

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ODDELEK ZA AGRONOMIJO

Katarina KOS

**PRAVE LISTNE UŠI (*Aphididae*) IN NJIHOVI
PARAZITOIDI V VRTNARSKEM EKOSISTEMU**

DIPLOMSKO DELO

Univerzitetni študij

Ljubljana, 2007

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ODDELEK ZA AGRONOMIJO

Katarina KOS

**PRAVE LISTNE UŠI (Aphididae) IN NJIHOVI PARAZITOIDI V
VRTNARSKEM EKOSISTEMU**

DIPLOMSKO DELO
Univerzitetni študij

**APHIDS (Aphididae) AND THEIR PARASITOIDS IN A VEGETABLE
ECOSYSTEM**

GRADUATION THESIS
University studies

Ljubljana, 2007

Diplomsko delo je zaključek univerzitetnega študija kmetijstva - agronomija. Opravljeno je bilo na Katedri za entomologijo in fitopatologijo Oddelka za agronomijo Biotehniške fakultete Univerze v Ljubljani.

Študijska komisija Oddelka za agronomijo je za mentorja diplomskega dela imenovala doc. dr. Stanislava Trdana.

Komisija za oceno in zagovor:

Predsednik: akad. prof. dr. Ivan KREFT
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo

Član: doc. dr. Stanislav TRDAN
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo

Članica: prof. dr. Lea MILEVOJ
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo

Datum zagovora:

Naloga je rezultat lastnega raziskovalnega dela. Podpisana se strinjam z objavo svoje naloge v polnem tekstu na spletni strani Digitalne knjižnice Biotehniške fakultete. Izjavljam, da je naloga, ki sem jo oddala v elektronski obliki, identična tiskani verziji.

Katarina Kos

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

- ŠD Dn
- UDK 632.752:632.792.13:632.937.1.01 (043.2)
- KG prave listne uši/Aphididae/parazitoidi/naravni sovražniki/biotično varstvo/vrtnine
- KK AGRIS H01/H10
- AV KOS, Katarina
- SA TRDAN, Stanislav (mentor)
- KZ SI-1111 Ljubljana, Jamnikarjeva 101
- ZA Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za agronomijo
- LI 2007
- IN PRAVE LISTNE UŠI (Aphididae) IN NJIHOVI PARAZITOIDI V VRTNARSKEM EKOSISTEMU
- TD Diplomsko delo (univerzitetni študij)
- OP XI, 69, [8] str., 8 pregl., 21 sl., 4 pril., 81 vir.
- IJ sl
- JI sl/en
- AI V raziskavi, ki je bila opravljena med aprilom in novembrom 2006 na Laboratorijskem polju in v rastlinjakih Biotehniške fakultete, smo zbirali vzorce domnevno parazitiranih listnih uši. Vzorčili smo žive listne uši in mumificirane uši na različnih rastlinah vrtnarskega ekosistema, od gojenih rastlin do njihovih plevelov, medsevkov, robnih rastlin idr. Primerjali smo zastopanost različnih vrst parazitoidov glede na gostitelja, zastopanost obeh spolov parazitoidov in njihovo splošno pojavnost. Najbolj številčno zastopani vrsti sta bili vrsti *Lysiphlebus fabarum* in *Aphidius matricariae*, število samic parazitoidov pa je močno preseglo število samcev.

KEY WORDS DOCUMENTATION

DN Dn

UDC 632.752:632.792.13:632.937.1.01 (043.2)

CX aphids/Aphididae/parasitoids/natural enemies/biological control/vegetables

CC AGRIS H01/H10

AU KOS, Katarina

AA TRDAN, Stanislav (supervisor)

PP SI-1111 Ljubljana, Jamnikarjeva 101

PB University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Agronomy

PY 2007

TI APHIDS (APHIDIDAE) AND THEIR PARASITIDS IN A VEGETABLE ECOSYSTEM

DT Graduation Thesis (University studies)

NO XI, 69, [8] p., 8 tab., 21 fig., 4 ann., 81 ref.

LA sl

AL sl/en

AB In a research on Laboratory field and in greenhouses at Biotechnical Faculty in Ljubljana we took samples of presumable parasitised aphids in a period from April to November 2006. On different plants of agroecosystem, cultivated plants, their weeds, within-crops, plant on field borders etc., we sampled living aphids and aphid mummies. We compared presence of different parasitoid species concerning the host, sex ratio in their general appearance. Most abundant parasitoid species in our research were *Lysiphlebus fabarum* and *Aphidius matricariae*, the number of female parasitoids was much more numerous than the number of male parasitoids.

KAZALO VSEBINE

	str.
Ključna dokumentacijska informacija	III
Key words documentation	IV
Kazalo vsebine	V
Kazalo preglednic	IX
Kazalo slik	X
Kazalo prilog	XI
Okrajšave in simboli	XII
1 UVOD	1
1.1 NAMEN RAZISKAVE	1
1.2 DELOVNA HIPOTEZA	1
2 PREGLED OBJAV	2
2.1 INTEGRIRANO IN BIOTIČNO VARSTVO RASTLIN	2
2.1.1 Integrirano varstvo rastlin	2
2.1.2 Opredelitev naravnih sovražnikov	2
2.1.3 Pristopi pri biotičnem varstvu	3
2.2 LISTNE UŠI (APHIDINA)	4
2.2.1 Taksonomija listnih uši	5
2.2.2 Življenjski krog listnih uši	5
2.2.3 Gostitelji listnih uši	9
2.2.4 Poškodbe rastlin, povzročene zaradi napada listnih uši	9
2.2.5 Izločanje medene rose	10
2.2.6 Uši kot vektorji virusov	10
2.2.7 Vzroki za zmanjšanje populacije uši	11
2.3 PARAZITOIDI	11
2.3.1 Definicija parazitoida	11
2.3.2 Značilnosti parazitoidnih žuželk	12
2.3.3 Razvoj biotičnega zatiranja škodljivcev s parazitoidi	13
2.3.4 Razvojni krog parazitoidov	13
2.3.5 Tipi parazitizma	14

2.4	DRUŽINA APHIDIIDAE	16
2.4.1	Odlaganje jajčec parazitoidov	16
2.4.2	Postopek parazitiranja	17
2.4.2.1	Iskanje ustreznega gostitelja parazitoidnih osic	17
2.4.2.2	Lociranje habitata gostitelja	17
2.4.2.3	Lociranje gostiteljev s strani parazitoida	19
2.4.2.4	Prepoznavanje gostiteljev	19
2.4.2.5	Izbira vrst gostiteljev	20
2.4.2.6	Razvoj ličink v gostitelju	21
2.4.3	Vpliv parazitiranosti na listne uši	22
2.4.4	Prilagoditev parazitoidov na življenje in razvoj njihovih gostiteljev	23
2.4.5	Odnos med parazitoidi	24
2.4.6	Sposobnost preživetja parazitoidov in obramba gostiteljev	24
2.4.7	Asociativno učenje parazitoidov	25
2.4.7.1	Izkušnje pred razvojnim stadijem odraslega osebka	25
2.4.7.2	Izkušnje odraslih osebkov	26
2.4.8	Lastnosti prehranjevanja naravnih sovražnikov	26
2.4.8.1	Fitofagnost naravnih sovražnikov	26
2.4.8.2	Prehranske zahteve oz. potrebe parazitoidov	27
2.4.8.3	Vpliv sladkorja na sposobnosti parazitoidov	29
2.4.9	Učinki biotičnih dejavnikov na plodnost in rodnost parazitoidov	29
2.4.10	Pomen naravnih sovražnikov v populacijski dinamiki žuželk	30
2.4.11	Prednosti rastlinske raznovrstnosti za parazitoide	32
2.4.12	Smrtnost parazitoidov v gostitelju	33
2.4.13	Naravno omejevanje parazitoidov	33
2.5	HIPERPARAZITIZEM	34
2.5.1	Delitev hiperparazitoidov	34
2.6	DRUŽINA APHELINIDAE	35
2.7	GOJENJE IN NAMNOŽEVANJE PARAZITOIDOV V PROGRAMIH BIOTIČNEGA VARSTVA RASTLIN PRED ŠKODLJIVCI	36

