

TYPY WZAJEMNYCH POWIĄZAŃ POMIĘDZY OWADAMI PASOŻYTNICZYMI A ICH ŻYWICIELAMI

Walentyna A. Šapiro

Wszechzwiązkowy Instytut Ochrony Roślin w Leningradzie

Wzajemne związki pomiędzy partnerami biologicznego układu pasożyt—żywiciel, kształtujące się w procesie długiej ewolucji, uwarunkowały pojawienie się u owadów różnych przystosowań, nierzadko o bardzo specyficznych przejawach. Formowanie się tego dwuczłonowego układu w warunkach złożonych w swojej strukturze wspólnot i w różnych w swojej naturze ekosystemach uwarunkowało u partnerów powstanie adaptacji w dwóch powiązanych ze sobą i wzajemnie uzależnionych kierunkach:

1) przystosowanie jednego i drugiego organizmu do życia w ustawnie zmieniających się warunkach otaczającego środowiska oraz

2) przystosowanie, związane z kształtowaniem się pomiędzy partnerami wzajemnych powiązań, zabezpieczających im współistnienie i zachowanie gatunków w układzie pasożyt—żywiciel, tj. formowanie międzygatunkowych stosunków w biocenozach.

Mówiąc inaczej, dobór naturalny działa nie tylko oddzielnie na pasożyty i na ich żywicieli, ale na sam układ pasożyt—żywiciel w całości na jego cykl biologiczny [21]. Podstawą tworzących się biologicznych systemów było ustalenie pomiędzy partnerami materiałowych, energetycznych i informacyjnych związków. Całą różnorodność wzajemnych powiązań pomiędzy organizmami Kamšilov [12] dzieli na 2 kategorie:

1) związki genealogiczne, zawierające powiązania przodków i potomstwa w granicach jednego gatunku, przedstawiające całokształt związków pomiędzy kolejnymi pokoleniami;

2) związki ekologiczne, które łączą różnorodne formy wzajemnych oddziaływań pomiędzy osobnikami swojego i innych gatunków.

Oddziaływania te dotyczą związków pokarmowych, ochrony przed wrogami, stosunków konkurencyjnych, tzn. wszelkich różnorodnych związków pomiędzy osobnikami i populacjami w przestrzeni.

Spośród komponentów agrocenoz, podstawą których—jak wiadomo—jest roślina, tzn. producent pierwotny, utworzyły się specyficzne, powiązane łańcuchami pokarmowymi, trójczłonowe układy biologiczne: producent (roślina)—konsument pierwszego rzędu (fitofag)—konsument drugiego rzędu (pasożyt) [20]. Roślina, która jest pokarmem i siedliskiem fitofagów, dla entomofagów stwarza nie tylko konieczne warunki ekologiczne (mikroklimat siedliska), ale oddziałuje również pośrednio przez fitofaga, występując jako czynnik pokarmowy, charakteryzujący się właściwościami jakościowymi. Wykazaliśmy prostą zależność warunków rozwoju pasożytów od charakteru żerowania żywiciela. Odżywianie się fitofaga pełnowartościowym pokarmem polepsza warunki bytowania w nim pasożytów i odwrotnie [31].

U owadów pasożytnictwo powstało już u *Holometabola* i jak wiadomo największy rozwój osiągnęło u przedstawicieli najwyżej usystematyzowanych rzędów — błonkówek i muchówek, u których funkcje życiowe i sposób życia w stadium imago i larwalnym są różne. Powstanie pasożytnictwa wśród owadów dotyczyło wielu stron ich życia i wymagało na różnych etapach ich filogenezy specjalnych adaptacji do sposobu życia żywiciela i do warunków jego bytowania. Specjalizacja pokarmowa pasożytów do określonych biologicznie grup fitofagów i stadiów ich rozwoju określiła ich morfologiczne, ekologiczne i zachowawcze adaptacje.

Specyfika wzajemnych powiązań pasożytów z żywicielami uwarunkowana jest:

- 1) stosunkowo niewielkimi różnicami w rozmiarach ciała żywiciela i pasożyta;
- 2) brakiem wyraźnych różnic w czasie trwania ontogenezy żywiciela i pasożyta;
- 3) śmiercią żywiciela następującą po zakończeniu rozwoju pasożyta.

Podstawowymi kierunkami ewolucji pasożytów było z jednej strony wytworzenie się u osobników dorosłych adaptacji do bytowania, która byłaby związana z wypełnieniem podstawowej funkcji — rozmnażania, ukierunkowana na rozwój instynktów troski o potomstwo, i z drugiej strony — na formowanie przystosowań, zabezpieczających optymalne warunki rozwoju larw wewnątrz żywego rozwijającego się żywiciela.

SPECYFICZNE CECHY ZACHOWANIA SIĘ OSOBNIKÓW DOROSŁYCH PASOŻYTA PRZY SZUKANIU I PORAŻANIU ŻYWICIELA

Charakter rozmieszczenia jaj w stosunku do żywiciela odzwierciedla u pasożyta stopień rozwoju jego instynktu troski o potomstwo. U pasożytniczych muchówek troska o potomstwo przejawia się u przedstawicieli podrodziny *Phasiinae* i *Tachininae*, które składają jaja do żywiciela. Wie-

le rączycowatych rozmieszcza swoje jaja lub larwy na roślinach żywicielskich swojego żywiciela, a porażenie następuje bądź biernie, kiedy żywiciel zagarnia jaja pasożyta razem z pokarmem, bądź larwa pasożyta aktywnie przyczepia się do ciała żywiciela w momencie, kiedy ten znajduje się obok niej. Największą doskonałość instynktu troski o potomstwo osiągnęły pasożytnicze błonkówki, u których aktywną rolę w porażaniu odgrywają stadia imaginalne. Wyraża się to u nich w stworzeniu specjalnych sposobów bezpośredniego kontaktu z żywicielem. Szukanie żywiciela i sam akt napadnięcia na niego uwarunkowany jest zaspokojeniem wewnętrznych potrzeb organizmu pasożyta, związanych z fizjologicznym przygotowaniem się samic do składania jaj. Realizacja potrzeby kontaktu z żywicielem w procesie rozmnażania doprowadziła do tego, że u dorosłych pasożytów uformowały się specjalne zachowawcze przystosowania, które w procesie ewolucji przybrały specyfikę gatunkową. Posiadają one określony stereotyp zachowania się, przejawiający się w następstwie i koordynacji oddzielnych jego elementów.

Obecnie w procesie poszukiwania i wyboru żywiciela przez pasożyty wydzielamy 3 etapy: 1) poszukiwanie siedliska żywiciela, 2) poszukiwanie żywiciela i 3) wybór żywiciela [7, 9, 52]. Wydaje się ważne wydzielenie jeszcze 2 etapów: 4) akt składania jaj i 5) „oznakowania” żywiciela po jego porażeniu jako kończących jeden proces, który skierowany jest na wypełnienie przez dorosłe osobniki ich podstawowej funkcji — rozmnażania. Pozwala to również pełniej scharakteryzować strukturę stereotypu zachowania się pasożytniczych błonkówek przy zrealizowaniu przez nie złożonego procesu szukania i kontaktowania się z żywicielem. Jak wykazały nasze obserwacje, czwarty z wyszczególnionych etapów — zachowanie się pasożytów omawianego rzędu, charakteryzuje się najbardziej wyraźną specyfiką.

