

JACEK DMOCH

*Katedra Entomologii Stosowanej SGGW
Nowoursynowska 166, 01-766 Warszawa*

STRATEGIE ŻYCIOWE OWADÓW PARAZYTOIDÓW WAŻNYCH W OCHRONIE ROŚLIN

Takim grupom zwierząt pasożytniczych, jak tasienice czy przywry olbrzymia płodność zapewnia możliwość rozwoju. Produkcja wielkiej liczby jaj przez osobniki dorosłe sprawia, że środowisko życiowe potencjalnych żywicieli zostaje nimi nasycone w takim stopniu, że powstaje szansa przypadkowego trafienia na pierwszego w cyklu żywiciela. Zagadnienie, czy ta przypadkowość występuje również przy trafieniu do następnego lub ostatecznego żywiciela, muszą zostawić do dyskusji specjalistom.

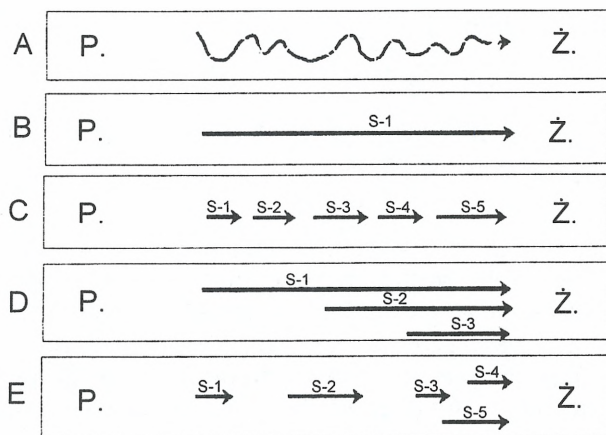
Wśród owadów entomofagicznych, parazytoidów atakujących szkodniki roślin, płodność samic nie odbiega w sposób istotny od poziomu płodności innych owadów. Liczba jaj składanych przez samicę waha się zwykle od kilkadziesiątu do kilkuset. Opieka nad potomstwem jest wśród owadów zjawiskiem rzadkim. Jest najlepiej znana u owadów społecznych. Troska rodzicielska ogranicza się zwykle do prawidłowego wyboru miejsca złożenia jaj, które ma zapewnić właściwe warunki rozwoju i pokarm dla larw. Odnosi się to również do owadów parazytoidów. Proces ewolucji skoro doprowadził do powstania układów żywicieli (owad fitofag) — parazytoid (inny owad) był też zapewne motorem powstania mechanizmów umożliwiających odnajdowanie żywiciela i jego rozpoznanie. Czynności z tym związane nazywa się strategią rozwoju. VINSON (1976) wyróżnia jej pięć etapów:

1. lokalizacja środowiska życiowego żywiciela; 2. lokalizacja żywiciela; 3. akceptacja żywiciela; 4. przydatność (stosowność) żywiciela; 5. regulacja żywiciela do potrzeb parazytoida.

Trzy pierwsze etapy prowadzą do odnalezienia i wyboru żywiciela, dwa pozostałe mogą decydować o losach potomstwa. Przedmiotem moich rozważań będą tylko trzy pierwsze.

W trakcie odnajdowania żywiciela przez parazytoida jest znanych kilka schematów zachowania. Wynikają one ze specyfiki układu żywicieli — parazytoid. Sukces poszukiwań, uwieńczony spotkaniem żywiciela, następuje w wyniku cech wrodzonych parazytoida, ujawniających się jako reakcja na bodźce pochodzące od żywiciela lub z jego otoczenia. Niektórzy autorzy uważają, że spotkanie żywiciela jest przypadkowe (CUSHMAN 1926, CLAUSEN 1940, FLESCHER 1950, ROGERS 1972) (rys. 1A).

Pogląd ten jest reprezentowany w starszych pracach. Przeciwnie stanowisko reprezentuje VINSON (1976). Uważa on, że tylko w wyjątkowych sytuacjach spotkanie żywiciela może mieć charakter przypadkowy. SALT (1934) i ULLYET (1947) twierdzą, że zachowanie poszukiwawcze parazytoidów jest czymś pośrednim między przypadkowymi i ukierunkowanymi przemieszczeniami. Wydaje się jednak, że spotkanie żywiciela, oparte wyłącznie na przypadkowości, o ile taka sytuacja istnieje, jest bardzo rzadkie.



Rys. 1. Schematy poszukiwań żywiciela przez parazytoida.