2.7.1	Množično namnoževanje, shranjevanje in izpust parazitoidov	38
2.7.2	Uspešnost zatiranja listnih uši s parazitoidi	39
3	MATERIALI IN METODE DE LA	41
3.1	METODE DE LA	41
3.1.1	Vzorčenje	42
4	REZULTATI	43
4.1	LISTNE UŠI	43
4.1.1	Vrste listnih uši in njihovi parazitoidi	43
4.1.1.1	<i>Aphis</i> spp.	43
4.1.1.2	<i>Aphis fabae</i> Scopoli – črna fižolova uš	43
4.1.1.3	<i>Aphis nasturtii</i> Kaltenbach – krhlikina uš in <i>Aphis gossypii</i> Glover – bombaževčeva uš	44
4.1.1.4	<i>Myzus persicae</i> Sulzer – siva breskova uš	45
4.1.1.5	<i>Aulacorthum solani</i> Kaltenbach – zelena krompirjeva uš	46
4.1.1.6	<i>Brevicoryne brassicae</i> Linnaeus – mokasta kapusova uš	46
4.1.1.7	<i>Acyrtosiphon pisum</i> Harris – grahova uš	47
4.1.1.8	<i>Aphis craccivora</i> Koch	47
4.1.1.9	<i>Cavariella aegopodii</i> Scopoli – korenjeva listna uš	47
4.1.1.10	<i>Uroleucon (Dactynotus)</i> spp.	48
4.1.1.11	<i>Macrosiphoniella</i> spp.	48
4.1.1.12	<i>Brachycaudus cardui</i> Linaeus – rjava češpljeva uš	48
4.2	PARAZITOIDI	49
4.2.1	Slikovni prikaz življenjskega kroga parazitoidov listnih uši	49
4.2.2	Opisi nekaterih vrst parazitoidov iz družine Aphidiidae, najdenih v naši raziskavi	49
4.2.2.1	<i>Lysiphlebus fabarum</i> Marshall	49
4.2.2.2	<i>Aphidius funebris</i> Mackauer	50
4.2.2.3	<i>Aphidius matricariae</i> Haliday	50
4.2.2.4	<i>Ephedrus plagiator</i> Nees	51
4.2.2.5	<i>Lipolexis gracilis</i> Förster	51
4.2.2.6	<i>Praon volucre</i> Haliday	51

4.2.2.7	<i>Praon yomenae</i> Takada	52
4.2.2.8	<i>Praon barbatum</i>	52
4.2.2.9	<i>Praon abjectum</i>	52
4.2.2.10	<i>Binodoxys centaureae</i> Haliday	53
4.2.2.11	<i>Binodoxys angelicae</i> Haliday	53
4.2.2.12	<i>Diaeretiella rapae</i> McIntosh	53
4.3	PRIKAZ ZASTOPANOSTI LISTNIH UŠI IN NJIHOVIH PARAZITOIDOV NA POSAMEZNIH DRUŽINAH GOSTITELJSKIH	54
4.3.1	RASTLIN	54
4.3.2	Družina Fabaceae - stročnice	54
4.3.3	Družina Asteraceae - radičevke ali nebinovke	55
4.3.4	Družina Polygonaceae - dresnovke	55
4.3.5	Družina Apiaceae - kobulnice	55
4.3.6	Družina Chenopodiaceae - metlikovke	55
4.3.7	Družina Cucurbitaceae - bučnice	55
4.3.8	Družina Solanaceae - razhudnikovke	56
4.3.9	Družina Boraginaceae - srhkolistovke	56
4.3.10	Družina Brassicaceae - križnice	56
4.3.11	Družina Valerianaceae - špajkovke	58
5	Zastopanost drugih žuželk v vzorcih	60
5.1	RAZPRAVA IN SKLEPI	60
5.2	RAZPRAVA	60
6	SKLEPI	62
7	POVZETEK	63
	VIRI	

KAZALO PREGLEDNIC

Preglednica 1: Tržno dostopne vrste parazitoidov in plenilcev uši za biotično varstvo rastlin (van Lenteren, 2000).

	37
Preglednica 2: Vrste parazitoidov pravih listnih uši, najdenih na stročnicah.	54
Preglednica 3: Vrste parazitoidov pravih listnih uši, najdenih na nebinovkah.	54
Preglednica 4: Vrste parazitoidov pravih listnih uši, najdenih na kobulnicah.	55
Preglednica 5: Vrste parazitoidov pravih listnih uši, najdenih na bučnicah.	55
Preglednica 6: Vrste parazitoidov pravih listnih uši, najdenih na razhudnikovkah.	55
Preglednica 7: Vrste parazitoidov pravih listnih uši, najdenih na križnicah.	56
Preglednica 8: Pregled vrst, odstotka spolov in skupnega števila parazitoidov v naši raziskavi.	58

KAZALO SLIK

Slika 1: Razvojni krog holocikličnih (levo) in anholocikličnih vrst listnih uši (Stern, 1995).	6
--	---

Slika 2:	Razvojni krog listnih uši heterocičnih vrst s holocikličnim razmnoževanjem (Suranyi in sod., 1998).	8
Slika 3:	Mumiji parazitiranih uši in odprt pokrov na prazni mumiji po izletu imaga (foto: K. Kos).	21
Slika 4:	Odvisnost plodnosti (povprečno število izleženih jajčec na dan in skupno število izleženih jajčec v življenju samice parazitoida <i>Aphidius smithi</i>) od razpoložljivosti gostiteljev (Mackauer, 1983).	30
Slika 5:	Shematski prikaz lončka za nabiranje listnih uši, mumij in gostiteljskih rastlin (foto: K. Kos).	41
Slika 6:	Pregledovanje vsebine lončka z listnimi ušmi, mumijami in gostiteljsko rastlino (foto K. Kos).	43
Slika 7:	<i>Aphis fabae</i> Scopoli – črna fižolova uš	44
Slika 8:	<i>Myzus persicae</i> Sulzer – siva breskova uš (L.J. Buss)	45
Slika 9:	<i>Brevicoryne brassicae</i> L.– mokasta kapusova uš (CSIRO Entomology, 2007)	46
Slika 10:	Življenjski krog parazitoidov (K. Kos)	49
Slika 11:	Parazitoid <i>Lysiphlebus fabarum</i> in ista vrsta s prazno mumijo (foto: K. Kos).	50
Slika 12:	Parazitoid <i>Aphidius matricariae</i> (foto: Ž. Tomanović).	50
Slika 13:	Parazitoid <i>Praon volucre</i> (foto: Ž. Tomanović).	51
Slika 14:	Imago parazitoida <i>Praon yomenae</i> in mumija uši <i>Uroleucon</i> sp. s tipičnim zabubljenjem parazitoida pod praznim telesom gostitelja (foto: Ž. Tomanović).	52
Slika 15:	Parazitoid <i>Praon barbatum</i> (foto: Ž. Tomanović).	52
Slika 16:	Parazitoid <i>Binodoxys angelicae</i> (foto: Ž. Tomanović)	53
Slika 17:	Odrasel osebek parazitoida <i>Diaeretiella rapae</i> : in vrsta ob ovipoziciji (foto: Ž. Tomanović).	53
Slika 18:	Prikaz družin gostiteljskih rastlin in njihovih fitofagov, ki jih je v naši raziskavi parazitirala vrsta <i>Lysiphlebus fabarum</i> (K. Kos).	56
Slika 19:	Prikaz družin gostiteljskih rastlin in njihovih fitofagov, ki jih parazitira vrsta <i>Binodoxys angelicae</i> v naši raziskavi (K. Kos).	57
Slika 20:	Prikaz družin gostiteljskih rastlin in njihovih fitofagov, ki jih parazitira vrsta <i>Aphidius matricariae</i> v naši raziskavi (K. Kos).	57
Slika 21:	Muha trepetavka in njena buba iz našega vzorca (foto: K. Kos).	59

KAZALO PRILOG

Priloga A1: Podatki o gostiteljskih rastlinah in njihovi funkciji.

