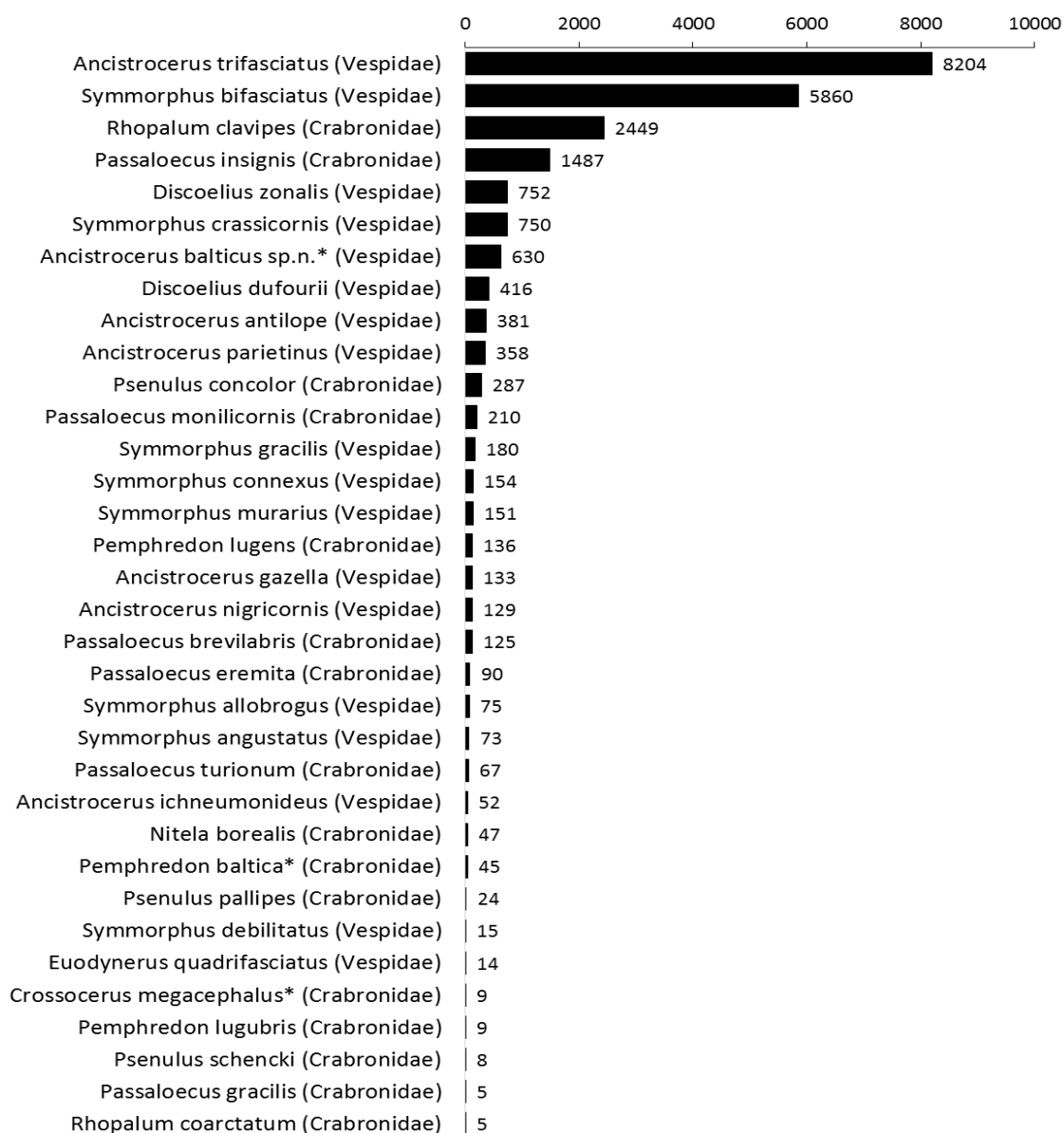
Nustatyta 15 1-o mitybinio lygmens bičių, palikuonis maitinančių žiedadulkių ir nektaro mišiniu, rūšių (Apidae: Colletinae, Megachilinae) (6 pav.). Iš jų pirmą kartą Europoje lizdavičių-gaudyklėse aptiktos 2 *Hylaeus* genties rūšys – *H. bisinuatus* Foerster, 1871 ir *H. rinki* (Gorski, 1852).



6 pav. Lizdavičių-gaudyklėse lizdus įrengiančių plėviasparnių 1-o mitybinio lygmens atstovai (bitės) ir jų palikuonių akelių skaičius 1586 lizdavičių-gaudyklėse. * pažymėtos pirmą kartą Europoje lizdavičių-gaudyklėse aptiktos šio mitybinio lygmens rūšys.

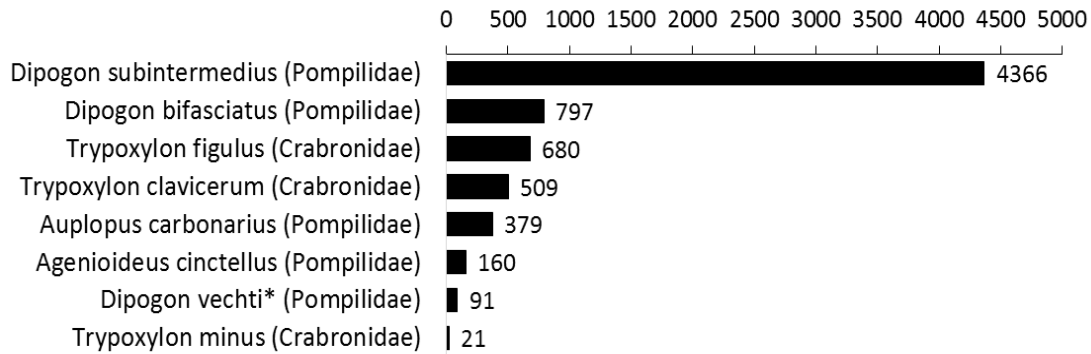
Lizdus įrengiančių plėviasparnių 2-as mitybinis lygmuo vyrauja bendrijoje tiek gausumu, tiek rūšių turtingumu: jam priklauso 34 aptiktos klosčiavapsvių

(Vespidae: Eumeninae) ir žiedvapsvių (Crabronidae: Pemphredoninae: Pemphredonini, Psenini, Crabroninae: Crabronini, Miscophini) rūšys (7 pav.), medžiojančios 1-o mitybinio lygmens vabzdžius – augalėdžius. Iš jų 3 rūšys Europoje kabintose lizdavietėse-gaudyklėse rastos pirmą kartą: žiedvapsvės *Pemphredon baltica* Merisuo, 1972, *Crossocerus megacephalus* (Rossi, 1790) (Crabronidae) bei nauja, morfologiškai ir genetiškai artimiausia *Ancistrocerus trifasciatus* klosčiavapsvių rūšis, kurios aprašymas šiuo metu rengiamas publikavimui – *A. balticus* sp.n.



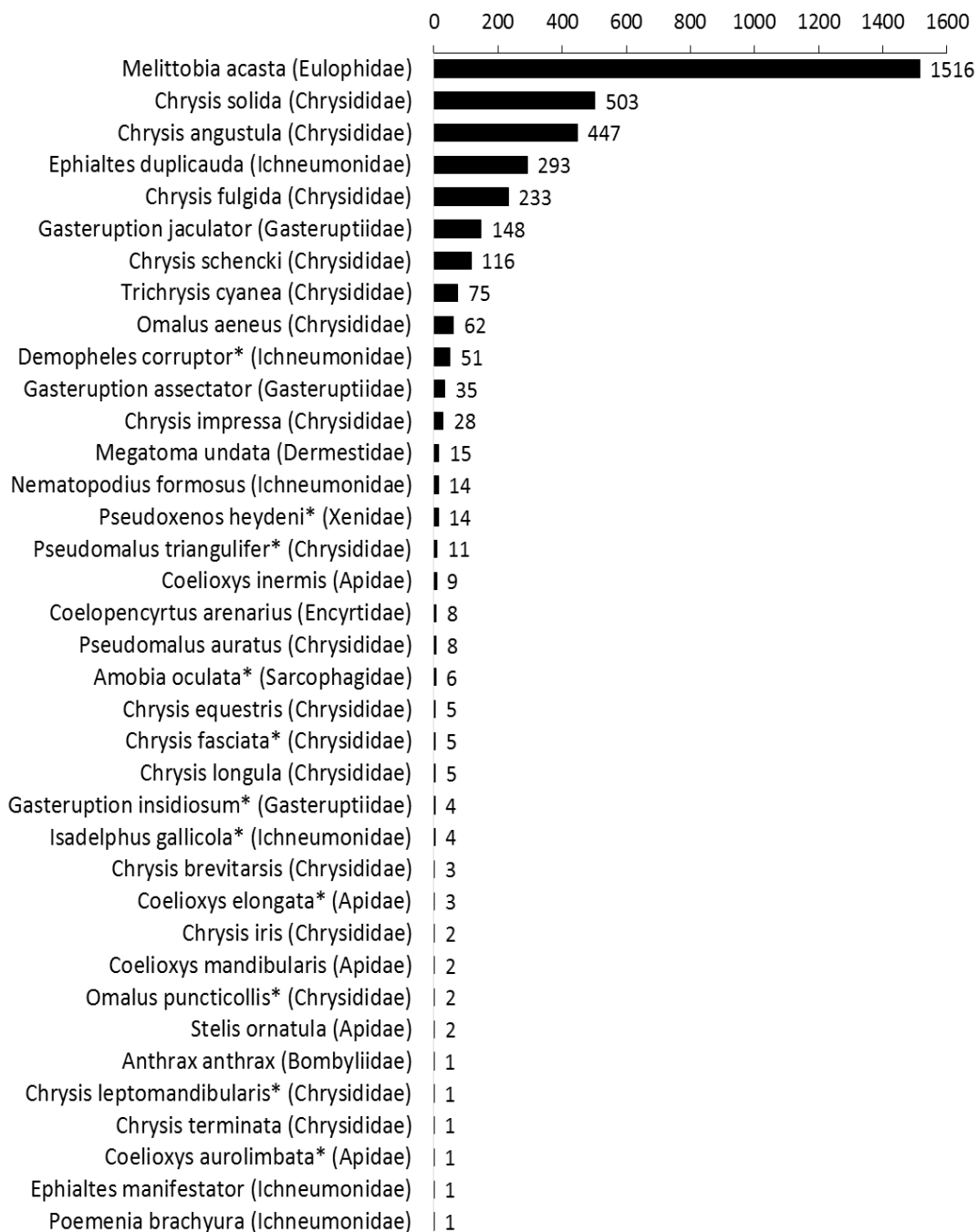
7 pav. Lizdavietėse-gaudyklėse lizdus įrengiančių plėviasparnių 2-o mitybinio lygmens atstovai (augalėdžius vabzdžius medžiojančios vapsvos) ir jų palikuonių akelių skaičius 1586 lizdavietėse-gaudyklėse. * pažymėtos pirmą kartą Europoje lizdavietėse-gaudyklėse aptiktos šio mitybinio lygmens rūšys.

Lizdus įrengiančių plėviasparnių 3-ą mitybinį lygmenį sudaro 8 žiedvapsvių (Crabronidae: Crabroninae: Trypoxylini) bei voravapsvių (Pompilidae: Pompilinae, Pepsinae) rūšys (8 pav.), medžiojančios plėšrūnus – vorus. Iš jų pirmą kartą Europoje lizdavietėse-gaudyklėse aptikta voravapsvė *Dipogon vechti* Day, 1979.



8 pav. Lizdavietėse-gaudyklėse lizdus įrengiančių plėviasparnių 3-o mitybinio lygmens atstovai (vorus medžiojančios vapsvos) ir jų palikuonių akelių skaičius 1586 lizdavietėse-gaudyklėse. * pažymėta pirmą kartą Europoje lizdavietėse-gaudyklėse aptikta šio mitybinio lygmens rūšis.

Taip pat nustatytos 37 gamtinių priešų (plėšrūnų, parazitoidų ir kleptoparazitų) rūšys iš dvisparnių (Diptera: Sarcophagidae), plėviasparnių (Hymenoptera: Apidae, Chrysididae, Gasteruptiidae, Ichneumonidae) ir vėduokliasparnių (Strepsiptera: Xenidae) būrių šeimų (9 pav.). Iš jų lizdavietėse naujai rastos 11 rūšių: *Amobia oculata* (Zetterstedt, 1844) (Diptera: Sarcophagidae), *Coelioxys aurolimbata* Foerster, 1863, *C. elongata* Lepeletier, 1841 (Hymenoptera: Apidae), *Chrysis fasciata* Olivier, 1791, *Ch. leptomandibularis*, *Omalus puncticollis* (Mocsáry, 1887), *Pseudomalus triangulifer* (Abeille, 1877) (Chrysididae), *Gasteruption insidiosum* Semenov, 1892 (Hymenoptera: Gasteruptiidae), *Demopheles corruptor* (Taschenberg, 1865), *Isadelphus gallicola* (Bridgman, 1880) (Hymenoptera: Ichneumonidae), *Pseudoxenos heydeni* (Saunders, 1852) (Strepsiptera: Xenidae). Šio tyrimo metu aptikti gamtiniai priešai sudaro 50,7 % visų iki šiol Europoje rastų tiriamos bendrijos gamtinių priešų rūšių (73 rūšys) (2 priedas).



9 pav. Lizdavietėse-gaudyklėse apsigyvenusių plėviasparnių gamtiniai priešai ir jų užimtų šeimininkų akelių skaičius 1586 lizdavietėse-gaudyklėse. * pažymėtos pirmą kartą Europoje lizdavietėse-gaudyklėse aptiktos gamtinių priešų rūšys.

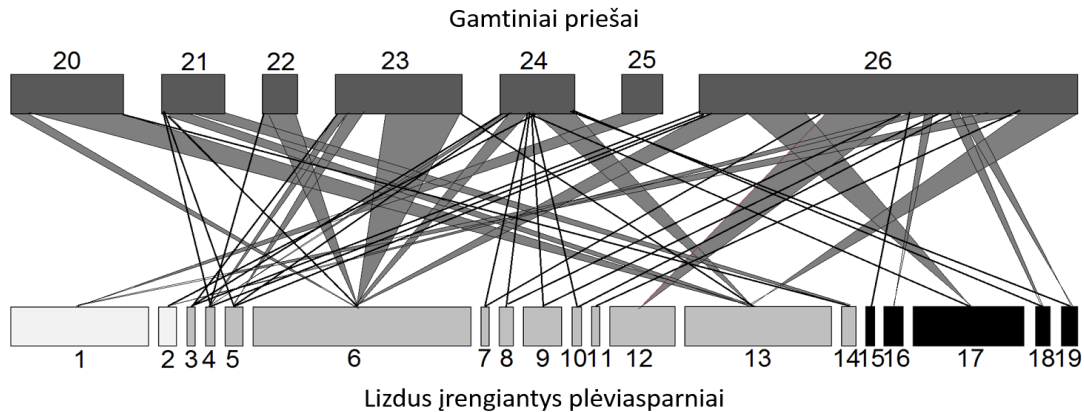
Suskirsčius bendrijos lizdus įrengiančias rūšis į dominantinės gausumų klases (Tischler, 1949) pagal palikuonių akelių gausumą (2 lentelė) nustatyta, kad eudominantų kategorijai priklauso 4, dominantų – 1, subdominantų – 4, o recedentų – 7 rūšys. Likusi 41 bičių ir vapsvų rūšis, kurių bendras akelių

skaičius sudaro 8,49 %, priskirtos subrecedentų kategorijai. Ištyrus gamtinių priešų rūšių gausumą, nustatytos 3 eudominantų, 2 dominantų, 3 subdominantų ir 2 recedentų rūšys, likusios 27 subrecedentų rūšys kartu sudėjus užėmė 5,25 % šeimininkų akelių.

2 lentelė. Lizdavietyse-gaudyklėse apsigyvenusių vabzdžių rūšių vyravimo bendrijoje klasės.

Gausumo klasė	Lizdus įrengiančios rūšys	Akelių dalis (%)	Gamtiniai priešai	Akelių dalis (%)
eudominantai (> 10 %)	<i>Ancistrocerus trifasciatus</i> (Vespidae) <i>Symmorphus bifasciatus</i> (Vespidae) <i>Hylaeus communis</i> (Apidae) <i>Dipogon subintermedius</i> (Pompilidae)	22,35 15,96 14,52 11,89	<i>Melittobia acasta</i> (Eulophidae) <i>Chrysis solida</i> (Chrysididae) <i>Chrysis angustula</i> (Chrysididae)	41,71 13,84 12,30
dominantai (5–10 %)	<i>Rhopalum clavipes</i> (Crabronidae)	6,67	<i>Ephialtes duplicauda</i> (Ichneumonidae) <i>Chrysis fulgida</i> (Chrysididae)	8,06 6,41
subdominantai (2–5 %)	<i>Passaloecus insignis</i> (Crabronidae) <i>Dipogon bifasciatus</i> (Pompilidae) <i>Discoelius zonalis</i> (Vespidae) <i>Symmorphus crassicornis</i> (Vespidae)	4,05 2,17 2,05 2,04	<i>Gasteruption jaculator</i> (Gasteruptionidae) <i>Chrysis schencki</i> (Chrysididae) <i>Trichrysis cyanea</i> (Chrysididae)	4,07 3,19 2,06
recedantai (1–2 %)	<i>Trypoxylon figulus</i> (Crabronidae) <i>Ancistrocerus balticus</i> sp.n.(Vespidae) <i>Megachile centuncularis</i> (Apidae) <i>Trypoxylon clavicerum</i> (Crabronidae) <i>Discoelius dufourii</i> (Vespidae) <i>Ancistrocerus antilope</i> (Vespidae) <i>Auplopus carbonarius</i> (Pompilidae)	1,85 1,72 1,65 1,39 1,13 1,04 1,03	<i>Omalus aeneus</i> (Chrysididae) <i>Demopheles corruptor</i> (Ichneumonidae)	1,71 1,40
subrecedantai (< 1 %)	likusi 41 bičių ir vapsvų rūšis	8,49	likusios 27 gamtinių priešų rūšys	5,25

Lizdavietyse-gaudyklėse aptikti bendrijos gamtiniai priešai susiję mitybiniais ryšiais su 43 rūšimis lizdus įrengiančių plėviasparnių, priklausančių bičių (Apidae, 8 rūšys), žiedvapsvių (Crabronidae, 14 rūšių), voravapsvių (Pompilidae, 6 rūšys) ir klosčiavapsvių (Vespidae, 15 rūšių) šeimoms (6 priedas). Nustatyti 126 mitybiniai ryšiai tarp gamtinių priešų ir jų šeimininkų (dažniausių rūšių mitybinių ryšių tinklas pateiktas 10 pav.) sudarė 67,4 % visų iki šiol rastų mitybinių šeimininko-gamtinio priešų porų sąveikų Europoje kabintose lizdavietyse-gaudyklėse (187 mitybinės sąveikos) (2 priedas); iš jų 80 jose aptiktos pirmą kartą (6 priedas).



10 pav. Kiekybinis dažniausių bendrijos lizdus įrengiančių plėviasparnių ir jų gamtinių priešų mitybinių ryšių tinklas. Viršuje esančių stačiakampių pločiai vaizduoja gamtinių priešų gausumą (užimtų akelių skaičius), apatiniai – šeimininkų (baltos spalvos – 1-o, pilkos – 2-o, juodos – 3-o mitybinių lygmenų atstovų) gausumą (suformuotų akelių dešimtys). Gamtinius priešus ir jų šeimininkus siejančių linijų išplatėjimai ties gamtiniais priešais norodo kiekvieno mitybinio ryšio tarp gamtinio priešų ir jo šeimininko dažnumą, nusakomą užimtų akelių skaičiumi. Šalia stačiakampių esantys skaičiai nurodo rūšį: 1 – *Hylaeus communis*, 2 – *Megachile centuncularis*, 3 – *Ancistrocerus antilope*, 4 – *A. balticus* sp.n., 5 – *A. parietinus*, 6 – *A. trifasciatus*, 7 – *Discoelius dufourii*, 8 – *D. zonalis*, 9 – *Passaloecus insignis*, 10 – *P. monilicornis*, 11 – *Psenulus concolor*, 12 – *Rhopalum clavipes*, 13 – *Symmorphus bifasciatus*, 14 – *S. crassicornis*, 15 – *Auplopus carbonarius*, 16 – *Dipogon bifasciatus*, 17 – *D. subintermedius*, 18 – *Trypoxylon clavicerum*, 19 – *T. figulus*, 20 – *Chrysis angustula*, 21 – *Ch. fulgida*, 22 – *Ch. schencki*, 23 – *Ch. solida*, 24 – *Ephialtes duplicauda*, 25 – *Gasteruption jaculator*, 26 – *Melittobia acasta*.

Ištyrus bendrijos mitybinius ryšius nustatyta, kad dauguma lizdavietyse-gaudyklėse rastų gamtinių priešų rūšių (28 iš 37) yra specialistai – rūšys, šeimininkais pasirenkančios vienos genties atstovus, likusios 9 priskiriamos generalistams (6 priedas). Vienas iš jų – gausiausiai aptinkamas bendrijos gamtinis priešas visaėdis Eulophidae šeimos (Hymenoptera) parazitoidas *Melittobia acasta*, sunaikinantis apie 41,7 % visų nuo gamtinių priešų lizduose žūstančių bičių ir vapsvų palikuonių. Iš likusių beveik pusę rūšinės įvairovės (17 rūšių iš 37) sudaro auksavapsvių šeimos (Hymenoptera: Chrysididae) atstovai, iš kurių dauguma (12 rūšių) priklauso *Chrysis* genčiai. Neskaitant parazitoido generalisto *M. acasta*, šios genties atstovai sudaro 63,6 % visų lizdavietyse-gaudyklėse aptinkamų plėviasparnių gamtinių priešų. Žymi dalis *Chrysis* genties rūšių įeina į sunkiai apibūdinamą *Ch. ignita* rūšių antrininkų kompleksą.

3.2. *Chrysis ignita* komplekso kleptoparazitinės rūšys antrininkės

3.2.1. Molekuliniai žymenys ir filogenetiniai ryšiai

Tiriant auksavapsvių molekulinį kintamumą sėkmingai atlikta 295 individų, priklausančių visoms 15 tirtų *Chrysis ignita* komplekso rūšių, mtDNR *COI* geno sekos sekoskaita. Iš jų skirtingi haplotipai pagal V. Soon ir kt. (Soon *et al.*, 2014) aptikti 106 individams iš 15 *Ch. ignita* komplekso rūšių, iš kurių 10 rūšių 28 *COI* haplotipai nustatyti pirmąkart (4 priedas); šios ir kitos tyrime sėkmingai nuskaitytos sekos įdėtos į GenBank duomenų bazę (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>).

Sėkmingai 14 *Chrysis ignita* komplekso rūšių ir kaip išorinė grupė naudojami 1 *Ch. fulgida* rūšiai priklausančių 38 haplotipų iš 40 tirtų (nepavyko padauginti 2 *Ch. subcoriacea* haplotipų *ND3*, *CytB* ir branduolio žymenų) nuskaityta mitochondrinė *tRNR-ile-tRNR-arg* seka sudarė maždaug 4850 bp su nedideliu ilgio kintamumu dėl delecijų ir tandeminių pasikartojimų baltymus koduojančiuose genuose bei dėl skirtingo kilpų ilgio tRNR genuose. Taip pat iširta dalinė mitochondrinio citochromo b (*CytB*) geno seka. Prie jų pridėtos ankstesniame *Ch. ignita* komplekso tyrime analizuotos (Soon *et al.*, 2014) mitochondrinės 12S rRNR (*12S*), valino tRNA ir 16S rRNR (*16S*) genų sekos pailgino tiriamą seką iki maždaug 7400 bp. Tyrimo metu pavyko iširti maždaug 3880 bp ilgio branduolio genų regioną (*18S-ITS2* ir *28S* sekos), kurio ilgis kito priklausomai nuo rūšies dėl insercijų ir delecijų *ITS1* ir *28S* sekose. *CytB* ir dalinės branduolio genų sekos gautos tik dalies haplotipų, todėl į filogenetinę analizę pagal mitochondrinius ir branduolio žymenis daugiausiai įtraukta tik po 1 rūšies genotipą, pasižymintį didžiausiu sėkmingai nuskaitytų žymenų skaičiumi.

Naudojantis CAOS algoritmu pagal *COI-5'* sekos haplotipus buvo sudarytas 18 Šiaurės Europos *Chrysis ignita* komplekso rūšių molekulinis požymių apibūdinimo raktas (7 priedas), vaizduojantis tarprūšinę ir vidurūšinę rūšių antrininkių įvairovę. Pagal jį 13 iš tirtų rūšių pasižymi mažiausiai vienu

požymiu („simple pure character“, sPu), skiriančiu rūšį nuo kitų tirtų. Likusios 5 išsiskiria sudėtinu požymiu („compound pure character“, cPu), t.y., kelių požymių deriniu. Pvz., artimos *Ch. mediata* ir *Ch. solida* rūšys skiriasi 2 nukleotidais, esančiais 231 ir 435 padėtyse, *Ch. ignita*, *Ch. impressa* ir *Ch. borealis* – 4 nukleotidais, užimančiais 183, 234, 390 ir 678 padėtis. Pastarasis derinys, papildytas 419, 501 ir 603 padėčių nukleotidais, yra tinkamas naudoti kaip cPu kitų rūšių su nedideliu sPu skaičiumi, tokių kaip *Ch. leptomandibularis*, *Ch. parietis*, *Ch. schencki* ir *Ch. terminata*, skyrimui.

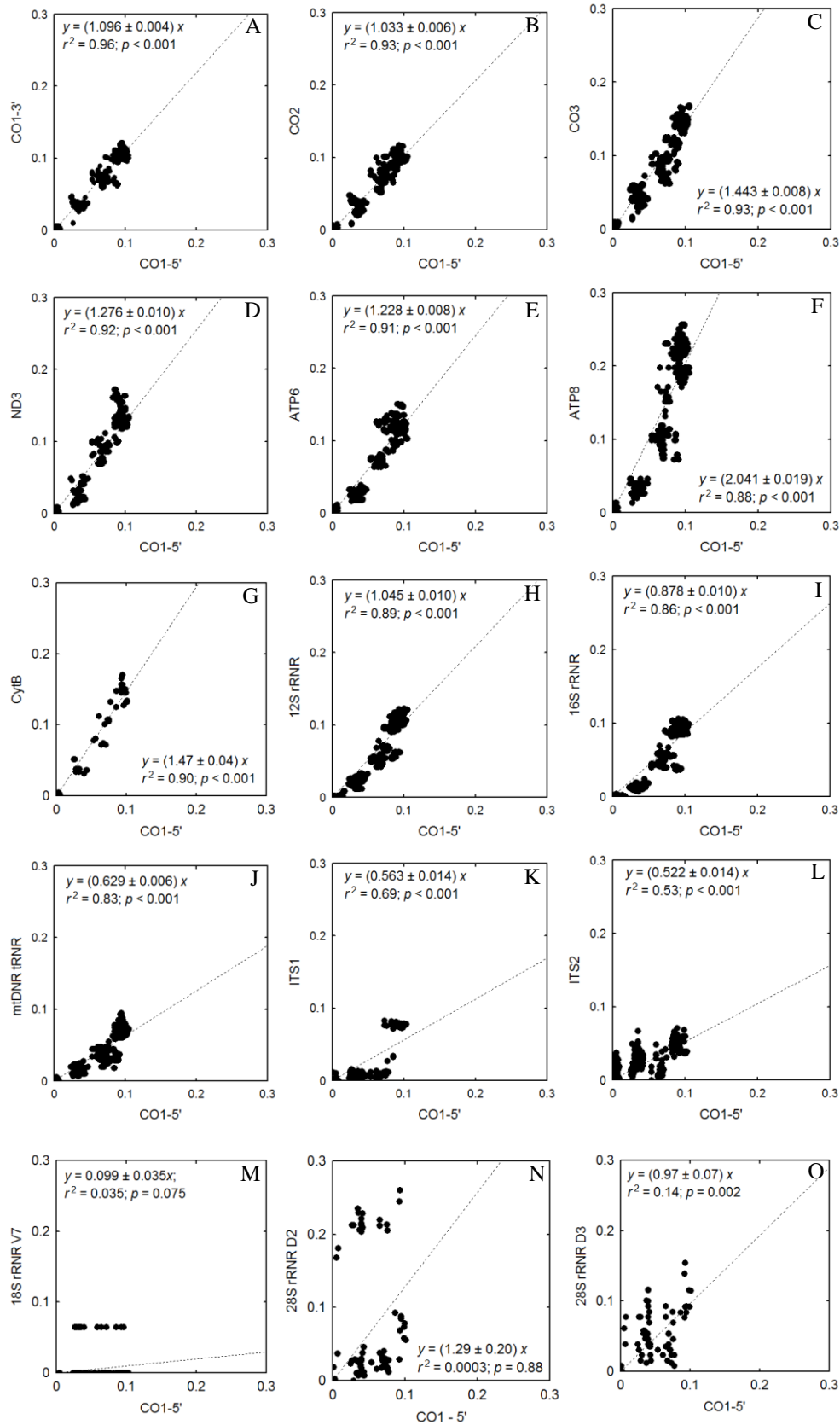
Sulyginus rūšių sPu požymių skaičių tirtuose mitochondrinuose bei anksčiau ištirtuose 9 tRNR ir 12S bei 16S genuose (Soon *et al.*, 2014) pasirodė, kad daugumos rūšių atveju didžiausiu sPu požymių skaičiumi pasižymi *ATP6* ir *CO3* genai (3 lentelė). Vidutinis sPu skaičius 100 bp buvo mažesnis už bendrą vidurkį *CO1*, *CO2*, tRNR ir rRNR genuose ir didesnis *ATP8*, *ATP6*, *CO3* ir *ND3* genų sekose.

3 lentelė. Mitochondrinių genų sPu požymių, skiriančių konkrečią rūšį nuo likusių rūšių, skaičius.

Genas (žymuo)	CO1-5'	CO1-3'	CO2	ATP8	ATP6	CO3	ND3	tRNR	12S rRNR	16S rRNR	Suma
Sekos ilgis (bp)	750	849-868	675	152-155	673-676	841-844	349	97-614	28-842	207-1215	6932-6973
<i>Ch. horridula</i>	9	13	12	13	41	7	8	12	14	27	156
<i>Ch. corusca</i>	16	15	15	1	20	17	10	11	9	15	129
<i>Ch. angustula</i>	8	12	10	4	13	12	5	12	14	14	104
<i>Ch. longula</i>	3	9	11	0	8	16	6	7	13	22	95
<i>Ch. subcoriacea</i>	8	10	6	3	11	24	-	2	7	20	91
<i>Ch. brevitarsis</i>	5	12	11	2	4	26	5	1	9	7	82
<i>Ch. pseudobrevitarsis</i>	5	6	6	3	8	9	4	6	6	10	63
<i>Ch. leptomandibularis</i>	2	6	2	1	3	11	1	4	4	4	38
<i>Ch. terminata</i>	2	4	4	1	3	6	3	2	6	4	35
<i>Ch. parietis</i>	1	2	1	1	2	2	2	0	1	7	19
<i>Ch. schencki</i>	3	2	1	1	1	2	1	1	0	1	13
<i>Ch. ignita</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	2
<i>Ch. mediata</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Ch. solida</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ch. impressa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
haplotipų skaičius (n)	74	48	39	39	39	39	37	39	32	32	
sPu vidurkis 100 bp	0,55	0,71	0,78	1,3	1,13	1,05	0,86	0,6	0,66	0,73	0,79

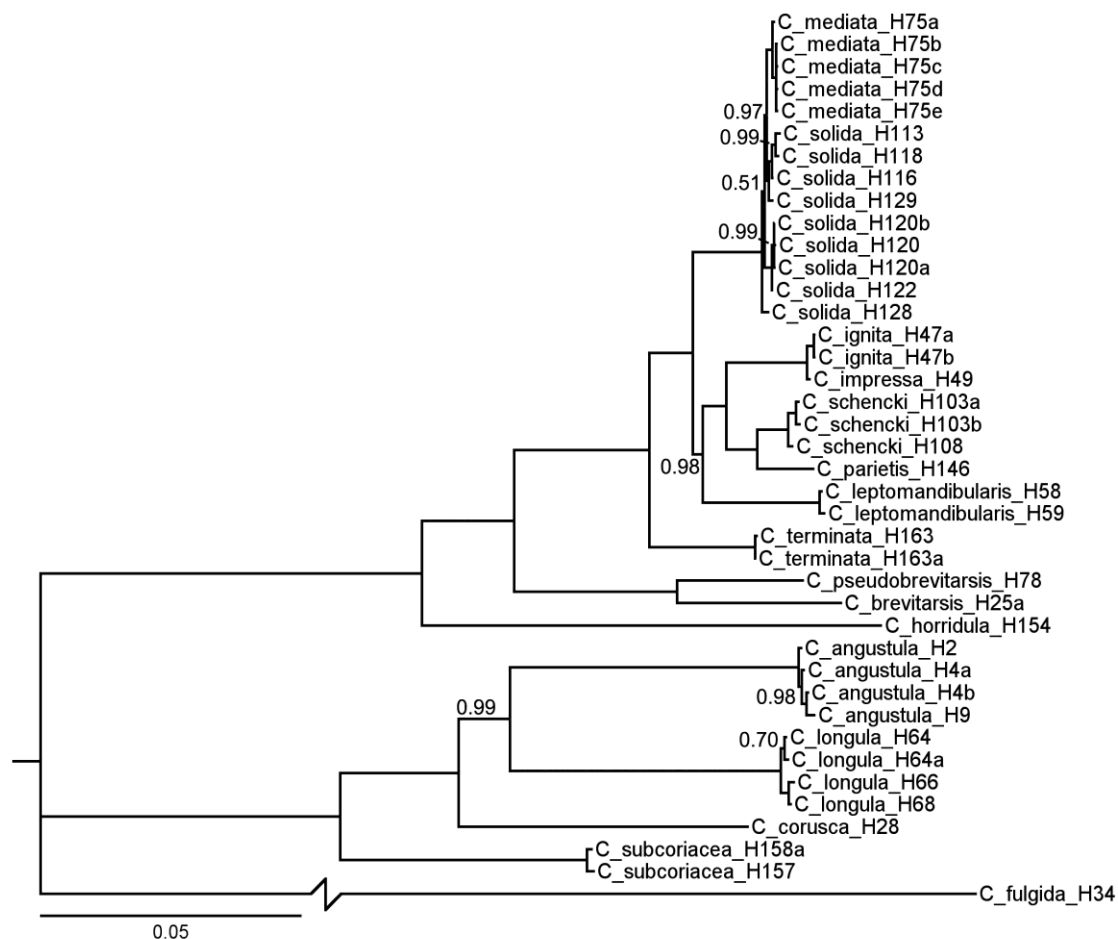
Apskaičiuotas bendras p-atstumų vidurkis tarp ištirtų *Chrysis ignita* komplekso haplotipų 7400 bp ilgio mtDNR atkarpos, kurią sudarė *tRNR-ile-tRNR-arg*, *CytB* ir *16S-12S* sekos, buvo lygus $6,9 \pm 0,2$ %. Vidurūšinis kintamumas, kurį atspindi p-atstumų vidurkis tarp kiekvienos rūšies mtDNR haplotipų sekų, svyravo nuo $0,03 \pm 0,02$ % *Ch. ignita* rūšyje iki $0,21 \pm 0,03$ % *Ch. solida* ir $0,23 \pm 0,04$ % *Ch. longula* rūšyse. Iš tirtų mitochondrinių genų didžiausiu vidurūšiniu kintamumu pasižymėjo *ATP8* ($0,7$ % *Ch. angustula* ir *Ch. terminata* rūšyse). Vidutinis tarprūšinis p-atstumas tarp rūšių porų pagal tą pačią mtDNR seką svyravo nuo $1,4$ % iki $11,5$ % su keliomis išimtimis: $0,28 \pm 0,05$ % tarp *Ch. mediata* ir *Ch. solida* bei $0,18 \pm 0,05$ % tarp *Ch. ignita* ir *Ch. impressa* rūšių. Daugiausiai skirtumų tarp *Ch. mediata* ir *Ch. solida* rūšių rasta *ATP6* (p-atstumas $0,67 \pm 0,26$ %) ir *CO3* ($0,62 \pm 0,21$ %) genuose, o *Ch. ignita* – *Ch. impressa* rūšis geriausiai skyrė „barkodinė“ *COI-5'* seka ($0,53 \pm 0,27$ %). Bendras vidutinis atstumas tarp tirtų branduolio *18S-ITS1-5,8S-ITS2-28S* sekų tesiekė $1,6 \pm 0,1$ %. Tarprūšiniai p-atstumai tarp branduolio sekų kito nuo $0,4$ % iki $5,6$ %, išskyrus *Ch. horridula* – *Ch. parietis* ($0,21 \pm 0,01$ %) ir *Ch. mediata* – *Ch. solida* rūšių poras ($0,15 \pm 0,04$ %).