P. — parazytoid, Ż. — żywiciel, S-1, S-2,...S-5 — bodźce. (wg WINSTONA 1976 — zmodyfikowane)

Stosunkowo prosta sytuacja występuje, gdy parazytoid zdąża bezpośrednio do żywiciela, kierowany jednym rodzajem bodźca (rys. 1B). Przykładem są tu gatunki wykorzystujące sygnały dźwiękowe świerszczy i cykad (CADE 1975, SOPER i współaut. 1976). Po ich odebraniu zdążają do żywiciela niemal po linii prostej. Podobnie, wprost do mrowiska lub termitiery wzdłuż ścieżek feromonowych, jakby trzymając nić Ariadny, podążają błonkówki atakujące mrówki i termyty (BLUM 1974, MOOR 1974). DOUTT (1957) stwierdził, że *Solenotus begini* podąża wzdłuż serpentyny chodnika larwy *Phytomyza atricornis* (Diptera: Agromyzidae), aby dopaść żerującą na jego końcu larwę. WESELOH (1977) zauważył, że *Apantheles melanoscelus* podąża do żywiciela wzdłuż nici przedzonej przez *Lymantria dispar*. To stwierdzenie było podstawą odkrycia kairomonów (silk kairomone) w jedwabiu przedzonym przez larwy tych motyli. Większość parazytoidów odnajduje swego żywiciela, odbierając serię kolejno następujących po sobie lub zespół odbieranych jednocześnie bodźców (rys. 1C, D, E).

W procesie odnajdywania i wyboru żywiciela mogą brać udział bodźce różnego typu: chemiczne¹ (związki lotne — zapachy i związki kontaktowe), akustyczne, elektromagnetyczne, wynikające z ruchu, kształtu i wielkości oraz struktury.

Bodźce są emitowane przez żywiciela lub pochodzą ze środowiska, w którym on przebywa. Najpowszechniejsze, a może najlepiej poznane, są bodźce chemiczne. W tabeli 1 podano przykłady źródeł bodźców oraz rodzaj reakcji, jakie one

¹Zwane semeonami, słowo zaczerpnięte z języka greckiego, znak sygnał, jak również informatorami chemicznymi. Dobra klasyfikacja semeonów znajduje się w pracy NORDLANDA (1976).

wywołują podczas poszukiwania żywiciela. Podane tam przykłady dotyczą owadów ważnych w rolnictwie i leśnictwie.

Tabela 1

Przykłady układów parazytoid — żywiciel oraz źródła bodźców odgrywających rolę przy odnajdowaniu żywiciela

Parazytoid	Żywiciel	S _x	Źródło	Autor/rok
<i>Braconidae</i>				
<i>Aphidius rapae</i>	<i>Myzus persicae</i>	S ₂ — atraktant	roślina	READ i współaut. 1970
<i>Microplitis</i>	<i>Heliothis</i>	S ₃ — stymulant poszukiwań	kał żywiciela	JONES i współaut. 1971
<i>Cardiophiles nigriceps</i>	<i>Heliothis zea</i>	S ₃ — stymulant poszukiwań	gruczoły mandibularne	VINSON i współaut. 1965
<i>Orgilus lepidus</i>	<i>Ohtorimea operculella</i>	S ₅ — stymulant nakłuwania	kał	HENDRY i współaut. 1973
<i>Bracon mellitor</i>	<i>Anthonomus grandis</i>	S ₅ — stymulant nakłuwania	kał żywiciela	HENSON i współaut. 1977
<i>Biosteres (Opus) longicaudatus</i>	<i>Anastrepha suspensa</i>	S ₃ — stymulant poszukiwań	grzyby związane z żywicielem	GREANY i współaut. 1977
<i>Ichneumonidae</i>				
<i>Itoplectis conquisitor</i>	<i>Galleria melionella</i>	S ₆ — stymulant ovipozycyjny	hemolimfa	ARTHUR i współaut. 1969
<i>Pteromalidae</i>				
<i>Heydenia unica</i>	<i>Dendroctonus frontalis</i>	S ₂ — atraktant	drzewo żywiciel	CAMORS i PAYNE 1971
<i>Trichomalus perfectus</i>	<i>Ceuthorrhynchus</i>	S ₂ — atraktant	kał żywiciela	DMOCH i RUTKOWSKA 1978
<i>Trichogrammatidae</i>				
<i>Trichogramma evanescens</i>	Jaja wielu gatunków motyli	S ₃ — stymulant poszukiwań	łuski samic zgubione w czasie składania jaj	JONES i współaut. 1973
<i>Tachinidae</i>				
<i>Cyzenis albicans</i>	<i>Operoptera brumata</i>	S ₃ — stymulant poszukiwań	uszkodzone rośliny	HASSEL 1968
<i>Archytas marmoratus</i>	<i>Heliothis virescens</i>	S ₆ — stymulant ovipozycyjny	kał żywiciela	NETTLES i BURKS 1975