Priloga A2: Podatki o gostiteljskih rastlinah, njihovih listnih ušeh in mestu nabiranja vzorcev.

Priloga A3: Podatki o gostiteljskih rastlinah, listnih ušeh in njihovih parazitoidih.

Priloga B: Načrt parcel.

OKRAJŠAVE IN SIMBOLI

in sod.	in sodelavci
oz.	oziroma
itd.	in tako dalje
idr.	in drugi
št.	številka
t.i.	tako imenovano
L1	ličinka v prvi stopnji razvoja (L2, L3, L4)
FFS	fitofarmacevtska sredstva
cit. po	citirano po

1 UVOD

Žuželke so vrstno najštevilčnejša skupina živali. Njihova najpomembnejša lastnost je prav številčnost vrst in njihova diverziteteta. Znanih je okrog milijon vrst, vendar pa to ni niti približno končno število, saj je v tropskih predelih, ki so najslabše raziskani, še ogromno vrst, ki jih raziskovalci doslej še niso determinirali.

Med žuželkami prevladuje fitofagija, to je prehranjevanje z rastlinskimi deli. Žuželke pri tem rastline ranijo, zmanjšajo njihov letni prirast in pridelek, plodove in druge dele rastlin deformirajo, na njih prenesejo povzročitelje bolezni ter jih tako naredijo netržne.

Posebna značilnost žuželk je tudi njihov biotični potencial, saj imajo lahko nekatere vrste pravih listnih uši (Aphididae) v enem letu tudi več kot 50 rodov (spolnih in nespolnih oz. partenogenetskih). Listne uši so ravno zaradi svojih izjemnih razmnoževalnih sposobnosti gospodarsko zelo pomembni škodljivci gojenih in samoniklih rastlin, zato jih želi človek zatreti na različne načine.

Naravna evolucija sistemov kmetijske proizvodnje je v zadnjih letih ponudila metode biotičnega varstva rastlin pred škodljivci in boleznimi, ki so bolj racionalne in prijazne do narave in ljudi. Takšne metode so pripeljale do razvoja integriranega varstva rastlin (Enemigos naturales, 1997).

1.1 NAMEN RAZISKAVE

Parazitoidi listnih uši so pomemben dejavnik omejevanja populacij škodljivih listnih uši v naravnih in kmetijskih ekosistemih.

Namen mojega dela je bil:

- identificirati in dokumentirati vrste parazitoidov različnih vrst škodljivih listnih uši v vrtnarskem ekosistemu,
- opredeliti pojavnost listnih uši in njihovih parazitoidov,
- poiskati povezave med vrstami listnih uši in njihovimi parazitoidi, ugotoviti pojavnost parazitoidov glede na gostiteljsko rastlino in okolje,
- spoznati dejavnike, ki vplivajo na izbiro gostitelja s strani parazitoidov in
- na splošno spoznati odnos med gostiteljem in parazitoidom.

1.2 DELOVNA HIPOTEZA

V območju naše raziskave je velika vrstna pestrost parazitoidov listnih uši iz reda Hymenoptera (kožekrilci). Različne vrste parazitoidov napadajo številne vrste listnih uši na različnih gostiteljskih rastlinah. Na rastlinsko raznovrstnih posevkih (mešani posevki, pleveli, robni posevki itd.) je diverziteteta naravnih sovražnikov večja zaradi zastopanosti alternativnih gostiteljev in hrane ter tudi zatočišča za parazitoide.

2 PREGLED OBJAV

2.1 INTEGRIRANO IN BIOTIČNO VARSTVO RASTLIN

2.1.1 Integrirano varstvo rastlin

Integrirani način varstva rastlin združuje (integrira) različne načine varstva, ki so z gospodarskega, ekološkega in toksikološkega vidika sprejemljivi (Ciglar, 1988; Ferrari in Marcon, 1990; Milevoj, 1992a; Vrabl, 1993, cit. po Valič in Milevoj, 1996). Njegov bistveni del je biotično varstvo. Definicijo za biotično varstvo so sprejeli leta 1974 na sestanku OLIB-a (Organisation International de lutte Biologique) v Wageningenu. Pri biotičnem varstvu rastlin izrabljamo za zatiranje boleznih in škodljivcev ter plevelov njihove naravne sovražnike (Vrabl, 1990; Milevoj, 1992a). Za zdaj ima ta način varstva rastlin večji pomen pri zatiranju škodljivcev. Poglavitni cilj biotičnega varstva je oblikovanje naravnega ravnovesja med škodljivci in njihovimi naravnimi sovražniki ter s tem preprečitev močnejše prerezmnovitve škodljivcev (Vrabl, 1990).

Pomembni pravili integriranega varstva rastlin sta spodbujanje delovanja naravnih sovražnikov in zmanjšanje uporabe insekticidov. Insekticidi se uporabijo takrat, ko naravni sovražniki ne morejo zadržati škodljivcev pod kritičnim številom. Insekticidi s širokim spektrom ne zatrejo le škodljivih organizmov, ampak tudi koristne. Zato je priporočljiva uporaba selektivno delujočih pripravkov (Borgermeister, 1992; Milevoj, 1992a, cit. po Valič in Milevoj, 1996).

2.1.2 Opredelitev naravnih sovražnikov

Velika večina škodljivcev ima naravne sovražnike in pestrost slednjih je velika.

Koristni organizmi ali naravni sovražniki se hranijo z rastlinskimi škodljivci, se na njih ali v njih oziroma v njihovi bližini razvijajo in jih tako zatrejo. S svojim delovanjem koristijo človeku, ohranjajo kmetijske pridelke v pogledu količine in kakovosti. Povečini ne prizadenejo ali poškodujejo gojenih rastlin in niso nevarni ljudem. Koristni živalski organizmi oziroma naravni sovražniki in antagonistični mikroorganizmi, so pomembni v biotičnem varstvu rastlin. Biotično zatiranje rastlinam škodljivih organizmov ali biotično varstvo rastlin je način, ki uporablja žive koristne organizme (plenilce, parazitoide, entomopatogene ogorčice, entomopatogene glive, protozoe, bakuloviruse) za obvladovanje populacij škodljivih organizmov, s čimer zmanjšujejo škodo, ki bi jo škodljivci povzročili (Milevoj, 1997a).

Predatorji ali plenilci so žuželke, pršice in druge živali, ki napadajo rastlinske škodljivce in jih pokončajo. Navadno so večji od njihovih žrtev. Gostitelja pojedjo tako, da ostane le prazen zunanji skelet škodljivca ali ga zabodejo in iz njega izsesajo vsebino telesa. Organizem lahko napadejo v različnih razvojnih stadijih. Posebno učinkoviti so pri gostiteljih (plenu), ki živijo v kolonijah (npr. listne uši). Za razvoj in preživetje

entomofagne populacije, je odločilen hkratni pojav optimalnega razvojnega stadija gostitelja in naravnega sovražnika (koristne vrste) (Milevoj, 1997a).

Paraziti ali zajedavci so entomofagne žuželke. Poseben tip parazitizma, ki se vedno konča s poginom gostitelja, izvajajo parazitoidi in ta tip parazitizma poznamo le pri žuželkah (*Enemigos naturales*, 1997). Parazitoidi so bolj specializirani. Na ali v enega gostitelja odložijo po eno ali več jajčec. Nekaj dni po parazitiranju se spremeni videz škodljivca, v obliki in barvi. Iz škodljivca, ki pogine, izleti odrasla žival (parazitoid); pri nekaterih vrstah pa ličinka parazitoida že prej zapusti telo gostitelja in se zabubi zunaj njegovega telesa (pri nekaterih vrstah pod njim) (Milevoj, 1997a). Te žuželke imajo zelo pomembno vlogo v varstvu rastlin pred škodljivimi žuželkami.