Stwierdzono powszechnie, że szukanie przez samice pasożyta miejsc przebywania żywiciela związane jest z ich reakcją na wewnętrzne podniety, którymi mogą być zarówno rośliny żywicielskie fitofaga, jak i warunki ekologiczne zasiedlanego przez żywiciela obszaru. Posiadając dobrze rozwinięty system nerwowy i bogaty system organów czuciowych, pasożyty przystosowane są do orientowania się w otaczającym środowisku przy pomocy różnych zdalnych i kontaktowych receptorów.

W ostatnim okresie stwierdzono, że owady nie mogą same syntetyzować feromomów i hormonów, w związku z czym otrzymują je już w gotowej postaci w pokarmie. Częściej źródłem tych ważnych w życiu owadów substancji są rośliny żywicielskie [11]. Stwierdzenie to odkrywa mechanizmy regulujące zachowanie się owadów—fitofagów, podkreśla także ważność poznania trójczłonowego układu roślina żywiciela—fito-

fag—pasożyt, celem poznania troficznych i zachowawczych związków między jego elementami.

W biologicznym układzie pasożyt—żywiciel historycznie uzewnętrznia się zbieżność potrzeb w stosunku do czynników środowiska [42] i jednako- kowe reakcje na rośliny żywicielskie fitofaga. Zbieżność taksji u partnerów sprzyja koncentracji pasożyta w miejscach zasiedlanych przez żywiciela i ułatwia im spotkanie.

Przy bezpośrednim poszukiwaniu żywiciela w miejscu jego przebywania lub jego rośliny żywicielskiej ważną funkcję pełni wykorzystanie przez pasożyta bodźców chemicznych. Do orientacji mogą służyć chemiczne środki wewnętrznego komunikowania się ze swoim żywicielem, ale przede wszystkim wydzielane przez niego atraktanty płciowe jak również różnego rodzaju produkty czynności fizjologicznych, takie jak ekskrementy lub produkowane przez fitofagi substancje, które ułatwiają im utrzymywanie się i przemieszczanie na roślinie. W rzeczywistości poszukiwanie żywicieli żyjących w ukryciu jest skomplikowane. W takich przypadkach, pomimo sygnałów chemicznych przy wyszukaniu żywiciela, ważną funkcję odgrywają toksyjne percepcje pasożyta. Obmacując czułkami łodygę, owoc lub inne części porażonej przez fitofaga rośliny samica pasożyta przemieszczając się powoli zdolna jest odkryć miejsce żerowania żywiciela, żyjącego w ukryciu.

Wiele pasożytów posiada zdolność wyczuwania na niewielką odległość (2-5 cm) wydzielanych przez żywiciela substancji chemicznych. W związku z tym u takich pasożytów poszukiwanie żywiciela w znacznym stopniu ma charakter przypadkowy. Jednakże dobre zdolności lokomotoryczne pasożytów pozwalają im „obejrzeć” dużą liczbę roślin. Odnalezienie przez wyspecjalizowane pasożyty żywiciela przy jego niskiej liczebności i porażenie go w 80-90% stwierdzone jest dla wielu gatunków z kompleksów leśnych i biocenoz polowych. Świadczy to o wystarczająco dużych przystosowaniach poszukiwawczych pasożytów w środowisku naturalnym.

Adaptacja pasożytów do modelu życia określonych żywicieli w znacznym stopniu określiła ich budowę morfologiczną i funkcje organizmu. Przy wyborze osobnika—żywiciela samica pasożyta kieruje się fizycznymi i chemicznymi bodźcami, które określają atrakcyjność i przydatność żywiciela w celu złożenia jaj. Duże znaczenie ma kształt i wielkość ciała żywiciela oraz przejawiane przez niego reakcje mechanicznej obrony. Przejawiające się przy tym u pasożytów gatunkowe różnice w reakcjach zachowania wyrażają się przystosowaniem ich do różnych grup biologicznych owadów żywicieli lub do faz ich rozwoju. Mało aktywne grupy owadów—przedstawiciele *Homoptera*, tworzące kolonie,

jak również jaja i poczwarki innych owadów mogą podlegać dokładnemu „obejrzeniu” przez samice pasożyta przed ich porażeniem. Pasożyty takie posiadają ogromne możliwości przy kontaktowaniu się z żywicielem. Są w stanie określić wielkość i kształt ich ciała, a także stwierdzić obecność w nich larw swojego lub innego gatunku. Wieloletnie obserwacje zachowania się samic gatunków z rodzaju *Telenomus*, pasożytujących w jajach pluskwiaków [2, 3, 6, 30] wykazały, że wybór i sam proces porażenia jaj w złożu jest bardzo skomplikowany i składa się z kilku następujących po sobie etapów, z których kończącym jest naniesienie na porażone jajo pluskwiaka specjalnych linii. Pozostawione przy tym ślady wydzieliny pozwalają samicom odróżnić porażone jaja od nieporażonych. Samice gąsieniczników pasożytujących w ciele *Homoptera*, posiadają zdolność rozróżniania wielkości żywiciela i składają do wnętrza lub na zewnątrz ciała większych osobników zapłodnione jaja, dające samice, a do ciała żywicieli drobnych, niezapłodnione jaja, z których rozwijają się samce [29, 44]. Badania przeprowadzone na pasożytach wełnowca cytrusowego (*Pseudococcus citri* Risso) wykazały, że samice *Leptomastix dactylopii* How. i *Leptomastidea abnormis* Grt. podczas porażania drobnych czerwców dawały w potomstwie 81% samców, a przy rozwoju potomstwa w osobnikach dużych liczba samic wynosiła 92,3-100% [23]. W badaniach nad pasożytem bawełnicy korówki z dużych osobników żywiciela wyleciało 100% samic *Aphelinus mali* Hald. ze średnich i drobnych — odpowiednio 60 i 33% [1].