LOKALIZACJA ŚRODOWISKA ŻYCIOWEGO ŻYWICIELA

Po wiosennym wylocie parazytoidów pierwszym imperatywem ich działania jest znalezienie środowiska, w którym potencjalnie licznie występuje żywiciel. W przypadku szkodników roślin uprawnych są to zwykle pola uprawne, sady, szklarnie i inne. Istnieje wiele danych, że związki produkowane przez rośliny odgrywają w tym procesie doniosłą, jeśli nie podstawową rolę. SALT (1938) twierdzi, że parazytoidy są przywabiane przez określone środowisko, nawet jeśli

nie ma tam żywiciela. Dopiero po stwierdzeniu jego braku opuszczają taki rejon. Olejek musztardowy, występujący u roślin krzyżowych, przywabia parazytoida *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Braconidae), atakującego z ruchu, mszyce występujące na tych roślinach (READ i współaut. 1970). CAMORS i PAYNE (1971) stwierdzili, że α -pineny wydzielane przez sosny przywabiają bleskotkę *Heydenia unica* do miejsc bytowania *Dendroctonus frontalis* (Coleoptera: Scolytidae).

Typowymi żywicielami dla *Apecthis rufata* (Hymenoptera: Ichneumonidae) są poczwarki zwójkowatych występujące na dębach. W doświadczeniu przeprowadzonym przez ZWOLFERA i KRAUSA (1957) na liściach dębu umieszczono poczwarki innej zwójki, *Christoneura murinana*, typowego szkodnika jodły. *Apecthis rufata* atakował je, pomimo że nie są one jego żywicielami. Nie interesował się natomiast nimi, gdy przebywały na jodle, nawet gdy ich liczebność była dziesięciokrotnie wyższa niż na dębie.

Polifagiczne gąsienice *Heliothis armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) były atakowane przez *Microbracon brevicornis* (Hymenoptera: Braconidae) tylko wtedy, gdy żerowały na *Antirrhinum* (TAYLOR 1932).

Niektóre owady entomofagiczne wyczuwają organizmy współżyjące z żywicielem lub związki przez nie wytwarzane. Aldehyd octowy produkowany przez grzyba *Monilinia fructicola* przywabia *Biosteres (Opilus) lingicaudatus* (Hymenoptera: Braconidae) do gnijących brzoskwiń. Tam żeruje jego żywiciel — larwy muszek owocowych. Mączelkowate te są przywabiane bez względu na to, czy w brzoskwiniach są larwy, czy ich nie ma (GREANY i współaut. 1977).

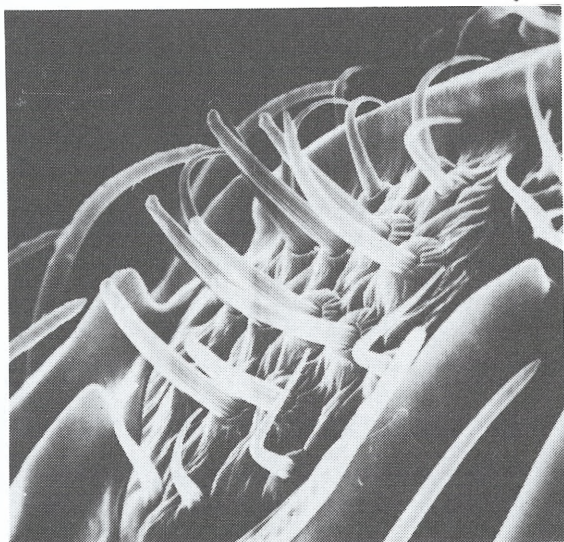
Trzy związki: etanol, aldehyd octowy i octan etylu są uwalniane podczas fermentacji wywołanej przez drożdże piekarnicze. Przywabiają one *Leptopilina heterotoma* (Hymenoptera: Cynipidae), parazytoida atakującego wywilżnę karłowką (*Drosophila melanogaster*) (DICKE i współaut. 1984). Dzięki temu dochodzi do spotkania z żywicielem. Jak wiadomo *Drosophila* przebywa chętnie w miejscach, gdzie zachodzą procesy fermentacyjne.

W wyniku żerowania szkodnika na roślinach mogą pojawiać się związki, które przywabiają parazytoida (HASSEL 1968). Również feromony płciowe pozostawiane przez samice w miejscach składania przez nie jaj mogą odgrywać rolę kairomonów (CAMORS i PAYNE 1971).

LOKALIZACJA ŻYWICIELA

Gdy samica parazytoida trafi już do miejsc pobytu żywiciela, musi go odszukać lub zlokalizować (termin *odszukać* proponuję w stosunku do żywicieli przebywających i żerujących na powierzchni, *zlokalizować* w stosunku do żyjących wewnątrz roślin). Bodźce są odbierane przez niezwykle precyzyjny i czuły system receptoryczny owadów (rys. 2). Na tym etapie bardzo ważną rolę odgrywają chemoreceptory. Są one zdolne odbierać i reagować już na obecność kilku molekuł. Bodźce docierające do samicy parazytoida są dla niej tym, czym tropy zwierzny dla myśliwego. Reakcje behawiorystyczne pozwalają baczniemu obserwatorowi określić celowość kolejnych czynności parazytoida w procesie poszukiwań żywiciela. Reakcje te powstają po rozszyfrowaniu zawiłego kodu informacji.