Įvertinus tirtų molekulinį žymenų santykinį evoliucijos greičius (11 pav.) pasirodė, jog *COI-3'*, *CO2* ir *12S* genų evoliucijos greičiai panašūs į *COI-5'* (11 pav. A, B, H, regresijos koeficientas b svyravo tarp $1,033$ ir $1,096$), *ATP6*, *CO3*, *ND3* ir *CytB* greitis buvo didesnis (11 pav. C, D, E, G, $b = 1,23-1,47$), o *ATP8* geno – dvigubai didesnis lyginant su *COI-5'* seka (11 pav. F, $b = 2,04$). Kita vertus, *tRNR*, *16S*, *ITS1* ir *ITS2* sekos pasirodė evoliuciškai konservatyvesnės nei *COI-5'* (11 pav. I, J, K, L, $b = 0,52-0,88$), o branduolio *18S* ir *5,8S* genų sekos pasirodė esančios identiškos daugumoje tirtų rūšių antrininkų, išskyrus *Chrysis leptomandibularis* rūšį, pasižymėjusią keliomis pakaitomis *18S* geno V7 regione (11 pav. M). Itin kintamų branduolio *28S* geno D2 ir D3 kilpų evoliucinis greitis buvo panašus į mitochondrinių žymenų greičius (11 pav. N, O, $b = 0,97-1,29$).



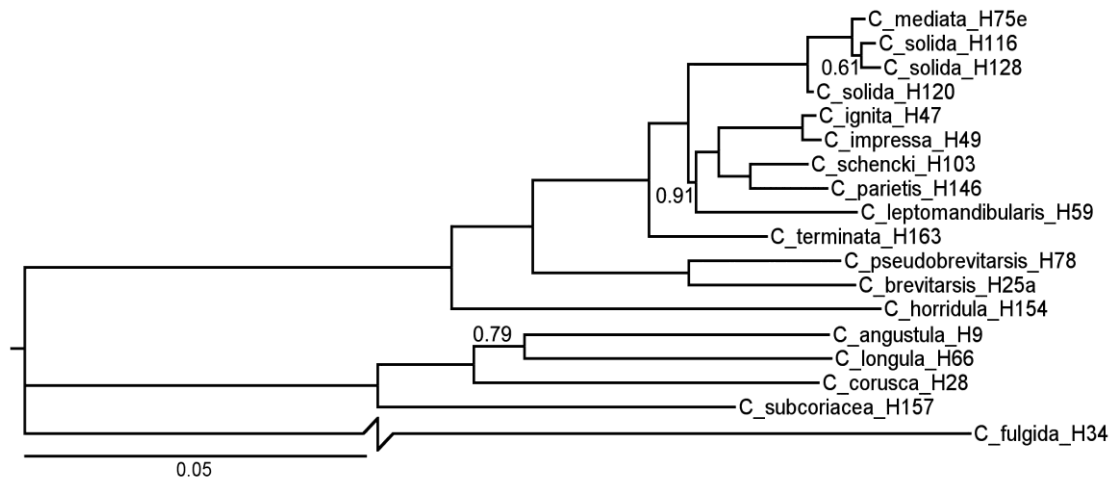
11 pav. *Chrysis ignita* komplekso rūšių antrininių mitochondrinės ir branduolio DNR žymenų p-atstumų (Y ašis) palyginimas su p-atstumais, apskaičiuotais pagal 750 bp ilgio mtDNR „barkodinę“ *COI-5'* geno seką (X ašis). Žymenų santrumpos pateiktos tekste.

Chrysis ignita komplekso rūšių antrininkių filogenetinių ryšių rekonstrukcija atlikta 7400 bp ilgio mtDNR *tRNA-ile-tRNA-arg*, dalinės *CytB* ir pilnos *16S-12S* sekų pagrindu. Sudarytas bendras („consensus“) medis pasižymėjo patikimu šakų išsidėstymu (12 pav.).



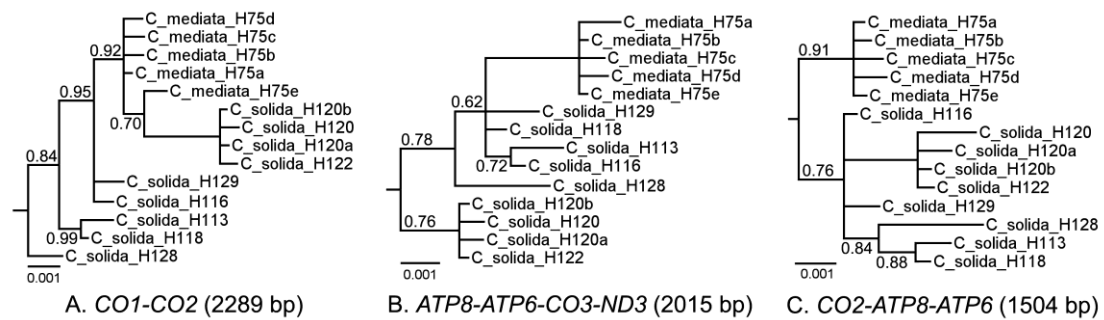
12 pav. *Chrysis ignita* rūšių antrininkių komplekso filogenija, rekonstruota naudojant Bayes algoritmus pagal maždaug 7400 bp ilgio jungtinę mtDNR seką, apimančią pilnas *CO1*, *CO2*, *ATP8*, *ATP6*, *CO3*, *ND3*, 9 tRNR, 12S ir 16S rRNR genų ir dalinę *CytB* geno sekas. Posteriorinės tikimybės nurodytos tik toms kladogramos šakoms, kuriose jos mažesnės už 1,00. *Ch. fulgida* naudota kaip išorinė grupė.

Atkuriant filogeniją pagal visą ištirtą apie 11200 bp ilgio mtDNR ir branduolio seką, sudaryto medžio šakų išsidėstymas (13 pav.) sutapo su medžio, sudaryto tik mtDNR sekos pagrindu (12 pav.), topologija.



13 pav. *Chrysis ignita* rūšių antrininių kompleksų filogenija, rekonstruota naudojant Bayes algoritmus pagal maždaug 7400 bp ilgio jungtinę mtDNR seką, sudarytą iš pilnų *CO1*, *CO2*, *ATP8*, *ATP6*, *CO3*, *ND3*, 9 tRNR, 12S, 16S rRNR bei dalinės *CytB* genų sekų, ir maždaug 3880 bp ilgio branduolio DNR seką, sudarytą iš dalinės *18S*, pilnų *ITS1*, *5,8S*, *ITS2* ir dalinės *28S* rRNR genų sekų. Posteriorinės tikimybės nurodytos tik toms kladogramos šakoms, kuriose jos mažesnės už 1,00. *Ch. fulgida* naudota kaip išorinė grupė.

Chrysis solida buvo vienintelė rūšis, kurios haplotipai nesuformavo monofiletinės grupės, todėl buvo atlikti papildomi tyrimai, kurie atskleidė, kad *Ch. solida* ir jai genetiškai artimiausios *Ch. mediata* rūšies filogenetinių ryšių rekonstrukcijos rezultatai priklauso nuo pasirinkto žymenų rinkinio. Išbandyti įvairūs ištirtų genų deriniai, tačiau tik keli deriniai leido atskirti šias rūšis filogenetiniuose medžiuose (14 pav.). Filogenetinė analizė, pagrįsta *CO1* ir *CO2* (2289 bp) genų sekomis, nurodo, kad abi rūšys yra parafiletinės (14 pav. A). Panaudojus *ATP8*, *ATP6*, *CO3* ir *ND3* (2015 bp) genus, *Ch. mediata* tampa monofiletine, o *Ch. solida* lieka parafiletine (14 pav. B). Geriausiai filogenetinius ryšius atkūrė *CO2*, *ATP8* ir *ATP6* genų sekų rinkinys (1504 bp), kuriuo naudojantis abi rūšys filogenetiniame medyje suformuoja monofiletinę kladą (14 pav. C).

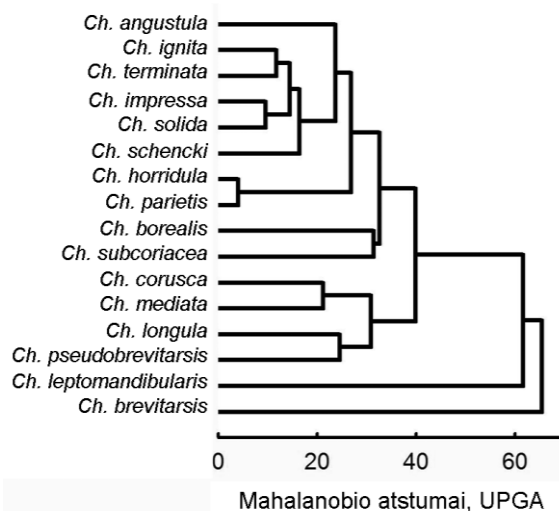


14 pav. *Chrysis mediata* and *Ch. solida* haplotipų filogenetiniai ryšiai, rekonstruoti naudojant Bayes algoritmus ir 3 skirtingus mitochondrinių genų sekų derinius. Posteriorinės tikimybės nurodytos tik toms kladogramos šakoms, kuriose jos mažesnės už 1,00.

3.2.2. Morfometriniai požymiai

Morfometriniai matavimai, atspindintys tirtų 16 *Chrysis ignita* komplekso rūšių kūno proporcijas (vidurkiai, standartinės paklaidos, mažiausios ir didžiausios reikšmės), pateikti 8 priede. Naudojantis jų pagrindu apskaičiuotomis tiesinėmis diskriminantinėmis lygtimis, daugumos tirtų *Ch. ignita* komplekso rūšių antrininkų atskyrimas siekia 90–100 %. Įtraukiant morfologinius požymius bei apskaičiuotas diskriminantines lygtis, sudarytas Šiaurės Europos *Ch. ignita* komplekso rūšių apibūdinimo raktas (Orlovskytė *et al.*, 2016).

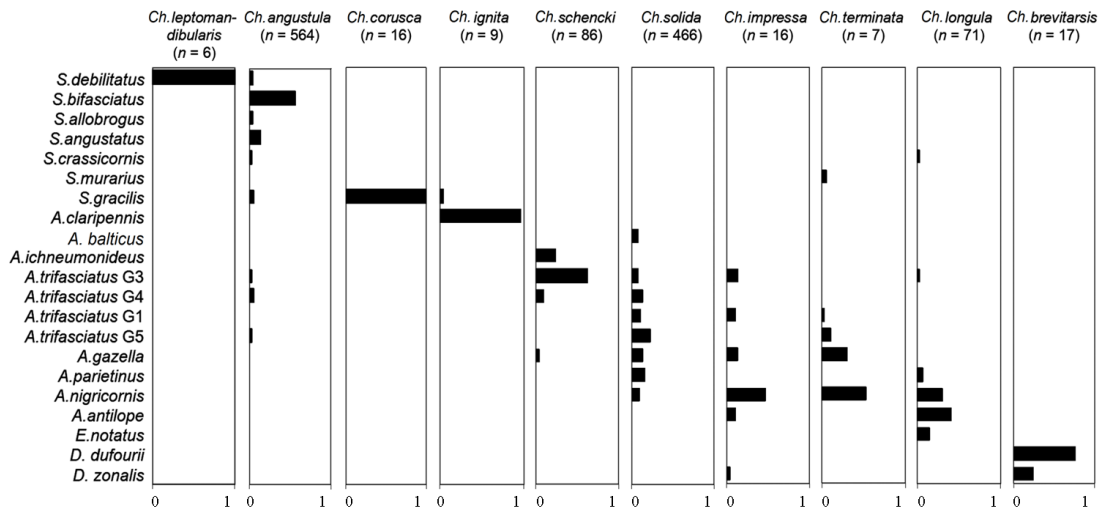
Pagal morfometrinius požymius nubraižyta kūno proporcijų panašumą atspindinti dendrograma (15 pav.). Didžiausią įtaką rūšių išsidėstymui turėjo mandibulės pločio ir pilvelio 2-o tergitto punktiruotės skirtumai.



15 pav. Morfometrinio *Chrysis ignita* rūšių antrininkų komplekso panašumo dendrograma, sudaryta pagal Mahalanobio atstumus tarp grupių centroidų, apskaičiuotų naudojant diskriminantinę 17 išmatuotų morfometrinių požymių analizę ir taikant UPGA jungties metodą.

3.2.3. Mitybinė specializacija

Naudojantis lizdavietais-gaudyklėmis išaugintos 10 *Chrysis ignita* komplekso rūšių iš 16 klosčiavapsvių *Ancistrocerus*, *Discoelius*, *Euodynerus* ir *Symmorphus* (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) genčių rūšių (16 pav.). Lyginant su Europoje skelbtais lizdavietais-gaudyklėmis surinktais duomenimis (2 priedas), šio darbo metu nustatyta 18 naujų mitybinių ryšių tarp auksavapsvių ir jų šeimininkų.



16 pav. 10 *Chrysis ignita* komplekso rūšių antrininkų šeimininkų pasirinkimas pagal Manly'io pasirinkimo indeksą (α). Horizontaliai išvardintos auksavapsvių, vertikaliai – jų šeimininkų rūšys iš *Symmorphus*, *Ancistrocerus*, *Euodynerus* ir *Discoelius* genčių. Dažniausio ir plačiausiai paplitusio šeimininko klosčiavapsvės *A. trifasciatus* duomenys suskirstyti į EUNIS buveinių klases (G1 – plačialapiai miškai, G3 – spygliuočių miškai, G4 – mišrūs miškai, G5 – medžių juostos žemės ūkio kraštovaizdyje, nedideli pramoniniai miškų fragmentai ir jaunuolynai).

Pagal gautus duomenis, *Chrysis leptomandibularis* ir *Ch. corusca* yra specialistai, parazituojantys atitinkamai tik *Symmorphus debilitatus* ir *S. gracilis*. *Ch. brevitaris* šeimininkais renka *Discoelius dufourii* Lepeletier, 1841 ir *D. zonalis*. Gausiausios auksavapsvių rūšys taip pat pirmenybę teikia 1 šeimininko rūšiai: 83 % *Ch. angustula* rūšies individų išauginti iš *S. bifasciatus* lizdų, *Ch. solida* 83 % individų išauginta iš *Ancistrocerus trifasciatus* lizdų, iš kurių 65 % buvo rasti lizdavietais-gaudyklėse, pakabintose plačialapiuose miškuose (G1) ir jaunuolynuose bei nedideliuose pramoniniuose miškuose (G5). Stambiausia *Ch. ignita* komplekso rūšis,

Ch. longula, dažniausiai randama didžiausios iš vietinių lizdavietėse-gaudyklėse apsigyvenančių klosčiavapsvių rūšių, *A. antilope*, lizduose. 85 % *Ch. schencki* individų išauginta iš *A. trifasciatus* lizdų iš spygliuočių miškų (G3) ir *A. ichneumonideus* (Ratzeburg, 1844), taip pat gausiai aptinkamos pušynuose rūšies lizdų. Įvairesnėse buveinėse ir didesniu šeimininkų spektru pasižymi *Ch. schencki* rūšiai morfologiškai artima *Ch. impressa*: 9 iš 16 išaugintų individų rasti *A. trifasciatus* lizduose, įrengtuose senuose plačialapiuose miškuose (G1), kiti šios rūšies šeimininkai priklauso *A. nigricornis* (Curtis, 1826), *A. antilope*, *D. zonalis* rūšims. *Ch. ignita* itin retai pasitaiko lizdavietėse-gaudyklėse: 6 iš 9 individų išauginti iš *A. claripennis* Thomson, 1874 lizdų, likę – iš *S. gracilis*. Anot skelbtų duomenų, gautų iš Europoje kabintų lizdavičių-gaudyklių (2 priedas), *Ch. ignita* yra itin dažna bendrijos rūšis, pasižyminti plačiu šeimininkų spektru. Tai gali būti paaiškinta neteisingais apibūdinimais, dėl kurių didžioji dalis *Ch. ignita* komplekso rūšių antrininkų būdavo priskiriama *Ch. ignita* rūšiai. Viena iš jų – *Ch. terminata*, anksčiau vadinta *Ch. ignita* forma A (Linsenmaier, 1997). Ji aptinkama *A. nigricornis*, *A. gazella*, *A. trifasciatus*, *S. murarius* lizduose.

Tyrimo metu likusių *Chrysis ignita* komplekso rūšių šeimininkai nebuvo nustatyti. Tipinė *Ch. parietis* serija sugauta ant akmeninės sienos, įprastos *Ancistrocerus parietum* (Linnaeus, 1758) lizdų įrengimo vietos, todėl šios rūšies vapsvos yra galimi, tačiau nepatvirtinti *Ch. parietis* šeimininkai. Anksčiau atliktų tyrimų duomenimis, *Ch. pseudobrevitarsis* šeimininkais yra *Ancistrocerus antilope* (Martynova, Fateryga, 2015) ir *Euodynerus notatus* (Jurine, 1807) (Pärn *et al.*, 2015). Likusių iš *Ch. ignita* komplekso rūšių *Ch. horridula* ir *Ch. subcoriacea* šeimininkai lieka nežinomi, tačiau *Ch. horridula* dažniausiai sugaunama ant senų medinių pastatų sienų kartu su klosčiavapsvių *Ancistrocerus*, *Discoelius*, *Euodynerus* ir *Symmorphus* genčių rūšių kolonijomis, todėl tikėtina, kad bent vienai šių genčių priklauso ir *Ch. horridula* šeimininkas. *Ch. mediata* dažnai stebėta lankanti dirvoje

apsigyvenančių klosčiavapsvių *Odynerus reniformis* (Gmelin, 1790) ir *O. spinipes* (Linnaeus, 1758) lizdus. Nustatyti nesutapimai su anksčiau skelbtais duomenimis (Tscharntke *et al.*, 1998, Gathmann, Tscharntke, 1999), anot kurių *Ch. mediata* užima negyvos medienos ertmėse įrengtus klosčiavapsvių *S. connexus* (Curtis, 1826), *S. crassicornis*, *S. murarius* lizdus, gali būti paaiškinami neteisingais apibūdinimais, kuomet *Ch. solida* būdavo priskiriama *Ch. mediata* rūšiai.

3.2.4. Apibendrinimas

Chrysis ignita kompleksas demonstruoja pavyzdį grupės artimai susijusių rūšių, dalis kurių yra ankstyvoje diferenciacijos stadijoje. Šiame darbe ištirto didelio skaičiaus mtDNR žymenų sulyginimas parodė, kad mitochondriniai genai pasižymi didesniu evoliuciniu greičiu ir, tikėtina, yra naudingesni filogenetinėms rekonstrukcijoms artimų rūšių grupėms tirti nei branduolio žymenys, ką patvirtina ankstesnių tyrimų rezultatai (pvz., Nieuwerkerken *et al.*, 2012), vis tik abiejų tipų žymenų derinys ir atskirai branduolio žymenys turėtų būti išsamiau panagrinėti.

Tarp tirtų mitochondrinių genų didžiausiais santykiniais evoliuciniais greičiais, atspindinčiais p-atstumus, ir didžiausiu sPu požymių skaičiumi pasižymėjo *ATP8*, *ATP6*, *CO3* ir *ND3* genai, todėl jų sekos gali būti išskirtinai naudingos plėviasparnių filogenetinėje rekonstrukcijoje, artimų rūšių skyrime bei vidurūšinio kintamumo vertinime kaip priedas prie dažniausiai naudojamų „barkodinės“ *COI-5'* ir mitochondrinių rRNR sekų.

Filogenetinių medžių, sudarytų pagal maždaug 7400 bp ilgio mtDNR seką (12 pav.) ir bendrą maždaug 11200 bp ilgio mitochondrinių ir branduolio genų seką (13 pav.), šakų išsidėstymas buvo panašus į topologiją medžių, gautų pagal 2187 bp ilgio mtDNA seką, sudarytą iš *COI-5'*, *12S* ir *16S* genų sekų (Soon *et al.*, 2014). Tačiau skirtingai nuo pastarojo, šio tyrimo metu atlikta *Chrysis ignita* komplekso rūšių filogenetinių ryšių rekonstrukcija atskleidė iki šiol nepatvirtintas kai kurių rūšių padėtis: nustatyta, kad *Ch. schencki* ir

Ch. parietis rūšių klada yra seserinė *Ch. ignita* – *Ch. impressa* klada (Maximum Likelihood pakartojimų reikšmė lygi 98, Bayes posteriorinė tikimybė – 1,00). Taip pat šiame darbe patvirtinta *Ch. angustula* – *Ch. longula* kladų monofilija (Maximum Likelihood pakartojimų reikšmė lygi 77, Bayes posteriorinė tikimybė – 1,00) su jai seserine *Ch. corusca* klada.

Naudojantis morfometrinių matavimų apskaičiuotomis tiesinėmis diskriminantinėmis lygtimis, daugumos tirtų *Chrysis ignita* komplekso rūšių antrininkų atskyrimas siekia 90–100 %. Pateiktas apibūdinimo raktas (Orlovskytė *et al.*, 2016), į kurį įtrauktos ir šios lygtys, naudotinas kaip priedas prie iliustruoto Šiaurės Europos ir Baltijos šalių Chrysididae šeimos apibūdinimo rakto, sudaryto J. Paukkunen ir kolegų (Paukkunen *et al.*, 2015), kai individo sisteminės padėties nustatymas pagal įprastus morfologinius ar molekulinis požymius yra abejotinas arba negalimas.

Kūno proporcijų pagrindu sudaryta dendrograma (15 pav.) neturi jokių bendrų sąsajų su rekonstruotais filogenetiniais medžiais (12, 13 pav.). Toks neatitikimas rodo, kad kūno proporcijos atspindi fenotipiškai lanksčių požymių rinkinį, mažai susijusį su filogenetiniu rūšių artimumu.

Tyrimo rezultatai parodė, kad dauguma *Chrysis* genties rūšių yra specialistai, šeiminkais besirenkantys vieną ar kelias tarpusavyje artimas šeiminkų rūšis. Kartais užimamos ir papildomų šeiminkų, paprastai iš tos pačios genties kaip ir pagrindinis šeiminkas, akelės (16 pav.). Šiuos duomenis patvirtina anksčiau atliktų tyrimų su lizdavietais-gaudyklėmis (Pärn *et al.*, 2015) rezultatai. Dauguma *Ch. ignita* komplekso rūšių yra lizdus negyvos medienos ertmėse įrengiančių pavienių klosčiavapsvių (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) kleptoparazitai. Vienintelė išimtis yra *Ch. mediata*, užimanti dirvoje apsigyvenančių *Odynerus* Latreille, 1802 genties klosčiavapsvių lizdus.

Apibendrinant molekulinį ir morfologinį požymių bei mitybinės specializacijos tyrimų rezultatus galime užtikrintai teigti, kad lizdavietaise-

gaudyklėse apsigyvenančios vabzdžių bendrijos kleptoparazitų *Chrysis ignita* kompleksą sudaro 15 savarankiškų rūšių antrininkių. Iš jų *Ch. mediata* ir *Ch. solida* rūšių savarankiškumas nustatytas pagal patikimus morfometrinius skirtumus ir aiškų šeiminių bei buveinių išsiskyrimą. Tikėtina, kad *Ch. mediata* pagal netipines kūno proporcijas ir šeiminių pasirinkimą yra santykinai jauna monofiletinė rūšis, kurios ekologinė niša pasislinkusi link naujos adaptacinės zonos, tačiau haplotipų įvairovė vis dar nedidelė, o filogenetiškai senesnė *Ch. solida* išlaikė didelę haplotipų įvairovę, dėl ko ji tapo parafiletine lyginant su *Ch. mediata* rūšimi visų ištirtų mitochondrinių ir branduolio žymenų panaudojimo filogenetinėje rekonstrukcijoje metu.

Taip pat šio darbo metu mtDNR žymenų ir morfometrinių požymių pagrindu buvo aprašytos dvi naujos mokslui, *Chrysis ignita* kompleksui priklausančios rūšys – *Ch. horridula* ir *Ch. parietis* (Orlovskytė et al., 2016).

3.3. Antropogeninių veiksnių įtaka lizdavičių-gaudyklių vabzdžių bendrijos rodikliams Lietuvoje

3.3.1. Antropogeninis poveikis rūšių apsigyvenimo tikimybei buveinėje

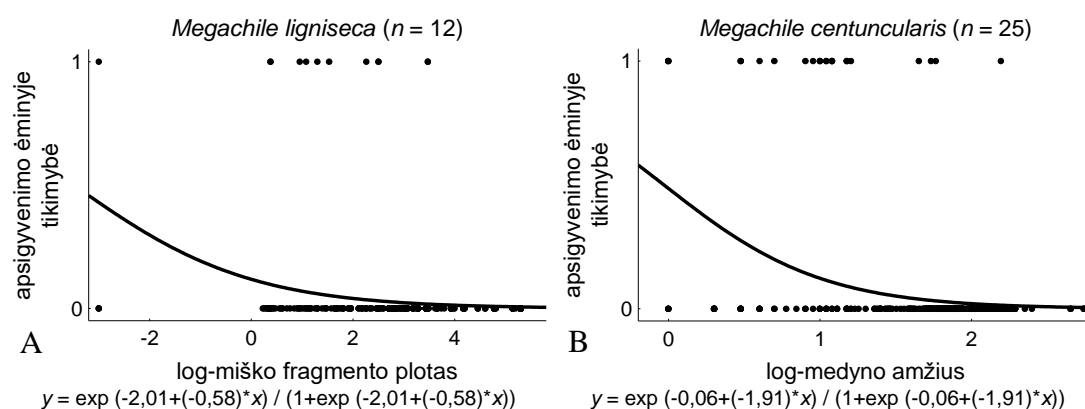
Pritaikius logistinę regresiją tirta lizdus įrengiančių plėviasparnių apsigyvenimo tikimybės lizdavičių-gaudyklių ėminyje priklausomybė nuo derinio skirtingo erdvinio masto antropogeninių veiksnių – žemės ūkio naudmenų plotų didėjimo, miško buveinių ploto mažėjimo ir fragmentacijos, ankstyvesnių sukcesijos stadijų įsigalėjimo, miško eksploatacijos (medyno amžiaus ir negyvos medienos buvimo). Tokiu būdu nustatytos iš 28 tirtų 13 bendrijos rūšių (3 bičių rūšys iš 1-o mitybinio lygmens, 4 klosčiavapsvių ir 2 žiedvapsvių rūšys iš 2-o mitybinio lygmens, 1 žiedvapsvių ir 3 voravapsvių rūšys iš 3-o mitybinio lygmens), kurių apsigyvenimo tikimybė konkrečiuose lizdavičių-gaudyklių ėminiuose nulemta antropogeninės kilmės trikdžių (4 lentelė).

Iš jų 1-am mitybiniui lygmeniui priklausančios bitės dažniau apsigyvena lizdaviėtėse, pakabintose mažesnio ploto miškų fragmentuose (*Megachile*

ligniseca (Kirby, 1802) (17 pav. A, logistinės regresijos koeficientas (čia ir toliau: log. regr. koef.) = $-0,58 \pm 0,16$, $p < 0,001$), gausiausia šio lygmens bitė *Hylaeus communis* Nylander, 1852 (log. regr. koef. = $-0,27 \pm 0,08$, $p < 0,001$)) su jaunesniu medynu (*M. centuncularis* (Linnaeus, 1758) (17 pav. B, log. regr. koef. = $-1,91 \pm 0,34$, $p < 0,001$)).

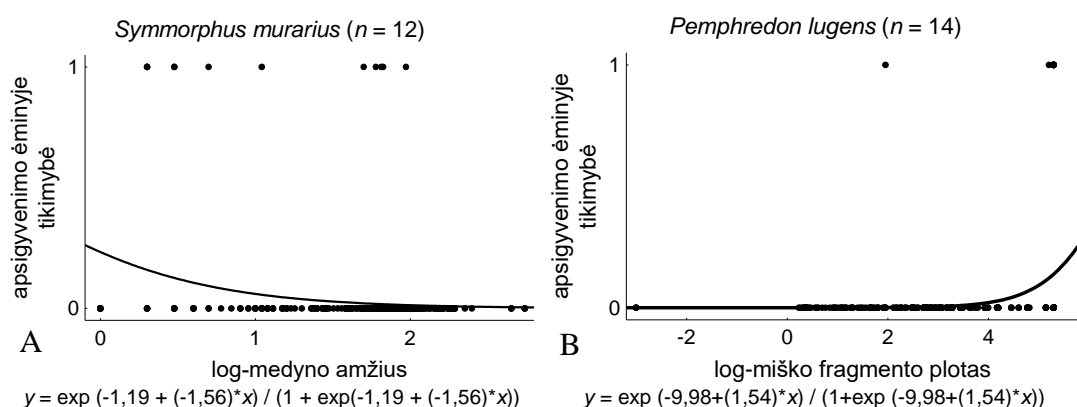
4 lentelė. Lizdavietėse-gaudyklėse lizdus įrengiančių plėviasparnių rūšių (n – lizdavičių ėminių skaičius) apsigyvenimo tikimybės ėminiuose skirtumai (logistinės regresijos koeficientas \pm standartinė paklaida) priklausomai nuo žemės ūkio naudmenų plotų didėjimo, miško buveinių plotų mažėjimo ir fragmentacijos, ankstyvesnių sukcesijos stadijų įsigalėjimo, miško eksploatacijos. Pateiktos tik patikimos po Bonferroni korekcijos reikšmės ($p < 0,0018$).

Rūšys	Žemės ūkio naudmenų dalis	Log-miško fragmento plotas	Log-sukcesijos stadijos vėlyvumas	Log-medyno amžius
I mit. lygmuo <i>Hylaeus communis</i> ($n=250$) <i>Megachile centuncularis</i> ($n=25$) <i>M. ligniseca</i> ($n=12$)		$-0,27 \pm 0,08$ $-0,58 \pm 0,16$		$-1,91 \pm 0,34$
II mit. lygmuo <i>Discoelius dufourii</i> ($n=30$) <i>Passaloecus insignis</i> ($n=85$) <i>Pemphredon lugens</i> ($n=14$) <i>Symmorphus bifasciatus</i> ($n=188$) <i>S. crassicornis</i> ($n=45$) <i>S. murarius</i> ($n=12$)	$2,19 \pm 0,68$ $3,43 \pm 0,93$	$1,54 \pm 0,46$ $-0,27 \pm 0,07$ $-0,40 \pm 0,11$		$-1,22 \pm 0,33$ $-1,56 \pm 0,42$
III mit. lygmuo <i>Auplopus carbonarius</i> ($n=34$) <i>Dipogon bifasciatus</i> ($n=57$) <i>D. subintermedius</i> ($n=229$) <i>Trypoxylon clavicerum</i> ($n=50$)	$4,17 \pm 1,07$ $2,95 \pm 0,85$	$0,35 \pm 0,08$	$3,87 \pm 0,91$	$-0,97 \pm 0,24$ $0,81 \pm 0,22$



17 pav. Bičių (n – lizdavičių ėminių skaičius) apsigyvenimo tikimybės lizdavičių-gaudyklų ėminiuose skirtumai priklausomai nuo miško fragmento ploto (A) ir medyno amžiaus (B).