Entomopatogeni so mikroorganizmi, ki povzročajo različne bolezni žuželk. V žuželke vstopijo prek prebavnega traku ali površja telesa, nato pa se izrazi bolezensko stanje, ki povzroči pogin gostiteljskega osebk. Entomopatogeni, razen entomopatogenih ogorčic, so edini naravni sovražniki, ki plena oz. gostitelja ne iščejo le aktivno, ampak lahko v organizem vstopijo tudi pasivno (*Enemigos naturales*, 1997). Entomofagi iz reda Hymenoptera so pomembni člani v prehranjevalnih verigah.

Red Hymenoptera je najpomembnejši red, ki združuje entomofagne žuželke, tako po številu vrst kot tudi po pogostosti in učinkovitosti, s katero napadajo škodljivce gojenih ali samoniklih rastlin. Približno polovica družin, ki imajo entomofagne predstavnike, je strogo parazitskih, četrtnina je plenilskih, četrtnina pa združuje oboje (Curtis, 1940).

2.1.3 Pristopi pri biotičnem varstvu

Varovalno biotično varstvo je usmerjeno v varovanje domorodnih koristnih organizmov in v vzpodbujanje njihove naselitve, z uporabo okolju prijazne agrotehnike in FFS, s setvijo vmesnih posevkov ali privabilnih rastlin, na katerih se hranijo, razmnožujejo in vzdržujejo koristne vrste (Milevoj, 1997a).

Klasično biotično varstvo je usmerjeno v načrtovan vnos tujerodne koristne vrste, zaradi zatiranja tujerodnega škodljivega organizma, ki se je pri nas razširil od drugod, s ciljem trajne naselitve. Zgled iz preteklosti je parazitoid *Aphelinus mali* (Haldeman), ki so ga vnesli za zatiranje krvave uši (*Eriosoma lanigerum* Hausmann). Zgled iz novejšega časa je vnos plenilsko-parazitoidne osice *Neodryinus typhlocybae* Ashmead za zatiranje medečega škržatka (*Metcalfa pruinosa* Say) (Milevoj, 1997a).

Masovno namnoževalno biotično varstvo je neposredna intervencija z biotičnimi agensi. Ločimo dva načina: inokulativno biotično zatiranje in preplavno biotično zatiranje.

Prvi način obsega inokulativni vnos koristne vrste in njeno ciljno spuščanje. To je vnos domorodne ali tujerodne koristne, laboratorijsko namnožene vrste, enkrat ali večkrat v rastni dobi. Vnesena koristna vrsta se na cilju samodejno razmnožuje skozi več rodov in

zatre škodljivca. Uporablja se v posevkih s krajšo rastno dobo (od 6 do 12 mesecev) in kjer se pojavi več rodov škodljivcev (van Lenteren, 2003b). Zgledi: vrsta *Encarsia formosa* Gahan za zatiranje rastlinjakovega ščitkarja (*Trialeurodes vaporariorum* [Westwood]) v rastlinjakih s paradižnikom ali papriko; plenilska vrsta *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot za zatiranje navadne pršice (*Tetranychus urticae* [Koch]) (Milevoj, 1997a).

Drugi način je preplavni vnos domorodne ali največkrat tujerodne koristne vrste, laboratorijsko namnožene v večjem številu, ki po vnosu preplavi ciljni prostor. Na ta način se hitro zmanjša populacija škodljivega organizma. Ko populacija škodljivega organizma spet naraste, sledi ponoven vnos koristne vrste, ki preplavi ciljni prostor in rastline v njem. Zgled: uporaba vrste *Encarsia formosa* za zatiranje rastlinjakovega ščitkarja na okrasnih rastlinah, npr. na božični zvezdi. Uporablja se proti škodljivcem z le enim rodom. Preplavni vnos zagotavlja naglo zatrtje škodljivca, kar je pomembno z vidika ohranjanja estetskega videza rastlin. Pri okrasnih rastlinah je toleranca za ščitkarje na njih minimalna (ali enaka ničli) v primerjavi z vrtninami. Samodejno razmnoževanje koristne vrste pri tem načinu ni pomembno (Milevoj, 1997a).

Na rastlinah, gojenih v zavarovanem prostoru, škodljivce zatirajo na biotičen način tako, da izbrani koristni organizem vnesejo na podlagi poznavanja škodljivca, njegovega razvojnega stadija in na podlagi strokovnih navodil oziroma zahtev dobre kmetijske prakse ter zakonskih predpisov (Milevoj, 1997a).

Koristne organizme moramo vnesti na ciljno mesto pravočasno. Čim pozneje jih vnesemo, toliko več jih mora biti, kar ni gospodarno. V prostoru kamor vnesemo organizme, morajo gojitvene razmere (vlaga v zraku, temperatura) omogočati njihov optimalen razvoj. Če vključimo v program varstva še FFS sredstva, morajo biti hitro razgradljiva in nenevarna za koristne organizme (Milevoj, 1997a).

Skrbeti moramo, da so koristni organizmi med vnosom in delovanjem na škodljive organizme v zanje optimalnih razmerah. Zelo pomembna je temperatura. Prevelika toplota vpliva negativno na metabolizem in poveča smrtnost koristnih organizmov. Optimalna temperatura se giblje med 5 in 12 °C. Prenizka temperatura deluje negativno na poznejšo ovipozicijo ali eklozijo imagov iz bub ipd. Zmrzal je smrtna za koristne organizme (Milevoj, 1997a).

2.2 LISTNE UŠI (APHIDINA)

Listne uši so med najpomembnejšimi fitofagi gojenih in samoniklih rastlinskih vrst, ki neposredno ali posredno povzročajo veliko gospodarsko škodo. Znanih je več kot 3000 rastlinskih vrst in malo verjetno je, da obstaja rastlinska vrsta, ki je uši ne naseljujejo. Večino rastlinskih vrst naseljuje od 5 do 6, lahko pa tudi do nekaj deset vrst listnih uši. So tudi pomembni vektorji (prenašalci) rastlinskih virusov.

2.2.1 Taksonomija listnih uši

Regnum:	Animalia	Kraljestvo:	živali
Phylum:	Polymeria	Deblo:	mногоočlenarji
Subphylum:	Arthropoda	Poddeblo:	členonožci
Classis:	Insecta	Razred:	žuželke
Subclassis:	Pterygota	Podrazred:	krilate žuželke
Ordo:	Homoptera	Red:	enakokrilci
Subordo:	Aphidina	Podred:	listne uši
Familia:	Aphididae	Družina:	prave listne uši

V podred Aphidina spadajo najbolj pogosti rodovi listnih uši: *Aphis*, *Aulacorthum*, *Brachycaudus*, *Brevicoryne*, *Dysaphis*, *Hyalopterus*, *Macrosiphum*, *Myzus*, *Phorodon*, *Rhopalosiphum*, *Sitobium* itd.

2.2.2 Življenjski krog listnih uši

Vsaka vrsta živih bitij ima njen življenjski krog in velikokrat je ta zelo nenavaden in nepričakovan (Conrad, 2004). Vsaka od številnih vrst listnih uši ima svojevrsten razvojni krog, vendar pa so nekatere značilnosti skupne skoraj vsem vrstam listnih uši. Specifična značilnost žuželk je njihov biotični potencial, saj imajo lahko nekatere vrste pravih listnih uši (Aphididae) v enem letu tudi prek 50 rodov (spolnih in nespolnih).

Odrasla nekrilata samica ima lahko od 50 do 100 potomcev. V ustreznih razmerah pa lahko mlade samice pridobijo sposobnost razmnoževanja odraslih samic že po prvem tednu življenja in lahko v enem dnevu zasnujejo 5 potomcev - na voljo pa imajo do 30 dni razmnoževanja (Conrad, 2004).

Zanimiva lastnost večine vrst listnih uši je, da se razmnoževanje večinoma odvija brez zastopanosti samcev. Tako poteka razmnoževanje večinoma partenogenetsko (nespolno razmnoževanje, brez oploditve), potomci pa so nekoliko manjši od tistih nastalih s spolnim razmnoževanjem. Nespolno razmnoževanje ušem omogoča, da hitro izkoristijo ustrezno okolje in tako ne trošijo energije za iskanje spolnih partnerjev (Control de áfidos o pulgones, 1997).