Gąsienice piędzika przedzimka (*Operophtera brumata*) żerują na powierzchni liści. Jego parazytoid — *Cyzenis albicans* (Diptera: Tachinidae) składa jaja na brzegach uszkodzeń liścia. Jaja kontaktują się z cukrami zawartymi w soku wypływającym z uszkodzonego liścia. Bodziec wywołujący składanie jaj pochodzi z najbliższego sąsiedztwa gąsienicy. Również sztuczne uszkodzanie liści prowokuje samice do składania jaj, nawet pod nieobecność gąsienic piędzika (HASSEL 1968).



Rys. 2. Jeden z dwóch bukietów sensorycznych na wierzchołkowej części ostatniego członu czułka samicy *Trichomalus perfectus* Walker.

Kruszynek (*Trichogramma evanescens*) poszukując jaj żywiciela, porusza się na powierzchni liści, początkowo w przypadkowych kierunkach. Gdy natrafi na łuski motyli, zgubione przez samicę podczas składania jaj, intensyfikuje poszukiwania w ich sąsiedztwie. Są one źródłem kairomonu (LEWIS i współaut. 1976, GUELDNER i współaut. 1984). Podobny efekt dają imitacje łusek przesycone wyciągiem heksanowym uzyskany z łusek z odwołka samicy. W obecności „kairomonu łuseczek” (scale's kairomon) wzrasta aktywność poszukiwawcza samic kruszynka, ich płodność i długość życia, co w efekcie powoduje zaatakowanie większej liczby jaj motyli *Heliothis zea* (NORDLUND i współaut. 1981).

Lokalizacja żywiciela może być procesem bardziej skomplikowanym. Zwykle wtedy biorą w niej udział różnorakie bodźce. Jedne z nich oddziałują na dłuższy dystans, inne na krótszy, przywabiając parazytoida w pobliże żywiciela. Związki działające przez kontakt powodują zwykle intensyfikację poszukiwań w strefie „tropów” żywiciela, prowadząc samice do celu. Parazytoid *Ventura canescens* (Hymenoptera: Ichneumonidae) atakujący larwy motyli z rodzaju *Ephestia* jest przywabiany z dużego dystansu przez zapach wydzielany przez żywiciela (THORPE i JONES 1937, WILLIAMS 1951). Następnie samica intensywnie bada małe strefy maki przesycone wydzieliną gruczołów żuchwowych mklaka, i w końcu tylekroć wbija pokładełko w makę, aż natrafi na larwę (MUDD i CORBET 1973).

Trichomalus perfectus (Hymenoptera: Pteromalidae) jest parazytoidem larw chowacza podobnika (*Ceutorhynchus assimilis*) (Coleoptera: Curculionidae), które żerują wewnątrz łuszczyń rzepaku. Samica parazytoida, przebywająca na

roślinie rzepaku, najpierw „radaruje” starając się określić przypuszczalny kierunek, w jakim znajdują się porażone przez chowacza łuszczyzny. Następnie chodzi po powierzchni łuszczyzny opukując ją czułkami. Na wierzchołkowym członie czulek znajdują się bukiety sensoryczne (rys. 2).

Po zlokalizowaniu larwy żywiciela, który to proces obejmuje skomplikowane czynności z użyciem czulek i receptorów położonych na końcu odwłoka, samica nakłuwka łuszczyne pokładelkiem (DMOCH i LEWCZUK 1993)². Źródłem kairomonów umożliwiających lokalizację żywiciela jest kał larwy. Wszczepienie kału do zdrowej łuszczyzny prowokuje samice parazytoidea do intensywnych poszukiwań i składania jaj do wnętrza łuszczyzn, w których nie ma żywiciela.

W warunkach polowych można znaleźć jaja *T. perfectus* złożone do łuszczyzn uprzednio opuszczonych przez larwę chowacza, w miejsca gdzie znajdują się resztki jej kału. Kał i wodne wyciągi z niego prowokują samice do składania jaj również na larwach innych gatunków owadów nawet takich, z którymi w warunkach naturalnych nigdy nie mają styczności. Przykładem mogą tu być larwy wołka zbożowego, szkodnika występującego w magazynach (DMOCH i RUTKOWSKA-OSTROWSKA 1978). Czynności wykonywane podczas lokalizacji żywiciela mogą tworzyć stałą sekwencję behawiorystyczną (DMOCH i RUTKOWSKA 1982, LEWCZUK 1994, LEWIS i współaut. 1976).

AKCEPTACJA ŻYWICIELA

Z chwilą odnalezienia żywiciela rozpoczyna się etap jego akceptacji. O sukcesie w rozumieniu strategii rozwoju decydują dwie grupy czynników.