O 2-o ir 3-o mitybinių lygmenų atstovai į tirtus antropogeninius veiksnius reaguoja skirtingai (4 lentelė). Dauguma rūšių dažniau aptinkama antropogeninės kilmės trikdžių paveiktose buveinėse, pvz., didesnė tikimybė lizdavietyse aptikti klosčiavapsvę *Symmorphus murarius* yra mažesnio amžiaus medynuose (18 pav. A, log. regr. koef. = $-1,56 \pm 0,42$, $p < 0,001$) voravapsvė *Auplopus carbonarius* (Scopoli, 1763) bei žiedvapsvė *Trypoxylon clavicerum* Lepeletier & Serville, 1828 dažniau įsikuria kraštovaizdyje su didesne žemės ūkio naudmenų dalimi (*A. carbonarius* log. regr. koef. = $4,17 \pm 1,07$, $p < 0,001$; *T. clavicerum* log. regr. koef. = $2,95 \pm 0,85$, $p < 0,001$). Kita vertus, nustatytos ir rūšys, demonstruojančios prierašumą prie natūralių buveinių, pvz., žiedvapsvės *Pemphredon lugens* Dahlbom, 1842 apsigyvenimo tikimybė didėja kartu su miško fragmento plotu (18 pav. B, log. regr. koef. = $1,54 \pm 0,46$, $p < 0,001$), o voravapsvės *Dipogon subintermedius* Dahlbom, 1842 įsikūrimo lizdavietyse tikimybė didėja mažėjant antropogeninės kilmės trikdžiams net pagal 3 tirtus veiksnius, t.y., ji didžiausia didesniuose miškų fragmentuose (log. regr. koef. = $0,35 \pm 0,08$, $p < 0,001$) su vėlyvesnių sukcesijos stadijų (log. regr. koef. = $3,87 \pm 0,91$, $p < 0,001$), senesniais medynais (log. regr. koef. = $0,81 \pm 0,22$, $p < 0,001$).



18 pav. 2-o mitybinio lygmens atstovų (n – lizdaviėčių ėminių skaičius) apsigyvenimo tikimybės lizdaviėčių-gaudyklėse skirtumai priklausomai nuo medyno amžiaus (A) ir miško fragmento ploto (B).

Gautų rezultatų pagrindu išskirtos rūšys, kurių įsikūrimas lizdavietyse-gaudyklėse skirtingai susijęs su antropogeniniu poveikiu (4 lentelė): rūšys,

kurios tik teigiamai reaguoja į antropogeninės kilmės trikdžius, yra bitės *Hylaeus communis*, *Megachile centuncularis*, *M. ligniseca* iš 1-o mitybinio lygmens, klosčiavapsvės *Discoelius dufourii*, *Symmorphus bifasciatus*, *S. crassicornis*, *S. murarius*, žiedvapsvė *Passaloecus insignis* (Vander Linden, 1829) iš 2-o mitybinio lygmens ir 3-am mitybiniui lygmeniui priklausančios voravapsvės *Auplopus carbonarius*, *Dipogon bifasciatus* ir žiedvapsvė *Trypoxylon clavicerum*. O išskirtinai tik neigiamai į antropogeninį poveikį reaguoja 2-am mitybiniui lygmeniui priklausanti žiedvapsvė *Pemphredon lugens* ir 3-o mitybinio lygmens voravapsvė *Dipogon subintermedius*.

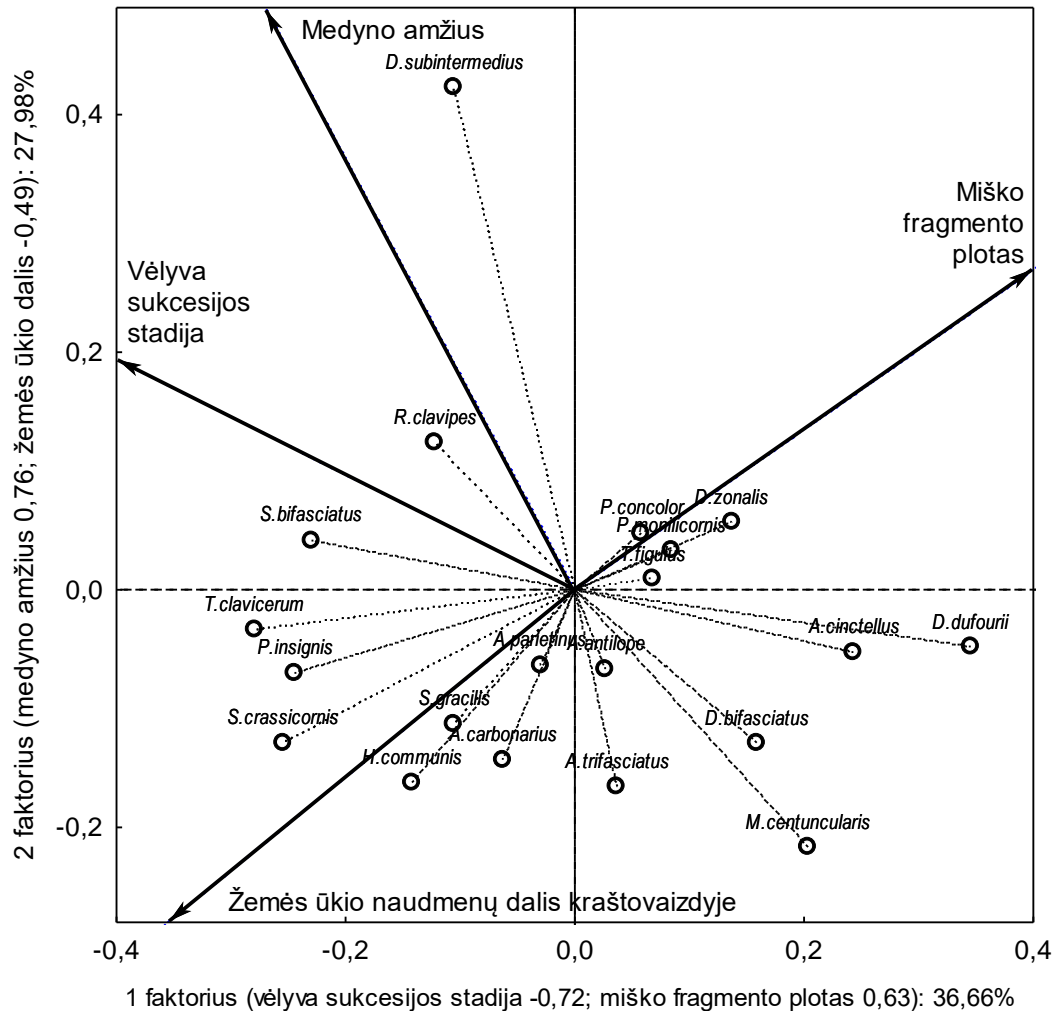
Skirtingo erdvinio masto antropogeniniai veiksniai nevienodu stiprumu veikia bendrijos rūšių apsigyvenimo tikimybę lizdavietėse-gaudyklėse (4 lentelė): nustatyta, kad tirtos rūšys labiausiai susijusios su miško buveinių plotų mažėjimu ir fragmentacija (6 iš 22 rūšių), o negyvos medienos buvimas bičių ir vapsvų apsigyvenimo tikimybei buveinėse įtakos neturi.

3.3.2. Antropogeninis poveikis rūšių gausumui

Tyrimo metu taip pat vertintas antropogeninis poveikis jau apsigyvenusių lizdavietėse-gaudyklėse plėviasparnių rūšių gausumui (palikuonių skaičiui ėminyje). Pasitelkus pagrindinių komponentų analizę (PCA), pagal tirtus antropogeninius veiksnius apskaičiuoti stipriausi (1 ir 2) apibendrinti faktoriai. Jų pagrindu nustatyta, kad didžioji dalis lizdavietėse-gaudyklėse lizdus įrengiančių plėviasparnių rūšių savo gausumu, kaip ir apsigyvenimo tikimybe, skirtingai reaguoja į antropogeninį poveikį (19 pav.). Tiriamoje bendrijoje išsiskiria voravapsvė *Dipogon subintermedius*, kuri stipriausiai susijusi su natūraliomis buveinėmis – ji pirmenybę teikia kraštovaizdžiui su maža žemės ūkio naudmenų dalimi, didelio ploto miškų fragmentams su senais, vėlyvų sukcesijos stadijų medynais; likusios rūšys demonstruoja prierašumą prie kitokių buveinių.

Nors šis grafikas ir neatskleidžia viso tirtų veiksnių sąveikų sudėtingumo, be rūšių pasiskirstymo jis parodo dažniausių bičių ir vapsvų (20 rūšių) gausumo

koreliaciją 4 nepriklausomų kintamųjų (žemės ūkio naudmenų dalies, miško fragmento ploto, sukcesijos stadijos vėlyvumo ir medyno amžiaus), pagal kurias apskaičiuoti 2 didžiausią „svorį“ turintys faktoriai, atžvilgiu.



19 pav. Lizdavietėse-gaudyklėse dažniausiai lizdus įrengiančių plėviasparnių rūšių gausumo priklausomybė nuo stipriausių pagrindinių komponentų analizės (PCA) faktorių, apskaičiuotų pagal žemės ūkio naudmenų dalį, miško fragmento plotą, sukcesijos stadijos vėlyvumą ir medyno amžių. Rūšių gausumai į analizę įtraukti kaip papildomos kintamosios.

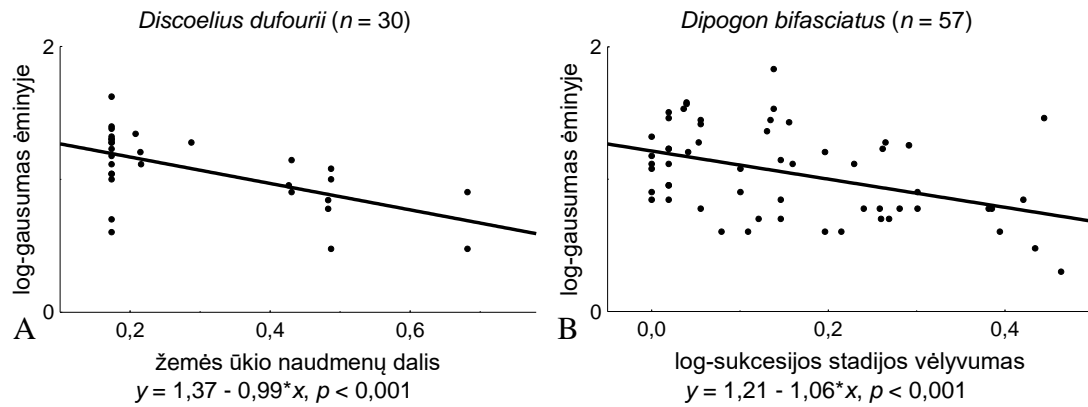
Siekiant išsamiau panagrinėti antropogeninių veiksnių įtaką bendrijos lizdus įrengiančių rūšių palikuonių gausumui, o kartu ir lyginamajam gamtinių priešų gausumui, naudota bendrųjų tiesinių modelių (GLM) analizė. Šios analizės metu nustatytos 5 bendrijos rūšys (3 klosčiavapsvių rūšys iš 2-o mitybinio lygmens bei 2 voravapsvių rūšys iš 3-o mitybinio lygmens), kurių gausumų skirtumai lizdavičių-gaudyklėse ėminiuose yra apspręsti antropogeninės kilmės trikdžių (5 lentelė). Priklausomai nuo rūšies, antropogeniniai veiksniai lemia

10–35 % rūšių gausumo kintamumo buveinėse ($r^2 = 0,10$ (*Ancistrocerus trifasciatus*) – 0,35 (*Discoelius dufourii*)).

5 lentelė. Lizdavietėse-gaudyklėse lizdus įrengiančių plėviasparnių rūšių (n – lizdavičių ėminių skaičius) gausumo ir lyginamojo gamtinių priešų gausumo ėminiuose skirtumai (regresijos koeficientas $b \pm$ standartinė paklaida) priklausomai nuo žemės ūkio naudmenų plotų didėjimo, miško buveinių plotų mažėjimo ir fragmentacijos, ankstyvesnių sukcesijos stadijų įsigalėjimo, miško eksploatacijos. r^2 – determinacijos koeficientas, df – laisvės laipsniai, F – Fisher’io rodiklis. Pateiktos tik patikimos po Bonferroni korekcijos plėviasparnių gausumo reikšmės ($p < 0,0018$); lyginamosios gamtinių priešų gausumo reikšmės patikimomis laikytos esant $p < 0,05$.

Rūšys	Žemės ūkio naudmenų dalis	Log-miško fragmento plotas	Log-sukcesijos stadijos vėlyvumas	Miško eksploatacija		r^2	df	F
				Log-medyno amžius	Negyvos medienos buvimas			
II mit. lygmuo <i>Ancistrocerus trifasciatus</i> ($n=291$) <i>Discoelius dufourii</i> ($n=30$) <i>Symmorphus bifasciatus</i> ($n=188$)	-0,99±0,26	-0,09±0,02		0,46±0,08		0,10	2	15,85
0,35						1	15,13	
0,18						3	13,05	
III mit. lygmuo <i>Dipogon bifasciatus</i> ($n=57$) <i>D. subintermedius</i> ($n=229$)			-1,06±0,30			0,18	1	12,43
0,21						2	30,30	
Lyginamasis gamtinių priešų gausumas			-0,09±0,04		0,01±0,01	0,03	2	4,93

Lizdus įrengiančių plėviasparnių palikuonių gausumo skirtumų tyrimų rezultatai parodė, jog 2-o ir 3-o mitybinių lygmenų atstovai skiriasi savo gausumu lizdavičių-gaudyklėse ėminiuose priklausomai nuo rūšies (5 lentelė). Kaip antai, viena vyraujančių bendrijos klosčiavapsvių iš 2-o mitybinio lygmens, *Ancistrocerus trifasciatus*, yra gausesnė mažesnių plotų miškų fragmentuose ($b = -0,09 \pm 0,02$, $p < 0,001$), kai to paties mitybinio lygmens atstovo, klosčiavapsvės *Discoelius dufourii* gausumas neigiamai susijęs su antropogeniniu poveikiu: šios rūšies palikuonių akelių patikimai daugiau rasta kraštovaizdyje su mažesne žemės ūkio naudmenų dalimi (20 pav. A, $b = -0,99 \pm 0,26$, $p < 0,001$). 3-o mitybinio lygmens voravapsvių gausumai didesni tose pačiose buveinėse, kuriose didesnė ir jų aptikimo tikimybė: voravapsvė *Dipogon bifasciatus* gausesnė antropogeninės kilmės trikdžių paveiktose (ankstyvesnių sukcesijos stadijų medynuose (20 pav. B, $b = -1,06 \pm 0,30$, $p < 0,001$)), o *Dipogon subintermedius* – natūraliose buveinėse (didelio amžiaus medynuose ($b = 0,35 \pm 0,05$, $p < 0,001$)).



20 pav. Bendrijos rūšių (n – lizdavičių ėminių skaičius) gausumo lizdavičių-gaudyklių ėminiuose skirtumai priklausomai nuo žemės ūkio naudmenų dalies (A) ir sukcesijos stadijos vėlyvumo (B).

Tiriant lyginamojo gamtinių priešų gausumo skirtumus priklausomai nuo antropogeninių veiksnių, nustatyta patikima, nors ir silpna koreliacija ($r^2 = 0,03$) tarp didžiausio lyginamojo gausumo ir ankstyvų sukcesijos stadijų medynų ($b = -0,09 \pm 0,04, p < 0,05$) su nepašalinta negyva mediena ($b = 0,01 \pm 0,01, p < 0,05$) (5 lentelė). Tai reiškia, jog tik 3 % tirtų gamtinių priešų lyginamojo gausumo kintamumo yra nulemta ištirtų antropogeninių veiksnių, kai likęs kintamumas yra atsitiktinis arba veikiamas kol kas neišaiškintų priežasčių.

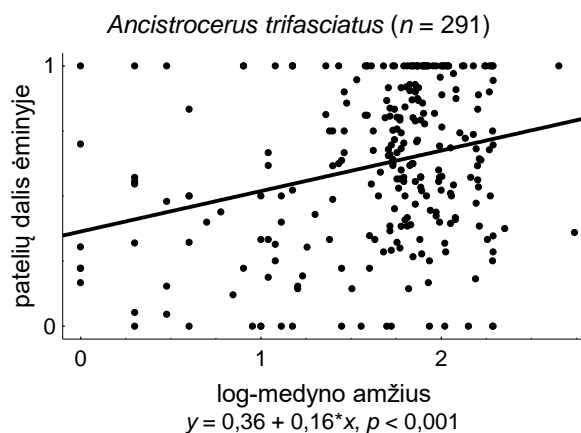
3.3.3. Antropogeninis poveikis lyčių santykiui ir lervų svoriui

Pasitelkus bendrųjų tiesinių modelių (GLM) analizę buvo tirta, ar antropogeninis poveikis yra susijęs su lizdavičių-gaudyklėse lizdus įrengusių plėviasparnių patelių dalimi ėminyje ir lyginamuoju priešlėliukių svoriu. Rasti antropogeninio poveikio nulemti iš 28 tirtų 2 bendrijos rūšių (po 1 rūšį iš 1-o ir 2-o mitybinių lygmenų) patelių dalies lizdavičių-gaudyklių ėminiuose skirtumai bei 6 rūšių (1 rūšis iš 1-o, 5 – iš 2-o mitybinių lygmenų) lyginamųjų priešlėliukių svorių skirtumai (6 lentelė). Priklausomai nuo rūšies, antropogeniniai veiksniai lemia 7–12 % lyčių santykio kintamumo ($r^2 = 0,07$ (*Ancistrocerus trifasciatus*) – 0,12 (*Hylaeus communis*)) bei 9–42 % priešlėliukių svorio kintamumo ($r^2 = 0,09$ (*A. trifasciatus*, *Hylaeus communis* ir *Symmorphus bifasciatus*) – 0,42 (*A. parietinus* (Linnaeus, 1761))).

6 lentelė. Lizdavietėse-gaudyklėse lizdus įrengiančių plėviasparnių rūšių (n – lizdavičių ėminių skaičius) patelių dalies ir lyginamojo priešlėliukės svorio ėminiuose skirtumai (regresijos koeficientas $b \pm$ standartinė paklaida) priklausomai nuo žemės ūkio naudmenų plotų didėjimo, miško buveinių plotų mažėjimo ir fragmentacijos, miško eksploatacijos. r^2 – determinacijos koeficientas, df – laisvės laipsniai, F – Fisher’io rodiklis. Pateiktos tik patikimos po Bonferroni korekcijos reikšmės ($p < 0,0018$).

Rūšys	Žemės ūkio naudmenų dalis	Log-miško fragmento plotas	Miško eksploatacija		r^2	df	F
			Log-medyno amžius	Negyvos medienos buvimas			
Patelių dalis							
I mit. lygmuo <i>Hylaes communis</i> ($n=250$)			0,18±0,04		0,12	2	15,10
II mit. lygmuo <i>Ancistrocerus trifasciatus</i> ($n=291$)			0,16±0,03		0,07	1	20,94
Lyginamasis priešlėliukės svoris							
I mit. lygmuo <i>Hylaes communis</i> ($n=250$)		-0,02±0,01			0,09	2	10,91
II mit. lygmuo <i>Ancistrocerus balticus</i> sp.n. ($n=52$)			0,15±0,04		0,25	1	16,62
<i>A. parietinus</i> ($n=32$)	-0,58±0,13				0,42	1	10,69
<i>A. trifasciatus</i> ($n=291$)			0,09±0,02		0,09	1	25,00
<i>Rhopalum clavipes</i> ($n=141$)				-0,18±0,04	0,14	1	14,23
<i>Symmorphus bifasciatus</i> ($n=188$)			0,10±0,02		0,09	2	8,23

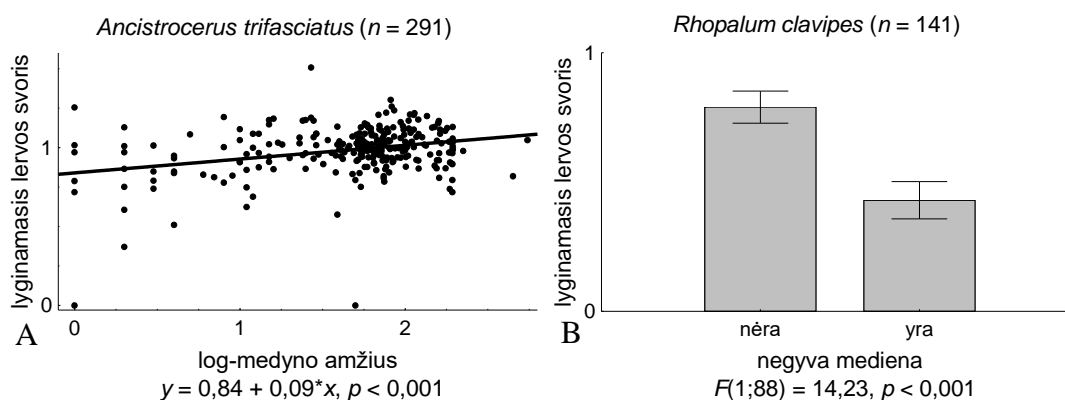
Rezultatai rodo, jog tais atvejais, kai antropogeninių veiksnių įtaka patikima, lizdus įrengiančios plėviasparnių rūšys pasižymi santykinai didesne patelių dalimi senesniuose medynuose (pvz., klosčiavapsvė *Ancistrocerus trifasciatus* (21 pav., $b = 0,16 \pm 0,03$, $p < 0,001$)) (6 lentelė).



21 pav. 2-o mitybinio lygmens klosčiavapsvės *Ancistrocerus trifasciatus* (n – lizdavičių ėminių skaičius) patelių dalies lizdavičių-gaudyklėse ėminiuose skirtumai priklausomai nuo medyno amžiaus.

Senesni medynai pasižymi ne tik didesne patelių dalimi, bet ir patikimai didesniais lyginamaisiais priešlėliukių svoriais (pvz., klosčiavapsvės *Ancistrocerus trifasciatus* (22 pav. A, $b = -0,09 \pm 0,02$, $p < 0,001$)) (6 lentelė). Visgi nustatyta ir rūšių, kurių, kitaip nei patelių dalis, didesni svoriai aptikti

antropogeninės kilmės trikdžių paveiktose buveinėse, kaip antai mažesnio ploto miškų fragmentuose (bitės *Hylaemus communis* ($b = -0,02 \pm 0,01$, $p < 0,001$)), buveinėse su pašalinta negyva mediena (žiedvapsvės *Rhopalum clavipes* (Linnaeus, 1758) (22 pav. B, $b = -0,18 \pm 0,04$, $p < 0,001$)).



22 pav. 2-o mitybinio lygmens atstovų (n – lizdavičių ėminių skaičius) lyginamojo priešlėliukių svorio lizdavičių-gaudyklių ėminiuose skirtumai priklausomai nuo medyno amžiaus (A) ir negyvos medienos buvimo buveinėje (B).

Antropogeninis ankstyvesnių sukcesijos stadijų išgalėjimo poveikis lyginamajam priešlėliukių svoriui nebuvo nustatytas.

3.3.4. Antropogeninis poveikis rūšių turtingumui ir įvairovei

Naudojant bendrųjų tiesinių modelių (GLM) analizę taip pat ištirti bendrijos lyginamojo gamtinių priešų rūšių turtingumo, lizdus įrengiančių plėviasparnių rūšių ir bendrijos mitybinių ryšių įvairovių (Shannon'o H'), priklausomai nuo antropogeninio poveikio, skirtumai.

Tiriant plėviasparnių ir jų gamtinių priešų mitybinių ryšių įvairovės skirtumus, nustatyta patikima, nors ir silpna ($r^2 = 0,02$) neigiama jų koreliacija su miško fragmento plotu ($b = -0,06 \pm 0,03$, $p < 0,05$) bei teigiama – su negyvos medienos buvimu buveinėse ($b = 0,10 \pm 0,04$, $p < 0,01$) (7 lentelė). Tai rodo, jog tik 2 % mitybinių ryšių įvairovės kintamumo yra nulemta tirtų antropogeninių veiksnių.

7 lentelė. Mitybinių ryšių tarp gamtinių priešų ir jų šeimininkų įvairovės (Shannon'o H') skirtumai (regresijos koeficientas $b \pm$ standartinė paklaida) ėminiuose priklausomai nuo miško buveinių plotų mažėjimo ir fragmentacijos, negyvos medienos buvimo. r^2 – determinacijos koeficientas, df – laisvės laipsniai, F – Fisher'io rodiklis. Pateiktos tik patikimos ($p < 0,05$) reikšmės.

	Log-miško fragmento plotas	Negyvos medienos buvimas	r^2	df	F
Mitybinių ryšių įvairovė	-0,06±0,03	0,10±0,04	0,02	2	4,46

Patikimų skirtumų lizdavičių-gaudyklėse ėminiuose tarp lizdus įrengiančių plėviasparnių rūšių įvairovės ir lyginamųjų gamtinių priešų rūšių turtingumo priklausomai nuo tirtų antropogeninių veiksnių aptikti nepavyko.

3.3.5. Apibendrinimas

Antropogeninės kilmės trikdžių poveikis lizdavičių-gaudyklėse apsigyvenančių bičių, vapsvų ir jų gamtinių priešų bendrijos rodikliams – lizdus įrengiančių plėviasparnių apsigyvenimo tikimybei lizdavičių-gaudyklėse ėminyje, jų rūšių gausumui, lyginamajam gamtinių priešų gausumui, lyčių santykiui populiacijoje, lyginamajam priešlėliukių svoriui, rūšių ir mitybinių ryšių įvairovei – pirmą kartą įvertintas pagal derinį skirtingo erdvinio masto antropogeninių veiksnių – žemės ūkio naudmenų plotų didėjimo, miško buveinių plotų mažėjimo ir fragmentacijos, ankstyvesnių sukcesijos stadijų įsigalėjimo, miško eksploatacijos. Dvinarės logistinės regresijos ir bendrųjų tiesinių modelių (GLM) analizės metu gauti ir šiame tyrime pateikti regresijos koeficientai rodo jei ir mažą, tačiau patikimą ryšį tarp tirtų bendrijos rodiklių ir antropogeninės kilmės trikdžių. Šio tyrimo metu nustatyta, kad bendriją veikia skirtingo erdvinio masto antropogeniniai veiksniai, ką patvirtina ir kartu sudėti Europoje bei pasaulyje atlikti šios bendrijos tyrimai (Tscharntke *et al.*, 1998; Gathmann, Tscharntke, 2002; Steffan-Dewenter, 2002; Klein *et al.*, 2004, 2006; Holzschuh *et al.*, 2009, 2013; Pereira-Peixoto *et al.*, 2014 ir kt.).

Šio tyrimo metu aptikta, kad didžiausia 1-o mitybinio lygmens, kuri sudaro bitės, rūšių apsigyvenimo tikimybė yra mažo ploto miškų fragmentuose su jaunu medynu (4 lentelė). Tokios buveinės atitinka fragmentuotame kraštovaizdyje esančias miško kirtavietes. Bičių prierašumas prie šio tipo

buveinių yra nulemtas jose randamo gausaus šių vabzdžių renkamo palikuonims išteklių – žiedadulkių, gaunamų iš entomofilinių, daugiausia žolinių augalų – kiekio, mat tiek fragmentuotame kraštovaizdyje su pasėlių laukais, tiek kirtavietėse gausu žydinčių vienmečių augalų. Šie naujai gauti duomenys paneigia anksčiau atliktų tyrimų rezultatus (Steffan-Dewenter, 2003), teigusius, kad mažėjant buveinės plotui pastebimai mažėja ne tik bendras lizdavietyse-gaudyklėse apsigyvenančių plėviasparnių bendrijos rūšių turtingumas ir gausumas, bet ir atskirai bičių, pavienių klosčiavapsvių (Eumeninae) ir jų gamtinių priešų rūšių turtingumas bei Eumeninae gausumas. Tokių rezultatų nesutapimą galima paaiškinti tuo, jog minėti tyrimai, vertinantys buveinių fragmentacijos, o kartu ir buveinių plotų mažėjimo, poveikį, didžiausią dėmesį skyrė pievose, o ne miško buveinėse, gausiose lizdų įrengimo vietų, lizdavietyse-gaudyklėse apsigyvenantiems vabzdžiams. Be to, šie ir dauguma kitų panašių tyrimų atlikti centrinėje Europoje esančiose šalyse (Vokietijoje, Šveicarijoje ir kt.), kuriose antropogeninio poveikio lygis aplinkai yra pastebimai didesnis nei Lietuvoje.

2-o ir 3-o mitybinių lygmenų rūšių apsigyvenimo tikimybė ir jų gausumas skiriasi nevienodai antropogeninės kilmės trikdžių veikiamose buveinėse (4, 5 lentelės). Labiausiai tikėtina šio reiškinio priežastimi yra šių rūšių priklausomybė nuo jų gaudomo grobio – vabzdžių ir vorų rūšių – pasiskirstymo. Tą patvirtina ir A.-M. Klein ir kolegų atlikti tyrimai (Klein *et al.*, 2004, 2006), kurių metu nustatyta, jog tiriamos bendrijos vapsvų maisto paieškos laikas pirmiausiai priklauso nuo grobio mitybinių augalų gausumo buveinėje: vikšrus medžiojančios klosčiavapsvės *Rhynchium haemorrhoidale umeroatrum* (Hymenoptera: Vespidae) maisto paieškos laikas didėjo mažėjant kakavmedžių, mitybinių jų grobio augalų, tačiau kai grobio gausumas buvo didelis, tuomet paieškos laikas koreliavo ir su kitų žydinčių augalų – suaugusių vapsvų maisto šaltinio – gausumu buveinėje. Taip pat rasta, jog maisto paieškos laiką apsprendžia ir paties grobio biologija, pvz., voravapsvės *Auplopus levicarinatus* Wahis, 1992 (Hymenoptera: Pompilidae) maisto

paieškos laikas ilgėjo didėjant šviesos intensyvumui, mat jų pagrindinis grobis – Salticidae vorai – vengia apšviestų vietų, todėl dažnesni šešėliuose.

Bendrai imant visus tirtus veiksnius, antropogeninis poveikis rūšių apsigyvenimo tikimybei yra dvejopas (4 lentelė):

- dalies rūšių apsigyvenimo lizdavietėse-gaudyklėse tikimybė yra patikimai didesnė antropogeninio poveikio pakeistose buveinėse. Joms priklauso bitės *Hylaeus communis*, *Megachile centuncularis*, *M. ligniseca*, klosčiavapsvės *Discoelius dufourii*, *Symmorphus bifasciatus*, *S. crassicornis*, *S. murarius*, žiedvapsvės *Passaloecus insignis*, *Trypoxylon clavicerum* ir voravapsvės *Auplopus carbonarius*, *Dipogon bifasciatus*. Šios rūšys sudaro 84,6 % iš 13 bendrijos rūšių, kurių įsikūrimo tikimybė nulemta antropogeninio poveikio;
- dalis rūšių savo apsigyvenimo lizdavietėse-gaudyklėse tikimybę į antropogeninį poveikį reaguoja neigiamai. Joms priklauso žiedvapsvė *Trypoxylon figulus* ir voravapsvė *Dipogon subintermedius*. Šios rūšys sudaro 15,4 % iš 13 bendrijos rūšių, kurioms įtakos turi antropogeniniai veiksniai. Viena jų, voravapsvė *D. subintermedius*, net pagal 3 tirtus veiksnius – miško buveinių plotų mažėjimą ir fragmentaciją, ankstyvų sukcesijos stadijų įsigalėjimą, miško eksploataciją – demonstruoja tik neigiamą reakciją į antropogeninį poveikį, todėl jos santykinis gausumas (dažniausiai naudojamas bioindikatoriaus rodiklis) lizdavietėse-gaudyklėse yra tinkamas naudoti miško ekosistemų natūralumo vertinimui.

Pagal gautus rezultatus tyrimo metu iškelta 1-oji hipotezė, anot kurios antropogeniniai veiksniai turi įtakos bendrijos rūšių apsigyvenimui ir jų palikuonių gausumui lizdavietėse-gaudyklėse, yra patvirtinta, mat nustatyta, kad rūšys apsigyvena ir yra gausesnės skirtingo intensyvumo antropogeninės kilmės trikdžių veikiamose buveinėse (4, 5 lentelės, 19 pav.).

Nors tik nedidelė dalis (3 %) gamtinių priešų lyginamojo gausumo kintamumo koreliavo su tirtais antropogeniniais veiksniais, teigiama jų

gausumo koreliacija su ankstyvomis sukcesijos stadijomis ir nepašalinta negyva mediena yra patikima (5 lentelė). Ankstyvų sukcesijos stadijų buveinės pasižymi didesniu pionierinių augalų rūšių, daugiau investuojančių į žiedus, lyginant su daugiametėmis vėlyvesnių sukcesijos stadijų augalais, gausa, kuriose aptinkamas pagrindinis ne tik gamtinių priešų, bet ir jų suaugusių šeimininkų maisto išteklius – nektaras. Teigiamą negyvos medienos poveikį bendrijai patvirtina ir ankstesni lizdavietyse-gaudyklėse apsigyvenančių plėviasparnių rūšių bendrijos tyrimai (Loyola, Martins, 2008; Westerfelt *et al.*, 2015), rodantys teigiamą bendrijos vapsvų rūšių turtingumo ir gausumo priklausomybę nuo negyvos medienos – kelmų, išvartų ir sausų stuobrių – buvimo buveinėje. O kadangi ryšių tarp gamtinių priešų ir jų šeimininkų stiprumas labiau priklauso nuo šeimininkų rūšių turtingumo ir gausumo nei nuo erdvinių parametrų (Steffan-Dewenter, 2003), buveinės bruožai, tokie kaip negyvos medienos buvimas, teigiamai veikia ne tik šeimininkų, bet ir jų gamtinių priešų lyginamąjį gausumą.