V rastni dobi se razvije ogromno število listnih uši, ki rastlinam neposredno odvzamejo ogromne količine asimilatov in beljakovin, kar je zelo občutljiv poseg v njihovo presnovo. Hkrati z odvzemom sokov povzročijo uši tudi primarne poškodbe: zmanjšanje prirastka, zvijanje listov, nastanek šišk, zbito rast, popolno uničenje zelnatih in olesenelih delov ali celih rastlin. Nekatere vrste listnih uši so v gospodarskem pomenu bolj škodljive zaradi izločanja medene rose, zlasti na okrasnih rastlinah. Na medeni rosi se naselijo epifitske, neparazitske glive sajavosti, ki povzročijo sajavost nadzemskih delov rastlin (Maček, 1986). Nekaterim vrstam uši, ki živijo v krajih z milo zimo, ni potrebno prezimovati z

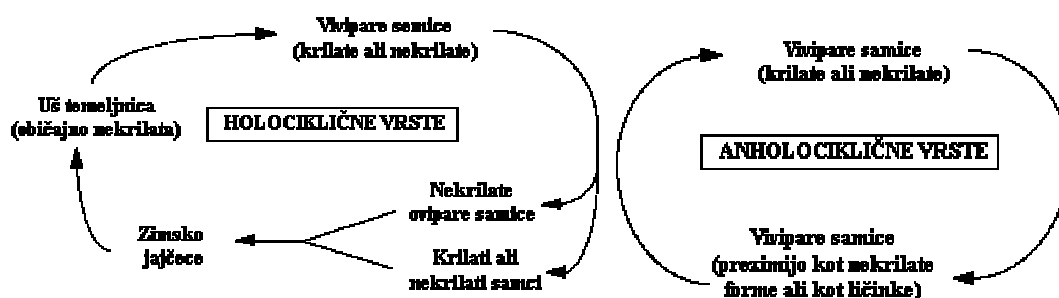
zimskimi jajčeci, ampak poteka nespolno razmnoževanje skoraj skozi celo leto. Čeprav so uši slabi letalci, lahko s pomočjo vetrov prepotujejo na stotine kilometrov, ko iščejo gostiteljske rastline (Conrad, 2004).

Glede na gostiteljske rastline lahko ločimo 2 skupini listnih uši:

- monoecične vrste, ki živijo le na eni gostiteljski rastlinski vrsti,
- heterecične vrste, del razvojnega kroga preživijo na enem, del pa na druge gostitelju (zimo preživijo na enem gostitelju, spomladi pa preletijo na druge gostitelje, večinoma gojene rastline).

Tudi glede na način razmnoževanja lahko listne uši razdelimo na 2 skupini (Control de áfidos o pulgones, 1997):

- holociklične vrste: pojavljejo se spolni rod in nespolni rodovi; prisotna je oviparija – ko uši ležejo jajčeca. Prevladujejo uši, ki zimo preživijo v razvojnem stadiju jajčec, ki jih izležejo samice,
- anholociklične vrste: ni spolnega razmnoževanja, le viviparija – živorodne uši.



Slika 1: Razvojni krog holocikličnih (levo) in anholocikličnih vrst listnih uši (Stern, 1995).

Zgled: Vrsta siva breskova uš (*Myzus persicae* [Sulzer]) ima holociklični in heterecični razvojni krog na območjih s hladnimi zimami, kjer so njeni primarni gostitelji vrste iz rodu *Prunus* (Rosaceae), sekundarni gostitelji pa so različne vrste zeli. Na območjih z zmernim podnebjem pa se razmnožujejo anholociklično na sekundarnih gostiteljih (Blackman, 1974, cit. po Minks in Harrewijn, 1987). Monoecično in holociklično se razmnožuje vrsta *Aulacorthum solani* (Kaltenbach).

Listne uši imajo zapleten razvojni krog, saj je le-ta sestavljen iz različnih razvojnih stadijev. Navadno se pojavljata dve obliki razvojnega kroga listnih uši:

1. specifični krog – holociklični in monoecični (Control de áfidos o pulgones, 1997)

Specifični škodljivci živijo le na eni rastlinski vrsti in imajo na njej en rod s spolnim in en rod z nespolnim razmnoževanjem.

Opis razvojnega kroga začnemo s spolnim razmnoževanjem, ki se vedno odvija jeseni. Uši s spolnim razmnoževanjem se pojavijo od septembra do novembra, večinoma so to krilati samci in skoraj vedno nekrilate samice. Samica tega spolnega rodu odloži ponavadi le eno

jajčece, ki se imenuje zimsko jajčece. To se do pomladi ne razvija. Spomladi se iz njega izleže samica, imenovana uš temeljnica (*fundatrix*), iz katere pozneje izide celoten rod uši. Uš temeljnica je začetek partenogenetskega rodu. Vsaka uš temeljnica oblikuje partenogenetsko razmnoževalno linijo ali klon, ki se konča z nastankom spolnega rodu. Uši temeljnice so vedno nekriate (aptera) in se razmnožujejo partenogenetsko (Miyazaki, 1987, cit. po Minks in Harrewijn, 1987; Control de áfidos o pulgones, 1997).

Posamezni osebki partenogenetskih rodov, ki sledijo ušem temeljnicam, oblikujejo dve povsem drugačni obliki; nekriate (aptere) in krilate (alate) viviparne samice ali virginopare.

Nadaljnji rodovi so zasnovani večinoma viviparno, vendar se pojavi tudi oviparija. Tako se razvije veliko nekriatih samic, ki se od same uši temeljnice razlikujejo le po velikosti (uši temeljnice so nekoliko večje) ter po manjši rodnosti. Nekriate forme so se skozi evolucijo modificirale iz krilatih oblik (Johnson in Birks, 1960, cit. po Minks in Harrewijn, 1987). Pri monoecičnih holocikličnih tipih so krilate forme vsakega rodu morfološko uniformne, medtem ko se nekriate forme drugega rodu, ki so neposredni potomci uši temeljnic, razlikujejo od tretjega rodu nekriatih uši. Od prvih nekriatih samic se v naslednjih rodovih s partenogenezo ustvari veliko število uši, ki napadajo rastline. Število letnih rodov je lahko tudi zelo veliko in zato so uši tako pogosti škodljivci, ki pa lahko prenašajo tudi nevarne rastlinske bolezni. Krilate uši heterecičnih vrst, ki se razvijejo na primarnem gostitelju, navadno ali vedno odletijo na sekundarnega gostitelja in se zato imenujejo tudi emigranti. Ker se ta migracija (selitev) navadno odvija spomladi, jim rečemo tudi spomladanski migranti. Krilate uši, ki priletijo nazaj na primarnega gostitelja, imenujemo tudi imigranti (priseljenci), to so samci ter ginopare (krilate samice, ki dajo spolne samice) (Miyazaki, 1987, cit. po Minks in Harrewijn, 1987; Control de áfidos o pulgones, 1997).

Pri holocikličnih oblikah se partenogenetski rodovi navadno zaključijo jeseni, z nastankom spolnega rodu. Pri heterecičnih vrstah pravih listnih uši (Aphididae) nastanejo samci in spolne samice iz različnih viviparnih samic. V določenih okoljskih razmerah (krajši dnevi, nizke temperature itd) imajo viviparne samice na sekundarnemu gostitelju krilate samce in ginopare. Oboji odletijo na primarnega gostitelja, kjer ginopare odložijo spolne samice (potrebna sta 2 rodova za nastanek spolnih samic). Samci so pri monoecičnih vrstah pogosto nekriati, saj se jim ni potrebno seliti. Spolne samice, imenovane tudi ovipare, so večinoma nekriate in odložijo zimsko jajčeca na gostiteljsko rastlino in tako zaključijo razvojni krog. Hibernacija ali prezimovanje uši je najpogostejše v stadiju jajčeca (Miyazaki, 1987, cit. po Minks in Harrewijn, 1987; Control de áfidos o pulgones, 1997).