Gatunki pasożytujące na aktywnych stadiach owadów mają zdecydowanie mniejsze możliwości dokładnego „obejrzenia” żywiciela przed złożeniem jaj. W tych wypadkach wybór żywiciela uwarunkowany jest najczęściej odległością i niezależnie od chemicznych taksji niektóre z pasożytów, a w szczególności rączykowate, wykorzystują również wzrok. Przejawiająca się u tej grupy duża ostrożność przy kontaktowaniu się z żywicielem związana jest z występowaniem u niego reakcji aktywnej, mechanicznej obrony. Przy zbliżaniu się samic pasożyta gąsienice i larwy wielu gatunków owadów spadają z roślin lub wykonują szybkie ruchy przednią częścią ciała, wydzielając przy tym z otworu gębowego lepka ciecz, która z chwilą dostania się na ciało pasożyta skleja jego kończyny i skrzydła, nierzadko powodując śmierć. Nie zważając jednak na to — preferują aktywne osobniki żywiciela. Po wypatrzeniu ofiary rączyca *Phorocera silvestris* R-D, pasożytująca w gąsienicach brudnicy nieparki, początkowo przelatuje nad nią i w przypadku jej aktywnej reakcji (szybkie ruchy przedniej części ciała) samica przy błyskawicznym drugim przelocie nad gąsienicą składa na nią jaja. Drugi pasożyt brudnicy nieparki, muchówka *Blepharipoda scutellata* R.-D., składająca jaja na roś-

linę, przy spotkaniu z żerującą gąsienicą siada niedaleko od niej i kiedy gąsienica odgryza kolejną część tkanki samica pasożyta przelatuje szybko nad nią i składa jaja na samym brzegu objadanej części liścia [32].

Również i błonkówki zdecydowanie preferują aktywne osobniki żywiciela. Przed złożeniem jaja kontrolują przydatność żywiciela, ostrożnie kierując w jego stronę czułki. Chore i pasywne osobniki żywiciela porażane są bardzo rzadko. W ten sposób wyspecjalizowane gatunki pasożytów preferują osobniki dobrze przystosowane do życia, co zabezpiecza dobre warunki rozwoju ich stadiów przedimaginalnych [31].

Sam akt porażania żywiciela z różnych grup biologicznych pasożytów przebiega różnie. Bardziej przedłużony jest on u gatunków adaptowanych do mało ruchliwych, a w szczególności do mało aktywnych stadiów owadów. I tak, samice gatunków z rodzaju *Telenomus* i *Microphanurus* tracą na składanie jaja 4-8, a czasami nawet do 14 minut, przyjmując przy tym charakterystyczne położenie. Samica umieszczając się na złożu jaj żywiciela przyjmuje prawie pionową pozycję i wprowadza pokładełko zwykle w środkową część znajdującego się z tyłu niej jaja. W momencie składania jaja samica mocno podciąga tylnymi nogami ku końcowi odwłoka porażane jajo. Wyspecjalizowany pasożyt *Meniscus agratus* Grav., porażający larwy sówki pszenicówki młodszych stadiów rozwojowych, znajdujące się w kłosie, traci na nie kilka minut [34]. W celu złożenia jaja samica przyjmuje również bardzo specyficzną pozycję. Lokuje się u dołu kłosa, głową do dołu i podnosząc odwłok przekłuwając długim pokładełkiem łuski i ziarno, i składa jajo w znajdującą się w nim gąsienicę szkodnika. Stwierdzono, że gąsienic znajdujących się na pożywce i żerujących nie w ukryciu samice *M. agratus* nie atakują.

U gatunków pasożytujących na aktywnych stadiach owadów żyjących na powierzchni roślin kontaktowanie się i sam akt porażenia mają bardzo szybki przebieg (1-2 s) i wykonywane są przez samice z dużą ostrożnością, co zmniejsza możliwość dostania się na powierzchnię ich ciała śmiertelnie działających wydzielin żywiciela. Przy czym charakter napażenia na żywiciela oraz miejsce rozmieszczenia jaj przez samice u różnych gatunków są różne. I tak, u rodzaju *Exenterus* istnieje korelacja pomiędzy stopniem złożoności mechanizmu przyczepiania jaj do ciała żywiciela a charakterem ich rozmieszczenia. Samice *E. abruptorius* (Thunb.) posiadają bardzo złożony aparat przyczepiający, co pozwala im bardzo mocno przyczepiać jaja, które umieszczają w hipodermie żywiciela. Samice *E. amictorius* (Panz.) i *E. adpersus* Htg. składają jaja swobodnie, bez uprzedniego przymocowywania ich do ciała żywiciela i rozmieszczają je przeważnie na tułowiu, rzadziej na pierwszych segmentach ciała żywiciela, gdzie są niedostępne dla broniącej się larwy żywiciela, która mogłaby je uszkodzić szczękami [8, 49].

SPECYFIKA ONTOGENEZY LARW PASOŻYTÓW

Przejście owadów do pasożytniczego trybu życia stymulowało pojawienie się u entomofagów bardzo złożonych adaptacji we wzajemnych powiązaniach z żywicielami w stadium larwalnym. Larwa zmuszona była przystosować się nie tylko do pokonania ochronnych reakcji żywiciela i innych skomplikowanych nieprzerwanie zachodzących procesów życiowych w jego organizmie, ale osiągnąć również umiejętność zachowania pełnowartościowego żywiciela jako pokarmowego substratu potrzebnego do jej rozwoju. W procesie długiej, sprzężonej ewolucji pasożyta i żywiciela u pasożytniczej larwy gromadziły się przystosowania do przecięcia stojących na jej drodze różnorodnych ochronnych przystosowań ze strony żywiciela o charakterze fizjologicznym czy mechanicznym. Wpłynęło to w znacznej mierze na odpowiednią morfoanatomiczną budowę larwy pasożyta i specyfikę oddziaływania jej na żywiciela w procesie żerowania i rozwoju. Największa różnorodność w zewnętrznej i wewnętrznej strukturze wykształciła się u larw pierwszego stadium. U pasożytniczych błonkówek stwierdzono występowanie 14 typów larw pierwszego stadium [43]. Taka różnorodność typów larw wydaje się być spowodowana tym, że w procesie przechodzenia na pasożytnictwo u owadów podstawową trudnością świeżo wylęgłej larwy było nawiązanie bezpośredniego kontaktu z żywicielem, który miał zapewnić konieczne warunki dla rozwoju pasożyta. Określiło to również charakter oddziaływania na żywiciela larwy pasożyta, znajdujące się w ontogenezie.

Specyficzną cechą pasożytniczych larw jest ich przystosowanie do wykorzystywania lekko hydrolizujących i przyswajalnych substancji pokarmowych, znajdujących się w hemolimfie i tkance tłuszczowej żywiciela. Życie we wnętrzu owada, endopasożytniczych larw lub odżywianie się larw ektopasożyta cieczą wytwarzaną we wnętrzu żywiciela pokarmem bogatym w substancje odżywcze [39, 40] pozwala larwom maksymalnie wykorzystać pokarmowe zasoby żywiciela przy minimalnej utracie energii. Ta biologiczna właściwość pasożytów stwarza ich larwom możliwość ograniczenia pasożytnictwa tylko do jednego osobnika żywiciela. W takim przypadku nagromadzone w procesie rozwoju żywiciela plastyczne i energetyczne substancje stanowią dla pasożyta rezerwy pokarmowe, których jakość określają warunki żerowania żywiciela oraz wykazują prosty wpływ na fizjologiczny skład pasożyta. Za przykład mogą posłużyć gąsienice krępaka nawiśniaka i rozwijające się w nich larwy pasożyta *Zele calcarator* (Wesm). Żerujące na jesionie gąsienice i larwy pasożyta osiągały ciężar odpowiednio 762 mg i 28,1 mg, na dębie 276 mg i 18,1 mg. Przy żerowaniu na liściach grabu, który w warunkach Azerbejdżanu stanowi najlepszy pokarm brudnicy nieparki, poczwarki szkod-

nika ważyły 999 mg, a uzyskane z nich poczwarki *Blepharipa scutellata* (R.-P.) — 236 mg; przy rozwoju na dębie ich ciężar wynosił odpowiednio 639 mg i 168 mg, a ilość tłuszczu 18,8% i 29,2% suchej masy, podczas gdy na grabie zawierały odpowiednio 21,8% i 31,1% [31].