Didžiausias patelių akelių skaičius nustatytas buveinėse su senais medynais (6 lentelė). Seni medynai pasižymi didele negyvos medienos biomase, o su ja – ir lizdų įrengimo vietų skaičiumi, vienu iš pagrindinių bendrijai būtinų išteklių. Šie rezultatai patvirtina lyčių santykio priklausomybės nuo išteklių hipotezę (Charnov, 1979; Ulbrich, Seidelmann, 2001; Royle *et al.*, 2012), anot kurios patelių dalis populiacijoje yra didesnė esant buveinėje tinkamų resursų – lizdų įrengimo vietų, maisto, statybinių medžiagų, poravimosi vietų ir kt. Naudojantis šia priklausomybe yra pavykę padidinti biologinės kontrolės efektyvumą pakeičiant lyčių santykį populiacijoje, t.y., didinant šeimininkų Agromyzidae (Diptera) gausumą, buvo sumažinta jų gamtinių priešų plėviasparnių *Diglyphus isaea* (Walker, 1838) (Hymenoptera: Eulophidae) patinų dalis populiacijoje nuo 64 % iki 45 %, mat esant daugiau šeimininkų, patelės motinos dėjo daugiau apvaisintų kiaušinių – būsimų patelių (Ode, Heinz, 2001).

Šio tyrimo rezultatai rodo, kad senos miško buveinės pasižymi ne tik didžiausia lizdus įrengiančių plėviasparnių patelių dalimi, bet ir didžiausiais lyginamaisiais priešlėliukių svoriais (6 lentelė). Šiuos duomenis patvirtina ir atlikti bičių *Osmia rufa* (Hymenoptera: Apidae) tyrimai (Ulbrich, Seidelmann, 2001), kurių metu įrodytas tiesioginis ryšys tarp palikuonių lyties ir patelės motinos svorio: stambesnės patelės produkuoja daugiau moteriškos lyties palikuonių. Iš šių rezultatų galime daryti išvadą, jog natūralios, antropogeninės kilmės trikdžių nepaveiktos buveinės geba tiekti pakankamą maisto resursų kiekį, būtiną pilnaverčiui palikuonių vystymuisi. Natūralaus, o kartu ir heterogeniško kraštovaizdžio privalumus tiriamai bendrijai pabrėžia ir anksčiau atlikti tyrimai (pvz., Gathmann, Tschardtke, 2002; Holzschuh *et al.*, 2009, 2013 ir kt.). Visgi nustatyta ir rūšių, kurių didžiausi lyginamieji lervų svoriai aptinkami antropogeninės kilmės trikdžių paveiktose buveinėse. Apibendrinant gautus rezultatus, tvirtinama iškelta 2-oji hipotezė, anot kurios antropogeniniai veiksniai lemia lizdavietyse-gaudyklėse apsigyvenančių plėviasparnių lyginamąjį lervų svorį ir lyčių santykį.

Tyrimo metu nustatyta, jog bendrijos mitybinių ryšių tarp lizdus įrengiančių plėviasparnių ir jų gamtinių priešų įvairovės yra kiek didesnė (2 % viso jos kintamumo) mažų plotų miško buveinėse su nepašalinta negyva mediena (7 lentelė). Didesnė mitybinių ryšių įvairovė esant negyvai medienai buveinėje dar kartą patvirtina šio išteklaus būtinumą bendrijai, o didėjanti mitybinių ryšių įvairovė mažėjant miškų buveinių plotams paneigia anksčiau atliktų tyrimų rezultatus (Steffan-Dewenter, 2003), anot kurių mažėjantis buveinės plotas mažina bendrijos rūšių turtingumą ir gausumą, kas akivaizdžiai turėtų vesti prie mažesnės mitybinių ryšių įvairovės. Tačiau dėl silpnos koreliacijos negalime nei patvirtinti, nei atmesti tyrimo metu iškelto 3-osios hipotezės, pagal kurią antropogeninis poveikis mažina lizdavietyse-gaudyklėse apsigyvenančių vabzdžių bendrijos mitybinių ryšių įvairovę. Siekiant tikslesnių rezultatų, būtina atlikti išsamesnius bendrijos tyrimus įtraukiant papildomų duomenų iš skirtingų buveinių.

IŠVADOS

1. Lietuvos teritorijoje lizdaviėtėse-gaudyklėse apsigyvenanėių vabzdėių bendrijos sudėtyje yra 94 lizdus įrengianėių biėių, vapsvų ir jų gamtinių priešų rūšys, sudaranėios 44,5 % visų iki šiol Europoje aptiktų šios bendrijos rūšių.
2. Įvertinti molekuliniai, morfologiniai ir mitybiniai bendrijos kleptoparazitų *Chrysis ignita* komplekso rūšių antrininkų skirtumai patvirtina 15 tirtų rūšių savarankiškumą.
Artimų auksavapsvių rūšių atskyrimui tinkamiausi yra mitochondriniai *ATP8*, *ATP6*, *CO3* ir *ND3* genai lyginant juos su kitais mitochondriniais (*CO1*, *CO2*, *CytB*, 9 tRNR), branduolio rDNR (18S, 28S, 5,8S rRNR) genais ir 2 vidinių transkribuojamų tarpiklių (*ITS1*, *ITS2*) sekomis.
3. Nustatytos 126 mitybinio tinklo sąveikos tarp Lietuvoje lizdaviėtėse-gaudyklėse apsigyvenanėių vabzdėių bendrijos gamtinių priešų ir jų šeimininkų sudaro 67,4 % visų Europoje žinomų šios bendrijos mitybinių ryšių.
Tarp lizdus įrengianėių plėviasparnių gamtinių priešų vyrauja specialistai.
4. Visi ištirti skirtingo erdvinio masto antropogeniniai veiksniai turi įtakos bendrijos rūšių apsigyvenimo tikimybei ir gausumui. Dalies tirtų rūšių (13 iš 28) buveinių pasirinkimas nulemtas antropogeninio poveikio, iš kurių 84,6 % savo apsigyvenimo tikimybe pirmenybę teikia antropogeninės kilmės trikdėių paveiktoms buveinėms, o 15,4 % – jų vengia.
Seni medynai pasižymi didžiausia atskirų bendrijos rūšių patelių dalimi ir santykinai didžiausiu lervų svoriu, ką tikėtinai nulemia didesnis resursų kiekis tose ir aplinkinėse buveinėse.
5. Voravapsvė *Dipogon subintermedius* – antropogeniniui poveikiui jautriausia bendrijos rūšis, todėl jos santykinę gausumą lizdaviėtėse-gaudyklėse galima naudoti kaip miško ekosistemų natūralumo rodiklį jų bioindikacijoje.
6. Antropogeniniai veiksniai turi silpną įtaką bendrijos mitybinių ryšių įvairovei, jų poveikio vertinimui reikalingi papildomi tyrimai.

LITERATŪROS SĄRAŠAS

- Aguiar** C.M.L., Garófalo C.A., Almeida G.F., 2005. Trap-nesting bees (Hymenoptera, Apoidea) in areas of dry semideciduous forest and catinga, Bahia, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22(4): 1030–1038.
- Albrecht** M., Duelli P., Schmid B., Müller C.B., 2007. Interaction diversity within quantified insect food webs in restored and adjacent intensively managed meadows. *Journal of Animal Ecology*, 76: 1015–1025.
- Archer** M.E., 1998. *Threatened wasps, ants and bees (Hymenoptera: Aculeata) in Watsonian Yorkshire*. Occasional Paper No. 2. Yorkshire, PLACE Research Centre, University College of Ripon and York St. John: 68 p.
- Austin** A.D., Dowton M., 2000. *Hymenoptera: evolution, biodiversity and biological control*. Collingood, CSIRO Publishing: 468 p.
- Bergmann** T., Hadrys H., Breves G., Schierwater B., 2009. Character-based DNA barcoding: a superior tool for species classification. *Berliner und Münchener Tierärztliche Wochenschrift Journal*, 122: 446–450.
- Beukeboom** L.W., 2001. Single-locus complementary sex determination in the ichneumonid *Venturia canescens* (Gravenhorst) (Hymenoptera). *Netherlands Journal of Zoology*, 51(1): 1–15.
- Boer** J.G. van, Ode P.J., Rendahl A.K., Vet L.E.M., Whitfield J.B., Heimpel G.E., 2008. Experimental support for multiple-locus complementary sex determination in the parasitoid *Cotesia vestalis*. *Genetics*, 180: 1525–1535.
- Boesi** R., Polidori C., Tormos J., Bevacqua S., Asis J.D., Andrietti F., 2005. Trap-nesting *Ancistrocerus sikhimensis* (Hymenoptera: Eumenidae) in Nepal: nest structure and associates (Hymenoptera: Chrysididae; Acarina: Saprogllyphidae). *Florida Entomologist*, 88(2): 135–140.
- Bogusch** P., 2007. Vespoidea: Sapygidae (drvenkovití). Str. r.: Bogusch P., Straka J., Kment P. (red.), Annotated checklist of the Aculeata (Hymenoptera) of the Czech Republic and Slovakia. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae, Supplementum*, 11: 105–109.
- Bohart** R.M., Menke A.S., 1976. *Sphecid wasps of the world: a generic revision*. Berkeley, University of California Press: 695 p.

- Bonasio R.**, Zhang G., Ye C., Mutti N.S., Fang X., Qin N., Donahue G., Yang P., Li Q., Li C., Zhang P., Huang Z., Berger S.L., Reinberg D., Wang J., Liebig J., 2010. Genomic comparison of the ants *Camponotus floridanus* and *Harpegnathos saltator*. *Science*, 329(5995): 1068–1071.
- Bonet A.**, 2002. Parasitoid wasps, natural enemies of insects. Tropical biology and conservation management. Vol. VII: 23 p. Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS). URL <http://www.eolss.net> (naudota 2016-04-23).
- Budriene A.**, Budrys E., 2004. Hunting behaviour of predatory wasps (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae): is the distribution of stinging effort phylogenetically inherited or dependent on the prey type? *Annales de la Société entomologique de France*, 40(3–4): 259–268.
- Budriene A.**, Budrys E., 2007. Comparison of mating of ten Eumeninae wasp species with a brief review of sexual selection theories: a framework for future research. *Acta Zoologica Lituanica*, 17(2): 87–104.
- Budrienė A.**, 2003. Prey of *Symmorphus* wasps (Hymenoptera: Eumeninae) in Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica*, 13(3): 306–310.
- Budrienė A.**, Budrys E., Nevronytė Ž., 2004. Solitary Hymenoptera Aculeata inhabiting trap-nests in Lithuania: nesting cavity choice and niche overlap. *Latvijas Entomologs*, 41: 19–31.
- Budrys E.**, Budrienė A., 2012. Adaptability of prey handling effort in relation to prey size in predatory wasps (Hymenoptera: Eumeninae). *Annales Zoologici Fennici*, 49: 58–68.
- Budrys E.**, Budrienė A., Nevronytė Ž., 2010. Dependence of brood cell length on nesting cavity width in xylicolous solitary wasps of genera *Ancistrocerus* and *Symmorphus* (Hymenoptera: Vespidae). *Acta Zoologica Lituanica*, 20(1): 68–76.
- Buschini M.L.T.**, 2006. Species diversity and community structure in trap-nesting bees in Southern Brazil. *Apidologie*, 37: 58–66.
- Buschini M.L.T.**, Woiski T.D., 2008. Alpha-beta diversity in trap-nesting wasps (Hymenoptera: Aculeata) in Southern Brazil. *Acta Zoologica*, 89: 351–358.
- Butcher R.D.J.**, Whitfield W.G.F., Hubbard S.F., 2000. Single-locus complementary sex determination in *Diadegma chrysostictos* (Gmelin) (Hymenoptera: Ichneumonidae). *The American Genetic Association*, 91: 104–111.

- Cameron** S.L., Downton M., Castro L.R., Ruberu K., Whiting M.F., Austin A.D., Diement K., Stevens J., 2008. Mitochondrial genome organization and phylogeny of two vespid wasps. *Genome*, 51: 800–808.
- Camillo** E., 2004. Nesting biology of four *Tetrapedia* species in trap-nests (Hymenoptera: Apidae: Tetrapediini). *Revista de Biología Tropical*, 53(1–2): 175–186.
- Campbell** B.C., Steffen-Campbell J.D., Werren J.H., 1993. Phylogeny of the *Nasonia* species complex (Hymenoptera: Pteromalidae) inferred from an internal transcribed spacer (*ITS2*) and 28s rDNA sequences. *Insect Molecular Biology*, 2: 225–237.
- Carr** M., Young P.W., Mayhew P.J., 2010. Phylogeny of bethylid wasps (Hymenoptera: Bethyridae) inferred from 28S and 16S rRNA genes. *Insect Systematics and Evolution*, 41: 55–75.
- Castro** L.R., Ruberu K., Downton M., 2006. Mitochondrial genomes of *Vanhornia eucnemidarum* (Apocrita: Vanhorniidae) and *Primeuchroeus* spp. (Aculeata: Chrysididae): evidence of rearranged mitochondrial genomes within the Apocrita (Insecta: Hymenoptera). *Genome*, 49: 752–766.
- Caterino** M.S., Cho S., Sperling F.A.H., 2000. The current state of insect molecular systematics: a thriving tower of babel. *Annual Review of Entomology*, 45: 1–54.
- Cha** S.Y., Yoon H.J., Lee E.M., Yoon M.H., Hwang J.S., Jin B.R., Han Y.S., Kim I., 2007. The complete nucleotide sequence and gene organization of the mitochondrial genome of the bumblebee, *Bombus ignitus* (Hymenoptera: Apidae). *Gene*, 392(1–2): 206–220.
- Chapman** T.W., Stewart S.C., 1996. Extremely high levels of inbreeding in a natural population of the free-living wasp *Ancistrocerus antilope* (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae). *Heredity*, 76: 65–69.
- Charnov** E.L., 1979. The genetical evolution of patterns of sexuality: Darwinian fitness. *The American Naturalist*, 113: 465–480.
- Chen** P.Y., Wei S.J., Liu J.X., 2015. The mitochondrial genome of the *Vespa mandarinia* Smith (Hymenoptera: Vespidae: Vespinae) and a phylogenetic analysis of the Vespoidea. *Mitochondrial DNA*, 21: c1–2.

- Collet M.**, Vayssade C., Auguste A., Mouton L., Desouhant E., Malausa T., Fauvergue X., 2016. Diploid male production correlates with genetic diversity in the parasitoid wasp *Venturia canescens*: a genetic approach with new microsatellite markers. *Ecology and Evolution*, doi: 10.1002/ece3.2370.
- Coudrain V.**, Herzog F., Entling M.H., 2013. Effects of habitat fragmentation on abundance, larval food and parasitism of a spider-hunting wasp. *PloS ONE*, 8(3): 1–7.
- Cowan D.P.**, Stahlhut J.K., 2004. Functionally reproductive diploid and haploid males in an inbreeding hymenopteran with complementary sex determination. *PNAS*, 101: 10374–10379.
- Crozier R.H.**, Crozier Y.C., 1993. The mitochondrial genome of the honeybee *Apis mellifera*: complete sequence and genome organization. *Genetics*, 133: 97–117.
- Čekanavičius V.**, Murauskas G., 2002. *Statistika ir jos taikymai*. II. Vilnius, TEV: 268 p.
- Day M.C.**, 1988. *Spider wasps. Hymenoptera: Pompilidae. Handbooks for the identification of British insects*. Vol. 6, Part 4. London, Royal Entomological Society of London: 60 p.
- Danforth B.N.**, Visscher P.K., 1993. Dynamics of a host-cleptoparasite relationship: *Holcopasites ruthae* as a parasite of *Calliopsis pugionis* (Hymenoptera: Anthophoridae, Andrenidae). *Annals of Entomological Society of America*, 86(6): 833–840.
- Danks H.V.**, 1971. Populations and nesting-site of some aculeate Hymenoptera nesting in *Rubus*. *The Journal of Animal Ecology*, 40(1): 63–77.
- DeBach P.**, Rosen D., 1991. *Biological control by natural enemies*. Cambridge, Cambridge University Press: 440 p.
- Eggleton P.**, Belshaw R., 1992. Insect parasitoids: an evolutionary overview. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 337(1279): 1–20.
- Evans H.E.**, Yoshimoto C.M., 1962. Ecology and nesting behavior of the Pompilidae (Hymenoptera) of the northeastern United States. *Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America*, 3: 65–119. In: O'Neill K.M., 2001. *Solitary wasps: behavioral and natural history*. Ithaca, Cornell University Press: 406 p.

- Fabian** Y., Sandau N., Bruggister O.T., Aebi A., Kehrli P., Rohr R.P., Naisbit R.E., Bersier L.-F., 2013. The importance of landscape and spatial structure for hymenopteran-based food webs in an agro-ecosystem. *Journal of Applied Ecology*, 82(6): 1203–1214.
- Fisher** R.A., 1930. *The genetical theory of natural selection*. Oxford, Oxford University Press: 272 p.
- Gates** M.W., 2008. *Species revision and generic systematics of world Rileyinae (Hymenoptera: Eurytomidae)*. Berkeley, University of California Press: 332 p.
- Gathmann** A., Greiler H.-J., Tschardt T., 1994. Trap-nesting bees and wasps colonizing set-aside fields: succession and body size, management by cutting and sowing. *Oecologia*, 98: 8–14.
- Gathmann** A., Tschardt T., 1999. Landschafts-Bewertung mit Bienen und Wespen in Nisthilfen: Artenspektrum, Interaktionen und Bestimmungsschlüssel. *Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg*, 73: 277–305.
- Gathmann** A., Tschardt T., 2002. Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology*, 71: 757–764.
- Gazola** A.L., Garófalo C.A., 2009. Trap-nesting bees (Hymenoptera: Apoidea) in forest fragments of the state of São Paulo, Brazil. *Genetics and Molecular Research*, 8(2): 607–622.
- Gerstmeier** R., Halperin J., Chekatunov V., 1999. An annotated list of Cleridae and Thanerocleridae (Coleoptera) of Israel. *Phytoparasitica*, 27(1): 27–33.
- Godfray** H.C.J., 1994. *Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology*. Princeton, Princeton University Press: 461 p.
- Gotzek** D., Clarke J., Shoemaker D., 2010. Mitochondrial genome evolution in fire ants (Hymenoptera: Formicidae). *BMC Evolutionary Biology*, 10(1): 300–313.
- Goulet** H., Huber J.T., 1993. *Hymenoptera of the world: an identification guide to families*. Ottawa, Ontario, Agriculture Canada Publication 1894/E: 668 p.
- Grande** C., Templado J., Cervera J.L., Zardoya R., 2004. Molecular phylogeny of *Euthyneura* (Mollusca: Gastropoda). *Molecular Biology and Evolution*, 21: 303–313.
- Graur** D., Li W.-H., 2000. *Fundamentals of molecular evolution*. 2nd edition. Sunderland, Sinauer Associates: 481 p.

- Hall** T.A., 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41: 95–98.
- Hamilton** W.D., 1967. Extraordinary sex ratios. *Science*, 156: 477–488.
- Harris** A.C., 1994. *Ancistrocerus gazella* (Hymenoptera: Vespoidea: Eumenidae): a potentially useful biological control agent for leafrollers *Planotortrix octo*, *P. excessana*, *Ctenopseustis obliquana*, *C. herana*, and *Epiphyas postvittana* (Lepidoptera: Tortricidae) in New Zealand. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 22(3): 235–238.
- Hebert** P.D.N., Cywinska A., Ball S.L., deWaard J.R., 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London*, 270: 313–321.
- Heip** C.H.R., Herman P.M.J., Soetaert K., 1998. Indices of diversity and evenness. *Océanis*, 24(4): 61–87.
- Helms** K.R., 1994. Sexual size dimorphism and sex ratios in bees and wasps. *The American Naturalist*, 143(3): 418–434.
- Hillis** D.M., Dixon M.T., 1991. Ribosomal DNA: molecular evolution and phylogenetic inference. *The Quarterly Review of Biology*, 66(4): 411–453.
- Hoehn** P., Steffan-Dewenter I., Tschardt T., 2010. Relative contribution of agroforestry, rainforest and openland to local and regional bee diversity. *Biodiversity and Conservation*, 19: 2189–2200.
- Hoy** M.A., 2013. *Insect molecular genetics – an introduction to principles and applications*. Amsterdam, Academic Press: 838 p.
- Holzschuh** A., Dormann C.F., Tschardt T., Steffan-Dewenter I., 2013. Mass-flowering crops enhance wild bee abundance. *Oecologia*, 172: 477–484.
- Holzschuh** A., Steffan-Dewenter I., Tschardt T., 2009. Grass strip corridors in agricultural landscapes enhance nest-site colonization by solitary wasps. *Ecological Applications*, 19(1): 123–132.
- Holzschuh** A., Steffan-Dewenter I., Tschardt T., 2010. How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids? *Journal of Animal Ecology*, 79: 491–500.

- Hu L.**, Jianyu G., Haiyu L., Wanzhi C., 2009. Progress in the researches on insect mitochondrial genome and analysis of gene order. *Science Foundation in China*, 17(2): 39–45.
- Huang D.**, Su T., Qu L., Wu Y., Gu P., Xu X., Zhu C., 2014. The complete mitochondrial genome of the *Colletes gigas* (Hymenoptera: Colletidae: Colletinae). *Mitochondrial DNA*, 8: 1–2.
- Hunt J.H.**, Baker I., Baker H.G., 1982. Similarity of amino acids in nectar and larval saliva: the nutritional basis for trophallaxis in social wasps. *Evolution*, 36: 1318–1322.
- Ignatavičius G.**, Ložytė A., 2010. Agrarinės veiklos įtaka pievų ekosistemų biologinės įvairovės pokyčiams Lietuvoje. *Žemės Ūkio Mokslai*, 17(1–2): 47–55.
- Yeates D.K.**, Greathead D., 1997. The evolutionary pattern of host use in the Bombyliidae (Diptera): a diverse family of parasitoid flies. *Biological Journal of the Linnean Society*, 60(2): 149–185.
- Jennings D.T.**, Houseweart M.W., 1984. Predation by eumenid wasps (Hymenoptera: Eumenidae) on spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) and other lepidopterous larvae in spruce-fir forests of Maine. *Annals of the Entomological Society of America*, 77: 39–45.
- Kaltenpoth M.**, Showers Corneli P., Dunn D.M., Weiss R.B., Strohm E., Seger J., 2012. Accelerated evolution of mitochondrial but not nuclear genomes of Hymenoptera: new evidence from crabronid wasps. *PloS One*, 7(3): e32826.
- Kambhampati S.**, Smith P.T., 1995. PCR primers for the amplification of four insect mitochondrial gene fragments. *Insect Molecular Biology*, 4(4): 233–236.
- Karimpour Y.**, 2012. On the bee fly (Diptera: Bombyliidae) fauna from west Azarbaijan province of Iran. *Biharean Biologist*, 6(2): 81–86.
- Kavaliauskas P.**, 2011. *Kraštovaizdžio samprata ir planavimas*. Vilnius, VU leidykla: 215 p.
- Keller M.C.**, Nesse R.M., Hofferth S., 2001. The Trivers-Willard hypothesis of parental investment. No effect in the contemporary United States. *Evolution and Human Behavior*, 22: 343–360.
- Kim M.J.**, Hong E.J., Kim I., 2016. Complete mitochondrial genome of *Camponotus atrox* (Hymenoptera: Formicidae): a new tRNA arrangement in Hymenoptera. *Genome*, 59(1): 59–74.

- Kimsey** L.S., Bohart R.M., 1990. *The chrysidid wasps of the world*. Oxford, Oxford University Press: 652 p.
- Klein** A.-M., Steffan-Dewenter I., Buchori D., Tschardt T., 2002. Effects of land-use intensity in tropical agroforestry systems on coffee flower-visiting and trap-nesting bees and wasps. *Conservation Biology*, 16(4): 1003–1014.
- Klein** A.-M., Steffan-Dewenter I., Tschardt T., 2004. Foraging trip duration and density of megachilid bees, eumenid wasps and pompilid wasps in tropical agroforestry systems. *Journal of Animal Ecology*, 73: 517–525.
- Klein** A.-M., Steffan-Dewenter I., Tschardt T., 2006. Rain forest promotes trophic interactions and diversity of trap-nesting Hymenoptera in adjacent agroforestry. *Journal of Animal Ecology*, 75: 315–323.
- Kraus** D., Krumm F., 2013. *Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity*. Freiburg, European Forest Institute: 284 p.
- Krebs** C.J., 1999. *Ecological methodology*. 2nd edition. Menlo Park, Addison-Wesley Educational Publishers: 620 p.
- Krombein** K.V., 1967. *Trap-nesting wasps and bees – life histories, nests, and associates*. Washington DC, Smithsonian Press: 570 p.
- Kruess** A., Tschardt T., 2002. Grazing intensity and the diversity of grasshoppers, butterflies, and trap-nesting bees and wasps. *Conservation Biology*, 16(6): 1570–1580.
- Kunz** P.X., 1994. Die Goldwespen (Chrysididae) Baden-Württembergs. *Beihefte zu den Veröffentlichungen für Naturschutz und Landschaftspflege in Baden-Württemberg*, 77: 1–188.
- Lacey** L.A., Unruh T.R., Headrick H.L., 2003. Interactions of two idiobiont parasitoids (Hymenoptera: Ichneumonidae) of codling moth (Lepidoptera: Tortricidae) with the entomopathogenic nematode *Steinernema carpocapsae* (Rhabditida: Steinernematidae). *Journal of Invertebrate Pathology*, 83(3): 230–239.
- Laliberté** E., Tylianakis J.M., 2010. Deforestation homogenizes tropical parasitoid-host networks. *Ecology*, 91(6): 1740–1747.
- Lin** C.-P., Danforth B.N., 2004. How do insect nuclear and mitochondrial gene substitution patterns differ? Insights from Bayesian analyses of combined datasets. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 30: 686–702.

- Linsenmaier** W., 1959. Revision der Familie Chrysididae (Hymenoptera) mit besondere Berücksichtigung der europäischen Sezies. *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 32: 1–232.
- Linsenmaier** W., 1997. *Die Goldenwespen der Schweiz*. Luzern, Veröffentlichungen aus dem Natur-Museum Luzern: 140 p.
- Loyola** R.D., Martins R.O., 2006. Trap-nest occupation by solitary wasps and bees (Hymenoptera: Aculeata) in a forest urban remanent. *Neotropical Entomology*, 35(1): 41–48.
- Loyola** R.D., Martins R.O., 2008. Habitat structure components are effective predictors of trap-nesting Hymenoptera diversity. *Basic and Applied Ecology*, 9: 735–742.
- Maddison** W.P., Maddison D.R., 2015. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.04. URL <http://mesquiteproject.org> (naudota 2015-09-17).
- Magnacca** K.N., Danforth B.N., 2007. Low nuclear DNA variation supports a recent origin of Hawaiian *Hylaeus* bees (Hymenoptera: Colletidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43: 908–915.
- Majka** C.G., Philips T.K., Sheffield C., 2007. *Ptinus sexpunctatus* Panzer (Coleoptera: Anobiidae, Ptininae) newly recorded in North America. *Entomological News*, 118(1): 73–76.
- Mandal** S.D., Chhakchhuak L., Gurusubramanian G., Kunar N.S., 2014. Mitochondrial markers for identification phylogenetic studies in insects – a review. *DNA Barcodes*, 2: 1–9.
- Martynova** K.V., Fateryga A.V., 2015. Chrysidid wasps (Hymenoptera: Chrysididae) – parasites of eumenine wasps (Hymenoptera; Vespidae: Eumeninae) in Crimea. *Entomological Review*, 95(4): 472–485.
- Michener** C.D., 2000. *The bees of the world*. Baltimore, Johns Hopkins University Press: 913 p.
- Morato** E.F., Martins R.P., 2006. An overview of proximate factors affecting the nesting behaviour of solitary wasps and bees (Hymenoptera: Aculeata) in pre-existing cavities in wood. *Neotropical Entomology*, 35(3): 285–298.
- Morgan** D., 1984. *Cuckoo-wasps. Hymenoptera, Chrysididae*. London, Royal Entomological Society of London: 38 p.

- Mount** S.M., Gotea V., Lin C.-F., Hernandez K., Makalowski W., 2007. Spliceosomal small nuclear RNA genes in 11 insect genomes. *RNA*, 13: 5–14.
- Münster-Swendsen** M., Calabuig I., 2000. Interaction between the solitary bee *Chelostoma florissomne* and its nest parasite *Sapyga clavicornis* – empty cells reduce the impact of parasites. *Ecological Entomology*, 25: 63–70.
- Nardi** G., Zahradník P., 2004. Bostrichidae and Anobiidae (Coleoptera). *Invertebrati di una Foresta Della Pianura Padana Bosco Della Fontana, Conservazione Habitat Invertebrati*, 3: 125–139.
- Nascimento** A.L.O., Garófalo C.A., 2014. Trap-nesting solitary wasps (Hymenoptera: Aculeata) in an insular landscape: mortality rates for immature wasps, parasitism, and sex ratios. *Sociobiology*, 61(2): 207–217.
- Nei** M., Kumar S., 2000. *Molecular evolution and phylogenetics*. Oxford, New York, Oxford University Press: 352 p.
- Neumann** P., Carreck N.L., 2010. Honey bee colony losses. *Journal of Apicultural Research*, 49(1): 1–6.
- Nevronytė** Ž., 2009. *Lizdavietėse-gaudyklėse apsigyvenančių klosčiavapsvių (Hymenoptera: Vespidae: Eumeninae) vystymasis ir rūpinimosi palikuonimis elgsena*. Daktaro disertacija. Vilnius, VU leidykla: 97 p.
- Niehuis** O., 2000. The European species of the *Chrysis ignita* group: revision of the *Chrysis angustula* aggregate (Hymenoptera, Chrysididae). *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 47: 181–201.
- Niehuis** O., Wägele J.W., 2003. Phylogenetic analysis of the mitochondrial genes *LSU* rRNA and *COI* suggests early adaptive differentiation of anal teeth in Chrysidinae cuckoo wasps (Hymenoptera: Chrysididae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 30(3): 615–622.
- Nieukerken** E.J. van, Doorenweerd C., Stokvis F.R., Groeneberg D.S.J., 2012. DNA barcoding of the leaf-mining moth subgenus *Ectoedemia* s. str. (Lepidoptera: Nepticulidae) with *COI* and *EFI-α*: two are better than one in recognizing cryptic species. *Contributions to Zoology*, 81: 1–24.

- Nygaard S.**, Zhang G., Schiøtt M., Li C., Wurm Y., Hu H., Zhou J., Ji L., Qiu F., Rasmussen M., Pan H., Hauser F., Krogh A., Grimmelikhuijzen C.J., Wang J., Boomsma J.J., 2011. The genome of the leaf-cutting ant *Acromyrmex echinator* suggests key adaptations to advanced social life and fungus farming. *Genome Research*, 21(8): 1339–1348.
- Noyes J.S.**, 1988. *Encyrtidae (Insecta: Hymenoptera)*. Wellington, DSIR Science Information Publishing Centre: 196 p.
- Noyes J.S.**, 2016. Universal Chalcidoidea Database. URL <http://www.nhm.ac.uk/chalcidoids> (naudota 2016-04-22).
- Norén M.**, Jondelius U., 1999. Phylogeny of the Prolecitophora (Platyhelminthes) inferred from 18S rDNA sequences. *Cladistics*, 15: 103–112.
- Nørgaard S.**, Skou J.P., 1972. Studies on trapping, nesting and rearing of some *Megachile* species (Hymenoptera, Megachilidae) and on their parasites in Denmark. *Scandinavian Entomology*, 3: 169–180.
- Ode P.J.**, Heinz K.M., 2001. Host-size-dependent sex ratio theory and improving mass-reared parasitoid sex ratios. *Biological Control*, 24: 31–41.
- Oku S.**, Nishida T., 1999. Factors affecting female-biased sex ratio in a trap-nesting wasp, *Trypoxylon malaisei*. *Researches on Population Ecology*, 41: 169–175.
- O’Neill K.M.**, 2001. *Solitary wasps. Behavior and natural history*. Ithaca, London, Cornell University Press: 406 p.
- O’Neill K.M.**, O’Neill J.F., O’Neill R.P.O., 2007. Sublethal effect of brood parasitism on the grass-carrying wasp *Isodontia mexicana*. *Ecology Entomology*, 32: 123–127.
- Orlovskytė S.**, Budrienė A., Budrys E., 2010. Check-list of cuckoo-wasps (Hymenoptera: Chrysididae) of Lithuania. *New and Rare For Lithuania Insect Species*, 22: 141–156.
- Orlovskytė S.**, Budrys E., Budrienė A., Radzevičiūtė R., Soon V., 2016. Sibling species in the *Chrysis ignita* complex: molecular, morphological and trophic differentiation of Baltic species, with a description of two new cryptic species (Hymenoptera: Chrysididae). *Systematic Entomology*, 41(4): 771–793.
- Oxley P.R.**, Ji L., Fetter-Prunedo I., McKenzie S.K., Li C., Hu H., Zhang G., Kronauer D.J.C., 2014. The genome of the clonal raider ant *Cerapachys biroi*. *Current Biology*, 24(4): 451–458.