Pierwsza ma swe źródło w samym żywicielu i przesądza o złożeniu jaj przez samice parazytoidea. Proces ten nazywany jest rozpoznaniem lub identyfikacją.

Druga grupa to czynniki obniżające i osłabiające proces akceptacji. Może to być powodowane: zaatakowaniem żywiciela przez inny gatunek parazytoidea lub kontrpartnerkę tego samego gatunku (znakowanie żywiciela feromonem ODP), niewłaściwy wiek żywiciela, niewłaściwa wielkość i inne. Czynniki te prowadzą do zaniechania czyli dyskryminacji żywiciela.

IDENTYFIKACJA

Czynniki odgrywające rolę w procesie rozpoznania są trudne do odróżnienia od tych, które prowadzą do lokalizacji żywiciela i mają podobny charakter. Istnieje w tym zakresie obszerna literatura.

Samice *Trichomalus perfectus*, jak wspomniałem wyżej, składają jaja do łuszczyzn rzepaku, w miejsca gdzie znajduje się kał lub ekstrakt wodny kału. Jeśli do łuszczyzny wstrzykniemy ekstrakt chloroformowy kału to samica znajduje to miejsce, wbija tam pokładelko, ale nie składa jaj. Prawdopodobnie do chloroformu nie przechodzi związek odpowiedzialny za rozpoznanie (OSTROWSKA 1979). ARTUR wraz ze współpracownikami (1969) wykazali, że czynnik obecny

²DMOCH J. i LEWCZUK P. 1993. *Zachowanie samicy Trichomalus perfectus Walker w czasie odnajdowania i lokalizacji żywiciela* — film video. Produkcja: Katedra Entomologii Stosowanej SGGW 1993.

w hemolimfie żywicieli stymuluje samice *Itopectis conquisitor* (Hymenoptera: Ichneumonidae) do składania jaj. Później wykazano też, że składanie jaj może być wywołane przez serynę, argininę, leucynę i $MgCl_2$ (ARTHUR i współaut. 1972, HEGDEKAR i ARTHUR 1973). RAJENDRAM i HAGEN (1974) podają, że roztwór fizjologiczny i aminokwasy stymulują składanie jaj przez kruszunka do sztucznych jaj żywiciela.

DYSKRYMINACJA — ZANIECHANIE

Jednym z pierwszych, którzy zauważyli zjawisko dyskryminacji był SALT (1935). Stwierdził on, że samice *Trichogramma evanescens* pozostawiają na swoich żywicielach nieznaną bliżej czynnik wstrzymujący kolejny atak na tego samego osobnika. Mycie jaj żywiciela usuwało ten czynnik. Kilka lat później ten sam autor stwierdził (SALT 1937), że kruszynek może wyczuć spasożytowanie jaja żywiciela w czasie wbijania pokładelka. FLANDERS (1951) czynniki wstrzymujące składanie jaj nazwał czynnikami tropienia (spoor factors). Oczywiście nie było to słuszne. Obecnie zalicza się je do feromonów (ODP) lub allomonów w zależności od tego, czy są one specyficzne czy też nie. Dyskryminacja może następować w różnych punktach łańcucha bodźców prowadzących do żywiciela, jednak najczęściej w miejscu jego pobytu.

Często, szczególnie w przypadku parazytoidów atakujących jaja, żywiciel jest znakowany po kontakcie (HOKYO i współaut. 1966, RAB i BRADLEY 1970). Po złożeniu jaja samica spaceruje po powierzchni jaja przez minutę lub dłużej a jej zachowanie wyraźnie wskazuje na to, że ma na celu znakowanie jaja (KOZŁOWSKI 1987)³. Przy ocenie wartości parazytoida dla potrzeb biologicznej ochrony roślin jest bardzo ważne to, czy potrafi on rozpoznawać i dyskryminować uprzednio spasożytowane osobniki. Wiele gatunków baryłkarzy składa jaja pojedynczo do jamy ciała gąsienic motyli. Samice nie potrafią rozpoznawać i dyskryminować uprzednio zaatakowanych gąsienic. W rezultacie do jednej gąsienicy może zostać złożonych wiele jaj, choć dla uśmiercenia gąsienicy wystarcza tylko jedno jajo.

Z punktu widzenia potrzeb ochrony roślin jest to rozrzutność. Najlepiej jest, gdy samice potrafią dyskryminować uprzednio zaatakowanych żywicieli i jedno złożone jajo przypada na jednego osobnika, jak to jest w przypadku kruszynka. Umiejętność dyskryminacji może mieć różne przyczyny. Jest ona najbardziej efektywna, gdy samice parazytoida po złożeniu jaj znakują żywiciela za pomocą feromonu ODP i gdy feromon odznacza się długą trwałością.