WŁAŚCIWOŚCI ODDZIAŁYWANIA PASOŻYTÓW NA ŻYWCIELI

Przy zachowaniu odpowiedniego ogólnego schematu rozwoju osobniczego pasożyta u błonkówek pasożytniczych wynikła wielka różnorodność w sposobach oddziaływania na żywiciela, zarówno stadiów imaginalnych jak i larwalnych, ukierunkowanych na stworzenie jak najkorzystniejszych warunków do życia pasożyta. Szczególnie istotnie różnią się w sposobach oddziaływania na żywiciela zewnętrzne i wewnętrzne pasożytnicze błonkówki.

Ektopasożyty. O pasożytnictwie zewnętrznym można mówić przede wszystkim w odniesieniu do endofitycznych form owadów—żywicieli i odnosząc go do bardzo wczesnych etapów ewolucyjnego rozwoju pasożytniczego sposobu życia. Jak wiadomo, ektopasożytnicze formy najpospolitsze są wśród *Ichneumonidae* i *Braconidae*, które stoją na niższym stopniu rozwoju ewolucyjnego. Wśród przedstawicieli *Chalcidoidea* do ektopasożytów należą niektóre rodzaje z rodzin *Pteromalidae*, *Spalangidae*, *Eulophidae*, *Aphelinidae* [5, 19, 27, 28, 43, 46]. Największą różnorodność osiągnęło pasożytnictwo zewnętrzne pośród *Ichneumonidae* i ma trzy oddzielne typy.

Pierwszy typ charakterystyczny jest dla *Cryptinae* i niektórych gatunków *Pimplinae* i *Braconinae*, pasożytujących na gąsienicach. Typowym dla tych przedstawicieli jest nieodwracalne paraliżowanie żywiciela przez samice przed złożeniem jaja. Właściwość ta umożliwiła pasożytowanie na gąsienicach w różnym stadium rozwojowym. Paraliżowanie likwiduje procesy wzrostowe i obronne reakcje ze strony żywiciela, zabezpiecza odpowiednio homeostatyczne warunki żerowania larw. Samica składa jaja o stosunkowo delikatnym chorionie. Wylęgła larwa jest ruchliwa i aktywnie nawiązuje kontakt z żywicielem. W procesie rozwoju posiada ona zdolność przemieszczania się na żywicielu i w granicach jego schronienia, a sposób jej żerowania bliski jest drapieźnictwu. W ciągu rozwoju osobniczego zmienia się również morfologia larwy. Stwierdzono to dla *Cryptus vidnatorius* F., *Mesostenus albinotatus* Grav. (*Cryptinae*), *Epiurus ventricornis*, Tschek. (*Pimplinae*) i *Bracon niger* (*Braconinae*), pasożytujących na gąsienicach żerujących wewnątrz strączków białej akacji [4]. W pierwszym stadium larwy tych gatunków pasożytów mają hypognatyczną głowę i aparat gębowy w formie przyssawki, co pozwala im żerować, kiedy znajdują się na ciele żywiciela. Starsza larwa staje się

hymenopteroidalna, głowa jej przybiera pozycję ortognatyczną. U tej grupy pasożytów rozwój larwy trwa 3-5 dni. Szybszy rozwój może spowodować ewentualną śmierć żywiciela, wywołaną przez niedoskonały sposób żerowania larwy [4, 24, 26].

Do drugiego typu należą gatunki gąsieniczników składające jaja na żyjących na powierzchni żywicieli — larwach pilarzowatych. Do tego typu należą przedstawiciele podrodziny *Typhoninae*. Gatunki należące do tej grupy nie paraliżują żywiciela, ale potrzebne są im z kolei specjalne przystosowania, mające na celu mocne przyczepienie larwy do żywiciela.

Według Kasparjana [13] larwy takie w porównaniu z pierwszą grupą gąsieniczników są bardziej wyspecjalizowane. Samice składają duże, silnie zchitynizowane, ciemne jajo na ciało żywiciela. Jaja umieszczają one na zewnętrznych pokrywach ciała żywiciela za pomocą pokładełka, wprowadzając znajdującą się na jego końcu kotwiczkę w tkankę mięśniową porażonej larwy. Samica wybiera larwy pilarzowatych, które zakończyły rozwój. Rozwój zarodka pasożyta ulega zahamowaniu, a wylęg larwy następuje już po przepoczwarczeniu się żywiciela. Uważa się, że bodźcem dla zapoczątkowania rozwoju embrionalnego pasożyta jest podwyższalna wilgotność w kokonie żywiciela. Larwa pierwszego stadium rozwojowego utrzymuje się na żywicielu, a począwszy od 2 stadium posiada zdolność przemieszczania się. Ciało larw niektórych gąsieniczników, a w szczególności *Exenterus abruptorius* (Thunb.), zaopatrzone jest w długie włoski w postaci pęczków. Spełniają one oczywiście nie tylko funkcje lokomotoryczne, ale mają również znaczenie amortyzacyjne przy kontaktowaniu się z aktywnym żywicielem w warunkach ograniczonej przestrzeni (np. wewnątrz kokonu). Larwa pasożytująca na niesparaliżowanym, bardzo żywotnym żywicielu (poczwarcie, przygotowanej do diapauzy) rozwija się w okresie 8-10 dni wydłużającym się do kilku miesięcy. Ponadto, podobnie jak żywiciel, może diapauzować przez okres 2-3 lat [8, 13, 38, 41, 43].

Trzeci typ pasożytnictwa charakterystyczny jest dla gąsieniczników, których cały rozwój larwalny związany jest z żyjącym na odkrytej powierzchni i aktywnie żerującym żywicielem. Do typowych przedstawicieli tej grupy pasożytów należą gatunki z rodzaju *Netelia* z podrodziny *Tryphoninae*. Pasożytują one na larwach sówkowatych przede wszystkim starszych stadiów. Larwy należące do tej grupy wyposażone są w bardzo mocny mechanizm przymocowywujący je do żywiciela. Po wylęgu larwa mocno przymocowywuje się do ciała żywiciela aparatem gębowym i pochłania soki ciała żywiciela. Larwa nie wyciąga szczęk nawet przy ustaniu żerowania, robi to tylko przy przechodzeniu w każde następne stadium rozwojowe. Tylony koniec ciała larwy, do momentu zakończenia jej rozwoju, znajduje się wewnątrz jaja mocno przyczepionego do ciała ży-

wiciela. Niezależnie od tego ciało larwy na dole i po bokach pokryte jest ostrymi, stożkowanymi kolcami, skierowanymi w kierunku głowy, co dodatkowo zabezpiecza utrzymywanie się na żywicielu [41].