- Paini D.R.**, 2004. Nesting biology of an Australian resin bee (*Megachile* sp.; Hymenoptera: Megachilidae): a study using trap nests. *Australian Journal of Entomology*, 43: 10–15.
- Paini D.R.**, Bailey W.J., 2002. Seasonal sex ration and unbalanced investment sex ration in the Banksia bee *Hylaeus alcyoneus*. *Ecological Entomology*, 27: 713–719.
- Paukkunen J.**, Berg A., Soon V., Ødegaard F., Rosa P., 2015. An illustrated key to the Chrysididae (Hymenoptera) of the Nordic and Baltic countries, with the description of a new species. *ZooKeys*, 548: 1–116.
- Pärn M.**, Soon V., Vallisoo T., Hovi K., Luig J., 2015. Host specificity of the tribe Chrysidini (Hymenoptera: Chrysididae) in Estonia ascertained with trap-nesting. *European Journal of Entomology*, 112(1): 91–99.
- Pereira-Peixoto M.H.**, Pufal G., Martins C.F., Klein A.-M., 2014. Spillover of trap-nesting bees and wasps in an urban-rural interface. *Journal of Insect Conservation*, 18: 815–826.
- Peruguetti R.C.**, 2005. Use of trap nests with a Neotropical mud-dauber, *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *albitarse* Fabricius, 1804 (Hymenoptera: Sphecidae). *Journal of Kansas Entomological Society*, 78(1): 84–87.
- Pickett K.M.**, Wenzel J.W., 2004. Phylogenetic analysis of the New World *Polistes* (Hymenoptera: Vespidae: Polistinae) using morphology and molecules. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 77(4): 742–760.
- Pilgrim E.M.**, Dohlen C.D., Pitts J.P., 2007. Molecular phylogenetics of Vespoidea indicate paraphyly of the superfamily and novel relationships of its component families and subfamilies. *Zoologica Scripta*, 37: 539–560.
- Price P.W.**, Denno R.F., Eubanks M.D., Finke D.L., Kaplan I., 2011. *Insect ecology: behaviour, populations and communities*. Cambridge, Cambridge University Press: 801 p.
- Remsen J.**, O’Grady P., 2002. Phylogeny of Drosophilinae (Diptera: Drosophilidae) with comments on combined analysis and character support. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 24: 249–264.
- Royle N.J.**, Smiseth P.T., Kölliker M., 2012. *The evolution of parental care*. Oxford, Oxford University Press: 356 p.
- Ronquist F.**, Huelsenbeck, J.P., 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19: 1572–1574.

- Rozen** J.G., 2010. Immatures of the old world oil-collecting bee *Ctenoplectra cornuta* (Apoidea: Apidae: Apinae, Ctenoplectrini). *American Museum Novitates Number*, 3699: 1–14.
- Rozen** S., Skaletsky H.J., 1998. Primer3web. Version 4.0.0. URL <http://bioinfo.ut.ee/primer3> (naudota 2015-09-17).
- Saghaei** N., Hayat R., Ostovan H., Fallahzaden M., 2010. Prey of some robber flies (Diptera: Asilidae) in Fars province, Iran. *Journal of the Entomological Research Society*, 12(1): 17–26.
- Samways** M.J., McGeoch M.A., New T.R., 2010. *Insect conservation: a handbook of approaches and methods*. Oxford, Oxford University Press: 441 p.
- Sanger** F., Nicklen S., Coulson A.R., 1977. DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 74(12): 5463–5467.
- Sarkar** I.N., Planet P.J., DeSalle R., 2008. CAOS software for use in character-based DNA barcoding. *Molecular Ecology Resources*, 8: 1256–1259.
- Sarkar** I.N., Thornton J., Planet P.J., Schierwater B., DeSalle R., 2002. A systematic method for classification of novel homeoboxes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 24: 388–399.
- Schüepp** C., Herrmann J.D., Herzog F., Schmidt-Entling M.H., 2011. Differential effects of habitat isolation and landscape composition on wasps, bees, and their enemies. *Oecologia*, 165(3): 713–721.
- Shimizu** A., Wahis R., 2007. Systematic studies on the Pompilidae occurring in Japan: genus *Irenangelus* Schulz (Hymenoptera: Pompilidae: Ceropalinae). *Journal of Hymenoptera Research*, 16(2): 311–325.
- Shoubu** M., Okumura M., Shiraishi A., Kimura H., Takagi M., Ueno T., 2005. Establishment of *Bathyplectes anurus* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a larval parasitoid of the alfalfa weevil, *Hypera postica* (Coleoptera: Curculionidae) in Japan. *Biological Control*, 34: 144–151.
- Silvestre** D., Downton M., Arias M.C., 2008. The mitochondrial genome of the stingless bee *Melipona bicolor* (Hymenoptera, Apidae, Meliponini): sequence, gene organization and a unique tRNA translocation event conserved across the tribe Meliponini. *Genetics and Molecular Biology*, 31(2): 451–460.

- Simon C.**, Frati F., Beckenbach A., Crespi B., Liu H., Flook P., 1994. Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a composition of conserved polymerase chain reaction primers. *Annals of the Entomological Society of America*, 87: 651–701.
- Sjödin N.E.**, 2007. *Pollinating insect responses to grazing intensity, grassland characteristics and landscape complexity: behaviour, species diversity and composition*. Doctoral Thesis. Uppsala, Swedish University of Agricultural Sciences: 40 p.
- Skevington J.H.**, Kehlmaier C., Stahls G., 2007. DNA barcoding: mixed results for big-headed flies (Diptera: Pipunculidae). *Zootaxa*, 1423: 1–26.
- Smissen J.** van der, 2010. *Bilanz aus 20 Jahren entomologischer Aktivitäten (1987-2007) (Hymenoptera Aculeata)*. Hamburg, Verhandlungen des Vereins für Naturwissenschaftliche Heimatforschung zu Hamburg e.V.: 426 p.
- Smith C.D.**, Zimin A., Holt C., Abouheif E., Benton R., Cash E., Croset V., Currie C.R., Elhaik E., Elsik C.G., Fave M.-J., Fernandes V. *et al.*, 2011. Draft genome of the globally widespread and invasive Argentine ant (*Linepithema humile*). *PNAS*, 108(14): 5673–5678.
- Sobek S.**, Tschardt T., Scherber C., Schiele S., Steffan-Dewenter I., 2009. Canopy vs. understory: does tree diversity affect bee and wasp communities and their natural enemies across forest strata? *Forest Ecology and Management*, 258: 609–615.
- Soon V.**, Budrys E., Orlovskytė S., Paukkunen J., Ødegaard F., Ljubomirov T., Saarma U., 2014. Testing the validity of northern European species in the *Chrysis ignita* species group (Hymenoptera: Chrysididae) with DNA barcoding. *Zootaxa*, 3786: 301–330.
- Soon V.**, Saarma U., 2011. Mitochondrial phylogeny of the *Chrysis ignita* (Hymenoptera: Chrysididae) species group based on simultaneous Bayesian alignment and phylogeny reconstruction. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 60: 13–20.
- Soper A.L.**, MaqQuarrie J.K., Driesche R.V., 2015. Introduction, establishment, and impact of *Lathrolestes thomsoni* (Hymenoptera: Ichneumonidae) for biological control of the ambermarked birch leafminer, *Profenusa thomsoni* (Hymenoptera: Tenthredinidae), in Alaska. *Biological Control*, 83: 13–19.

- Staab M.**, Ohl M., Zhu C.-D., Klein A.-M., 2014. A unique nest-protection strategy in a new species of spider wasps. *PLOS One*, 9(7): 1–8.
- Stahlhut J.K.**, Cowan D.P., 2004. Single-locus complementary sex determination in the inbreeding wasp *Euodynerus foraminatus* Saussure (Hymenoptera: Vespidae). *Heredity*, 92: 189–196.
- Stanners D.**, Bourdeau P., 1995. *Europe's environment. The Dobbris assessment*. Copenhagen, European Environment Agency: 676 p.
- Steckel J.**, 2013. *Effects of landscape heterogeneity and land use on interacting groups of solitary bees, wasps and their flying and ground-dwelling antagonists*. Doctoral Thesis. Würzburg, der Julius-Maximilians-Universität Würzburg: 111 p.
- Steckel J.**, Westphal C., Peters M.K., Bellach M., Rothenwoehrer C., Erasmi S., Scherber C., Tschardt T., Steffan-Dewenter I., 2014. Landscape composition and configuration differently affect trap-nesting bees, wasps and their antagonists. *Biological Conservation*, 172: 56–64.
- Steffan-Dewenter I.**, 2002. Landscape context affects trap-nesting bees, wasps, and their natural enemies. *Ecological Entomology*, 27: 631–637.
- Steffan-Dewenter I.**, 2003. Importance of habitat area and landscape context for species richness of bees and wasps in fragmented orchard meadows. *Conservation Biology*, 17(4): 1036–1044.
- Steffan-Dewenter I.**, Leschke K., 2003. Effects of habitat management on vegetation and above-ground nesting bees and wasps of orchard meadows in Central Europe. *Biodiversity and Conservation*, 12(9): 1953–1968.
- Steffan-Dewenter I.**, Schiele S., 2008. Do resources or natural enemies drive bee population dynamics in fragmented habitats? *Ecology*, 89(5): 1375–1387.
- Stock S.P.**, Vanderberg J., Glazer I., Boemare N., 2009. *Insect pathogens: molecular approaches and techniques*. Wallingford, CAB International: 417 p.
- Stojanova A.**, Civelek H.S., Yörük B., Sari S., Atahan T., 2012. Checklists of Turkish Eurytomidae Walker, 1832 and Torymidae Walker, 1833 (Hymenoptera, Chalcidoidea). *Türkiye Entomoloji Derneği & Dergisi*, 36(1): 69–82.
- Stokland J.N.**, Siitonen J., Jonsson B.G., 2012. *Biodiversity in dead wood*. Cambridge, Cambridge University Press: 509 p.

- Stunžėnas V.**, Petkevičiūtė R., Stanevičiūtė G., 2011. Phylogeny of *Sphaerium solidum* (Bivalvia) based on karyotype and sequences of *16S* and *ITS1* rDNA. *Central European Journal of Biology*, 6: 105–117.
- Suen G.**, Teiling C., Li L., Holt C., Abouheif E., Bornberg-Bauer E., Bouffard P., Caldera E.J., Cash E., Cavanaugh A., Denas O., Elhaik E. *et al.*, 2011. The genome sequence of the leaf-cutter ant *Atta cephalotes* reveals insights into its obligate symbiotic lifestyle. *PLOS Genetics*, 7(2): 1–11.
- Sugiura N.**, 1994. Parental investment and offspring sex ratio in a solitary bee, *Anthidium septemspinosum* Lepeletier (Hymenoptera: Megachilidae). *Journal of Ethology*, 12: 131–139.
- Szczepko K.**, Kruk A., Bartos M., Wiśniowski B., 2013. Factors influencing the diversity of cuckoo wasps (Hymenoptera: Chrysididae) in the post-agriculture area of the Kampinos National Park, Poland. *Insect Conservation and Diversity*, 6(3): 339–353.
- Taki H.**, Boone J.W., Viana B.F., Silva F.O., Kevan P.G., Sheffield C.S., 2004. Effect of shading on trap nest utilization by hole-nesting aculeate Hymenoptera. *The Canadian Entomologist*, 136: 889–891.
- Taki H.**, Kevan P.G., Viana B.F., Silva F.O., Buck M., 2008. Artificial covering on trap nests improves the colonization of trap-nesting wasps. *Journal of Applied Entomology*, 132: 225–229.
- Tamura K.**, Stecher G., Peterson D., Filipski A., Kumar S., 2013. MEGA6: Molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution*, 30: 2725–2729.
- Tan H.-W.**, Liu G.-H., Dong X., Lin R.-Q., Song H.-Q., Huang S.-Y., Yuan Z.-G., Zhao G.-H., Zhu X.-Q., 2011. The complete mitochondrial genome of the asiatic cavity-nesting honeybee *Apis cerana* (Hymenoptera: Apidae). *PloS One*, 6(8): 1–10.
- Tan M.**, Zhang R., Hardman C., Zhou X., 2015. Mitochondrial genome of *Hylaeus dilatatus* (Hymenoptera: Colletidae). *Mitochondrial DNA*, 28: 1–2.
- Thorp R.W.**, Horning D.S., Dunning L.L., 1983. Bumble bees and cuckoo bumble bees of California (Hymenoptera: Apidae). *Bulletin of the California Insect Survey*, 23: 1–87.

- Tischler** W., 1949. *Grundzüge der terrestrischen Tierökologie*. Braunschweig, Friedrich Vieweg und Sohn: 219 p. In: Franin K., Barić B., Kuštera G., 2014. Fauna of ladybugs (Coleoptera: Coccinellidae) in the vineyard agroecosystem. *Entomologia Croatica*, 18(1–2): 27–35.
- Tylianakis** J.M., Tscharntke T., Klein A.-M., 2006. Diversity, ecosystem function, and stability of parasitoid-host interactions across a tropical habitat gradient. *Ecology*, 87(12): 3047–3057.
- Tylianakis** J.M., Veddeler D., Lozada T., López R.M., Benitez P., Klein A.-M., de Koning G.H.J., Olschewski R., Veldkamp E., Navarrete H., Onore G., Tscharntke T., 2004. Biodiversity of land-use systems in coastal Ecuador and bioindication using trap-nesting bees, wasps, and their natural enemies. *Lyonia*, 6(2): 7–15.
- Tormos** J., Asis J.D., Gayubo S.F., Calvo J., Martin M.A., 2005. Ecology of crabronid wasps found in trap nests from Spain (Hymenoptera: Spheciformes). *Florida Entomologist*, 88(3): 278–284.
- Tormos** J., Asis J.D., Gayubo S.F., Mingo E., 1996. Description of the mature larvae of *Chrysis gracillima* and *Omalus biaccinctus* and new data on the biology of *Trichrysis cyanea* (Hymenoptera: Chrysididae). *The Florida Entomologist*, 79(1): 56–63.
- Torretta** J.P., 2015. Host-parasite relationships and life cycles of cuckoo wasps in agro-ecosystems in Argentina (Hymenoptera: Chrysididae: Chrysidini). *Journal of Natural History*, 49(27–28): 1641–1651.
- Tribull** C., 2015. Phylogenetic relationships among the subfamilies of Dryinidae (Hymenoptera: Chrysoidea) as reconstructed by molecular sequencing. *Journal of Hymenoptera Research*, 45: 15–29.
- Tscharntke** T., Gathmann A., Steffan-Dewenter I., 1998. Bioindication using trap-nesting bees and wasps and their natural enemies: community structure and interactions. *Journal of Applied Ecology*, 35: 708–719.
- Ulbrich** K., Seidelmann K., 2001. Modeling population dynamics of solitary bees in relation to habitat quality. *Web Ecology*, 2(1): 57–64.
- Valkeila** E., 1971. Two new North European species of the genus *Chrysis* Linnaeus (Hym., Chrysididae). *Entomologisk Tidskrift*, 92: 82–86.

- Vanbergen** A.J., 2013. Threats to an ecosystem service: pressures on pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(5): 251–259.
- Vander Wall** S.B., 1990. *Food Hoarding in Animals*. Chicago, Chicago University Press: 453 p.
- Veddeler** D., 2006. *Bees, wasps, and their parasitoids in traditional coffee agroforests: community patterns and ecosystem services*. Doctoral Thesis. Göttingen, der Georg-August-Universität Göttingen: 82 p.
- Veddeler** D., Tylianakis J., Tschamntke T., Klein A.-M., 2010. Natural enemy diversity reduces temporal variability in wasp but not bee parasitism. *Oecologia*, 162(3): 755–762.
- Wcislo** W.T., 1987. The roles of seasonality, host synchrony, and behavioral in the evolutions and distributions of nest parasites in the Hymenoptera (Insecta), with special reference to bees (Apoidea). *Biological Reviews*, 62: 515–543.
- Wei** S.J., Li Q., Achterberg K. van, Chen X.X., 2014. Two mitochondrial genomes from the families Bethyridae and Mutilidae: independent rearrangement of protein-coding genes and higher-level phylogeny of the Hymenoptera. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 77: 1–10.
- Wei** S.J., Niu F.F., Tan J.L., 2016. The mitochondrial genome of the *Vespa bicolor* Fabricius (Hymenoptera: Vespidae: Vespinae). *Mitochondrial DNA*, 27(2): 875–876.
- Weinstock** G.M., Robinson G.E., Gibbs R.A., Worley K.C., Evans J.D., Maleszka R., Robertson H.M., Weaver D.B., Beye M., Bork P., Elsik C.G., Evans J.D. *et al.*, 2006. Insights into social insects from the genome of the honey bee *Apis mellifera*. *Nature*, 43: 931–949.
- Werren** J.H., 1987. Labile sex ratios in wasps and bees. *Bioscience*, 37(7): 498–506.
- West** S.A., Compton S.G., Vincent S.L., Herre E.A., Cook J.M., 1998. Virginity in haplodiploid populations: a comparison of estimation methods. *Ecological Entomology*, 23: 207–210.
- Westerfelt** P., Widenfalk O., Lindelöw Å., Gustafsson L., Weslien J., 2015. Nesting of solitary wasps and bees in natural and artificial holes in dead wood in young boreal forest stands. *Insect Conservation and Diversity*, 8(6): 493–504.
- White** R.E., 1982. *A catalog of the Coleoptera of America, North of Mexico. Family: Anobiidae*. Washington, DC, United States Department of Agriculture-Agricultural Research Service: 58 p.

- Whitfield J.B.**, 2000. Phylogenetic insights into the evolution of parasitism in Hymenoptera. Str. r.: Baker J.R., Muller R., Rollinson D., Littlewood D.T.J. (red.), *Advances in parasitology. The evolution of parasitism – a phylogenetic perspective*. London, Elsevier Academic Press, 54: 69–100.
- Wilgenburg E. van**, Driessen G., Beukeboom L.W., 2006. Single locus complementary sex determination in Hymenoptera: an “unintelligent” design? *Frontiers in Zoology*, 3(1), doi: 10.1186/1742-9994-3-1.
- Wiśniowski B.**, 2015. *Cuckoo-wasps (Hymenoptera: Chrysididae) of Poland*. Ojców, Ojców National Park: 563 p.
- Wurm Y.**, Wang J., Riba-Grognuz O., Corona M., Nygaard S., Hunt B.G., Ingram K.K., Falquet L., Nipitwattanaphon M., Gotzek D., Dijkstra M.B., Oettler J. *et al.*, 2011. The genome of the fire ant *Solenopsis invicta*. *PLoS*, 108(14): 5679–5684.
- Zappi I.**, Pantaleoni R.A., 2010. *Opilo orocastaneus* n. sp.: a new chequered beetle in Sardinia (Coleoptera Cleridae). *Bulletin of Insectology*, 63(2): 225–231.
- Zhou Y.**, Hu Y.L., Wei S.J., 2016. The mitochondrial genome of the german wasp *Vespula germanica* (Fabricius, 1793) (Hymenoptera: Vespoidea: Vespidae). *Mitochondrial DNA*, 27(4): 2917–2918.
- Zurbuchen A.**, Landert L., Klaiber J., Müller A., Hein S., Dorn S., 2010. Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biological Conservation*, 143: 669–676.
- Атанасов А.З.**, Йонайтис В.П., Каспарян Д.Р., Куслицкий В.С, Расницын А.П., Сийтан У.В., Толканиц В.И., 1981. *Определитель насекомых европейской части СССР. Том 2. Жесткокрылые и веерокрылые*. Ленинград, Наука: 583 с.
- Гурьева Е.Л.**, Крыжановский О.Л., 1965. *Определитель насекомых европейской части СССР. Том 2. Жесткокрылые и веерокрылые*. Москва, Ленинград, Наука: 668 с.
- Шляхтенко А.С.**, Агунович Р.Г., 2001. Динамика видового состава и численности ос из семейств Pompilidae, Sphecidae, Vespidae, (Hymenoptera, Aculeata) в сукцессионных сосновых биогеоценозах Березинского биосферного заповедника. *Экология*, 2: 142–146.

PUBLIKACIJŲ SĄRAŠAS

1. Radzevičiūtė R., Budrienė A., Budrys E., **Orlovskytė S.**, Turčinavičienė J., 2012. A panel of microsatellite markers developed for solitary trap-nesting wasp *Ancistrocerus trifasciatus* (Müller, 1776) by cross-species amplification. *Ekologija*, 58(1): 1–7.
2. Soon V., Budrys E., **Orlovskytė S.**, Paukkunen J., Ødegaard F., Ljubomirov T., Saarma U., 2014. Testing the validity of Northern European species in the *Chrysis ignita* species group (Hymenoptera: Chrysididae) with DNA Barcoding. *Zootaxa*, 3786(3): 301–330.
3. Budrys E., Budrienė A., **Orlovskytė S.**, 2014. Records of spider wasps of the subfamily Pepsinae (Hymenoptera: Pompilidae) in Lithuania. *New and Rare For Lithuania Insect Species*, 26: 73–83.
4. **Orlovskytė S.**, Budrys E., Budrienė A., Radzevičiūtė R., Soon V., 2016. Sibling species in the *Chrysis ignita* complex: molecular, morphological and trophic differentiation of Baltic species, with a description of two new cryptic species (Hymenoptera: Chrysididae). *Systematic Entomology*, 41(4): 771–793.

PRIEDAI

1 priedas. Europoje lizdavietėse-gaudyklėse lizdus įrengiančių plėviasparnių rūšinė sudėtis ir, jei žinoma, jų palikuonių mitybinis objektas (bičių atveju – mitybinis augalas, vapsvų – grobis).

Rūšis	Mitybinis augalas / grobis	Šaltiniai
Apidae <i>Anthophora furcata</i> (Panzer, 1798)		Steckel, 2013; Pärn <i>et al.</i> , 2015
<i>Chalicodoma ericetorum</i> (Lepeletier, 1841)	Fabaceae	Steckel, 2013 Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999; Fabian <i>et al.</i> , 2013
<i>Chelostoma campanularum</i> (Kirby, 1802)	<i>Campanula</i> (Campanulaceae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Chelostoma distinctum</i> (Stoeckert, 1929)	<i>Campanula</i> (Campanulaceae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999; Steckel, 2013
<i>Chelostoma florissomne</i> (Linnaeus, 1758)		Münster-Swendsen, Calabuig, 2000; Kruess, Tscharntke, 2002; Steffan-Dewenter, 2002; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Sjödin, 2007; Holzschuh <i>et al.</i> , 2010; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013
	<i>Ranunculus</i> (Ranunculaceae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Chelostoma rapunculi</i> (Lepeletier, 1841)		Gathmann, Tscharntke, 2002; Steffan-Dewenter, 2002; Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Steckel, 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	<i>Campanula</i> (Campanulaceae)	Gathmann <i>et al.</i> , 1994; Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Colletes daviesanus</i> Smith, 1846	Asteraceae	Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Heriades crenulatus</i> Nylander, 1856		Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	Asteraceae	Gathmann <i>et al.</i> , 1994; Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Heriades truncorum</i> (Linnaeus, 1758)		Gathmann, Tscharntke, 2002; Steffan-Dewenter, 2002; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Holzschuh <i>et al.</i> , 2010; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	Asteraceae	Gathmann <i>et al.</i> , 1994; Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Hylaeus angustatus</i> (Schenck, 1861)		Gathmann <i>et al.</i> , 1994; Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999; Steckel, 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014
<i>Hylaeus annularis</i> (Kirby, 1802)		Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999; Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014
<i>Hylaeus brevicornis</i> Nylander, 1852		Danks, 1971
<i>Hylaeus communis</i> Nylander, 1852		Gathmann <i>et al.</i> , 1994; Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999; Kruess, Tscharntke, 2002; Steffan-Dewenter, 2002; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Sjödin, 2007; Sobek <i>et al.</i> , 2009; Holzschuh <i>et al.</i> , 2010; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Pärn <i>et al.</i> , 2015

Rūšis	Mitybinis augalas / grobis	Šaltiniai
<i>Hylaeus confusus</i> Nylander, 1852		Gathmann <i>et al.</i> , 1994; Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999; Steffan-Dewenter, 2002; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Sjödin, 2007; Sobek <i>et al.</i> , 2009; Holzschuh <i>et al.</i> , 2010; Steckel, 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014
<i>Hylaeus difformis</i> (Eversmann, 1852)		Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999; Steffan-Dewenter, 2002; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Schüepf <i>et al.</i> , 2011; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Pärn <i>et al.</i> , 2015
<i>Hylaeus gibbus</i> Saunders, 1850		Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999
<i>Hylaeus miyakei</i> Matsumura, 1911		Pärn <i>et al.</i> , 2015
<i>Hylaeus minutus</i> Fabricius, 1798		Budrienė <i>et al.</i> , 2004
<i>Hylaeus pictipes</i> Nylander, 1852		Gathmann, Tschardtke, 1999
<i>Hylaeus punctatus</i> (Brullé, 1832)		Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014
<i>Hylaeus punctulatus</i> Smith, 1842	<i>Allium</i> (Amaryllidaceae)	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999
<i>Hylaeus signatus</i> (Schenck, 1853)	<i>Reseda</i> (Resedaceae)	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999
<i>Hoplitis adunca</i> (Panzer, 1798)		Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Fabian <i>et al.</i> , 2013
	<i>Echium</i> (Boraginaceae)	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999
<i>Hoplitis claviventris</i> (Thomson, 1872)		Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999; Sjödin, 2007; Steckel, 2013
<i>Hoplitis leucomelana</i> (Kirby, 1802)		Danks, 1971; Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Steckel, 2013
<i>Hoplitis tuberculata</i> (Nylander, 1848)		Sjödin, 2007
<i>Megachile alpicola</i> Alfken, 1924		Gathmann <i>et al.</i> , 1994; Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999; Steffan-Dewenter, 2002; Steckel, 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014
<i>Megachile centuncularis</i> (Linnaeus, 1758)		Nørgaard, Skou, 1972; Gathmann, Tschardtke, 1999; Sjödin, 2007; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013; Pärn <i>et al.</i> , 2015
<i>Megachile lapponica</i> Thomson, 1872		Gathmann, Tschardtke, 1999, 2002; Steffan-Dewenter, 2002; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	<i>Epilobium</i> (Onagraceae)	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998
<i>Megachile ligniseca</i> (Kirby, 1802)		Sjödin, 2007; Sobek <i>et al.</i> , 2009; Pärn <i>et al.</i> , 2015
<i>Megachile rotundata</i> (Fabricius, 1787)		Nørgaard, Skou, 1972; Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014
<i>Megachile versicolor</i> Smith, 1844		Gathmann <i>et al.</i> , 1994; Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999, 2002; Kruess, Tschardtke, 2002; Steffan-Dewenter, 2002

Rūšis	Mitybinis augalas / grobis	Šaltiniai
<i>Megachile versicolor</i> Smith, 1844		Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Sjödin, 2007; Holzschuh <i>et al.</i> , 2010; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014
<i>Megachile willughbiella</i> (Kirby, 1802)		Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Osmia brevicornis</i> (Fabricius, 1798)		Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014
	Brassicaceae	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Osmia caerulea</i> (Linnaeus, 1758)		Gathmann <i>et al.</i> , 1994; Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Pärn <i>et al.</i> , 2015
<i>Osmia cornuta</i> (Latreille, 1805)		Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999; Fabian <i>et al.</i> , 2013
<i>Osmia fulviventris</i> Panzer, 1798	Asteraceae	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Osmia gallarum</i> Spinola, 1808		Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013
	Fabaceae	Gathmann <i>et al.</i> , 1994; Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Osmia leaiana</i> Kirby, 1802		Gathmann, Tscharntke, 2002; Steffan-Dewenter, 2002; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Sjödin, 2007; Holzschuh <i>et al.</i> , 2010; Steckel, 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014
	Asteraceae	Gathmann <i>et al.</i> , 1994; Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Osmia mustelina</i> Gerstaecker, 1869		Steckel, 2013
<i>Osmia parietina</i> Curtis, 1828		Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999, 2002; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Steckel, 2013
<i>Osmia rufa</i> (Linnaeus, 1758)		Gathmann <i>et al.</i> , 1994; Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999, 2002; Kruess, Tscharntke, 2002; Steffan-Dewenter, 2002; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Holzschuh <i>et al.</i> , 2010; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Pärn <i>et al.</i> , 2015
<i>Osmia uncinata</i> Gerstaecker, 1869		Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999; Kruess, Tscharntke, 2002
<i>Pseudoanthidium lituratum</i> (Panzer, 1801)		Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	Asteraceae	Gathmann <i>et al.</i> , 1994; Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
Crabronidae <i>Crossocerus barbipes</i> (Dahlbom, 1845)	Diptera	Gathmann, Tscharntke, 1999; Steckel, 2013
<i>Crossocerus binotatus</i> Lepelierier & Brullé, 1835		Sobek <i>et al.</i> , 2009
<i>Crossocerus capitosus</i> (Shuckard, 1837)	Diptera	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Crossocerus cetratus</i> (Shuckard, 1837)	Diptera	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999

Rūšis	Mitybinis augalas / grobis	Šaltiniai
<i>Crossocerus cinxius</i> (Dahlbom, 1838)	Diptera	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Crossocerus nigritus</i> (Lepelier & Brullé, 1835)	Diptera	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Crossocerus podagricus</i> (Vander Linden, 1829)	Diptera	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Crossocerus subulatus</i> (Dahlbom, 1845)		Pärn <i>et al.</i> , 2015
<i>Ectemnius continuus</i> (Fabricius, 1804)		Fabian <i>et al.</i> , 2013
	Diptera	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998
	Psocoptera	Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Nitela borealis</i> Valkeila, 1974		Gathmann, Tscharntke, 1999; Pereira-Peixoto, 2014; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	Aphidina (Hemiptera)	Gathmann <i>et al.</i> , 1994
	Psocoptera	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998
<i>Nitela fallax</i> Kohl, 1884		Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Nitela spinolae</i> Latreille, 1809		Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Sobek <i>et al.</i> , 2009
<i>Passaloecus borealis</i> Dahlbom, 1844		Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013
<i>Passaloecus brevilabris</i> Wolf, 1958	Aphidina (Hemiptera)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Passaloecus corniger</i> Shuckard, 1837		Kruess, Tscharntke, 2002; Steffan-Dewenter, 2002; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Holzschuh <i>et al.</i> , 2009; Sobek <i>et al.</i> , 2009; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	Aphidina (Hemiptera)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999; Holzschuh <i>et al.</i> , 2010
<i>Passaloecus eremita</i> Kohl, 1893		Steffan-Dewenter, 2002; Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Steckel, 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014
	Aphidina (Hemiptera)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Passaloecus gracilis</i> Curtis, 1834		Danks, 1971; Kruess, Tscharntke, 2002; Steffan-Dewenter, 2002; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Tormos <i>et al.</i> , 2005; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Holzschuh <i>et al.</i> , 2009; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014
	Aphidina (Hemiptera)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999; Holzschuh <i>et al.</i> , 2010
<i>Passaloecus insignis</i> (Vander Linden, 1829)		Kruess, Tscharntke, 2002; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Sobek <i>et al.</i> , 2009; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	Aphidina (Hemiptera)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Passaloecus monilicornis</i> Dahlbom, 1842		Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014
	Aphidina (Hemiptera)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999

Rūšis	Mitybinis augalas / grobis	Šaltiniai
<i>Passaloeocus singularis</i> Dahlbom, 1844		Tormos <i>et al.</i> , 2005; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	Aphidina (Hemiptera)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Passaloeocus turionum</i> Dahlbom, 1844		Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	Aphidina (Hemiptera)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Passaloeocus vandeli</i> Ribaut, 1952		Fabian <i>et al.</i> , 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014
<i>Pemphredon lethifer</i> (Shuckard, 1837)		Danks, 1971; Tormos <i>et al.</i> , 2005; Albrecht <i>et al.</i> , 2007
	Aphidina (Hemiptera)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Pemphredon lugens</i> Dahlbom, 1842		Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Holzschuh <i>et al.</i> , 2009; Steckel, 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014
	Aphidina (Hemiptera)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Pemphredon lugubris</i> (Fabricius, 1793)		Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Fabian <i>et al.</i> , 2013
	Aphidina (Hemiptera)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Pemphredon morio</i> Vander Linden, 1829		Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Steckel, 2013
<i>Pemphredon mortifer</i> Valkeila, 1972		Pärn <i>et al.</i> , 2015
<i>Pemphredon rugifer</i> (Dahlbom, 1844)		Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Steckel, 2013
<i>Psenulus brevitarsis</i> Merisuo, 1972		Steffan-Dewenter, 2002; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	Aphidina (Hemiptera)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Psenulus concolor</i> (Dahlbom, 1843)		Danks, 1971; Tormos <i>et al.</i> , 2005; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	Psylloidea (Hemiptera)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Psenulus fuscipennis</i> (Dahlbom, 1843)		Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014
	Aphidina (Hemiptera)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Psenulus pallipes</i> (Panzer, 1798)		Kruess, Tscharntke, 2002; Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Sobek <i>et al.</i> , 2009; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	Aphidina (Hemiptera)	Gathmann <i>et al.</i> , 1994; Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Psenulus schencki</i> (Tournier, 1889)		Albrecht <i>et al.</i> , 2007
<i>Rhopalum clavipes</i> (Linnaeus, 1758)		Danks, 1971; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Sobek <i>et al.</i> , 2009; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	Diptera	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Rhopalum coarctatum</i> (Scopoli, 1763)		Danks, 1971
	Diptera	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999