Niektóre owady wykazują zdolności uczenia skojarzeniowego (ARTHUR 1966). Pojedyncze osobniki w miarę nabywania doświadczenia zaczynają dyskryminowanie (VAN LENTEREN 1975, DMOCH i współaut. 1985). Wspomniany wyżej kosmacinek pospolity (*Trichomalus perfectus*) nie potrafi dyskryminować i na jednej larwie żywiciela można znaleźć do kilkanastu jaj. Nie spotyka się jednak nowych jaj, gdy wylęgnie się larwa parazytoida, co najprawdopodobniej jest związane z dyskryminacją.

³KOZŁOWSKI M. 1987. *Taniec dla nowego pokolenia* — film video. Produkcja Katedra Entomologii Stosowanej SGGW.

Odpowiedzialne za to są, najprawdopodobniej, wysoce trwałe kairomony zawarte w kale larw chowacza. Pod koniec rozwoju larwy parazytoidea, gdy ciało żywiciela jest już całkowicie zjedzone, kosmacinek może złożyć jaja na larwie swego gatunku stając się kanibalicznym parazytoideum (dane niepublikowane).

W artykule powyższym starałem się możliwie w skrótovej formie przedstawić wąski wybór zagadnień dotyczących strategii rozwojowej owadzi parazytoideów. Większość prac opublikowanych z tego zakresu pochodzi z pracowni zajmujących się walką biologiczną.

Ostatnie lata wykazały nieuchronnie zbliżający się kryzys metod chemicznych zwalczania szkodników. Niektóre z nich są już odporne na wszystkie dostępne pestycydy.

Prawdziwy postęp w zakresie walki biologicznej i integracji metod zwalczania szkodników rozpoczął się dopiero wtedy, gdy kryzys metod chemicznych stał się faktem. Z tego okresu pochodzi też większość cytowanej literatury. Trzeba jednak pamiętać też, że wiele ciekawych prac z zakresu strategii rozwoju parazytoideów wykonanych zostało przed II wojną światową to znaczy przed wprowadzeniem syntetycznych insektycydów. Szczególnie należy zwrócić uwagę na prace SALTA (1934, 1935, 1937, 1938), jak i inne prace tego autora nie cytowane w tym opracowaniu. Pominęto tu takie zagadnienia jak: masowa hodowla owadów dla potrzeb walki biologicznej, metody ich rozprowadzania i kolonizacji. Stanowią one obecnie przedmiot badań biotechnologicznych, jak i pilnie strzeżone tajemnice firm, produkujących żywe organizmy dla potrzeb walki biologicznej. Są to oczywiście tematy do innych opracowań. Dobre poznanie strategii i zachowania owadów entomofagicznych decyduje często o sukcesie walki biologicznej.

LIFE STRATEGIES OF PESTS

Summary

Coevolution of insect parasitoid-pest system have led to development of a parasitoid's strategy allowing effective searching for the living environment of a host and its precise localization therein. In this process, various stimuli (mainly of chemical nature), originating both from the host and its living environment, are involved. Recognition of biochemical mechanisms used by particular parasitoid to locate a host is a prerequisite of the biological pest control in agriculture.

LITERATURA

- ARTHUR A. P., 1966. *Associative learning in Itopectis conquisitor (Say) (Hymenoptera: Ichneumonidae)*. Can. Entomol. 98, 213-223.
- ARTHUR A. P., HEGDEKAR B. M., ROLLINS C. 1969. *Component of the host hemolymph that induces oviposition in a parasitic insects*. Nature (London) 223, 966-967.
- ARTHUR A. P., HEGDEKAR, B. M., BATSCH, W. W., 1972. *A chemically defined, synthetic medium that induces oviposition in the parasite Itopectis conquisitor (Say) (Hymenoptera: Ichneumonidae)*. Can. Entomol. 104, 1251-1258.
- BLUM S., 1974. *Pheromonal sociality in the hymenoptera*. [W:] *Pheromones* BIRCH M. C. (red.) 222-249. American Elsevier Pub., New York.
- CADE, W., 1975 *Acoustically orienting parasitoids: Fly phonotaxis to cricket song*. Science 190, 1312-1313.
- CAMORS F. B., PAYNE, T. L. 1971. *Response of Heydenia unica (Hymenoptera: Pteromalidae) to Dendroctonus frontalis (Coleoptera: Scolitidae) pheromones and a host tree terpene*. Ann. Entomol. Soc. Amer. 65, 31-33.