Najvišji nivo razmnoževanja dosežejo uši navadno v zgodnjem stadiju imaga (odraslega osebka). Nanj vplivajo različni dejavniki kot so kakovost hrane, temperatura in razvojni stadij. Krilate oblike uši pozneje dosežejo spolno zrelost in so večinoma manjše od nekriatih oblik, imajo pa tudi nižjo rodnost (Wratten, 1977, cit. po Minks in Harrewijn, 1987).

Znani sta 2 obliki krilatih samic:

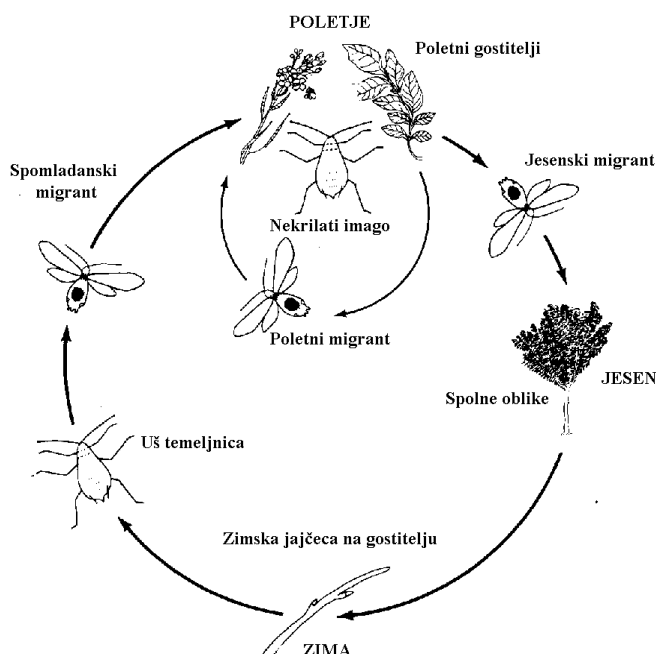
- virginopare samice, ki odlagajo potomce na oddaljene gostiteljske rastline in
- ginopare samice, ki se pojavijo le jeseni in omogočijo spolni rod, saj odlagajo zimska jajčeca.

2. krog selitev (emigracije) – holociklični in heterociklični

Krog polifagov je precej bolj kompleksen. Zimsko jajčece namreč odložijo na specifično gostiteljsko rastlinsko vrsto, ki se imenuje primarni gostitelj. Tu se razvije uš temeljnica in več rodov partenogenetskih nekrilatih samic.

Razlika od specifičnega kroga je v tem, da se tu virginopare (živorodno izležene samice) imenujejo selivke, saj se selijo na druge rastlinske vrste, sekundarne gostitelje. Slednji se vrstno razlikujejo od primarnega gostitelja. Na njih se razvijejo novi partenogenetski rodovi nekrilatih samic, ki pa se razlikujejo od tistih na primarnih gostiteljih. V začetku jeseni se med nekrilatimi samicami pojavijo krilate ginopare oblike, ki se vrnejo na primarnega gostitelja, v tako imenovanem »vrnitvenem letu«. Tu oblikujejo spolni rod, ki zasnuje zimska jajčeca.

Emigracija je lahko absolutna ali fakultativna. Pri absolutni emigraciji celotna kolonija zapusti primarnega gostitelja, pri fakultativni emigraciji pa se seli le del kolonije; del pa ostane na primarnem gostitelju, kot pri monoecičnih vrstah (Control de áfidos o pulgones, 1997).



Slika 2: Razvojni krog listnih uši heterocikličnih vrst s holocikličnim razmnoževanjem (Suranyi in sod., 1998).

2.2.3 Gostitelji listnih uši

Uši so na splošno zelo polifagne žuželke, glede na prehranjevanje pa jih lahko razdelimo v 3 skupine (Control de áfidos o pulgones, 1997):

- monofagne uši; so specifične in se prehranjujejo le z eno vrsto rastlin,
- oligofagne uši; prehranjujejo se le na nekaj ozko povezanih vrstah rastlin in
- polifagne uši; so emigranti in se prehranjujejo na številnih rastlinah, ki spadajo v različne družine.

Določene skupine žuželk, kot so listne uši in drugi enakokrilci, so povsem odvisne od specifičnih mikroorganizmov v tkivih teh žuželk. Na primer, *Buchnera* sp. APS, je za uši obligatna simbiotska bakterija, ki proizvaja kratkotrajne zaloge hranil (esencialne aminokisliline) za prehrano uši (Douglas, 1998, cit. po Cloutier in Douglas, 2003). Te bakterije se nahajajo v velikih celicah (mycetocytes) in se prek ovarijev samic obligatno prenesejo na potomstvo. Nedavne raziskave kažejo, da nekatere fakultativne oblike mikroorganizmov lahko vplivajo na ušjo izrabo rastlinskih tkiv in na občutljivost uši za parazitiranje. Pojavi pa se lahko tudi odpornost na eno ali več vrst parazitoidov (Douglas in sod., 2002; Oliver in sod., 2003, cit. po Ferrari in sod., 2004).

2.2.4 Poškodbe rastlin, povzročene zaradi napada listnih uši

Uši lahko na rastline vplivajo in jih poškodujejo (Control de áfidos o pulgones, 1997):

- a) Direktno – neposredne poškodbe; uši sesajo iz floema rastlin (redke vrste uši tudi s ksilemom), zaradi česar rastline oslabijo. Nimfe in imagi odvzamejo hranila iz rastlin in s tem zvišajo koncentracijo rastlinskih hormonov. Zaradi izgube hranil rastline oslabijo, zaostanejo v rasti, pride do deformacij listov, ki se zvijajo in če je napad listnih uši zelo močan, lahko rastlina tudi propade. Zaostanek v rasti ali izguba listov zaradi deformacij, se kaže v zmanjšani produktivnosti rastlin oz. pri gojenih rastlinah kot izpad pridelka ali manjša tržna vrednost.
- b) Indirektno – posredne poškodbe; hranjenje uši na rastlinah lahko pripelje tudi do posrednih poškodb, kot so:
 - zmanjšanje fotosinteze; uši višek sladkorja v telesu izločijo v obliki medeno rose, ki omogoči razvoj glivičnih boleznih na rastlinah - te povzročajo zmanjšanje aktivnosti fotosinteze in s tem zmanjšanje produktivnosti rastlin, kakovosti plodov in njihove tržne vrednosti, hkrati pa pokvarijo videz rastlin,
 - vnos toksičnih snovi v rastline,
 - vnos fitopatogenih virusov, saj so uši pomembni vektorji (prenašalci) rastlinskih virusov. Uši lahko prenašajo do 117 vrst fitopatogenih virusov na velike razdalje.

Prag škodljivosti je odvisen vsaj od dveh glavnih dejavnikov: od obsega in časa napada listnih uši.

Vzroki za naraščanje populacij uši so (Vrabl, 1986):

- pretirano gnojenje z dušikom in gojenje občutljivih sort,

- z zatiranjem plevla se uniči življenjski prostor naravnih sovražnikov,
- intenziviranje pridelovanja gojenih rastlinskih vrst v monokulturi.

2.2.5 Izločanje medene rose

Izraz medena rosa se uporablja za imenovanje izločkov skozi analno odprtino uši in drugih sesajočih žuželk, predvsem iz reda Homoptera. Sok iz floema rastlin vsebuje veliko sladkorja in malo aminokislin, ki so za rast uši neobhodne. Da bi zadostile potrebam po beljakovinah, sprejemajo vase zelo veliko floemskega soka rastlin. Prebitek prebavljene hrane, večinoma sladkorjev, se zbira v anusu in ga uši izločajo kot kapljice medene rose. Glavna sladkorja v medeni rosi sta fruktoza in glukoza (Maček, 1986).

Količina izločene medene rose je odvisna od razvojnega stadija vrste uši, od gostiteljske rastline in njenega fiziološkega stanja, od temperature, vlage, trajanja dnevne svetlobe ter drugih notranjih in zunanjih dejavnikov (Minks in sod., 1987).