Rūšis	Mitybinis augalas / grobis	Šaltiniai
<i>Solierella compedita</i> (Piccioli, 1969)	Hemiptera	Gathmann, Tschardtke, 1999
<i>Spilomena beata</i> Bluthgen, 1953	Thysanoptera	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999
<i>Spilomena mocsaryi</i> Kohl, 1898		Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014
<i>Spilomena troglodytes</i> (Vander Linden, 1829)		Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Tormos <i>et al.</i> , 2005; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Holzschuh <i>et al.</i> , 2009
	Thysanoptera	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999
<i>Stigmus pendulus</i> Panzer, 1804		Schüepp <i>et al.</i> , 2011
<i>Stigmus solskyi</i> A. Morawitz, 1864		Tormos <i>et al.</i> , 2005
<i>Trypoxylon attenuatum</i> F. Smith, 1856		Danks, 1971; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Tormos <i>et al.</i> , 2005
	Arachnida	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999
<i>Trypoxylon beaumonti</i> Antropov, 1991		Tormos <i>et al.</i> , 2005
<i>Trypoxylon clavicerum</i> Lepeletier & Serville, 1828		Kruess, Tschardtke, 2002; Steffan-Dewenter, 2002; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Holzschuh <i>et al.</i> , 2009; Sobek <i>et al.</i> , 2009; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	Arachnida	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999; Holzschuh <i>et al.</i> , 2010
<i>Trypoxylon figulus</i> (Linnaeus, 1758)		Danks, 1971; Kruess, Tschardtke, 2002; Steffan-Dewenter, 2002; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Holzschuh <i>et al.</i> , 2009; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	Arachnida	Gathmann <i>et al.</i> , 1994; Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999; Holzschuh <i>et al.</i> , 2010
	Araneidae, Linyphiidae, Salticidae, Tetragnathidae, Theridiidae, Thomisidae (Arachnida)	Coudrain <i>et al.</i> , 2013
<i>Trypoxylon medium</i> Beaumont, 1945		Steffan-Dewenter, 2002; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	Arachnida	Gathmann <i>et al.</i> , 1994; Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999
<i>Trypoxylon minus</i> Beaumont, 1945		Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Tormos <i>et al.</i> , 2005; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	Arachnida	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999

Rūšis	Mitybinis augalas / grobis	Šaltiniai
Pompilidae <i>Agenioideus cinctellus</i> (Spinola, 1808)		Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	Arachnida	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Anoplius caviventris</i> (Aurivillius, 1907)		Pärn <i>et al.</i> , 2015
<i>Auplopus carbonarius</i> (Scopoli, 1763)		Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Holzschuh <i>et al.</i> , 2009; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	Arachnida	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Dipogon bifasciatus</i> (Geoffroy, 1785)		Steckel, 2013; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	Arachnida	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999; Holzschuh <i>et al.</i> , 2010
<i>Dipogon nitidum</i> (Haupt, 1926)		Kruess, Tscharntke, 2002
<i>Dipogon subintermedius</i> (Magretti, 1886)		Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Sobek <i>et al.</i> , 2009; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	Arachnida	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Dipogon variegatus</i> (Linnaeus, 1758)		Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Schüepp <i>et al.</i> , 2011
	Arachnida	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
Sphécidae <i>Isodontia mexicana</i> (Saussure, 1867)		Fabian <i>et al.</i> , 2013
Vespidae <i>Alastor atropos</i> Lepeletier, 1841		Fabian <i>et al.</i> , 2013
<i>Alastor mocsaryi</i> (Andre, 1884)		Martynova, Fateryga, 2015
<i>Allodynerus delphinalis</i> (Giraud, 1866)		Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014
<i>Allodynerus rossii</i> (Lepeletier, 1841)		Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Martynova, Fateryga, 2015
	Gelechiidae (Lepidoptera)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Ancistrocerus antilope</i> (Panzer, 1798)		Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Budriene, Budrys, 2004, 2007; Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Sobek <i>et al.</i> , 2009; Budrys <i>et al.</i> , 2010; Budrys, Budrienė, 2012; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Martynova, Fateryga, 2015; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	Chrysomelidae (Coleoptera), Crambidae, Noctuidae, Tortricidae (Lepidoptera)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Ancistrocerus auctus</i> (Fabricius, 1793)		Martynova, Fateryga, 2015

Rūšis	Mitybinis augalas / grobis	Šaltiniai
<i>Ancistrocerus claripennis</i> Thomson, 1874		Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Budrys, Budrienė, 2012; Steckel, 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Pärn <i>et al.</i> , 2015
<i>Ancistrocerus gazella</i> (Panzer, 1798)		Kruess, Tschardtke, 2002; Steffan-Dewenter, 2002; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Budriene, Budrys, 2007; Holzschuh <i>et al.</i> , 2009; Budrys <i>et al.</i> , 2010; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Martynova, Fateryga, 2015
	Lepidoptera	Gathmann <i>et al.</i> , 1994; Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999; Holzschuh <i>et al.</i> , 2010
<i>Ancistrocerus ichneumonideus</i> (Ratzeburg, 1844)		Pärn <i>et al.</i> , 2015
<i>Ancistrocerus nigricornis</i> (Curtis, 1826)		Steffan-Dewenter, 2002; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Budriene, Budrys, 2004, 2007; Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Budrys, Budrienė, 2012; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Martynova, Fateryga, 2015
	Lepidoptera	Holzschuh <i>et al.</i> , 2010
	Tortricidae (Lepidoptera)	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999
<i>Ancistrocerus parietinus</i> (Linnaeus, 1761)		Kruess, Tschardtke, 2002; Steffan-Dewenter, 2002; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Holzschuh <i>et al.</i> , 2009; Budrys <i>et al.</i> , 2010; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013; Martynova, Fateryga, 2015; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	Chrysomelidae (Coleoptera)	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999
	Lepidoptera	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999; Holzschuh <i>et al.</i> , 2010
<i>Ancistrocerus parietum</i> (Linnaeus, 1758)		Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Pärn <i>et al.</i> , 2015
<i>Ancistrocerus trifasciatus</i> (Muller, 1776)		Kruess, Tschardtke, 2002; Steffan-Dewenter, 2002; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Budriene, Budrys, 2004, 2007; Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Holzschuh <i>et al.</i> , 2009; Sobek <i>et al.</i> , 2009; Budrys <i>et al.</i> , 2010; Budrys, Budrienė, 2012; Steckel, 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Martynova, Fateryga, 2015; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	Chrysomelidae (Coleoptera)	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999
	Lepidoptera	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999; Holzschuh <i>et al.</i> , 2010
<i>Discoelius dufourii</i> Lepelletier, 1841		Budriene, Budrys, 2004, 2007; Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Budrys, Budrienė, 2012; Steckel, 2013; Martynova, Fateryga, 2015; Pärn <i>et al.</i> , 2015
<i>Discoelius zonalis</i> (Panzer, 1801)		Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Budriene, Budrys, 2004, 2007; Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Budrys, Budrienė, 2012; Martynova, Fateryga, 2015; Pärn <i>et al.</i> , 2015

Rūšis	Mitybinis augalas / grobis	Šaltiniai
<i>Discoelius zonalis</i> (Panzer, 1801)	Lepidoptera	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Eumenes papillarius</i> (Christ, 1791)		Martynova, Fateryga, 2015
<i>Euodynerus dantici</i> (Rossi, 1790)		Martynova, Fateryga, 2015
<i>Euodynerus disconotatus</i> (Lichtenstein, 1884)		Martynova, Fateryga, 2015
<i>Euodynerus notatus</i> (Jurine, 1807)		Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Pärn <i>et al.</i> , 2015
<i>Euodynerus posticus</i> (Herrich-Schäffer, 1841)		Martynova, Fateryga, 2015
<i>Euodynerus quadrifasciatus</i> (Fabricius, 1793)		Steckel, 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Martynova, Fateryga, 2015; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	Chrysomelidae (Coleoptera), Tortricidae (Lepidoptera)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Euodynerus velutinus</i> Bluethgen, 1951		Martynova, Fateryga, 2015
<i>Gymnomerus laevipes</i> (Shuckard, 1837)		Danks, 1971; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013; Martynova, Fateryga, 2015; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	Curculionidae (Curculionidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Leptochilus regulus</i> (Saussure, 1855)		Martynova, Fateryga, 2015
<i>Microdynerus nugdunensis</i> (Saussure, 1855)	Curculionidae (Coleoptera)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Microdynerus timidus</i> (Saussure, 1856)		Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014
<i>Symmorphus allobrogus</i> (Saussure, 1855)		Budriene, Budrys, 2004, 2007; Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Budrys <i>et al.</i> , 2010; Budrys, Budrienė, 2012; Steckel, 2013; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	<i>Gonioctena quinquepunctata</i> , <i>G. viminalis</i> , <i>Gastrophysa viridula</i> , <i>Hydrothassa hannoveriana</i> , <i>Linnaeidea aenea</i> , <i>Phratora atrovirens</i> , <i>Ph. laticollis</i> , <i>Ph. vitellinae</i> , <i>Ph. vulgatissima</i> , <i>Plagioderia versicolora</i> (Coleoptera)	Budrienė, 2003
<i>Symmorphus angustatus</i> (Zetterstedt, 1838)		Budrys, Budrienė, 2012; Steckel, 2013; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	Chrysomelidae (Coleoptera)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Symmorphus bifasciatus</i> (Linnaeus, 1761)		Kruess, Tscharntke, 2002; Steffan-Dewenter, 2002; Budriene, Budrys, 2004; Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Budrys <i>et al.</i> , 2010; Budrys, Budrienė, 2012; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Pärn <i>et al.</i> , 2015

Rūšis	Mitybinis augalas / grobis	Šaltiniai
<i>Symmorphus bifasciatus</i> (Linnaeus, 1761)	Chrysomelidae (Coleoptera)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>Linaeidea aenea</i> , <i>Phratora laticollis</i> , <i>Ph. vitellinae</i> , <i>Ph. vulgatissima</i> , <i>Plagioderma versicolora</i> (Coleoptera)	Budrienė, 2003
<i>Symmorphus connexus</i> (Curtis, 1826)		Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	Chrysomelidae (Coleoptera), Lepidoptera	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Symmorphus crassicornis</i> (Panzer, 1798)		Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Budriene, Budrys, 2004, 2007; Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Budrys <i>et al.</i> , 2010; Budrys, Budrienė, 2012; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Martynova, Fateryga, 2015; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	Chrysomelidae (Coleoptera)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>Chrysomela lapponica</i> , <i>Ch. populi</i> , <i>Ch. saliceti</i> , <i>Linaeidea aenea</i> (Coleoptera)	Budrienė, 2003
<i>Symmorphus debilitatus</i> (Saussure, 1855)		Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Budriene, Budrys, 2004; Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Sobek <i>et al.</i> , 2009; Budrys <i>et al.</i> , 2010; Budrys, Budrienė, 2012; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	Incurvariidae, Gracillariinae, Lithocolletinae (Lepidoptera)	Budrienė, 2003
<i>Symmorphus fuscipes</i> (Herrich-Schäffer, 1838)		Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014
<i>Symmorphus gracilis</i> (Brullé, 1832)		Kruess, Tscharntke, 2002; Steffan-Dewenter, 2002; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Budriene, Budrys, 2007; Holzschuh <i>et al.</i> , 2009; Sobek <i>et al.</i> , 2009; Budrys <i>et al.</i> , 2010; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	Chrysomelidae, Curculionidae (Coleoptera)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>Cionus</i> (Coleoptera)	Budrienė, 2003
	Lepidoptera	Holzschuh <i>et al.</i> , 2010
<i>Symmorphus murarius</i> (Linnaeus, 1758)		Budriene, Budrys, 2004, 2007; Budrienė <i>et al.</i> , 2004; Budrys <i>et al.</i> , 2010; Budrys, Budrienė, 2012; Steckel, 2013; Pereira-Peixoto <i>et al.</i> , 2014; Pärn <i>et al.</i> , 2015

Rūšis	Mitybinis augalas / grobis	Šaltiniai
<i>Symmorphus murarius</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Chrysomela lapponica</i> , <i>Ch. populi</i> , <i>Ch. saliceti</i> , <i>Ch. tremulae</i> , <i>Ch. vigintipunctata</i> (Coleoptera) <i>Linaeidea aenea</i> (Coleoptera)	Budrienė, 2003
<i>Syneodynerus egregius</i> (Herrich-Schäffer, 1839)		Martynova, Fateryga, 2015
<i>Stenodynerus bluethgeni</i> van der Vecht, 1971		Martynova, Fateryga, 2015
<i>Stenodynerus chevrieranus</i> (Saussure, 1855)		Martynova, Fateryga, 2015
<i>Stenodynerus steckianus</i> (von Schulthess, 1897)		Martynova, Fateryga, 2015

2 priedas. Europoje lizdavietėse-gaudyklėse lizdus įrengiančių plėviasparnių gamtinių priešų rūšinė sudėtis ir, jei žinoma, jų šeimnininkai.

Rūšis	Šeimnininkai	Šaltiniai
Hexapoda, Insecta Coleoptera Anobiidae <i>Ptinus sexpunctatus</i> Panzer, 1789	<i>Osmia caerulescens</i> , <i>O. rufa</i> (Apidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998
Cleridae <i>Trichodes alvearius</i> (Fabricius, 1792)		Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Fabian <i>et al.</i> , 2013
	<i>Trypoxylon figulus</i> (Crabronidae)	Coudrain <i>et al.</i> , 2013
<i>Trichodes apiarius</i> (Linnaeus, 1758)		Holzschuh <i>et al.</i> , 2010; Steckel, 2013
	<i>Megachile</i> (Apidae)	Steffan-Dewenter, 2002
	<i>Osmia rufa</i> (Apidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999
Dermestidae <i>Megatoma undata</i> (Linnaeus, 1758)		Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Sobek <i>et al.</i> , 2009; Holzschuh <i>et al.</i> , 2010; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013
	<i>Allodynerus</i> (Vespidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>Ancistrocerus gazella</i> (Vespidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>A. trifasciatus</i> (Vespidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999; Holzschuh <i>et al.</i> , 2009
	<i>Auplopus</i> (Pompilidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>A. carbonarius</i> (Pompilidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>Chelostoma</i> (Apidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>Crossocerus</i> (Crabronidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>Dipogon</i> (Pompilidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Holzschuh <i>et al.</i> , 2009
	<i>Hylaeus</i> (Apidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
<i>H. communis</i> , <i>Megachile</i> (Apidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003	

Rūšis	Šeimininkai	Šaltiniai
<i>Megatoma undata</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Nitela spinolae</i> (Crabronidae) <i>Osmia caerulescens</i> (Apidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>O. leaiana</i> (Apidae)	Gathmann, Tschardtke, 1999; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>O. rufa</i> (Apidae)	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>Passaloecus</i> (Crabronidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Holzschuh <i>et al.</i> , 2009
	<i>P. insignis</i> (Crabronidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>Pemphredon</i> (Crabronidae)	Gathmann, Tschardtke, 1999
	<i>Psenulus</i> (Crabronidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>Symmorphus gracilis</i> (Vespidae)	Holzschuh <i>et al.</i> , 2009
	<i>Spilomena troglodytes</i> (Crabronidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>Trypoxylon</i> (Crabronidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Holzschuh <i>et al.</i> , 2009
	<i>T. clavicerum</i> (Crabronidae)	Gathmann, Tschardtke, 1999; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>T. figulus</i> (Crabronidae)	Holzschuh <i>et al.</i> , 2009; Coudrain <i>et al.</i> , 2013
<i>Trogoderma glabrum</i> (Herbst, 1783)	<i>Trypoxylon figulus</i> (Crabronidae)	Coudrain <i>et al.</i> , 2013
Diptera Bombyliidae <i>Anthrax anthrax</i> (Schrank, 1781)		Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Holzschuh <i>et al.</i> , 2010; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013
	<i>Ancistrocerus nigricornis</i> (Vespidae)	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999
	<i>Chelostoma florissomme</i> (Apidae)	Gathmann, Tschardtke, 1999
	<i>Ch. rapunculi</i> (Apidae)	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998
	<i>Megachile alpicola</i> (Apidae)	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999
	<i>M. lapponica</i> (Apidae)	Gathmann, Tschardtke, 1999
	<i>M. versicolor</i> (Apidae)	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999
Drosophilidae <i>Cacoxenus indagator</i> Loew, 1858		Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Holzschuh <i>et al.</i> , 2010; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013
	<i>Osmia</i> (Apidae)	Steffan-Dewenter, 2002; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>O. leaiana</i> (Apidae)	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999
	<i>O. parietina</i> (Apidae)	Gathmann, Tschardtke, 1999
	<i>O. rufa</i> (Apidae)	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>O. uncinata</i> (Apidae)	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998
Hymenoptera Apidae <i>Coelioxys alata</i> Foerster, 1853		Sobek <i>et al.</i> , 2009

Rūšis	Šeiminkai	Šaltiniai
<i>Coelioxys inermis</i> (Kirby, 1802)		Sjödin, 2007; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013
	<i>Megachile alpicola</i> (Apidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>M. versicolor</i> (Apidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Coelioxys mandibularis</i> Nylander, 1848		Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013
	<i>Megachile alpicola</i> , <i>M. versicolor</i> (Apidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Stelis breviscula</i> Nylander, 1848		Fabian <i>et al.</i> , 2013
	<i>Chelostoma rapunculi</i> (Apidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>Heriades truncorum</i> (Apidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>Hoplitis leucomelana</i> (Apidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>Osmia caerulescens</i> (Apidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Stelis minuta</i> Lepelletier & Serville, 1825	<i>Chelostoma rapunculi</i> (Apidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>Heriades truncorum</i> , <i>Hoplitis leucomelana</i> (Apidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Stelis ornatula</i> (Klug, 1807)	<i>Heriades truncorum</i> , <i>Hoplitis leucomelana</i> (Apidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>Osmia parietina</i> (Apidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>O. uncinata</i> (Apidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998
<i>Stelis phaeoptera</i> (Kirby, 1802)	<i>Osmia leaiana</i> (Apidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999; Steckel, 2013
<i>Stelis punctulatissima</i> (Kirby, 1802)		Gathmann <i>et al.</i> , 1994
	<i>Pseudoanthidium lituratum</i> (Apidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
Chrysididae <i>Chrysis ambigua</i> Radoszkowski, 1891	<i>Syneuodynerus egregius</i> (Vespidae)	Martynova, Fateryga, 2015
<i>Chrysis angustula</i> Schenck, 1856	<i>Allodynerus</i> , <i>Ancistrocerus trifasciatus</i> (Vespidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>Symmorphus allobrogus</i> , <i>S. bifasciatus</i> (Vespidae)	Pärn <i>et al.</i> , 2015
<i>Chrysis brevitarsis</i> Thomson, 1870	<i>Ancistrocerus antilope</i> , <i>Discoelius dufourii</i> (Vespidae)	Martynova, Fateryga, 2015
<i>Chrysis corusca</i> Valkeila, 1971	<i>Allodynerus</i> (Vespidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>Symmorphus gracilis</i> (Vespidae)	Pärn <i>et al.</i> , 2015
<i>Chrysis equestris</i> Dahlbom, 1854	<i>Discoelius zonalis</i> (Vespidae)	Pärn <i>et al.</i> , 2015
<i>Chrysis fulgida</i> Linnaeus, 1761	<i>Allodynerus</i> (Vespidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>Ancistrocerus</i> (Vespidae)	Steffan-Dewenter, 2002
	<i>Symmorphus bifasciatus</i> (Vespidae)	Pärn <i>et al.</i> , 2015
	<i>S. crassicornis</i> (Vespidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Pärn <i>et al.</i> , 2015

Rūšis	Šeiminkai	Šaltiniai
<i>Chrysis fulgida</i> Linnaeus, 1761	<i>S. murarius</i> (Vespidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998
<i>Chrysis graelsii</i> Guérin-Meneville, 1842		Steckel, 2013
	<i>Euodynerus disconotatus</i> (Vespidae)	Martynova, Fateryga, 2015
	<i>E. notatus</i> (Vespidae)	Pärn <i>et al.</i> , 2015
<i>Chrysis ignita</i> (Linnaeus, 1758)		Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Holzschuh <i>et al.</i> , 2009, 2010; Sobek <i>et al.</i> , 2009; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Coudrain <i>et al.</i> , 2013; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013
	<i>Ancistrocerus</i> (Vespidae)	Steffan-Dewenter, 2002
	<i>A. antilope</i> (Vespidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>A. auctus</i> (Vespidae)	Martynova, Fateryga, 2015
	<i>A. gazella</i> (Vespidae)	Gathmann <i>et al.</i> , 1994; Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999; Holzschuh <i>et al.</i> , 2009
	<i>A. nigricornis</i> (Vespidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>A. parietinus</i> (Vespidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999; Holzschuh <i>et al.</i> , 2009
	<i>A. trifasciatus</i> (Vespidae)	Holzschuh <i>et al.</i> , 2009
	<i>Euodynerus disconotatus</i> (Vespidae)	Martynova, Fateryga, 2015
	<i>Symmorphus gracilis</i> (Vespidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999; Holzschuh <i>et al.</i> , 2009
<i>Chrysis impressa</i> Schenck, 1856	<i>Ancistrocerus parietinus</i> (Vespidae)	Martynova, Fateryga, 2015
<i>Chrysis indigotea</i> Dufour & Perris, 1840		Schüepp <i>et al.</i> , 2011
<i>Chrysis iris</i> Christ, 1791		Steckel, 2013
<i>Chrysis longula</i> Abeille de Perrin, 1879	<i>Allodynerus</i> (Vespidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>Euodynerus posticus</i> (Vespidae)	Martynova, fateryga, 2015
	<i>Symmorphus allobrogus</i> (Vespidae)	Pärn <i>et al.</i> , 2015
<i>Chrysis mediadentata</i> Linsenmaier, 1951		Schüepp <i>et al.</i> , 2011
<i>Chrysis mediata</i> Linsenmaier, 1951		Albrecht <i>et al.</i> , 2007
	<i>Symmorphus connexus</i> (Vespidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>S. crassicornis</i> (Vespidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>S. murarius</i> (Vespidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998
<i>Chrysis pseudobrevitarsis</i> Linsenmaier, 1951		Steckel, 2013
	<i>Ancistrocerus antilope</i> (Vespidae)	Martynova, Fateryga, 2015
	<i>Euodynerus notatus</i> (Vespidae)	Pärn <i>et al.</i> , 2015

Rūšis	Šeimininkai	Šaltiniai
<i>Chrysis schencki</i> Linsenmaier, 1968	<i>Allodynerus</i> , <i>Ancistrocerus</i> <i>trifasciatus</i> (Vespidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
<i>Chrysis sexdentata</i> Christ, 1791	<i>Euodynerus dantici</i> (Vespidae)	Martynova, Fateryga, 2015
<i>Chrysis solida</i> Haupt, 1956		Steckel, 2013
	<i>Allodynerus</i> (Vespidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>Ancistrocerus</i> <i>parietinus</i> (Vespidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>A. trifasciatus</i> (Vespidae) <i>Euodynerus notatus</i> (Vespidae)	Pärn <i>et al.</i> , 2015
<i>Chrysis terminata</i> Dahlbom, 1854	<i>Allodynerus</i> (Vespidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
<i>Chrysura austriaca</i> (Fabricius, 1804)	<i>Hoplitis adunca</i> (Apidae)	Gathmann, Tschardtke, 1999
<i>Chrysura hirsuta</i> (Gerstaecker, 1869)	<i>Osmia parietina</i> (Apidae)	Gathmann, Tschardtke, 1999
	<i>O. uncinata</i> (Apidae)	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998
<i>Chrysura radians</i> (Harris, 1776)		Steckel, 2013
<i>Omalus aeneus</i> (Fabricius, 1787)		Schüepf <i>et al.</i> , 2011; Steckel, 2013
	<i>Passaloecus</i> (Crabronidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>P. corniger</i> , <i>P. eremita</i> (Crabronidae) <i>P. turionum</i> , <i>Pemphredon lethifer</i> (Crabronidae)	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999
<i>Omalus biaccinctus</i> (Du Buysson, 1892)	<i>Passaloecus eremita</i> , <i>P. insignis</i> (Crabronidae)	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999
<i>Pseudomalus auratus</i> (Linnaeus, 1758)		Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Schüepf <i>et al.</i> , 2011; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013
	<i>Passaloecus</i> (Crabronidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>P. corniger</i> (Crabronidae)	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999; Holzschuh <i>et al.</i> , 2009
	<i>P. eremita</i> , <i>P. gracilis</i> , <i>Pemphredon lethifer</i> , <i>P. lugens</i> , <i>Psenulus concolor</i> (Crabronidae)	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999
<i>Pseudomalus pusillus</i> (Fabricius, 1804)	<i>Passaloecus eremita</i> , <i>P. insignis</i> (Crabronidae)	Schüepf <i>et al.</i> , 2011
		Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999
<i>Pseudomalus violaceus</i> (Scopoli, 1763)	<i>Passaloecus eremita</i> (Crabronidae)	Tschardtke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tschardtke, 1999
<i>Trichrysis cyanea</i> (Linnaeus, 1758)		Tormos <i>et al.</i> , 2005; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Holzschuh <i>et al.</i> , 2010; Schüepf <i>et al.</i> , 2011; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013

Rūšis	Šeimininkai	Šaltiniai
<i>Trichrysis cyanea</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Auplopus carbonarius</i> (Pompilidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	<i>Trypoxylon</i> (Crabronidae)	Gathmann <i>et al.</i> , 1994; Steffan-Dewenter, 2002; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>T. clavicerum</i> (Crabronidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>T. figulus</i> (Crabronidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999; Holzschuh <i>et al.</i> , 2009; Coudrain <i>et al.</i> , 2013; Pärn <i>et al.</i> , 2015
	<i>T. medium</i> (Crabronidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>T. minus</i> (Crabronidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
Encyrtidae <i>Coelopencyrtus arenarius</i> (Erdos, 1957)	<i>Heriades crenulatus</i> (Apidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>Hylaeus</i> (Apidae)	Steffan-Dewenter, 2002; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>H. communis</i> (Apidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann; Tscharntke, 1999; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
Eulophidae <i>Chaenotetrastichus semiflavus</i> (Girault, 1917)		Schüepp <i>et al.</i> , 2011
<i>Kocourekia debilis</i> (Ratzenburg, 1852)		Schüepp <i>et al.</i> , 2011
<i>Melittobia acasta</i> (Walker, 1839)		Gathmann, Tscharntke, 1999; Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Sobek <i>et al.</i> , 2009; Holzschuh <i>et al.</i> , 2010; Schüepp <i>et al.</i> , 2011; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013
	<i>Agenioideus cinctellus</i> (Pompilidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998
	<i>Allodynerus</i> (Vespidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>Ancistrocerus</i> (Vespidae)	Steffan-Dewenter, 2002
	<i>A. antilope</i> (Vespidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998
	<i>A. gazella</i> (Vespidae)	Gathmann <i>et al.</i> , 1994; Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Holzschuh <i>et al.</i> , 2009
	<i>A. nigricornis</i> (Vespidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>A. parietinus</i> , <i>A. trifasciatus</i> (Vespidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998
	<i>Auplopus carbonarius</i> (Pompilidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Holzschuh <i>et al.</i> , 2009
	<i>Chelostoma florissomme</i> (Apidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>Ch. rapunculi</i> (Apidae), <i>Dipogon</i> (Pompilidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>D. bifasciatus</i> , <i>D. variegatus</i> (Pompilidae), <i>Discoelius zonalis</i> (Vespidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998
	<i>Heriades</i> (Apidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>H. crenulatus</i> , <i>H. truncorum</i> (Apidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998
	<i>Megachile</i> (Apidae)	Steffan-Dewenter, 2002; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>M. alpicola</i> (Apidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998

Rūšis	Šeimininkai	Šaltiniai
<i>Melittobia acasta</i> (Walker, 1839)	<i>M. centuncularis</i> (Apidae)	Nørgaard, Skou, 1972
	<i>M. lapponica</i> (Apidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998
	<i>M. rotundata</i> (Apidae)	Nørgaard, Skou, 1972
	<i>M. versicolor</i> , <i>Osmia caerulescens</i> , <i>O. leaiana</i> , <i>O. rufa</i> (Apidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998
	<i>Passaloecus</i> (Crabronidae)	Holzschuh <i>et al.</i> , 2009
	<i>P. corniger</i> , <i>P. eremita</i> , <i>P. insignis</i> (Crabronidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998
	<i>Pseudoanthidium</i> <i>lituratum</i> (Apidae)	
	<i>Symmorphus gracilis</i> (Vespidae)	Holzschuh <i>et al.</i> , 2009
	<i>Spilomena troglodytes</i> (Crabronidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>Trypoxylon</i> (Crabronidae)	Gathmann <i>et al.</i> , 1994; Steffan-Dewenter, 2002; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>T. figulus</i> (Crabronidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Coudrain <i>et al.</i> , 2013
<i>T. medium</i> , <i>T. minus</i> (Crabronidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998	
Eurytomidae <i>Eurytoma nodularis</i> Boheman, 1836	<i>Trypoxylon figulus</i> (Crabronidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999
Gasteruptiidae <i>Gasteruption</i> <i>assectator</i> (Linnaeus, 1758)		Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Holzschuh <i>et al.</i> , 2009; Sobek <i>et al.</i> , 2009; Coudrain <i>et al.</i> , 2013; Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013
	<i>Hylaeus</i> (Apidae)	Steffan-Dewenter, 2002; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>H. communis</i> (Apidae)	Gathmann <i>et al.</i> , 1994; Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999; Steffan- Dewenter, Leschke, 2003
	<i>H. confusus</i> (Apidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Heriades truncorum</i> (Apidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999	
<i>Gasteruption</i> <i>jaculator</i> (Linnaeus, 1758)		Steckel, 2013
Ichneumonidae <i>Dusona juvenilis</i> (Forster, 1868)		Steckel, 2013
<i>Ephialtes brevis</i> Morley, 1914	<i>Chelostoma florissomme</i> (Apidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>Ch. rapunculi</i> (Apidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998
	<i>Megachile</i> , <i>Osmia</i> (Apidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Ephialtes</i> <i>manifestator</i> (Linnaeus, 1758)		Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Holzschuh <i>et al.</i> , 2009; Schüepf <i>et al.</i> , 2011; Steckel, 2013
	<i>Allodynerus</i> (Vespidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>Ancistrocerus</i> (Vespidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>A. gazella</i> (Vespidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003

Rūšis	Šeiminkai	Šaltiniai
<i>Ephialtes manifestator</i> (Linneus, 1758)	<i>A. nigricornis</i> (Vespidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>A. trifasciatus</i> (Vespidae) <i>Chelostoma</i> (Apidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>Ch. florissomme</i> (Apidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>Heriades</i> (Apidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>Megachile</i> (Apidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>M. alpicola</i> , <i>Osmia rufa</i> (Apidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>Trypoxylon</i> (Crabronidae)	Steffan-Dewenter, 2002; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>T. clavicorum</i> (Crabronidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>T. figulus</i> (Crabronidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003; Coudrain <i>et al.</i> , 2013
<i>Ephialtes spatulatus</i> (Townes, 1960)	<i>Symmorphus bifasciatus</i> (Vespidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>Trypoxylon clavicorum</i> (Crabronidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>T. figulus</i> (Crabronidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Ephialtes zirnitsi</i> Ozols, 1962		Steckel, 2013
<i>Lochetica westoni</i> (Bridgman, 1880)	<i>Passaloecus insignis</i> (Crabronidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
<i>Nematopodius debilis</i> (Ratzeburg, 1852)	<i>Trypoxylon</i> (Crabronidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
<i>Nematopodius formosus</i> Gravenhorst, 1829	<i>Trypoxylon</i> (Crabronidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>T. clavicorum</i> (Crabronidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Perithous scurra</i> (Panzer, 1804)		Steckel, 2013
<i>Perithous septemcinctorius</i> (Thunberg, 1824)		Holzschuh <i>et al.</i> , 2009
	<i>Psenulus fuscipennis</i> , <i>P. pallipes</i> (Crabronidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Poemenia brachyura</i> Holmgren, 1860	<i>Passaloecus corniger</i> , <i>P. eremita</i> , <i>P. insignis</i> (Crabronidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Poemenia collaris</i> (Haupt, 1917)		Steckel, 2013
	<i>Heriades truncorum</i> (Apidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>Passaloecus</i> , <i>P. corniger</i> , <i>P. eremita</i> (Crabronidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>P. insignis</i> (Crabronidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>P. monilicornis</i> (Crabronidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999

Rūšis	Šeimininkai	Šaltiniai
<i>Poemenia hectica</i> (Gravenhorst, 1829)	<i>Passaloecus corniger</i> , <i>P. eremita</i> (Crabronidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>P. insignis</i> (Crabronidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
<i>Poemenia notata</i> Halmgren, 1859		Steckel, 2013
	<i>Passaloecus corniger</i> , <i>P. eremita</i> , <i>P. turionum</i> (Crabronidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Stenarella domator</i> (Poda, 1761)		Schüepp <i>et al.</i> , 2011
	<i>Trypoxylon</i> (Crabronidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
<i>Thrybius brevispina</i> (Thomson, 1896)	<i>Trypoxylon figulus</i> (Crabronidae)	Coudrain <i>et al.</i> , 2013
Sapygidae <i>Monosapyga clavicornis</i> (Linnaeus, 1758)		Albrecht <i>et al.</i> , 2007; Schüepp <i>et al.</i> , 2011
	<i>Chelostoma</i> (Apidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>Ch. florissomme</i> (Apidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999; Münster-Swendsen, Calabuig, 2000; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
	<i>Ch. rapunculi</i> (Apidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998
	<i>Osmia caerulescens</i> , <i>O. fulviventris</i> , <i>O. rufa</i> , <i>O. uncinata</i> (Apidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Sapyga quinquepunctata</i> (Fabricius, 1781)		Fabian <i>et al.</i> , 2013; Steckel, 2013
	<i>Osmia caerulescens</i> , <i>O. gallarum</i> , <i>O. leaiana</i> (Apidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
<i>Sapyga similis</i> (Fabricius, 1793)	<i>Osmia parietina</i> (Apidae)	Gathmann, Tscharntke, 1999
	<i>O. uncinata</i> (Apidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998
<i>Sapygina decemguttata</i> (Linnaeus, 1758)		Fabian <i>et al.</i> , 2013
	<i>Heriades truncorum</i> (Apidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999
Torymidae		
<i>Monodontomerus aeneus</i> (Fonscolombe, 1832)		Holzschuh <i>et al.</i> , 2010; Fabian <i>et al.</i> , 2013
<i>Monodontomerus obscurus</i> Westwood, 1833	<i>Osmia rufa</i> (Apidae)	Tscharntke <i>et al.</i> , 1998; Gathmann, Tscharntke, 1999; Steffan-Dewenter, Leschke, 2003
Chelicerata, Arachnida Micrura, Acari		Holzschuh <i>et al.</i> , 2010; Fabian <i>et al.</i> , 2013
	<i>Allodynerus</i> ,	
	<i>Ancistrocerus antilope</i> (Vespidae), <i>Osmia rufa</i> (Apidae)	Steffan-Dewenter, Leschke, 2003

3 priedas. Tyrimo medžiagos rinkimo vietovės, jų koordinatės bei lizdaviečių-gaudyklių skaičius jose. Vietovės, kuriose medžiaga rinkta doktorantūros metu (2012–2015 m.), pažymėtos X.