- CLAUSEN C. P., 1940. *Entomofagous insects*. McGraw-Hill: New York. 688 str.
- CUSHMAN R. A., 1926. *Location of individual hosts versus systematic relation of host species as a determining factor in parasite attack*. Proc. Entomol. Soc. Wash. 28, 5-6.
- DICKE M., LENTEREN VAN, J. C., BOSKAMP G. J. F., DONGEN-VAN LEEUWEM E., 1984. *Chemical stimuli in host habitat location by Leptopilina heterotoma (Thomson) (Hymenoptera: Eucoilidae) a parasite of Drosophila*. J. Chem. Ecol. 10(5), 693-712.
- DMOCH J., LEWCZUK P., 1993. *Zachowanie samicy Trichomalus perfectus Walker w czasie odnajdowania i lokalizacji żywiciela* — film video. Produkcja: Katedra Entomologii Stosowanej SGGW 1993.
- DMOCH J., LEWIS, W. J., MARTIN P. B., NORDLUND, D. A. 1985. *Role of the host produced stimuli and learning in host selection behaviour of Cotesia (=Apanteles marginiventris (CRRESSON))*. J. Chem. Ecol. 11(4), 453-463.
- DMOCH J., RUTKOWSKA-OSTROWSKA Z., 1978. *Host-finding and host-acceptance mechnism in Trichomalus perfectus Walker (Hymenoptera: Pteromalidae)*. Bull. Acad. Polon. Sci., Serie Sci. Biol. 26, 317-323.
- DMOCH J., RUTKOWSKA Z., 1982. *Rola kairomonów w kształtowaniu sekwencji zachowania parazytoidów. Zeszyty problemowe Postępów Nauk Rolniczych*. 251, 9-16.
- DOUTT R. L., 1957. *Biology of Solenotus begini (Ashmead)*. J. Econ. Entomol. 50. 373-374.
- FLANDERS S. E., 1951. *Mass culture of California red scale and its golden chalcid parasites*. Hilgardia 21, 1-42.
- FLESCHE C. A., 1950. *Studies on searching capacity larvae of three predators of the citrus red mite*. Hilgardia 20, 233-265.
- GREANY P. D., TUMLINSON J. H., CHAMBERS D. L., BOUSH G. M., 1977. *Chemically-mediated host finding by Biosteres (Opus) longicaudatus, a parasitoid of tephritid fruit fly larvae*. J. Chem. Ecol. 3, 189-195.
- GUELDERNER C. G., NORDLUND D. A., LEWIS J. N., THEAN J. E., WILSON D. M., 1984. *Kairomones and their Use for management of Entomophagous Insects. XV Identification of several acids in Scales of Heliothis zea moths and comments on their possible role as kairomones for Trichogramma pretiosum*. J. Chem. Ecol. 10(2), 245-253.
- HASSELL M. P., 1968. *The behavioral response of tachinid fly (Cyzenis albicans (Fall.) to its host, the winter moth (Opheroptera brumata (L.))*. J. Anim. Ecol. 37. 627-639
- HEGDEKAR B. M., ARTHUR A. P., 1973. *Host hemolymph chemicals that induce oviposition in the parasite Itoplectis conquistator*. Can. Entomol. 105, 787-793.
- HENDRY L. B., GREANY P. D., GILL R. J. 1973 *Kairomone mediated host-finding behavior in the parasitic wasp Orgilus lepidus*. Entomol. Exp. Appl. 16, 471-477.
- HENSON R. D., VINSON S. B., BARFIELD. C. S., 1977. *Ovipositional behavior of Bracon melitor Say, a parasitoid of the boll weevil. III. Isolation and identification of natural releases of oviposition probing*. J. Chem. Ecol. 3, 151-158.
- HOKYO N., SHIGA M., NAKASUJI F., 1966 *The effect of intra and interspecific conditioning of host eggs on the ovipositional behaviour oh two scelionid egg parasites of the southern green stink bug, Nezarea viridula L.* Jap. J. Ecol. 16, 67-71.
- JONES R. L., LEWIS W. J., BOWMAN N. C., BEROZA M., BIERL B. A., 1971. *Host-seeking stimulant for parasite of corn earworm: isolation identification, and synthesis*. Science 173, 842-3.
- JONES R. L., LEWIS W. J., BEROZA M., BIERL, B. A., SPARKS A. N., 1973. *Host-seeking stimulants (kairomones) for the egg parasite Trichogramma evanescens*. Environ. Entomol. 2, 293-296.
- KOZŁOWSKI M., 1987. *Tantec dla nowego pokolenia*. Film video. Produkcja Katedra Entmologii Stosowanej SGGW.
- LEWCZUK P., 1994. *Zachowanie samic kosmacinka rzepakowego (Trichomalus perfectus Walker)*. Praca magisterska, Wydział Rolniczy SGGW, 1994, 1-47.
- LEWIS W. J., JONES R. L., GROSS H. R. Jr., NORDLUND D. A., 1976. *The rolle of kairomones ond other behavioral chemicals in host finding by parasitic insects*. Behavioral Biology 16, 267-289.
- MOOR B. P. 1974. *Pheromones in the termite societies*. 250-256. In *Pheromones*. BIRCH M. C. (red.), American Elsevier Pub. New York 259 str.
- MUDD A., CORBET S. A., 1973 *Mandibular gland secretion of larvae of the stored products pests Anagasta kuehniella, Ephestia cautella, Plodia interpunctella and Ephestia elutella*. Entomol. Exp. App. 16, 291-292.
- NETTLES W. C. BURKS M. L., 1975. *A substance from Heliothis virescens larvae stimulating larviposition by females of the tachinid, Archytas marmoratus*. J. Insect Physiol. 21, 965-978.
- NORDLAND D. A., LEWIS E. J., 1976. *Terminology of chemical releasing stimuli in intraspecific and interspecific interactions*. J. Chem. Ecol. 2, 211-220.