Bardziej swoisty charakter ma rozwój ektopasożytniczych larw z rodziny *Pteromalidae* i *Spalangidae* pasożytujących na larwach lub na poczwarkach much szkodników zbóż. Samica składa jaja swobodnie na ciało żywiciela lub na ścianki puparium od wewnętrznej strony. Larwa L_1 jest bardzo ruchliwa i zdolna zniszczyć złożone przez samice w czasie późniejszym jaja swojego gatunku. Ogólny typ budowy ciała larwa zachowuje w ciągu całego okresu rozwoju, w zasadzie zmieniają się tylko jej wymiary oraz wymiary narządów gębowych [14, 16, 17, 43, 53].

Endopasożyty. Przejście do endopasożytniczego trybu życia opierało się na wyłonieniu w procesie ewolucji specjalnych wzajemnych powiązań z żywicielem. Znaczne zmiany zaszły w embriogenezie pasożytów, co wyraziło się:

- 1) zmniejszeniem rozmiarów ciała w związku z prostą zależnością od wielkości ciała żywiciela;
- 2) zmniejszeniem ilości żółtka w jajach pasożytów w związku z przejściem ich do życia wewnątrz żywiciela i możliwością czerpania substancji pokarmowych z ciała żywiciela w ciągu embriogenezy;
- 3) zmniejszeniem rozmiarów jaj i wytworzeniem specjalnych troficznych osłonek, co związane jest ze specyfiką odżywiania się zarodka pasożyta [10].

U endopasożytów, przystosowanych do różnych faz rozwojowych owada, charakter wzajemnych powiązań z żywicielem jest różnorodny.

a) Pasożyty jaj i poczwarek. U pasożytów jaj i poczwarek, obok adaptacji do przezwyciężenia strukturalnych barier, takich jak chorion jaja i kutikularna otoczka poczwarki, co należało do funkcji stadiów imaginalnych, ważne było formowanie przystosowań do hamowania procesów rozwojowych żywiciela w celu zabezpieczenia homeostatycznych warunków bytowania larwalnych stadiów pasożyta. Gatunki, przystosowane do takich stadiów owadów, porażają je w najodpowiedniejszym początkowym okresie rozwoju: jaja — na początku embriogenezy, poczwarki — w początkowym okresie histolizy. U takich pasożytów zahamowanie rozwoju żywiciela może spowodować zarówno samica jak i larwa. O aktywnym działaniu samicy pasożyta na żywiciela przy porażeniu przez nie jaj i poczwarek może świadczyć fakt, że przy naznaczeniu żywiciela przez ukłucie nawet jednorazowe pokładelkiem bez składania jaj rozwój jego ulega zahamowaniu. Taka osobliwość przejawia się u pasożytów z rodzaju *Trissolcus* (*Scelionidae*) i *Trichogramma* (*Trichogrammatidea*). Jest to związane oczywiście z wydzielaniem przez samice pasożyta specjalnej wydzieliny hamującej rozwój zarodka żywiciela. Bardzo złożoną drogą

możliwe jest stłumienie rozwoju żywiciela przez gąsieniczniki — pasożyty poczwarek motyli. Na przykład *Pimpla turionellae* (L.) przy porażeniu poczwarki barciaka większego wprowadza do niej substancję, która chociaż hamuje rozwój żywiciela, to jednak nie przeszkadza w jego zakończeniu. Całkowite wstrzymanie rozwoju żywiciela następuje po złożeniu jaja [48]. Bezpośredni wpływ samej larwy pasożyta na rozwój żywiciela może przejawiać się w różnych kierunkach.

Interesujący jest typ oddziaływania na żywiciela wykryty przez Ivanovę-Kazas [10] u pasożyta jaj *Macrodytes marginalis* L. — *Mestocharis militaris* R-Kors. (*Entedontidae*, *Chalcidoidea*). Samica składa do jednego jaja chrząszcza około 40 jaj. Larwa pasożyta jest „wewnętrznym drapieżcą”, zjadając larwy swojego i innych gatunków. Dojrzałość osiąga tylko kilka osobników pasożyta. Jeśli porażenie jaja następuje we wczesnej porze rozwoju i larwy zdążą równomiernie się rozprzestrzenić wewnątrz jaja, zniszczą wówczas szybko zarodek chrząszcza, a zawartość jaja przekształca się w nieforemną masę żółtka i fragmentów tkanek. Przy porażeniu jaj chrząszcza w późniejszym okresie embriogenezy i jeśli samice pasożyta złożyły niewielkie ilości jaj do przedniej części jaja chrząszcza, gdzie znajduje się żółtko, wówczas możliwy jest wspólny rozwój pasożytów i żywiciela, ale wtedy larwy chrząszcza bywają potworkami lub są skarłowaciałe.

Pasożytnicze larwy mogą również aktywnie mechanicznie uszkadzać zarodki żywiciela lub tłumić rozwój jego poczwarki, np. larwy *L₁ Telonomus* rozwijając się w jajach pluskwiaków z rodziny tarczówkowatych mieszają zawartość jaja pluskwiaka za pomocą silnie rozwiniętych haczyków znajdujących się w aparacie gębowym i szczecinek, które w dużych ilościach znajdują się na jej ciele, oraz przydatków ogonowych [6, 15].

Aktywne, mechaniczne hamowanie rozwoju żywiciela przejawia się również i u *Pimpla flavicoxis* Thoms. — pasożyta poczwarek barciaka większego [45]. Wylęgła larwa przedostaje się do głowy poczwarki, uszkadza mózg, a następnie przemieszcza się do części odwłokowej, gdzie dalej rozwija się.

Larwy mogą również stopniowo tłumić rozwój zarodka i poczwarki żywiciela wydzielaną przez siebie w procesie żerowania wydzieliną. Wydzielanie przez larwy pasożyta soków trawiennych do ciała żywiciela podczas trawienia pozajelitowego może powodować stosunkowo szybkie rozpuszczanie treści komórek żywiciela przez egzoenzymy, przekształcając je w jednorodną płynną masę. W ten sposób larwa otrzymuje dobrze przyswajalny, bogaty pokarm. Neutralizacja ochronnych właściwości żywiciela cechuje larwy kruszynka i innych gatunków pasożytów jaj, a także pasożyty poczwarek, które w sposób mechaniczny mogą uszkadzać żywiciela.