Šalis, rajonas / savivaldybė	Vietovė	Koordinatės	Lizdaviečių skaičius	2012–2015 m.
LT, Alytaus r.	Daugų miškas	54°21'42"N 24°17'07"E	5	
LT, Alytaus r.	Einorų miškas	54°18'00"N 24°06'00"E	34	X
LT, Alytaus r.	Gerkiškės	54°30'41"N 24°10'52"E	5	
LT, Alytaus r.	Karvelninkai	54°29'45"N 24°07'59"E	4	
LT, Alytaus r.	Punios šilas	54°32'16"N 24°05'25"E	77	X
LT, Alytaus r.	Raubonys	54°28'58"N 24°13'29"E	3	
LT, Alytaus r.	Takniškiai	54°24'23"N 24°06'50"E	5	
LT, Alytaus r.	Trakelio miškas	54°25'11"N 23°43'41"E	6	
LT, Alytaus r.	Vidzgiris	54°22'55"N 24°00'47"E	4	
LT, Anykščių r.	Gintviliškis	55°26'54"N 25°16'54"E	5	
LT, Anykščių r.	Šimonių giria	55°42'00"N 25°15'00"E	13	
LT, Anykščių r.	Želtiškių miškas	55°23'38"N 25°16'20"E	109	X
LT, Birštono sav.	Vėžiongirė	54°32'26"N 24°09'14"E	9	
LT, Ignalinos r.	Ažvinčių giria	55°26'52"N 26°04'16"E	4	
LT, Ignalinos r.	Daniūnai	55°19'03"N 26°18'21"E	5	
LT, Ignalinos r.	Ginučiai	55°22'16"N 26°00'03"E	5	
LT, Joniškio r.	Bargavonės miškas	56°06'57"N 23°36'22"E	4	X
LT, Joniškio r.	Gasčiūnai	56°08'45"N 23°37'30"E	12	X
LT, Joniškio r.	Vilkiausių miškas	56°11'00"N 23°33'00"E	10	X
LT, Jurbarko r.	Išdagai	55°03'54"N 22°25'00"E	13	
LT, Jurbarko r.	Šilinė	55°05'22"N 22°56'58"E	5	
LT, Jurbarko r.	Viešvilė	55°05'30"N 22°24'40"E	9	
LT, Kaišiadorių r.	Pravieniškių miškas	54°54'30"N 24°16'45"E	36	X
LT, Kalvarijos sav.	Vicentiškiai	54°23'29"N 23°18'46"E	7	X
LT, Kauno r.	Girionys	54°51'15"N 24°04'28"E	4	
LT, Lazdijų sav.	Avižieniai	54°11'13"N 23°43'32"E	4	
LT, Lazdijų sav.	Babrų miškas	54°08'47"N 23°42'05"E	5	
LT, Lazdijų sav.	Giraitėliai	54°15'01"N 23°34'41"E	4	
LT, Lazdijų sav.	Kalniškės miškas	54°19'24"N 23°34'11"E	8	X
LT, Lazdijų sav.	Kasteletišké	54°16'05"N 23°30'22"E	4	
LT, Lazdijų sav.	Naujasodis	54°10'35"N 23°41'12"E	5	
LT, Lazdijų sav.	Puodžiai	54°15'50"N 23°27'04"E	5	
LT, Lazdijų sav.	Ročkiai	54°12'04"N 23°45'00"E	10	
LT, Lazdijų sav.	Trakas	54°13'50"N 23°45'30"E	14	
LT, Lazdijų sav.	Trakiškės miškas	54°17'08"N 23°25'13"E	5	
LT, Lazdijų sav.	Žemaitkiemis	54°14'55"N 23°26'55"E	5	
LT, Marijampolės r.	Armoniškiai	54°26'12"N 23°21'55"E	8	
LT, Marijampolės r.	Buktos miškas	54°25'45"N 23°27'30"E	49	X
LT, Marijampolės r.	Rudžių miškelis	54°35'10"N 23°16'30"E	9	X
LT, Marijampolės r.	Šunskų miškas	54°36'30"N 23°19'30"E	45	X
LT, Marijampolės r.	Užkirčiai	54°32'36"N 23°14'12"E	5	X
LT, Marijampolės r.	Valavičių miškas	54°30'28"N 23°10'58"E	5	X
LT, Molėtų r.	Alantos miškas	55°19'23"N 25°22'33"E	5	
LT, Molėtų r.	Ambraziškiai	55°08'28"N 25°18'06"E	8	
LT, Molėtų r.	Kartuvėlė	55°05'58"N 25°21'23"E	13	
LT, Molėtų r.	Kazokai	55°07'55"N 25°23'15"E	18	
LT, Molėtų r.	Kazokų miškas	55°07'55"N 25°23'15"E	33	X
LT, Molėtų r.	MokyLIAI	55°20'48"N 25°27'07"E	4	
LT, Molėtų r.	Piešiškių miškas	55°19'32"N 25°24'46"E	5	
LT, Molėtų r.	Račiškių miškelis	55°08'02"N 25°16'15"E	34	
LT, Molėtų r.	Skudutiškis	55°22'47"N 25°26'32"E	4	
LT, Molėtų r.	Smailiai	55°05'30"N 25°21'50"E	13	
LT, Molėtų r.	Vilkaraisčiai	55°08'10"N 25°21'00"E	12	
LT, Molėtų r.	Vilkiškės	55°11'10"N 25°25'30"E	4	
LT, Neringos sav.	Juodkrantė	55°31'06"N 21°06'32"E	5	
LT, Pakruojo r.	Klusiškių miškas	56°03'40"N 23°42'00"E	38	X
LT, Plungės r.	Liepija	56°01'59"N 21°47'10"E	8	

Šalis, rajonas / savivaldybė	Vietovė	Koordinatės	Lizdavičių skaičius	2012–2015 m.
LT, Plungės r.	Liepkalnio miškas	56°01'20"N 21°56'00"E	5	
LT, Plungės r.	Plateliai	56°01'00"N 21°51'00"E	7	
LT, Plungės r.	Plokštinės miškas	56°00'56"N 21°53'10"E	3	
LT, Prienų r.	Balbieriškio miškas	54°31'01"N 23°49'41"E	5	
LT, Radviliškio r.	Varnionių miškas	55°43'00"N 23°31'00"E	36	X
LT, Rokiškio r.	Naujasodė	55°46'27"N 25°21'56"E	4	
LT, Šakių r.	Baltiškių miškas	54°59'19"N 23°00'53"E	2	X
LT, Šakių r.	Katiliai	54°52'00"N 23°07'17"E	4	X
LT, Šakių r.	Lepšiai	54°54'00"N 23°08'00"E	17	X
LT, Šakių r.	Pakorbūdžiai	54°54'10"N 23°02'10"E	4	X
LT, Šakių r.	Zyplių miškas	54°55'30"N 23°12'00"E	7	X
LT, Šalčininkų r.	Pagaujėnai	54°10'20"N 25°42'02"E	3	
LT, Šalčininkų r.	Stakai	54°16'52"N 25°32'52"E	4	
LT, Šalčininkų r.	Stakų miškas	54°18'16"N 25°32'43"E	3	
LT, Širvintų r.	Draučių miškas	54°52'42"N 24°57'30"E	4	
LT, Švenčionių r.	Januliškis	55°10'03"N 25°49'37"E	3	
LT, Švenčionių r.	Labanoro giria	55°07'30"N 25°47'30"E	33	X
LT, Tauragės r.	Eičiai	55°10'37"N 22°28'00"E	7	
LT, Trakų r.	Naujienos	54°24'55"N 24°51'15"E	15	X
LT, Trakų r.	Rūdiškių miškas	54°28'00"N 24°57'00"E	29	X
LT, Varėnos r.	Bingeliai	54°08'49"N 24°13'56"E	4	
LT, Varėnos r.	Čepkeliai	53°56'14"N 24°29'21"E	8	
LT, Varėnos r.	Dargužiai	54°23'40"N 24°50'50"E	25	X
LT, Varėnos r.	Katra	53°58'50"N 24°32'48"E	7	
LT, Varėnos r.	Krokšlys	54°01'35"N 24°35'47"E	5	
LT, Varėnos r.	Kucakiemis	54°15'08"N 24°22'23"E	4	
LT, Varėnos r.	Musteika	53°56'00"N 24°25'00"E	11	
LT, Varėnos r.	Perlojos miškas	54°13'24"N 24°22'58"E	4	
LT, Varėnos r.	Pogarenda	53°56'14"N 24°29'21"E	8	
LT, Varėnos r.	Pogarendos miškas	53°56'14"N 24°29'21"E	38	
LT, Varėnos r.	Puvočių miškas	54°06'50"N 24°18'20"E	131	X
LT, Varėnos r.	Trasninkas	54°06'30"N 24°16'20"E	3	
LT, Vilkaviškio r.	Bartninkai	54°30'42"N 22°59'47"E	5	
LT, Vilkaviškio r.	Budavonės miškas	54°32'25"N 23°02'43"E	5	X
LT, Vilkaviškio r.	Būdviečiai	54°32'30"N 22°54'02"E	13	
LT, Vilkaviškio r.	Drausgiris	54°28'43"N 22°46'30"E	5	
LT, Vilkaviškio r.	Karklupėnai	54°34'13"N 22°49'24"E	4	
LT, Vilkaviškio r.	Lakštučiai	54°35'04"N 23°02'34"E	5	X
LT, Vilkaviškio r.	Mockabūdžiai	54°33'37"N 23°04'27"E	7	X
LT, Vilkaviškio r.	Padvarių miškas	54°34'20"N 22°53'13"E	5	
LT, Vilkaviškio r.	Pajevonys	54°32'49"N 22°51'06"E	12	
LT, Vilkaviškio r.	Uosijos miškas	54°37'40"N 22°59'40"E	8	X
LT, Vilkaviškio r.	Virbalgis	54°36'18"N 22°47'30"E	5	
LT, Vilniaus r.	Arliškės	54°58'20"N 25°21'25"E	11	
LT, Vilniaus r.	Bradeliškės	54°49'55"N 24°56'57"E	6	
LT, Vilniaus r.	Dūkštų ąžuolai	54°50'21"N 24°57'47"E	41	
LT, Vilniaus r.	Dūkštų ąžuolynas	54°50'21"N 24°57'47"E	44	
LT, Vilniaus r.	Dūkštų miškas	54°48'30"N 25°00'05"E	10	
LT, Vilniaus r.	Guobų miškas	54°36'05"N 25°05'00"E	5	
LT, Vilniaus r.	Karmazinai	54°49'08"N 24°55'58"E	4	
LT, Vilniaus r.	Kiemelių miškelis	54°51'30"N 25°01'00"E	34	
LT, Vilniaus r.	Moliūnai	54°50'21"N 24°57'47"E	3	
LT, Vilniaus r.	Naujieji Verkiai	54°45'14"N 25°19'15"E	5	
LT, Vilniaus r.	Padubavas	54°57'35"N 25°35'20"E	14	
LT, Vilniaus r.	Pietuškiei	54°50'29"N 25°00'00"E	5	
LT, Vilniaus r.	Rusėnai	54°49'55"N 24°57'50"E	20	
LT, Vilniaus r.	Saugūniškės	54°51'05"N 25°01'40"E	17	
LT, Vilniaus r.	Trakų Vokė	54°37'52"N 25°07'06"E	3	
PL, Podlaskie	Augustow	53°55'24"N 23°08'59"E	4	
PL, Podlaskie	Białowieża	52°43'00"N 23°51'00"E	49	

4 priedas. Į filogenetinę rekonstrukciją įtrauktų auksavapsvių *Chrysis ignita* komplekso individų sąrašas, pagal V. Soon *et al.*, 2014 nustatyti *COI-5'* haplotipai, rinkimo vietovės, identifikaciniai numeriai bei GenBank duomenų bazėje įdėtų sekų kodai. Naujai aptikti haplotipai pavadinti pagal artimiausius jiems haplotipus, prie raidės ir skaičiaus derinio pridodant „a“, „b“ ir kt. *tRNR-ile-tRNR-arg* seką sudaro izoleucino tRNR, cisteino tRNR, tirozino tRNR, *COI*, *CO2*, lizino tRNR, asparto rūgšties tRNR, *ATP8*, *ATP6*, *CO3*, glicino tRNR, *ND3*, alanino tRNR ir arginino tRNR sekos. Individai, kurių identifikacinis numeris pažymėtas *, saugomi Gamtos istorijos muziejuje (Tartu, Estija). *Ch. horridula* ir *Ch. parietis* individai, kurių identifikaciniai numeriai pažymėti **, bus išsiųsti į Liucerno Gamtos muziejų (Liucernas, Šveicarija). Likę individai saugomi Gamtos tyrimų centro ir Vilniaus universiteto (Vilnius, Lietuva) kolekcijose.

Rūšis	Haplotipas	Šalis, vietovė	Koordinatės	Identifikacinis nr.	<i>COI</i>	<i>CytB</i>	<i>tRNR-ile-arg</i>	<i>18S-ITS1</i>	<i>5,8S-ITS2</i>	<i>28S</i>
<i>Ch. angustula</i>	H1	LT, Varnupys	55°23'38"N 25°16'20"E	TNHLT12-305-1	KU887712					
<i>Ch. angustula</i>	H2	LT, Valavičiai	54°30'28"N 23°10'58"E	TNHLT13-49-2			KU854913			
<i>Ch. angustula</i>	H2a	LT, Padubavas	54°57'35"N 25°35'20"E	TNHLT11-500-2	KU887714					
<i>Ch. angustula</i>	H2b	LT, Skudutiškis	55°22'47"N 25°26'32"E	TNHLT11-884-5	KU887708					
<i>Ch. angustula</i>	H4	LT, Varnupys	55°23'38"N 25°16'20"E	TNHLT09-641-1	KU887707					
<i>Ch. angustula</i>	H4a	LT, Gasčiūnai	56°08'45"N 23°37'30"E	TNHLT13-725-2			KU854914			
<i>Ch. angustula</i>	H4b	LT, Klusiškiai	56°03'40"N 23°42'00"E	TNHLT13-647-2			KU854915			
<i>Ch. angustula</i>	H5	LT, Butos miškas	54°26'10"N 23°28'05"E	TNHLT09-976-11	KJ398858					
<i>Ch. angustula</i>	H6	LT, Taraldžiai	55°46'11"N 25°21'49"E	ZN2010-08-02	KJ398854					
<i>Ch. angustula</i>	H6a	LT, Padubavas	54°57'35"N 25°35'20"E	TNHLT11-500-7	KU887709					
<i>Ch. angustula</i>	H7	LT, Varnupys	55°23'38"N 25°16'20"E	TNHLT09-731-2	KJ398861					
<i>Ch. angustula</i>	H9	LT, Naujienos	54°24'55"N 24°51'15"E	TNHLT13-271-2		KU854882	KU854916	KU887669	KU887693	
<i>Ch. angustula</i>	H9a	LT, Ročkiai	54°12'04"N 23°45'00"E	TNHLT11-709-4	KU887710					
<i>Ch. angustula</i>	H9b	LT, Varnupys	55°23'38"N 25°16'20"E	TNHLT01-95-4	KU887711					
<i>Ch. angustula</i>	H10	LT, Dūkštų ažuolynas	54°50'31"N 24°57'48"E	TNHLT09-1129-2	KJ398857					
<i>Ch. angustula</i>	H11	LT, Trako miškas	54°13'44"N 23°45'28"E	TNHLT10-1066-3	KJ398859					
<i>Ch. angustula</i>	H11a	LT, Varnupys	55°23'38"N 25°16'20"E	TNHLT06-491-2	KU887713					
<i>Ch. angustula</i>	H19	LT, Varnupys	55°23'39"N 25°16'19"E	TNHLT07-2256-1	KJ398860					
<i>Ch. angustula</i>	H20	LT, Arliškės	54°58'21"N 25°21'03"E	TNHLT08-558-1	KJ398852					
<i>Ch. brevitarsis</i>	H25a	LT, Puvočiai	54°06'50"N 24°18'20"E	TNHLT14-28-3			KU854911	KU887660	KU887686	
<i>Ch. corusca</i>	H28	AT, Reichraming	47°52'46"N 14°30'39"E	TNHLT07-882-1	KJ398883		KU854923	KU887659	KU887692	
<i>Ch. fulgida</i>	H34	LT, Valavičiai	54°30'28"N 23°10'58"E	TNHLT13-89-4		KU854884	KU854924	KU887670		
<i>Ch. horridula</i>	H153	SK, Kopáčsky ostrov	48°05'45"N 17°09'40"E	VS172	KJ398923					
<i>Ch. horridula</i>	H153a	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2012-06-30-2	KU887727					
<i>Ch. horridula</i>	H153a	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2014-07-14-3	KU887732					
<i>Ch. horridula</i>	H154	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2011-08-15-2**	KU887715					
<i>Ch. horridula</i>	H154	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2011-06-11	KU887718					
<i>Ch. horridula</i>	H154	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2011-06-24-1	KJ398886	KU854880	KU854912	KU887664		KU887695
<i>Ch. horridula</i>	H154	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2010-06-12-1	KJ398880					
<i>Ch. horridula</i>	H154	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2012-05-26-1	KU887721					
<i>Ch. horridula</i>	H154	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2012-05-26-2	KU887722					

Rūšis	Haplotipas	Šalis, vietovė	Koordinatės	Identifikacinis nr.	COI	CytB	tRNR-ile-arg	18S-ITS1	5,8S-ITS2	28S
<i>Ch. horridula</i>	H154	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2012-06-30-1	KU887725					
<i>Ch. horridula</i>	H154	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2012-06-30-3	KU887726					
<i>Ch. horridula</i>	H154	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2014-07-14-1	KU887730					
<i>Ch. horridula</i>	H154	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2014-07-14-2	KU887731					
<i>Ch. horridula</i>	H154	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2014-07-22-1	KU887734					
<i>Ch. horridula</i>	H154	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2014-07-22-3	KU887733					
<i>Ch. horridula</i>	H155	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2011-08-15-1	KU887716					
<i>Ch. horridula</i>	H155	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2010-07-17	KJ398881					
<i>Ch. horridula</i>	H155	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2012-06-10-1	KU887723					
<i>Ch. horridula</i>	H155	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2012-06-10-2	KU887724					
<i>Ch. horridula</i>	H155	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2014-06-07-2	KU887728					
<i>Ch. horridula</i>	H155	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2014-07-22-2	KU887735					
<i>Ch. horridula</i>	H155a	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2011-08-15-3	KU887717					
<i>Ch. horridula</i>	H155a	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2011-08-03-1	KU887719					
<i>Ch. horridula</i>	H155a	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2011-08-03-2	KU887720					
<i>Ch. horridula</i>	H155a	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2014-06-07-1	KU887729					
<i>Ch. horridula</i>	H156	BG, SW Parill	41°25'58"N 23°40'39"E	CCDB-05795-G12	CRABR559-10					
<i>Ch. ignita</i>	H47a	LT, Visoriai	54°45'11"N 25°15'47"E	AB2010-05-23	KJ398878		KU854885			
<i>Ch. ignita</i>	H47b	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2011-06-24-2	KJ398887	KU854874	KU854886	KU887657	KU887685	KU887696
<i>Ch. impressa</i>	H49	LT, Puvočiai	54°06'57"N 24°18'21"E	TNHLT09-334-1	KJ398884	KU854875	KU854887	KU887663		
<i>Ch. leptomandibularis</i>	H58	LT, Kaunas	54°54'15"N 23°54'14"E	TNHLT13-306-2			KU854894			
<i>Ch. leptomandibularis</i>	H59	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2010-07-13-1	KJ398894		KU854895	KU887658	KU887688	KU887702
<i>Ch. leptomandibularis</i>	H60	LT, Kaunas	54°54'15"N 23°54'14"E	TNHLT10-1102-6	KJ398846					
<i>Ch. longula</i>	H62	LT, Puvočiai	54°06'34"N 24°18'50"E	TNHLT11-1243-1	KJ398842					
<i>Ch. longula</i>	H63	LT, Varnupys	54°23'38"N 25°16'20"E	TNHLT09-720-2	KJ398840					
<i>Ch. longula</i>	H64	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	TNHLT13-454-1			KU854917			
<i>Ch. longula</i>	H64a	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	TNHLT13-394-1			KU854918			
<i>Ch. longula</i>	H66	LT, Bilšiai	55°08'01"N 25°16'16"E	TNHLT10-73-1	KJ398889	KU854883	KU854919	KU887671	KU887694	KU887706
<i>Ch. longula</i>	H67	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	TNHLT11-817-1	KJ398847					
<i>Ch. longula</i>	H68	LT, Bilšiai	55°08'01"N 25°16'16"E	TNHLT10-15-2	KJ398888		KU854920			
<i>Ch. longula</i>	H69	LT, Kiemeliai	54°51'08"N 25°00'17"E	TNHLT08-1339-2	KJ398892					
<i>Ch. longula</i>	H70	LT, Bilšiai	55°08'01"N 25°16'16"E	TNHLT08-1245-1	KJ398893					
<i>Ch. longula</i>	H72	LT, Puvočiai	54°04'55"N 24°19'25"E	TNHLT09-203-4	KJ398841					
<i>Ch. longula</i>	H73	LT, Škėvonys	54°36'17"N 24°00'09"E	TNHLT11-1152-1	KJ398843					
<i>Ch. mediata</i>	H75a	LT, Škėvonys	54°36'17"N 24°00'09"E	SO2010-06-29	KJ398896		KU854905	KU887680		
<i>Ch. mediata</i>	H75b	LT, Škėvonys	54°36'17"N 24°00'09"E	EB2011-06-10			KU854906	KU887667		
<i>Ch. mediata</i>	H75c	LT, Ūdininkai	54°13'09"N 23°24'13"E	EB2013-07-04			KU854907	KU887681		
<i>Ch. mediata</i>	H75d	LT, Ūdininkai	54°13'09"N 23°24'13"E	EB2014-05-27-1			KU854908	KU887683		

Rūšis	Haplotipas	Šalis, vietovė	Koordinatės	Identifikacinis nr.	COI	CytB	tRNR-ile-arg	18S-ITS1	5,8S-ITS2	28S
<i>Ch. mediata</i>	H75e	LT, Ūdininkai	54°13'09"N 23°24'13"E	EB2014-05-27-2			KU854909	KU887682		
<i>Ch. parietis</i>	H146	LT, Visoriai	54°45'11"N 25°15'47"E	TNHLT10-7-0**	KJ398882		KU854893	KU887661	KU887687	
<i>Ch. parietis</i>	H147	BY, Giry	54°45'11"N 25°15'47"E	SO2011-08-03-3	KU887736					
<i>Ch. pseudobrevitarsis</i>	H78	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2011-08-15-19	KJ398900	KU854881	KU854910	KU887665		KU887701
<i>Ch. schencki</i>	H103a	LT, Musteika	53°59'22"N 24°25'51"E	TNHLT07-2522-1	KJ398839		KU854890	KU887666	KU887689	KU887697
<i>Ch. schencki</i>	H103b	LT, Puvočiai	54°06'50"N 24°18'20"E	TNHLT11-1236-1			KU854891			
<i>Ch. schencki</i>	H104	LT, Puvočiai	54°06'32"N 24°18'37"E	TNHLT09-542-2	KJ398905					
<i>Ch. schencki</i>	H105	LT, Bagdononys	54°37'37"N 24°42'32"E	SO2012-06-24	KJ398908					
<i>Ch. schencki</i>	H108	LT, Kasteletišké	54°16'05"N 23°30'22"E	TNHLT10-427-1			KU854892	KU887673		KU887698
<i>Ch. solida</i>	H111	LT, Kiemeliai	54°51'30"N 25°01'00"E	TNHLT10-918-2	KJ398914					
<i>Ch. solida</i>	H111a	LT, Saugūniškės	54°51'05"N 25°01'40"E	TNHLT09-1164-5	KU887737					
<i>Ch. solida</i>	H112	LT, Babrai	54°08'47"N 23°42'05"E	TNHLT11-1098-2	KJ398919					KU887704
<i>Ch. solida</i>	H113	LT, Perloja	54°13'24"N 24°22'58"E	TNHLT10-1093-1	KJ398913		KU854896	KU887678		
<i>Ch. solida</i>	H114	LT, Dūkštų ažuolynas	54°50'00"N 24°57'50"E	TNHLT08-856-1	KJ398904					
<i>Ch. solida</i>	H115	LT, Bilšiai	55°08'02"N 25°16'15"E	TNHLT10-668-2	KJ398909					
<i>Ch. solida</i>	H116	LT, Varnupys	55°23'38"N 25°16'20"E	TNHLT07-398-1			KU854897	KU887672	KU887691	
<i>Ch. solida</i>	H117	LT, Bilšiai	55°08'02"N 25°16'15"E	TNHLT10-668-1	KJ398915					
<i>Ch. solida</i>	H118	LT, Kiemeliai	54°51'30"N 25°01'00"E	TNHLT10-637-2			KU854899	KU887677		
<i>Ch. solida</i>	H120	LT, Krempliai	54°45'38"N 25°20'32"E	TNHLT09-706-2			KU854900			
<i>Ch. solida</i>	H120a	LT, Dargužiai	54°23'40"N 24°50'50"E	TNHLT13-360-1			KU854901	KU887679		
<i>Ch. solida</i>	H120b	LT, Naujienos	54°24'55"N 24°51'15"E	TNHLT13-217-3			KU854898	KU887662	KU887690	KU887703
<i>Ch. solida</i>	H120c	LT, Varnupys	55°23'38"N 25°16'20"E	TNHLT07-2307-3	KU887738					
<i>Ch. solida</i>	H121	LT, Bilšiai	55°08'02"N 25°16'15"E	TNHLT10-676-4	KJ398912					
<i>Ch. solida</i>	H122	LT, Varnupys	55°23'38"N 25°16'20"E	TNHLT10-558-1			KU854902	KU887676		
<i>Ch. solida</i>	H124	LT, Gerkiškės	54°30'41"N 24°10'52"E	TNHLT09-535-1	KU887739	KU854877				
<i>Ch. solida</i>	H124	LT, Gerkiškės	54°30'41"N 24°10'52"E	TNHLT09-488-5	KJ398922					
<i>Ch. solida</i>	H125	LT, Kiemeliai	54°51'30"N 25°01'00"E	TNHLT08-1203-1	KJ398920	KU854878				
<i>Ch. solida</i>	H126	LT, Ambraziškiai	55°08'28"N 25°18'06"E	TNHLT10-830-14	KJ398916					
<i>Ch. solida</i>	H127	LT, Perloja	54°13'24"N 24°22'58"E	TNHLT10-1080-1	KJ398917					
<i>Ch. solida</i>	H128	LT, Bilšiai	55°08'02"N 25°16'15"E	TNHLT09-921-5	KJ398918		KU854903	KU887674		KU887705
<i>Ch. solida</i>	H129	LT, N. Verkiai	54°45'14"N 25°19'08"E	TNHLT09-380-1	KJ398921		KU854904	KU887675		
<i>Ch. solida</i>	H129a	PL, Pychowice	50°01'00"N 19°53'00"E	TNHLT07-1367-5	KU887740					
<i>Ch. solida</i>	H131	PL, Piekary	50°02'00"N 19°48'00"E	TNHLT07-181-1	KU887741	KU854879				
<i>Ch. subcoriacea</i>	H157	SE, Öland	56°37'01"N 16°30'31"E	VS002831*			KU854922			
<i>Ch. subcoriacea</i>	H158a	EE, Vormsi Kärret	58°58'11"N 23°12'21"E	VS002113*			KU854921	KU887684		
<i>Ch. terminata</i>	H160	LT, Tilžė	55°39'37"N 26°33'57"E	VS166*	JX292247					
<i>Ch. terminata</i>	H163	BY, Giry	54°38'31"N 26°12'03"E	SO2014-04-19			KU854888	KU887668		KU887700
<i>Ch. terminata</i>	H163a	LT, Kaunas	54°54'15"N 23°54'14"E	EB2010-07-16-1		KU854876	KU854889			KU887699

5 priedas. Tyrime naudoti pradmenys, nukleotidinės sekų sudėty ir jų vieta genome. Skliaustuose esančios pradmenų pozicijos atitinka nukleotidų pozicijas *Apis mellifera* mitochondriniame genome (Crozier, Crozier, 1993).

Genas	Pradmuo	Pradmens seka 5'-3'	Pradmens pozicija	Komplementarus pradmuo	Šaltinis
<i>COI-5'</i>	tRNAmet-chr1-f	Tytatartcagggtatgaacct	tRNR-met	Nancy-chr-r	šis tyrimas
<i>COI-5'</i>	tRNAile-chr-f	Tatcgaataaycctttwatcaggc	tRNR-ile	CO1a-hym1-r CO1b-hym2-r	šis tyrimas
<i>COI-5'</i>	Nancy-chr-r	Ccdggtaaaattaaataaaacttc	CO1 (2511)	tRNAmet-chr1-f	Simon <i>et al.</i> , 1994 (Nancy), pakeistas
<i>COI-5'</i>	CO1b-hym1-r	Ccaaawccdgwwaaaattaaata	CO1 (2519)	tRNAile-chr-f	šis tyrimas
<i>COI-5'</i>	CO1b-hym2-r	Ccyaaawgaycctaaatytctttt	CO1 (2579)	tRNAile-chr-f	šis tyrimas
<i>COI-3'</i>	CO1b-chr0-f	Acatttttttgatttttggdca	CO1 (2506)	CO2-chr2-r	šis tyrimas
<i>COI-3'</i>	CO2-chr2-r	gaatcaggaatwctwaayattatyca	CO2 (3627)	CO1b-chr0-f	šis tyrimas
<i>CO2</i>	CO1c-chr3-f	Caraattttccycctaaratc	CO1 (3291)	ATP8-chr1-r	šis tyrimas
<i>CO2</i>	ATP8-chr1-r	Tcaatttattgrtcttattttgagg	ATP8 (4447)	CO1c-chr3-f	Simon <i>et al.</i> , 1994 (A8-N-3914), pakeistas
<i>ATP8, ATP6</i>	tRNAlys-chr-f	cattagtgactgaaadgtaagtrat	tRNR-lys	ATP6-chr2-r	šis tyrimas
<i>ATP8, ATP6</i>	ATP6-chr2-r	Gcaattatattwgctgwaaycgc	ATP6 (5070)	tRNAlys-chr-f	šis tyrimas
<i>CO3</i>	ATP6-chr2-f	Gaaacrtaagaatyaattcgtc	ATP6 (5052)	CO3-chr2-r	šis tyrimas
<i>CO3</i>	CO3-chr2-r	Gatccataaacygaatctctwattg	CO3 (5841)	ATP6-chr2-f	šis tyrimas
<i>ND3</i>	CO3-chr1-f	attatcwtcaggkgtwayattractg	CO3 (5717)	tRNAasn-chr1-r	šis tyrimas
<i>ND3</i>	tRNAasn-chr1-r	Aacawtaawttgcctcwaayttgg	tRNR-asn	CO3-chr1-f	šis tyrimas
<i>CytB</i>	t7CytB2-f	aatacgactactataggwtatgtwytaccwtgaggac	CytB (11418)	t3CytB3-r	šis tyrimas
<i>CytB</i>	t3CytB3-r	attaaccctactaaagcaatwacwccwectaatattat	CytB (11866)	t7CytB2-f	šis tyrimas
18S rRNR	18SrRNA-hym1-f	Gtattgcgacgttagaggtga	18S rRNR	1806R	šis tyrimas
18S rRNR	1806R	Ccttgtagcactttacttctc	18S rRNR	18SrRNA-hym1-f	Norén, Jondelius, 1999
<i>ITS1</i>	18SrRNA-hym0-f	Cgattgaatgatttagtgaggtc	18S rRNR	5.8SrRNA-hym0-r	šis tyrimas
<i>ITS1</i>	5.8SrRNA-hym0-r	Gtggccggsaattgtatc	5,8S rRNR	18SrRNA-hym0-f	šis tyrimas
<i>ITS2</i>	ITS2F	Tgtgaactcaggacacatg	5,8S rRNR	ITS2R	Campbell <i>et al.</i> , 1993
<i>ITS2</i>	ITS2R	Atgcttaaatttagggggt	28S rRNR	ITS2F	Campbell <i>et al.</i> , 1993
28S rRNR	t7F2-f	aatacgactactatagagagttcaagagtacgtg	28S rRNR	t3D3-r	šis tyrimas
28S rRNR	t3D3-r	attaaccctactaaagttccacatcttcgggtc	28S rRNR	t7F2-f	šis tyrimas

6 priedas. Lizdavietėse-gaudyklėse lizdus įrengusių plėviasparnių gamtinių priešų rūšių sudėtis, jų šeimininkai ir užimtų akelių skaičius. * pažymėtos Europoje lizdavietėse-gaudyklėse aptiktos gamtinių priešų ir jų šeimininkų rūšių poros, kurių mitybiniai ryšiai nustatyti pirmą kartą.