Medena rosa je mešanica številnih sestavin, značilna zanjo pa je visoka koncentracija sladkorjev, ki privablja okoli 246 vrst žuželk iz 49 družin. Med njimi so tudi čebele in druge koristne žuželke. Odrasli osebki iz redov Hymenoptera in Diptera, ki vključujejo tudi koristne vrste, so večinoma odvisni od medene rose uši kot primarne hrane, ki jo morajo zaužiti tudi zaradi spolnega dozorevanja. Tudi veliko število vrst mravelj ne bi preživel brez tekočih hranilnih izločkov sesajočih žuželk (Zoebelein, 1956, cit. po Minks in Harrewijn, 1987).

2.2.6 Uši kot vektorji virusov

Uši so zelo pomemben in množičen vektor (prenašalec) številnih rastlinskih virusov. Število prenašalnih vzorcev je pri ušeh edinstveno zaradi različnosti prenašanja (Sylvester, 1989).

Poznamo:

- neperzistentni prenos,
- semiperzistentni prenos in
- perzistentni prenos virusov.

2.2.6.1 Neperzistentni prenos

Esencialni mehanizem, potreben za tovrstni prenos virusov je, da se virus iz epiderme rastline prilepi ali absorbira na konico stilet-labialnega kompleksa ali na zunanjo površino kanala spodnje čeljusti (Taylor in Robertson, 1974, cit po Minks in Harrewijn, 1989). Ob vbodu in sesanju rastlinskega soka se virus sprost v rastlinska tkiva in ob naslednjem napadu v uši ni več zastopan. Tipično prenesene viruse na neperzistenten način so odkrili v številnih skupinah virusov: potyvirusi, potexvirusi, carlavirusi, izometrični virusi bučnic in cvetače, mozaični virusi (Sylvester, 1989).

2.2.6.2 Semiperzistentni prenos

Le manjša skupina virusov se prenaša na ta način. Ta prenos je učinkovit le pri dolgotrajnem hranjenju na rastlinah, ne pa tudi pri pokušanju rastlin. Tu obstaja pozitivna korelacija med dolžino izpostavljenosti virusa ušem in med infektivnostjo (Sylvester, 1989).

2.2.6.3 Perzistentni prenos

Pri perzistentni obliki prenosa se s povečanjem dostopa ali s podaljševanjem časa hranjenja uši na rastlinah povečujeta tako možnost pridobitve virusa iz mezofila, floema ali ksilema, kot tudi učinkovitost inokulacije virusa v rastlino. Infektivnost uši, ki prenaša virus, lahko traja celotno življenjsko dobo uši, vendar pa učinkovitost prenosa pada s starostjo uši. Na ta način prenaša viruse le malo vrst uši (Sylvester, 1989).

2.2.7 Vzroki za zmanjšanje populacije uši

Številčnost populacij uši na gojenih posevkih se nekje na sredini poletja (sredina julija) v nekaj dneh drastično zmanjša (poruši). Takšne populacije si opomorejo po 6-8 tednih. Porušitev populacije povzročijo okoljski dejavniki, ki vključujejo zmanjšanje hranilne vrednosti in kakovosti rastlin, večjo številčnost naravnih sovražnikov ter tudi neugodne vremenske razmere (visoka temperatura, nevihte, veter). V takšnih razmerah je povečana tudi emigracija uši na sekundarne (poletne) gostitelje, tako, da se zmanjša stopnja rodnosti in poveča smrtnost zaradi naravnih sovražnikov (Karley in sod., 2004).

Čas in stopnja zmanjšanja populacij uši lahko vpliva tudi na število spolnih oblik uši v jeseni; te ležejo zimska jajčeca in so tako pomemben pokazatelj številčnosti spomladanskih populacij uši (Way in sod., 1981).

2.3 PARAZITOIDI

2.3.1 Definicija parazitoida

Parazitoid je žuželka, katere ličinka se hrani izključno na ali v telesu gostitelja in ga na koncu vedno ubije. Za popoln razvoj parazitoida je potreben le en gostitelj, vendar se pogosto na enem samem gostitelju razvija več parazitoidov. Parazitoida lahko uvrstimo med plenilce in parazite. Kot plenilci vedno ubijejo gostitelja, katerega napadejo, kot paraziti pa potrebujejo le enega gostitelja da se razvijejo do odraslega osebka (Godfray, 1994).

Razvojni krog vseh parazitoidov je razdeljen na 4 stadije; jajčece, ličinko, bubo (pupo) in imago, zato jih uvrščamo v skupino holometabolnih žuželk ali žuželk s popolno preobrazbo (Godfray, 1994).

Znanih je 7 redov žuželk, v katere spadajo parazitoidi: Hymenoptera (80 %), Diptera, Coleoptera, Lepidoptera, Trichoptera, Neuroptera in Strepsiptera. Opisanih je okrog

50.000 vrst parazitoidov iz reda Hymenoptera (kožekrilci), 15.000 vrst parazitoidov iz reda Diptera (dvokrilci) in okrog 3.000 vrst iz drugih redov (Gaston, 1991; LaSalle in Gauld, 1991, cit. po Godfray, 1994).

Najpomembnejši družini žuželk s parazitskim (parazitoidnim) načinom življenja sta Ichneumonidae in Braconidae, ki parazitirata širok spekter gosenic, os, ličink in odraslih hroščev. V družinah Encyrtidae in Aphelinidae so večinoma parazitoidi žuželk iz reda Homoptera (enakokrilci), medtem ko pripadniki družin Scolidae in Tiphidae parazitirajo fitofagne ličinke iz družine Scarabaeidae. Pripadniki družin Trichogrammatidae, Mymaridae in Scelionidae parazitirajo samo jajčeca fitofagov in jih imenujemo tudi jajčni paraziti oz. parazitoidi (Curtis, 1940).

Po navedbah Vickermana (1982, cit. po Minks in Harrewijn, 1988) primarni parazitoidi listnih uši pripadajo v glavnem dvema družinama iz reda Hymenoptera, družini Aphelinidae in Aphidiidae. Po starejši taksonomiji se poddružina Aphidiinae uvršča v družino Braconidae in naddružino Ichneumonidea, po novejši pa govorimo o samostojni družini Aphidiidae.

2.3.2 Značilnosti parazitoidnih žuželk

Parazitoide označujejo naslednje lastnosti (Weeden in sod., 2007):

- pri njihovi izbiri gostiteljev so specializirani,
- navadno so paraziti le v stadiju ličinke, odrasli osebkovi so prostoživeči,
- gostiteljski osebek zaradi parazitiranosti s parazitoidom vedno pogine,
- v primerjavi z gostiteljem so parazitoidi navadno relativno veliki,
- odrasle samice so tiste, ki iščejo gostitelja, v ali na katerega odložijo eno ali več jajčec,
- različne vrste parazitoidov lahko napadajo različne razvojne stadije gostiteljev.

Parazitoidi, v primerjavi s plenilci, zaključijo razvojni krog veliko hitreje in tudi hitro povečajo število potomcev. Parazitoidi so lahko dominantni in najbolj učinkoviti naravni sovražniki nekaterih vrst škodljivcev, vendar pa njihova zastopanost ni vedno obvezna.

Parazitoidi so pogosto bolj občutljivi na kemične (sintetične) insekticide kot pa plenilci, odrasli parazitoidi pa so navadno bolj občutljivi od njihovih gostiteljev. Nezreli parazitoidi, ki so v jajčecu njihovega gostitelja ali v kokonu, bolje tolerirajo fitofarmaceutska sredstva kot pa odrasli osebkovi, vendar pa nezreli parazitoidi poginejo, če pogine njihov gostitelj (Hoffmann in Frodsham, 1993).

Na uši delujejo mnogi insekticidi iz skupine nikotinoidev in neonikotinoidev (Gaucho, Punto, Crusier), pri izbiri pripravkov pa naj imajo prednost tisti, ki imajo manjšo letalnost za naravne sovražnike in delujejo specifično na uši (aficidi), na primer Pirimor WP-50 z aktivno snovjo pirimikarb (Milevoj, 2000; Casals, 2007).