U pasożytów jaj rozwój larwalny zachodzi bardzo szybko, u kruszynka trwa około 4 dni, u *Telenomus* spp. 6-7 dni, przy ogólnym czasie rozwoju w temperaturze 25°C odpowiednio 10 i 15 dni. Pozwala to na wykorzystanie soków ciała żywiciela jeszcze w najbardziej odpowiednim dla ich żerowania stanie.

b) Pasożyty larw i gąsienic. Istotne komplikacje w warunkach bytowania występują u larw endopasożytniczych w rozwijającym się żywicielu, kiedy obydwaj partnerzy są zmuszeni do wytrzymywania istotnych morfo-fizjologicznych zmian zachodzących podczas ontogenezy.

Taki typ pasożytnictwa charakterystyczny jest dla jajowych i larwalnych pasożytów. Ich rozwój jest zsynchronizowany z rozwojem żywiciela, larwa pasożyta osiąga ostatnie stadium w gąsienicach stadium średniego, starszego lub nawet w poczwarcie.

Pasożytowanie w aktywnych stadiach owadów charakterystyczne jest dla wielu pasożytniczych błonkówek i większości pasożytniczych muchówek. W piśmiennictwie spotyka się informacje o ujemnym działaniu takich pasożytów na wzrost, przebieg rozwoju i aktywność żerowania żywiciela [22, 47, 50, 51].

Badania charakteru zmian procesów fizjologicznych w organizmie pasożyta i żywiciela w ciągu ich ontogenezy prowadzone były przez nas na przedstawicielach *Ichneumonidae*, *Braconidae* i *Tachinidae*, a bardzo szczegółowo — przy porażeniu gąsienic bielinka kapustnika przez pasożyta *Apanteles glomeratus* L. W wyniku badań wyjaśnione zostały uwydatniające się cechy żerowania larw pasożyta. Larwy młodszego stadium żerowały przeważnie na lekko przyswajalnych substancjach, znajdujących się w hemolimfie żywiciela, nie ograniczając jego wzrostu i rozwoju. Przeciwnie, na tym etapie rozwoju pasożyta porażone larwy żerowały intensywniej i szybciej następowało u nich gromadzenie zapasów tłuszczowych w porównaniu z larwami nie porażonymi. I tak, w czasie rozwoju larw pasożyta L₁, porażone przez niego gąsienice bielinka kapustnika ważyły 21,4 mg i zawierały 11,8% tłuszczu w suchej masie, podczas gdy nie porażone ważyły 20,2 mg i zawierały 7% tłuszczu. Porażone przez *Horagenes fenestralis* Holmgr. (*Ichneumonidae*) gąsienice tantnisia krzyżowiaczka miały ciężar 1,4 razy większy i ilość tłuszczu zwiększoną o 10% w porównaniu z gąsienicami nie porażonymi. Porażone przez larwy gąsieniczniki *Exapte congelatella* Cl. (*Tortricidae*) ważyły 1,3 raza więcej od nie porażonych i zawierały więcej tłuszczu. Wynik ten należy tłumaczyć obronną reakcją żywiciela, skierowaną zarówno na izolację pasożyta i osłabienie jego szkodliwego działania, jak i na zachowanie całości własnego organizmu. Obronne reakcje larw pasożyta w tym stadium ujawniają się jeszcze bardzo słabo w przeciwieństwie do żywiciela, którego reakcja obronna skierowana na zniszczenie pasożyta jest najbar-

dziej aktywna. Na tym etapie ontogenezy pasożyta najwyraźniej ujawniają się zjawiska obronności żywiciela — otorbianie młodych larw.

Stopień wpływu na żywiciela zaczyna się nasilać wraz z przejściem larw pasożyta w średnie stadia. Na tym etapie ontogenezy larwy rozpoczynają częściowe rozpuszczanie sąsiadujących z nimi tłuszczowych komórek żywiciela. W tym czasie rozwoju baryłkarza wskaźniki ciężaru i ilości tłuszczu w porażonych gąsienicach bielinka znacznie wyrównały się i wynosiły: u pierwszych — ciężar 106,3 mg, 9,4% tłuszczu, u drugich odpowiednio 106,3 mg i 10,9%. Larwy starszego stadium, odżywiające się przeważnie tkanką tłuszczową żywiciela, powodują silne jego wyczerpanie i silnie zniżają intensywność żerowania gąsienicy. Równocześnie larwy pasożyta na końcowych etapach swojego rozwoju gromadzą dużą ilość zasobów tłuszczowych i w tym też czasie w związku ze zwiększeniem się u nich aktywności fermentacji powodują jakby konserwowanie żywiciela. Przy pełnym rozpuszczeniu nie tylko wewnętrznych organów, ale i tkanki mięśniowej żywiciela, ta właściwość pasożyta umożliwia zachowanie żywiciela w odpowiednim stanie do zakończenia żerowania larw pasożyta [35-37]. Zwiększenie ilości substancji odżywczych przez porażone gąsienice w porównaniu ze zdrowymi odnotowano również przy rozwoju *A. glomeratus* w bielinku rzepniku [50]. Stymulacja wzrostu i rozwoju żywiciela w początkowych etapach ontogenezy pasożyta została wykryta u gąsienic brudnicy nieparki, porażonych mikrosporidiami. Nie wykryto również odchyień od normy i objawów chorobowych u ryb przy pasożytowaniu w nich wyspecjalizowanych pasożytów [18]. Stymulację rozwoju wykryto również u roślin w przypadku stałego ich uszkodzenia przez fitofagi [33]. Aktywizacja wzrostu i rozwoju żywiciela powodowana przez pasożyta we wczesnych etapach jego ontogenezy posiada ogólne biologiczne znaczenie. Zwiększenie żywotności żywiciela w wyniku reakcji na pasożyta należy rozpatrywać jako przejaw wzajemnego przystosowania organizmów tworzących biologiczny układ. Jest to jedna z dróg zabezpieczenia całości tego układu, jego normalnego istnienia i rozwoju. Tamowanie rozwoju żywiciela przez pasożyta na samym początku jego życia naturalnie wykluczałoby wszelką możliwość ich współbywania. W ten sposób analiza cech rozwoju i zachowania się różnych grup pasożytów i ich wzajemnego z żywicielem oddziaływania świadczy o dużym znaczeniu badań nad ewolucją instynktów zachowawczych stadiów imaginalnych i charakteru larwalnego żerowania pasożytniczych owadów. Przy tym należy koniecznie uwzględnić, że rozwój pasożytów zachodził w warunkach złożonych biocenoz i że przy formowaniu wzajemnych oddziaływań między partnerami biologicznego układu pasożyt—żywiciel ogromną rolę grały rośliny żywicielskie żywicieli, które wywierały głęboki wpływ nie tylko na cechy

biologiczne konsumentów I rzędu (fitofagi), ale i na konsumentów II rzędu (entomofagi). Przejawiło się to w ewolucji instynktów zachowawczych stadiów imaginalnych pasożytów podczas szukania żywicieli zasiedlających różnorodne ekologicznie miejsce i nisze (żerowanie wewnątrz roślin i na powierzchni różnych ich części) oraz w prostej zależności fizjologicznego stanu pasożyta od warunków żerowania żywiciela.