Rūšis	Šeimininkai	Užimtų akelių sk.
Coleoptera Dermestidae <i>Megatoma undata</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Dipogon bifasciatus</i> * (Pompilidae) <i>D. subintermedius</i> * (Pompilidae) <i>Discoelius zonalis</i> (Vespidae) <i>Hylaeus communis</i> (Apidae) <i>Symmorphus bifasciatus</i> * (Vespidae)	3 4 4 3 1
Diptera Bombyliidae <i>Anthrax anthrax</i> (Schrank, 1781)	<i>Ancistrocerus trifasciatus</i> * (Vespidae)	1
Sarcophagidae <i>Amobia oculata</i> * (Zetterstedt, 1844)	<i>Rhopalum clavipes</i> * (Crabronidae)	6
Hymenoptera Apidae <i>Coelioxys aurolimbata</i> * Foerster, 1863	<i>Megachile ligniseca</i> * (Apidae)	1
<i>Coelioxys elongata</i> * Lepeletier, 1841	<i>Megachile ligniseca</i> * (Apidae)	3
<i>Coelioxys inermis</i> (Kirby, 1802)	<i>Megachile centuncularis</i> * (Apidae)	9
<i>Coelioxys mandibularis</i> Nylander, 1848	<i>Megachile versicolor</i> (Apidae)	2
<i>Stelis ornatula</i> (Klug, 1807)	<i>Hoplitis leucomelana</i> (Apidae)	2
Chrysididae <i>Chrysis angustula</i> Schenck, 1856	<i>Ancistrocerus trifasciatus</i> (Vespidae) <i>Symmorphus allobrogus</i> (Vespidae) <i>S. bifasciatus</i> (Vespidae) <i>S. crassicornis</i> * (Vespidae) <i>S. gracilis</i> * (Vespidae)	21 1 421 2 2
<i>Chrysis brevitarsis</i> Thomson, 1870	<i>Discoelius dufourii</i> (Vespidae)	3
<i>Chrysis equestris</i> Dahlbom, 1854	<i>Discoelius dufourii</i> * (Vespidae) <i>D. zonalis</i> (Vespidae)	3 2
<i>Chrysis fasciata</i> * Olivier, 1790	<i>Ancistrocerus trifasciatus</i> * (Vespidae) <i>Discoelius dufourii</i> * (Vespidae)	4 1
<i>Chrysis fulgida</i> Linnaeus, 1761	<i>Ancistrocerus balticus</i> sp.n.* (Vespidae) <i>A. parietinus</i> * (Vespidae) <i>A. trifasciatus</i> * (Vespidae) <i>Symmorphus angustatus</i> * (Vespidae) <i>S. bifasciatus</i> (Vespidae) <i>S. crassicornis</i> (Vespidae) <i>S. gracilis</i> * (Vespidae) <i>S. murarius</i> (Vespidae)	1 1 3 16 36 166 2 8
<i>Chrysis impressa</i> Schenck, 1856	<i>Ancistrocerus trifasciatus</i> * (Vespidae) <i>Discoelius zonalis</i> * (Vespidae)	27 1
<i>Chrysis iris</i> Christ, 1791	<i>Symmorphus murarius</i> * (Vespidae)	2
<i>Chrysis leptomandibularis</i> * Niehuis, 2000	<i>Ancistrocerus trifasciatus</i> * (Vespidae)	1
<i>Chrysis longula</i> Abeille de Perrin, 1879	<i>Ancistrocerus antilope</i> * (Vespidae) <i>A. trifasciatus</i> * (Vespidae)	3 2
<i>Chrysis schencki</i> Linsenmaier, 1969	<i>Ancistrocerus balticus</i> sp.n.* (Vespidae) <i>A. ichneumonideus</i> * (Vespidae) <i>A. nigricornis</i> * (Vespidae) <i>A. trifasciatus</i> (Vespidae)	2 2 1 110
<i>Chrysis solida</i> Haupt, 1956	<i>Ancistrocerus antilope</i> * (Vespidae) <i>A. balticus</i> sp.n.* (Vespidae) <i>A. gazella</i> * (Vespidae) <i>A. nigricornis</i> * (Vespidae)	1 22 16 4

Rūšis	Šeimininkai	Užimtų akelių sk.
<i>Chrysis solida</i> Haupt, 1956	<i>A. parietinus</i> (Vespidae) <i>A. trifasciatus</i> (Vespidae) <i>Symmorphus bifasciatus</i> * (Vespidae)	32 425 3
<i>Chrysis terminata</i> Dahlbom, 1854	<i>Ancistrocerus trifasciatus</i> * (Vespidae)	1
<i>Omalus aeneus</i> (Fabricius, 1787)	<i>Passaloecus eremita</i> (Crabronidae) <i>P. insignis</i> * (Crabronidae) <i>P. monilicornis</i> * (Crabronidae) <i>P. turionum</i> (Crabronidae)	3 49 9 1
<i>Omalus puncticollis</i> * (Mocsáry, 1887)	<i>Passaloecus insignis</i> * (Crabronidae)	2
<i>Pseudomalus auratus</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Passaloecus eremita</i> (Crabronidae) <i>P. insignis</i> * (Crabronidae) <i>P. monilicornis</i> * (Crabronidae)	1 5 1
<i>Pseudomalus triangulifer</i> * (Abeille, 1877)	<i>Pemphredon baltica</i> * (Crabronidae) <i>P. lugens</i> * (Crabronidae)	3 8
<i>Trichrysis cyanea</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Ancistrocerus trifasciatus</i> * (Vespidae) <i>Auplopus carbonarius</i> (Pompilidae) <i>Dipogon bifasciatus</i> * (Pompilidae) <i>D. subintermedius</i> * (Pompilidae) <i>D. vechti</i> * (Pompilidae) <i>Trypoxylon figulus</i> (Crabronidae) <i>T. minus</i> (Crabronidae)	1 6 1 2 2 61 2
Encyrtidae <i>Coelopencyrtus arenarius</i> (Erdos, 1957)	<i>Hylaeus communis</i> (Apidae)	8
Eulophidae <i>Melittobia acasta</i> (Walker, 1839)	<i>Agenioideus cinctellus</i> (Pompilidae) <i>Ancistrocerus antilope</i> (Vespidae) <i>A. balticus</i> sp.n.* (Vespidae) <i>A. gazella</i> (Vespidae) <i>A. parietinus</i> (Vespidae) <i>A. trifasciatus</i> (Vespidae) <i>Auplopus carbonarius</i> (Pompilidae) <i>Crossocerus megacephalus</i> * (Crabronidae) <i>Dipogon bifasciatus</i> (Pompilidae) <i>D. subintermedius</i> * (Pompilidae) <i>D. vechti</i> * (Pompilidae) <i>Discoelius dufourii</i> * (Vespidae) <i>D. zonalis</i> (Vespidae) <i>Hylaeus communis</i> * (Apidae) <i>Hoplitis claviventris</i> * (Apidae) <i>Megachile centuncularis</i> (Apidae) <i>Nitela borealis</i> * (Crabronidae) <i>Passaloecus brevilabris</i> * (Crabronidae) <i>P. eremita</i> (Crabronidae) <i>P. insignis</i> (Crabronidae) <i>P. monilicornis</i> * (Crabronidae) <i>P. turionum</i> * (Crabronidae) <i>Psenulus concolor</i> * (Crabronidae) <i>Rhopalum clavipes</i> * (Crabronidae) <i>Symmorphus angustatus</i> * (Vespidae) <i>S. bifasciatus</i> * (Vespidae) <i>S. murarius</i> * (Vespidae) <i>Trypoxylon clavicerum</i> * (Crabronidae) <i>T. figulus</i> (Crabronidae) <i>T. minus</i> (Crabronidae)	5 6 4 4 36 239 10 10 25 279 7 8 11 36 1 49 36 6 3 15 12 3 1 396 4 213 2 37 51 5

Rūšis	Šeimininkai	Užimtų akelių sk.
Gasteruptionidae <i>Gasteruption assectator</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Hylaeus communis</i> (Apidae) <i>H. miyakei</i> * (Apidae)	33 2
<i>Gasteruption insidiosum</i> * Semenov, 1892	<i>Chelostoma rapunculi</i> * (Apidae)	4
<i>Gasteruption jaculator</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Hylaeus communis</i> * (Apidae) <i>H. miyakei</i> * (Apidae)	146 2
Ichneumonidae <i>Demopheles corruptor</i> * (Taschenberg, 1865)	<i>Rhopalum clavipes</i> * (Crabronidae)	51
<i>Ephialtes duplicauda</i> (Townes, 1960)	<i>Ancistrocerus antilope</i> * (Vespidae) <i>A. balticus</i> sp.n.* (Vespidae) <i>A. parietinus</i> * (Vespidae) <i>A. trifasciatus</i> * (Vespidae) <i>Dipogon subintermedius</i> * (Pompilidae) <i>Discoelius dufourii</i> * (Vespidae) <i>D. zonalis</i> * (Vespidae) <i>Hoplitis leucomelana</i> * (Apidae) <i>Megachile centuncularis</i> * (Apidae) <i>Passaloecus insignis</i> * (Crabronidae) <i>P. monilicornis</i> * (Crabronidae) <i>Symmorphus allobrogus</i> * (Vespidae) <i>S. bifasciatus</i> (Vespidae) <i>S. gracilis</i> * (Vespidae) <i>Trypoxylon clavicerum</i> (Crabronidae) <i>T. figulus</i> (Crabronidae)	1 15 6 91 1 2 2 1 1 9 1 5 152 3 1 2
<i>Ephialtes manifestator</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Symmorphus gracilis</i> * (Vespidae)	1
<i>Isadelphus gallicola</i> * (Bridgman, 1880)	<i>Rhopalum clavipes</i> * (Crabronidae)	4
<i>Nematopodius formosus</i> Gravenhorst, 1829	<i>Trypoxylon clavicerum</i> (Crabronidae) <i>T. figulus</i> * (Crabronidae)	13 1
<i>Poemenia brachyura</i> Holmgren, 1860	<i>Passaloecus insignis</i> (Crabronidae)	1
Strepsiptera Xenidae <i>Pseudoxenos heydeni</i> * (Saunders, 1852)	<i>Ancistrocerus trifasciatus</i> * (Vespidae)	14

7 priedas. Molekulinis Šiaurės Europos *Chrysis ignita* komplekso rūšių antrininių apibūdinimo raktas, sudarytas pagal „barkodinę“ *COI-5'* seką (50-700 bp ilgio *COI* fragmentą, atitinkantį 1834–2484 bp ilgio *Apis mellifera* mitochondrinio genomo seką). Y = C / T, R = A / G, W = A / T. Raudona spalva pažymėti sPu, mėlyna – cPu požymiai.

<i>Apis mellifera</i> mt genomai		1838	1839	1841	1859	1874	1882	1883	1886	1893	1895	1910	1934	1943	1955	1958	1967	2015	2018	2024	2034	2036	2039	2048	2051	2072	2078	2099	2102	2108	2132	2153	2156		
<i>COI</i> barkodas	<i>n</i>	4	5	7	25	40	48	49	52	59	61	76	100	109	121	124	133	181	184	190	200	202	205	214	217	238	244	265	268	274	298	319	322		
<i>Ch. corusca</i>	9	G	T	A	A	A	C	A	A	A	A	A	G	A	T	A	A	A	A	A	G	A	T	A	T	T	A	A	A	T	A	T	A		
<i>Ch. longula</i>	24	A	C	A	A	A	C	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	W	A	G	A	T	A	A	T	G	A	R	T	A	A	R			
<i>Ch. vanlithi</i>	1	A	T	G	G	A	C	T	A	A	A	A	A	A	A	G	G	A	T	A	G	T	A	A	G	T	A	A	A	T	A	T	A		
<i>Ch. horridula</i>	28	A	T	A	A	G	C	T	A	A	A	A	A	A	T	A	T	R	A	T	G	T	A	A	A	G	A	A	A	T	A	T	A		
<i>Ch. pseudobrevitarsis</i>	6	A	T	A	A	A	G	A	G	A	G	A	A	A	T	A	A	G	A	A	G	T	A	A	A	Y	A	A	A	T	A	T	A		
<i>Ch. brevitarsis</i>	4	A	T	A	A	A	C	A	A	T	A	A	A	A	T	A	G	G	A	A	G	T	A	A	A	T	A	A	A	T	T	A	A		
<i>Ch. clarinicolis</i>	1	A	T	A	A	A	C	T	A	A	A	G	A	A	A	A	T	A	G	G	A	T	T	G	A	T	A	G	A	T	A	A	A		
<i>Ch. subcoriacea</i>	10	A	T	A	A	A	C	A	A	A	A	A	A	A	G	A	A	A	A	A	G	T	G	A	A	T	A	A	T	A	A	T	A	A	
<i>Ch. angustula</i>	86	A	T	A	A	A	C	A	A	A	A	A	A	A	T	A	G	A	C	R	G	T	T	A	A	T	A	A	C	T	A	A	T	A	
<i>Ch. schencki</i>	35	A	T	A	A	A	C	A	A	A	A	A	A	A	T	A	A	A	G	A	R	G	T	A	T	A	T	A	A	A	T	A	A	C	A
<i>Ch. parietis</i>	6	A	T	A	A	A	C	G	A	A	A	A	A	A	T	A	A	A	G	A	G	G	T	A	T	A	T	A	A	A	T	A	T	A	
<i>Ch. terminata</i>	9	A	T	A	A	A	C	A	A	A	A	A	A	G	T	A	A	A	G	A	G	T	A	A	A	T	A	A	A	T	A	T	G	A	
<i>Ch. leptomandibularis</i>	6	A	T	A	A	A	C	A	A	A	A	A	A	A	T	A	A	A	A	G	A	A	G	C	A	T	A	T	A	A	T	A	T	A	
<i>Ch. impressa</i>	26	A	T	A	A	A	C	A	A	A	A	A	A	A	T	A	A	A	A	G	A	G	T	A	A	A	T	A	A	A	T	A	T	A	A
<i>Ch. borealis</i>	5	A	T	A	A	A	C	A	A	A	A	A	A	A	T	A	A	A	A	R	A	G	T	A	W	A	T	A	A	A	T	A	T	A	A
<i>Ch. ignita</i>	8	A	T	A	A	A	C	A	A	A	A	A	A	A	T	A	A	A	A	A	A	G	T	A	A	A	T	A	A	A	T	A	T	A	A
<i>Ch. mediata</i>	8	A	T	A	A	A	C	A	A	A	A	A	A	A	T	A	A	A	A	G	A	G	T	A	T	A	T	A	A	A	T	A	T	A	A
<i>Ch. solida</i>	112	A	T	A	A	A	C	A	A	A	A	A	A	A	T	A	A	A	A	A	A	G	T	A	T	A	T	A	A	A	Y	A	T	A	A

<i>Apis mellifera</i> mt genomus		2159	2162	2174	2183	2186	2192	2203	2204	2207	2219	2222	2258	2273	2285	2294	2306	2319	2321	2336	2340	2342	2348	2387	2399	2402	2411	2441	2453	2456	2462	2459	bendras sPu skaicius
<i>COI</i> barkodas	n	325	328	340	349	352	358	369	370	373	385	388	424	439	451	460	472	485	487	502	506	508	514	553	565	568	577	607	619	622	628	625	
<i>Ch. corusca</i>	9	A	A	T	G	T	A	C	G	T	T	G	A	T	Y	A	A	T	A	A	G	W	A	A	A	T	A	T	T	G	A	G	10
<i>Ch. longula</i>	24	A	A	T	A	T	A	C	A	R	T	A	T	T	A	A	A	T	A	A	G	C	A	A	A	A	T	T	T	A	A	4	
<i>Ch. vanlithi</i>	1	T	A	T	A	T	A	C	T	A	T	A	A	T	T	A	A	T	A	A	G	T	A	T	A	A	A	T	T	T	T	G	5
<i>Ch. horridula</i>	28	W	G	T	T	T	G	C	T	G	T	A	A	T	A	A	A	T	A	A	G	T	A	A	T	A	A	T	T	A	T	A	5
<i>Ch. pseudobrevitarsis</i>	6	A	A	T	T	T	A	C	T	A	T	A	A	T	A	A	A	T	A	A	A	T	A	A	T	A	A	T	T	A	R	G	4
<i>Ch. brevitarsis</i>	4	A	A	T	T	T	A	C	T	G	T	A	A	T	A	A	A	T	A	A	G	T	G	A	T	A	A	A	T	A	A	G	4
<i>Ch. clarinicolis</i>	1	A	A	T	A	A	A	T	A	A	T	A	A	C	A	G	A	T	A	A	G	T	A	A	A	A	A	T	T	T	G	T	8
<i>Ch. subcoriacea</i>	10	A	A	C	A	T	A	C	A	G	T	A	A	T	A	A	A	A	G	A	G	T	A	A	A	A	A	T	A	T	A	A	7
<i>Ch. angustula</i>	86	A	A	T	A	T	A	C	T	A	T	A	A	T	A	A	A	T	T	A	G	T	A	A	G	A	G	T	T	T	G	A	6
<i>Ch. schencki</i>	35	A	A	T	T	T	A	T	A	G	T	A	A	T	G	A	G	T	A	G	G	T	A	A	T	A	A	T	T	A	A	G	3
<i>Ch. parietis</i>	6	A	A	T	T	T	A	C	A	G	T	A	A	T	G	A	A	T	A	A	G	W	A	A	T	A	A	T	T	A	A	G	1
<i>Ch. terminata</i>	9	G	A	T	T	T	A	T	A	G	T	A	A	T	G	A	A	T	A	A	G	T	A	G	T	A	A	T	T	A	T	G	2
<i>Ch. leptomandibularis</i>	6	A	A	T	T	T	A	C	A	G	T	A	A	T	A	A	A	T	A	A	G	T	A	A	T	A	A	T	T	A	A	G	1
<i>Ch. impressa</i>	26	A	A	C	T	T	A	C	A	G	T	A	A	T	A	A	A	T	A	A	G	T	A	G	T	A	A	T	T	A	A	G	0
<i>Ch. borealis</i>	5	A	A	T	T	T	A	C	A	G	T	A	A	T	A	A	A	T	A	A	G	T	A	G	T	A	A	T	T	A	A	G	0
<i>Ch. ignita</i>	8	A	A	C	T	T	A	C	A	G	T	A	A	T	A	A	A	T	A	A	G	T	A	G	T	A	A	T	T	A	G	G	0
<i>Ch. mediata</i>	8	A	A	T	T	T	A	C	A	G	C	A	A	T	A	A	A	T	A	A	G	A	A	G	T	A	A	T	T	A	T	G	0
<i>Ch. solida</i>	112	A	A	T	T	T	A	C	A	G	C	A	A	T	A	A	A	T	A	A	G	A	A	R	T	A	A	T	Y	A	T	G	0

8 priedas. Morfometrinių *Chrysis ignita* komplekso rūšių antrinių matavimų santykiai: vidurkiai ± standartinės paklaidos (SE), didžiausios ir mažiausios reikšmės. Morfometrinių matavimų santrumpos paaiškintos 5 pav.

Rūšys		Morfometriniai santykiai				
Patelės	n	LF:WH	POD:OOD	BOD:POD	WH:WPN	LPN:WPN
<i>Ch. angustula</i>	30	0,695±0,002 (0,671-0,718)	0,960±0,008 (0,864-1,000)	0,947±0,016 (0,800-1,105)	1,102±0,004 (1,063-1,142)	0,449±0,003 (0,422-0,481)
<i>Ch. borealis</i>	5	0,666±0,020 (0,588-0,705)	0,846±0,015 (0,810-0,884)	0,945±0,031 (0,868-1,032)	1,123±0,037 (1,074-1,266)	0,416±0,003 (0,406-0,425)
<i>Ch. brevitarsis</i>	16	0,687±0,003 (0,669-0,719)	0,884±0,008 (0,846-0,952)	0,795±0,018 (0,625-0,913)	1,096±0,009 (1,038-1,196)	0,450±0,004 (0,413-0,475)
<i>Ch. corusca</i>	14	0,687±0,006 (0,647-0,729)	0,922±0,014 (0,833-1,000)	0,882±0,019 (0,783-1,000)	1,097±0,009 (1,032-1,167)	0,421±0,004 (0,391-0,452)
<i>Ch. horridula</i>	30	0,677±0,003 (0,636-0,707)	1,002±0,010 (0,868-1,097)	0,909±0,012 (0,800-1,036)	1,087±0,006 (1,025-1,147)	0,412±0,003 (0,364-0,432)
<i>Ch. ignita</i>	34	0,668±0,002 (0,634-0,691)	0,970±0,011 (0,864-1,095)	0,891±0,009 (0,769-1,000)	1,111±0,006 (1,056-1,227)	0,420±0,003 (0,393-0,450)
<i>Ch. impressa</i>	21	0,674±0,003 (0,641-0,696)	0,955±0,009 (0,870-1,042)	0,946±0,015 (0,815-1,045)	1,096±0,006 (1,058-1,175)	0,433±0,004 (0,407-0,483)
<i>Ch. leptomandibularis</i>	25	0,712±0,004 (0,662-0,745)	0,944±0,011 (0,842-1,028)	0,956±0,015 (0,833-1,125)	1,095±0,006 (0,992-1,155)	0,470±0,004 (0,430-0,504)
<i>Ch. longula</i>	30	0,677±0,003 (0,653-0,701)	0,910±0,010 (0,773-1,036)	0,877±0,015 (0,714-1,000)	1,070±0,007 (1,023-1,173)	0,456±0,002 (0,431-0,480)
<i>Ch. mediata</i>	52	0,689±0,002 (0,661-0,717)	0,839±0,007 (0,731-0,929)	0,906±0,010 (0,750-1,048)	1,091±0,004 (1,046-1,151)	0,429±0,002 (0,407-0,455)
<i>Ch. parietis</i>	3	0,679±0,008 (0,668-0,696)	0,977±0,044 (0,905-1,056)	0,898±0,012 (0,879-0,921)	1,080±0,036 (1,032-1,150)	0,427±0,012 (0,403-0,445)
<i>Ch. pseudobrevitarsis</i>	21	0,682±0,005 (0,603-0,709)	0,830±0,011 (0,733-0,893)	0,860±0,017 (0,696-1,045)	1,078±0,008 (0,994-1,145)	0,443±0,004 (0,417-0,473)
<i>Ch. schencki</i>	30	0,672±0,003 (0,646-0,700)	0,986±0,011 (0,800-1,095)	0,857±0,014 (0,667-1,050)	1,094±0,005 (1,033-1,168)	0,439±0,002 (0,412-0,464)
<i>Ch. solida</i>	30	0,662±0,003 (0,633-0,704)	0,904±0,007 (0,800-1,000)	0,905±0,013 (0,773-1,048)	1,141±0,006 (1,051-1,197)	0,438±0,003 (0,413-0,472)
<i>Ch. subcoriacea</i>	10	0,708±0,003 (0,697-0,720)	0,924±0,016 (0,857-1,000)	0,885±0,019 (0,739-0,960)	1,025±0,015 (0,943-1,098)	0,429±0,006 (0,405-0,455)
<i>Ch. terminata</i>	24	0,671±0,004 (0,620-0,691)	0,969±0,012 (0,840-1,136)	0,940±0,013 (0,840-1,048)	1,073±0,006 (0,988-1,121)	0,441±0,003 (0,416-0,484)
Patiniai	n	LF:WH	POD:OOD	BOD:POD	WH:WPN	LPN:WPN
<i>Ch. angustula</i>	35	0,662±0,004 (0,581-0,742)	0,916±0,016 (0,778-1,176)	0,836±0,023 (0,600-1,200)	1,120±0,006 (1,044-1,193)	0,434±0,004 (0,390-0,495)
<i>Ch. borealis</i>	1	0,643	0,750	0,818	1,144	0,409
<i>Ch. brevitarsis</i>	1	0,644	0,808	0,810	1,231	0,364
<i>Ch. corusca</i>	6	0,659±0,002 (0,650-0,665)	0,947±0,046 (0,808-1,087)	0,749±0,030 (0,640-0,813)	1,126±0,011 (1,095-1,152)	0,397±0,002 (0,391-0,402)
<i>Ch. ignita</i>	7	0,655±0,012 (0,619-0,716)	0,983±0,026 (0,875-1,059)	0,701±0,041 (0,583-0,857)	1,081±0,016 (1,021-1,151)	0,409±0,007 (0,370-0,429)
<i>Ch. impressa</i>	11	0,644±0,006 (0,619-0,691)	0,925±0,026 (0,816-1,043)	0,783±0,028 (0,625-0,968)	1,133±0,015 (1,066-1,209)	0,401±0,009 (0,330-0,432)
<i>Ch. leptomandibularis</i>	2	0,673±0,003 (0,670-0,676)	0,983±0,017 (0,966-1,000)	0,798±0,024 (0,774-0,821)	1,091±0,013 (1,078-1,104)	0,466±0,008 (0,458-0,474)
<i>Ch. longula</i>	23	0,648±0,004 (0,594-0,670)	0,836±0,021 (0,644-1,087)	0,867±0,033 (0,636-1,172)	1,100±0,012 (0,943-1,184)	0,425±0,004 (0,386-0,449)
<i>Ch. mediata</i>	25	0,654±0,014 (0,335-0,740)	0,796±0,010 (0,676-0,857)	0,784±0,020 (0,591-1,000)	1,102±0,007 (1,021-1,159)	0,424±0,003 (0,395-0,461)
<i>Ch. parietis</i>	2	0,636	0,844±0,002 (0,842-0,846)	0,924±0,076 (0,848-1,000)	1,134±0,015 (1,119-1,149)	0,408±0,009 (0,399-0,418)
<i>Ch. pseudobrevitarsis</i>	1	0,645	0,795	0,857	1,138	0,413
<i>Ch. schencki</i>	17	0,643±0,004 (0,600-0,664)	0,938±0,018 (0,759-1,000)	0,770±0,022 (0,640-0,935)	1,119±0,010 (1,079-1,227)	0,413±0,004 (0,387-0,438)
<i>Ch. solida</i>	35	0,655±0,006 (0,596-0,758)	0,863±0,011 (0,711-1,000)	0,810±0,021 (0,583-1,125)	1,141±0,005 (1,069-1,199)	0,416±0,004 (0,374-0,496)
<i>Ch. subcoriacea</i>	1	0,673	0,949	0,757	1,109	0,452
<i>Ch. terminata</i>	16	0,654±0,003 (0,638-0,681)	0,925±0,015 (0,816-1,000)	0,877±0,028 (0,681-1,063)	1,073±0,005 (1,045-1,107)	0,414±0,003 (0,385-0,430)

Rūšys		Morfometriniai santykiai				
Patelės	<i>n</i>	LMP:WPP	P2T:P1T	WRB:W3T	L1F:L2F	WMM:WMB
<i>Ch. angustula</i>	30	0,892±0,007 (0,824-0,980)	0,657±0,008 (0,500-0,750)	0,745±0,004 (0,702-0,803)	1,591±0,015 (1,450-1,757)	0,393±0,005 (0,353-0,444)
<i>Ch. borealis</i>	5	0,828±0,012 (0,797-0,865)	0,866±0,022 (0,778-0,900)	0,723±0,006 (0,706-0,740)	1,513±0,039 (1,459-1,667)	0,400±0,026 (0,351-0,500)
<i>Ch. brevitarsis</i>	16	0,832±0,006 (0,794-0,905)	0,691±0,007 (0,625-0,714)	0,735±0,007 (0,706-0,793)	1,497±0,014 (1,417-1,577)	0,512±0,008 (0,444-0,571)
<i>Ch. corusca</i>	14	0,822±0,006 (0,770-0,850)	0,796±0,014 (0,714-0,875)	0,745±0,007 (0,713-0,803)	1,618±0,034 (1,360-1,800)	0,508±0,008 (0,476-0,556)
<i>Ch. horridula</i>	30	0,764±0,006 (0,699-0,814)	0,856±0,012 (0,714-1,000)	0,716±0,005 (0,661-0,759)	1,388±0,015 (1,152-1,548)	0,383±0,008 (0,300-0,500)
<i>Ch. ignita</i>	34	0,789±0,006 (0,709-0,854)	0,880±0,014 (0,714-1,000)	0,717±0,006 (0,643-0,776)	1,423±0,017 (1,280-1,696)	0,398±0,009 (0,333-0,524)
<i>Ch. impressa</i>	21	0,811±0,005 (0,764-0,851)	0,787±0,022 (0,625-1,000)	0,737±0,006 (0,692-0,807)	1,451±0,020 (1,273-1,609)	0,397±0,009 (0,304-0,474)
<i>Ch. leptomandibularis</i>	25	0,916±0,008 (0,845-1,011)	0,762±0,013 (0,667-0,889)	0,741±0,005 (0,699-0,802)	1,630±0,031 (1,438-1,923)	0,232±0,008 (0,167-0,333)
<i>Ch. longula</i>	30	0,840±0,005 (0,766-0,901)	0,944±0,011 (0,800-1,000)	0,743±0,004 (0,696-0,783)	1,562±0,017 (1,406-1,750)	0,416±0,005 (0,360-0,478)
<i>Ch. mediata</i>	52	0,825±0,004 (0,764-0,912)	0,709±0,005 (0,625-0,833)	0,755±0,004 (0,703-0,815)	1,468±0,010 (1,227-1,591)	0,447±0,004 (0,375-0,500)
<i>Ch. parietis</i>	3	0,767±0,014 (0,749-0,795)	0,877±0,023 (0,833-0,909)	0,707±0,024 (0,672-0,752)	1,405±0,036 (1,333-1,447)	0,421±0,041 (0,364-0,500)
<i>Ch. pseudobrevitarsis</i>	21	0,804±0,007 (0,742-0,861)	0,857±0,016 (0,750-1,000)	0,730±0,005 (0,691-0,793)	1,499±0,029 (1,259-1,727)	0,469±0,007 (0,375-0,526)
<i>Ch. schencki</i>	30	0,802±0,006 (0,741-0,892)	0,777±0,013 (0,667-0,857)	0,744±0,005 (0,697-0,801)	1,481±0,014 (1,364-1,636)	0,306±0,004 (0,250-0,350)
<i>Ch. solida</i>	30	0,814±0,003 (0,761-0,846)	0,741±0,012 (0,667-0,857)	0,749±0,005 (0,672-0,791)	1,516±0,017 (1,286-1,700)	0,442±0,006 (0,389-0,500)
<i>Ch. subcoriacea</i>	10	0,812±0,009 (0,770-0,851)	0,787±0,021 (0,688-0,857)	0,752±0,009 (0,701-0,793)	1,499±0,026 (1,348-1,619)	0,378±0,008 (0,333-0,409)
<i>Ch. terminata</i>	24	0,793±0,008 (0,653-0,841)	0,923±0,014 (0,833-1,000)	0,724±0,004 (0,683-0,771)	1,491±0,024 (1,280-1,783)	0,406±0,009 (0,364-0,526)
Patiniai	<i>n</i>	LMP:WPP	P2T:P1T	WRB:W3T	L1F:L2F	WMM:WMB
<i>Ch. angustula</i>	35	0,872±0,007 (0,814-0,971)	0,656±0,016 (0,500-0,889)	0,791±0,007 (0,724-0,876)	1,448±0,021 (1,219-1,667)	0,457±0,007 (0,389-0,560)
<i>Ch. borealis</i>	1	0,782	0,889	0,873	1,424	0,438
<i>Ch. brevitarsis</i>	1	0,855	0,500	0,792	1,950	0,480
<i>Ch. corusca</i>	6	0,802±0,026 (0,728-0,879)	0,813±0,025 (0,727-0,909)	0,774±0,018 (0,726-0,831)	1,547±0,021 (1,500-1,645)	0,536±0,013 (0,500-0,581)
<i>Ch. ignita</i>	7	0,717±0,036 (0,532-0,834)	0,837±0,020 (0,750-0,909)	0,781±0,017 (0,730-0,843)	1,212±0,049 (1,038-1,364)	0,456±0,011 (0,400-0,500)
<i>Ch. impressa</i>	11	0,791±0,011 (0,722-0,849)	0,802±0,021 (0,714-0,900)	0,800±0,009 (0,762-0,864)	1,281±0,032 (1,154-1,500)	0,468±0,008 (0,400-0,517)
<i>Ch. leptomandibularis</i>	2	0,837±0,015 (0,821-0,852)	0,750±0,000 (0,750-0,750)	0,780±0,031 (0,749-0,811)	1,299±0,151 (1,148-1,450)	0,353±0,040 (0,313-0,393)
<i>Ch. longula</i>	23	0,823±0,011 (0,710-0,942)	0,877±0,013 (0,786-1,000)	0,809±0,007 (0,739-0,870)	1,285±0,019 (1,000-1,500)	0,467±0,009 (0,400-0,543)
<i>Ch. mediata</i>	25	0,838±0,007 (0,760-0,891)	0,716±0,014 (0,571-0,833)	0,791±0,005 (0,741-0,830)	1,410±0,015 (1,270-1,579)	0,512±0,009 (0,441-0,633)
<i>Ch. parietis</i>	2	0,779±0,023 (0,755-0,802)	0,894±0,006 (0,889-0,900)	0,763±0,029 (0,734-0,792)	1,181±0,038 (1,143-1,219)	0,412±0,040 (0,371-0,452)
<i>Ch. pseudobrevitarsis</i>	1	0,810	1,000	0,833	1,306	0,548
<i>Ch. schencki</i>	17	0,813±0,009 (0,760-0,872)	0,781±0,014 (0,714-0,889)	0,772±0,007 (0,722-0,816)	1,236±0,020 (1,150-1,400)	0,462±0,008 (0,417-0,520)
<i>Ch. solida</i>	35	0,815±0,009 (0,705-1,000)	0,724±0,013 (0,571-0,900)	0,789±0,006 (0,689-0,871)	1,340±0,016 (1,182-1,526)	0,487±0,006 (0,438-0,556)
<i>Ch. subcoriacea</i>	1	0,814	0,833	0,877	1,545	0,455
<i>Ch. terminata</i>	16	0,794±0,008 (0,737-0,883)	0,894±0,018 (0,727-1,000)	0,756±0,008 (0,693-0,810)	1,122±0,018 (1,000-1,333)	0,485±0,010 (0,448-0,579)