- NORDLUND D. A., LEWIS W. J., JONES R. L., GROSS JR. H. R., 1981. *Kairomones and their use for management of Entomophagous Insects. IV. Effect of kairomones on productivity and longevity of Trichogramma pretiosum Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae)*. J. Chem. Ecol. 2(1), 67-72.
- OSTROWSKA Z., 1979. *Mechanizm odnajdowania i akceptacji żywiciela przez samice Trichomalus perfectus Walker (Hymenoptera: Pteromalidae)*. Praca Doktorska Zakład Parazytologii PAN 1979.
- RAB R. L., BRADLEY J. R. 1970. *Marking host eggs by Telenomus sphingis*. Ann. Entomol. Soc. Amer. 63, 1053-1056.
- RAJENDRAM G. F., HAGEN K. S., 1974. *Trichogramma oviposition into artificial substrates*. Environ. Entomol. 3, 399-401.
- READ D. P., FEENY P. P., ROOT R. B., 1970. *Habitat selection by the aphid parasite Diaeretiella rapae and hyperparasite, Charips brassicae*. Can. Entomol. 102, 1567-1578.
- ROGERS D., 1972. *Random search and insects population models*. J. Anim. Ecol. 41, 369-383.
- SALT G., 1934. *Experimental studies in insect parasitism. II. Superparasitism*. Proc. R. Soc. London, Ser. B. 114, 455-476.
- SALT G., 1935. *Experimental studies in insect parasitism. III. Host selection*. Proc. Roy. Soc. Lond. B. 117, 413-435.
- SALT G., 1937. *The sense used by Trichogramma to distinguish between parasitized and unparasitized hosts*. Proc. Roy. Soc. Lond. B. 122, 57-75.
- SALT G., 1938. *Experimental studies in insect parasitism. VI. Host suitability*. Bull. Entomol. Res. 29, 223-246.
- SOPER R. S., SHEWELL G. E., TYRRELL D., 1976. *Colcondamyia auditrix* nov. sp. (Diptera: Sacrophagidae), a parasite which is attracted by the mating song of its host, *Okanagana rimosa* (Homoptera: Cicadidae). Can. Entomol. 108, 61-68.
- TAYLOR J. S. 1932. *Report on cotton insect and disease investigation. II. Notes on the american bollworm (Heliothis absoleta F.) on cotton and its parasite (Microbracon brevicornis Wesm.)*. Sci. Bull. Rep. Agric. For. Union S. Afr. 113.
- THORPE W. H., JONES F. G. W., 1937. *Olfactory conditioning in a parasitic insect and its relation to the problem of host selection*. Proc. R. Entomol. Soc., Ser. B 124, 56-81.
- ULLYET G. C., 1947 *Mortality factors in populations of Plutella maculipennis Curtis (Lepidoptera: Tineidae) and their relation to the problem of the control*. Union S. Africa, Dept. Agric. Ent. Mem. 2, 77-202.
- VAN LENTEREN J. C., BAKKER K., 1975. *Discrimination between parasitized and unparasitized hosts in the parasitic wasp Pseudeucoila bochei: A matter of learning*. Nature (London) 254, 417-419.
- VINSON S. B., LEWIS W. J., 1965. *A method of host selection by Cardiochiles nigriceps*. J. Econ. Entomol. 58, 869-887.
- VINSON S. B., 1976. *Behavioral chemicals in the augmentation of natural enemies*. [W:] *Biological Control by augmentation of natural enemies*, 237-279, RIDGWAY R. L., VINSON S. B. (red.), Plenum Press. New York and London.
- WESELOCH R. M., 1977. *Behavioral responses of the parasite Apanteles melanoscelus, to Gipsy moth silk*. Environ. Entomol. 5, 1128-32.
- WESELOCH R. M., 1981. *Host location by parasitoids in Semiochemicals their role in pest control st.* 79-95, NORDLUND D. A., JONES R. L., LEWIS W. J. (red.) John Wiley & Sons 1981.
- WILLIAMS J. R., 1951. *The factors which promote and influence the oviposition of Nemeritis canescens Grav. (Ichneumonidae, Ophioninae)*. Proc. R. Entomol. Soc. London. Ser. A. 26, 45-58.
- ZWOLFER H., KRAUS M., 1957. *Biocenotic studies on the parasite of two fir and two oak-tortricids*. Entomophaga 2, 173-196.