Dokładniejsze zbadanie układów pasożyt—żywiciel oraz właściwości procesów fizjologicznych i biologicznych u partnerów w czasie ich rozwoju osobniczego ma na celu rozszerzenie wiedzy o mechanizmach wzajemnych adaptacji pasożyta i żywiciela oraz włączenia pasożytów jako czynników biologicznego zwalczania do praktyki rolniczej.

Dalsze gromadzenie i analiza materiałów pozwoli znaleźć bardziej efektywne drogi ochrony i aktywizacji entomofagów.

LITERATURA

1. Boldyreva E. P.: Dopolnitel'noe pitanie kak faktor povyšeniya plodovitosti afelinusa v podavlenii krovjanoj tli v Gissarskoj doline. Doklady AN Tadžikskoj SSR, 12, 4, 1969, 67-70.
2. Buleza V. V.: Izbiratel'noct' v povedenii samok nekotorych jajceedov krestocvetnyh klopov pri zaraženii chozjaev (*Hymenoptera, Scelionidae*). Zool. žurn. 50 vyp. 12, 1971, 1885-1888.
3. Vasil'ev I. V.: Vrednaja čerepaška i novye metody bor'by s nej pri pomošči parazitov iz mira nasekomyh. Trudy Bjuro po èntmolog. 4, Nr 11, 1913.
4. Viktorov G. A.: Rol' paraziticheskich nasekomyh v massovom rázmnoženii bobovoj ognevki (*Etiella zinckenella* Tr.). Zool. žurn. 35, vyp. 1, 1956, 59-73.
5. Viktorov G. A.: O proischoždenii parazitizma naezdnikov (*Hymenoptera, Apocrita*). Trudy in-ta èvoljucionnoj morfologii i èkologii životnyh AN SSSR. 27, 1959, 261-273.
6. Viktorov G. A.: Problemy dinamiki čislennosti nasekomyh na primere vrednoj čerepaški. M. Nauka, 1967.
7. Viktorov G. A.: Èkologija parazitov-èntomofagov. M. Nauka 1976.
8. Gur'janova T. M.: Raspredelenie jaíc *Exenterus abruptorius* (*Hymenoptera, Ichneumonidae*) pri raznyh urovnjach cislennosti 1972.
9. Douth R. L.: Biologičeskie osobennosti vzroslyh entomofagov. V kn. Biologičesk. bor'ba s vredn. nasekomymi i sornjakami. M. Kolos, 1968.
10. Ivanova-Kazas O. M.: Očerki po sravnitel'noj èmbriologii perepončatokrylyh. Izd. LGU, 1961.
11. Iordanskij A.: Otkuda berutsja attraktanty? Chimija i žizn', 11, 1975, 62-63.
12. Kamšilov M. M.: Èvoljucija biosfery. M., Nauka, 1974.
13. Kasparjan. D. R.: Naezdniki-ichnevmonidy (*Ichneumonidae*) podsemejstvo *Tryphoninae*. Triba *Tryphonini*. L. Nauka (An SSSR, ZIN, Novaja serija Nr 106. Fauna SSSR. Nasekomye perepončatokrylye, t. 3, v. 1), 1973.
14. Kičerov V. P.: Biologičeskie osobennosti parazitov gessenskoj muchi i rol' nektaronosov v povyšении ich èffektivnosti v uslovijach Voronežskoj oblasti. Avtorefer. kandid. dissertacii. L., 1967, 2-19.

15. Kočtova N. I.: Postembrional'noe razvitie *Asolcus semistriatus* Nees. (Hymenopt., Scelionidae) — jajceda vrednoj cerapaški i drugih klopov-ščitnikov (Hemiptera, Pentatomidae). Zool. žurn. 45, vyp. 4, 1966, 558-566.
16. Kočetova N. I., Azizov N.: Osobennosti biologii *Spalangia nigroenea* (Hymenoptera, Spalangidae) — parazita sinantropnych much v Samarkandskoj oblasti Uzbekskoj SSR. Zool. žurn. 51, vyp. 5, 1972, 665-670.
17. Kočetova N. I., Tjutjunkova N. A.: Nekotorye osobennosti parazita *Muscidifurax raptor* (Hymenoptera, Pteromalidae). Zool. žurn. 52, vyp. 3, 1973. 384-389.
18. Lopuchina A. M.: Vlijanie zaraženija lentočnym červem *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1970) (Cestoda, Pseudophyllidae) na organizm ryb. Avtorefer. kandid. dissertacii. L., 1966, 3-20.
19. Malyšev S. I.: Stanovlenie perepončatokrylych i fazy ich èvoljucii. M.-L. Nauka, 1966.
20. Mantejfel' B. P.: Èkologičeskie i èvoljucionnye aspekty povedenija životnych. M. Nauka, 1974. 5-32.
21. Michajlov V. 1967. Èvoljucija parazitizma. Parazitologija. 1, 2, 1967, 105-115.
22. Samojlova Z. I.: Vlijanie parazitizma na količestvo s'edaemoj piščki gusenicyami, zaražennymi i nezaražennymi. Itogi naučnoissledovat. rabot VIZR za 1935 g. L., 1936, 316-317.
23. Sumaroka A. F.: Faktory, vlijajuščie na sootnošenie polov u *Aphytis proclia* Wln. (Hymenoptera, Aphelinidae) — naružnogo parazita kalifornijskoj ščitovki. Èntom. obozr. 46, vyp. 2, 1967, 299-310.
24. Suitmen Ch.: Biologičeskij metod bor'by s vrednymi nasekomymi i sornjakami. M, Kolos. 1964.
25. Telenga N. A.: Proischoždenie i èvoljucija parazitizma u nasekomych-naezdnikov i formirovanie ich fauny v SSSR. Izd. AN SSSR. Kiev. 1952, 1-137.
26. Tobias V. I.: Obzor naezdnikov-brakonid (Hymenoptera, Braconidae) fauny SSSR. Trudy VEO. 54, 1961, 156-268.
27. Tobias V. I.: Povedenie vzroslych naezdnikov-brakonid (Hymenoptera, Braconidae) i ego soveršenstvovanie v processe èvoljucii Zool. žurn. 51, vyp. 4, 1972, 524-533.
28. Trjapicyn V. A., Šapiro V. A., Ščepetil'nikova V. A.: Parazity i chiščniki vreditel' sel'skochozjajstvennych kul'tur. L. Kolos 1965.
29. Čumakova B. M.: Biologija razmnoženija parazitičeskich perepončatokrylych naezdnikov (Hymenoptera, Parasitica). Avtorefer. doktorsk. dissertacii. L., 1971, 1-54.
30. Šapiro V. A.: Faktory, opredeljajuščie razmnoženie *Trissolcus simoni* Mayr. v prirode. Avtoref. kandid. dissertacii. L., 1951, 1-19.
31. Šapiro V. A.: Vlijanie piščevogo režima chozjaina na razvitie nekotorych parazitičeskich nasekomych. Žurn. Obšč. biol. 17. Nr 3, 1956, 218-227.
32. Šapiro V. A.: Glavnejšie parazity neparnogo šelkoprjada (*Porthetria dispar* L.) i perspektivy ich ispol'zovanija. Zool. žurn. 35, vyp. 2, 1956, 251-265.
33. Šapiro V. A.: Značenie parazitov ryžego sosnovogo piliľ-ščika v lesach Leningradskoj oblasti. V kn.. Issledovanija po biologičeskomu metodu bor'by s vredit. sel'sk. i lesn. choz-va. Novosibirsk, 1964, 210-213.
34. Šapiro V. A.: Formirovanie fauny parazitov zernovoj sovki na poljach pšenicy v celinnyh rajonach Kazachstana. Trudy VEO, 50, 1965, 193-217.
35. Šapiro V. A.: O karaktere ontogenetičeskich vzaimootnošenij u nekotorych grupp parazitičeskich nasekomych s ich chozjaevami. XIII Meždunar. èntomolog. Kongress. Moskva 2-9 avgusta 1968 g. Trudy. 1971, 1968, 182-184.

36. Šapiro V. A.: Vzaimootnošenija meždu kapustnoj beljankoj i ee parazitom *Apanteles glomeratus* L. v entogeneze i faktory, opredeljajuščie ich ustojčivost' k insekticidam. Bjullet. VIZR. 2(4), 1970, 3-7.
37. Šapiro V. A., Chotjanovič A. V.: K voprosu o vozrastnyh osobennostjach pitaniya *Apanteles glomeratus* L. V kn.: Materialy simpoz. po primen. biofiziki v oblasti zaščity rastenij. L. VIZR, 1961, 67-69.
38. Šapiro I. D.: Biologičeskie osnovy postroenija sistem meroprijatij po zaščite kukuruzy ot švedskoj muchi. Avtoref. doktorsk. dissertacii, L. VIZR, 1964, 1-64.
39. Šapiro I. D.: Specifika vzaimootnošenij skrytnosteblevykh fitofagov s rastenijami-chozjaevami v ich ontogenezach. Trudy VIZR, 26. 1966, 157-160.
40. Šapiro I. D., Vil'kova N. A.: Immunitet rastenij k vrediteljam. Sel'skochozjajstvennaja biologija. IV. Nr 6, 1969, 860-864.
41. Ševyrev I. JA.: Parazity i sverchparazity iz mira nasekomych. Vyp. 1. Sposoby issledovanija. Parazity ozimoi sovki. SPb. 1912.
42. Ščepetil'nikova V. A.: Zakonomernosti, opredeljajuščie èffektivnost' èntomofagov. Žurn. obšč, 18, Nr 5, 1957, 381-394.
43. Clausen C. P.: Entomophagous insects. N. Y. London. McGraw — Hill Book Co. 688 pp.
44. Flanders S. E.: The mechanisms of sex-ratio regulation in the parasitic *Hymenoptera*. Insectes sociaux, 3, 1956, 325-334.
45. Führer E., Kilincer N.: Die Motorische Aktivität der endoparasitischen Larven von *Pimpla turionellae* L. und *Pimpla flavicoxis* Ths. (*Hym.*, *Ichneumonidae*) in der Wirtspuppe. Entomophaga. 17, 1972, 149-163.
46. Handlirsch A.: Die fossilen Insekten und der *Phylogeni* der recenten *Formen*, Leipzig. 1906-1908, 1-1430.
47. Junnikkala E.: Effect of braconid parasitization on the nitrogen metabolism of *Pieris brassicae* L. Ann. Acad. Sci. fennicae. Ser. A. IV Biol. 100, 1966, 3-83.
48. Loughton B. G.: The effect of parasitization by *Pimpla turionellae* L. on the emergence from the pupal case of its host *Galleria mellonella* L. Canad. Entom. 97, 1965, 314-316.
49. Pschorn-Walcher H.: Biology of the ichneumonid parasites of *Neodiprion sertifer* Geoff. (*Hymenoptera*, *Diprionidae*) in Europe. Techn. Bull. Commonwealth Inst. Biol. Control. 8, 1967, 7-52.
50. Rahman M.: Effect of parasitism on food consumption of *Pieris rapae* L. larvae. J. Econ. Entomol. 63, 1970, 820-821.
51. Salkeld E. H.: Notes on anatomy, life history and behaviour of *Aphaereta pallipes* (Say) (*Hymenoptera*, *Braconidae*) a parasite of the *Onion maggot*, *Hylemyia antiqua* (Meig.). Canad. Entomologish. 91, 1959, 93-97.
52. Salt G.: Experimental studies in insect parasitism. III. Host selection. Proc. Roy. Soc. London B. 117, 1935, 413-435.
53. Simmonds F. J.: Host finding and selection by *Spalangia drosophilae* Ashm. Bull. Entom. Res. 45, 1954, 527-537.

В. А. Шапиро

ТИПЫ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ МЕЖДУ ПАРАЗИТИЧЕСКИМИ
НАСЕКОМЫМИ И ИХ ХОЗЯЕВАМИ

Резюме

Исходным пунктом размышлений является факт, что естественный отбор действует не только на хозяев и их паразиты отдельно, но также на самую систему как целое. Выражается это фактом, что пища фитофага влияет на условия существования паразитов. Формы взаимосвязей между паразитами и их хозяевами рассмотрено со стороны приспособления паразитов к способу жизни хозяев. Обсуждено м.п. морфологические, физиологические и биохимические приспособления связанные с поиском биотопа хозяина, самого хозяина и яйцекладкой. Подробному анализу подвержено приспособление паразитов обнаруживающимся во время развития личинок обращая внимание на разные формы воздействия паразитов на хозяина. Дальнейшие исследования систем: хозяин-паразит, и шире: растение-фитофаг-энтомофаг расширят знания механизмов взаимных приспособлений составных частей этих систем и будет полезным в присоединении паразитов насекомых к биологическим методам защиты растений.

W. A. Shapiro

TYPES OF INTERACTIONS BETWEEN PARASITIC INSECTS
AND THEIR HOSTS

Summary

The starting point of these considerations is that natural selection acts not only on the hosts and their parasites individually but also on the system as a whole. It is possible, for example, due to the fact that the food of phytophages has a major effect on living conditions of the parasite. Forms of relationships between parasitic insects and their hosts are largely discussed from the point of view of the adaptation of parasites to the biology of hosts. Morphological, physiological, and biochemical adaptations related to searching for host site and the host itself, as well as to egg deposition are analysed. Adaptations of parasites during their larval development, with reference to different forms of the effect of parasites on individual hosts, are analysed in detail. Further studies on host-parasite systems and plant-phytophage-entomophage systems will enlarge the knowledge of the mechanisms of the components of these systems, and it will be helpful in the utilization of parasitic insects for biological pest control.