2.3.3 Razvoj biotičnega zatiranja škodljivcev s parazitoidi

Parazitizma s parazitoidnimi žuželkami do začetka 17. stoletja niso poznali. Prve zapiske v tej zvezi je naredil Italijan Aldrovandi leta 1602, ko je opazoval kokone ličink kapusovega belina (*Pieris brassicae* [L.], ki so bile napadene s parazitom *Apantheles glomeratus* L. (Braconidae). Avtor je v zmoti mislil, da so kokoni jajčeca žuželk. Goedart (1662) je v delu *Metamorphosis* opisal izlet »majhnih mušic« iz bube metuljev (Redak in Zahn, 2004).

Antoni van Leeuwenhoek je leta 1700 opisal fenomen parazitoizma pri žuželkah in narisal samico parazitoida, ki odlaga jajčeca v gostiteljsko uš. Vallisnieri je leta 1706 prvi pravilno interpretiral povezavo med gostiteljem in parazitoidom, verjetno pa je bil tudi prvi, ki je poročal o obstoju parazitoidov. Cestoni leta 1706 poroča o parazitoidih, ki izletijo iz jajčec žuželk na križnicah. Uši je poimenoval "ovčice zelja" (cabbage sheep), njihove parazitoidne pa "volčji komarji" (wolf mosquitoes) (Redak in Zahn, 2004).

Leta 1800 je Erasmus Darwin razpravljal o koristni vlogi parazitoidov in plenilcev pri regulaciji škodljivih žuželk. Priporočal je tudi varovanje in vzpodbujanje naselitve trepetavk iz družine Syrphidae in osic iz družine Ichneumonidae, ker so uničevale veliko število gosenic, ki so se hranile na zelju (Redak in Zahn, 2004).

Hartig (1827) je priporočal uporabo velikih zabojev za gojenje parazitiranih gosenic z namenom masovnega izpusta. Leta 1883 je Riley opisal prvo uspešno medcelinsko preselitev parazitoida, in sicer vrste *Apantheles glomeratus*, iz Anglije v ZDA (Redak in Zahn, 2004). Bodenheimer je leta 1931 zapisal, da so že številni entomologi pred njim prepoznali bistvo parazitoizma (Redak in Zahn, 2004).

Prvi poskusi biotičnega zatiranja rastlinskih škodljivcev s parazitskimi žuželkami so se pojavili v Ameriki, ko so za zatiranje kapusovega belina uporabili parazitoidno vrsto *Apantheles glomeratus*. Ta je bila takrat ena od najbolj znanih vrst parazitskih žuželk (Tanasijević in Simova-Tošić, 1987).

V začetku 20. stoletja (leta 1905) so v Italiji izdelali uspešen program za uvajanje osice *Prospaltella berlesei* How. za zatiranje murvovega kaparja (*Pseudalacaspis pentagona* Targ.). Do polovice 20. stoletja so raziskovalci intenzivno proučevali plenilce in parazite, izpopolnili so metode njihovega lovljenja, namnoževanja, prenašanja in prilagajanja (Tanasijević in Simova-Tošić, 1987).

2.3.4 Razvojni krog parazitoidov

Večinoma razlikujemo 4 stadije ličink (larvalne stadije), vendar poročajo tudi o drugačnem številu. Na ličinki 1. stopnje so jasno razločljivi telesni deli in nakazane mandibule, ki so kaudalne (na repnem delu [*cauda*]). Segmentacija v 2., 3. in 4. stopnji ličinke je manj razločna in le 4. stopnja ličinke ima razvite mandibule. Preden ličinka zaključi z razvojem,

oblikuje kokon znotraj ali pod kožo uši in se zabubi. V tem stadiju koža uši otrdi in nastane značilna mumija. Prepupalna in pupalna stopnja ter stopnja imaga parazitoida se oblikujejo v mumiji (Cloutier in sod., 1981, cit po Minks in Harrewijn, 1988). Imagi nato izletijo iz mumije skozi okrogle odprtine na zadku uši, ki ima pokrov in se zlahka predre. Pri večini vrst iz družine Aphididae je lahko ta odprtina kjerkoli na zadku (*abdomen*) uši, nekatere vrste pa specifično oblikujejo izhodno odprtino le na apikalnem delu zadka. Ravno izleteli parazitoidi potrebujejo le kratek čas, da spolno dozori. Samci v enakih razmerah navadno izletijo nekoliko pred samicami. Parjenje sledi kmalu po izletu in traja le nekaj sekund (Starý, 1988, cit po Minks in Harrewijn, 1988).

Odrasli osebki so večinoma aktivni ob toplih, sončnih dnevih, še posebno v poznih jutranjih urah in popoldne. Kažejo pozitiven fototaktičen odziv (Starý, 1988, cit po Minks in Harrewijn, 1988). Življenjska doba parazitoidov je različna. Jajčece lahko zori 1 do 2 dni (tudi do 5 dni), stadij ličinke traja od 7 do 15 dni, stadij bube pa od 4 do 8 dni (tudi 10). Preživetvena sposobnost odraslih parazitoidov je najmanjša v razmerah brez hrane in vode, ob dostopnosti ustrezne hrane (večinoma medena rosa uši), ugodnih temperaturnih razmerah in ustrezni vlagi pa se življenjska doba parazitoidov giblje od 2 do 3 tedne ali celo več (Cierniewska, 1976; Cloutier in sod., 1981, cit po Minks in Harrewijn, 1988).

Na prostem je v večini zgledov mogoče zaslediti več samic kot samcev, vendar pa je to odvisno od dejavnikov okolja. Razmnoževanje je večinoma biparentalno; iz neoplojenih (haploidnih) jajčec se razvijejo samci, iz oplojenih (diploidnih) jajčec pa samice (Minks in Harrewijn, 1987).

Kljub biparentalnemu razmnoževanju parazitoidov, se moški potomci ne razvijejo le iz jajčec neoplojenih samic, ampak tudi iz samic, ki so se parile. Le-te lahko ležejo neoplojena jajčeca še nekaj ur po kopulaciji in tudi še na koncu njihove razmnoževalne linije, ko jim zaloge sperme že poidejo (Cloutier in sod., 1981, cit po Minks in Harrewijn, 1988). Uniparentalne vrste se razmnožujejo s partenogenezo. Ob tem se oblikuje veliko število samic in zelo malo samcev, pri nekaterih vrstah pa samcev sploh ni (Starý, 1970).

2.3.5 Tipi parazitizma

Glede na število parazitoidov, ki se razvijajo v enem gostitelju, ločimo (Control de áfidos o pulgones, 1997):

- solitarni parazitizem: ko se v enem gostitelju razvija le en parazitoid; ob prisotnosti večih jajčec odvečna jajčeca odmrejo oz. se odvija boj za preživetje med ličinkami parazitoidov;
- gregarni parazitizem: ko samice iste vrste v enega gostitelja odložijo več jajčec in se v gostitelju razvija več osebkov.

Glede na obliko parazitizma poznamo (Minks in Harrewijn, 1988):

- superparazitizem: parazitoid odloži jajčeca na ali v gostitelja, ki je parazitoid iste vrste;
- multiparazitizem: dve ličinki različnih vrst parazitoidov tekmujeta za hrano v istem gostitelju;
- hiperparazitizem: ličinka parazitoida se hrani na ali v ličinki parazitoida druge vrste, ki je že v istem gostitelju.

Zgled multiparazitizma je zapleten kompetitiven odnos med ličinkami treh vrst parazitoidov uši: *Aphidius smithi* Sharma in Subba Rao, *Ephedrus californicus* Baker in *Praon pequodorum*. V medvrstni kompeticiji omenjenih treh vrst navadno zmaga najstarejši parazitoid. Osebek, ki prvi preide v stadij ličinke, je sposoben fizično uničiti kompetitivne parazitoide (Godfray, 1994).

Glede na odnos parazitoidov do gostiteljev ločimo (Haeselbarth, 1979; Askew in Shaw, 1986, cit. po Godfray, 1994):

- koinobionte: po parazitiranju pustijo, da gostitelj nadaljuje z rastjo, hranjenjem in razmnoževanjem, saj v začetku razvoja ličinke parazitoida ne poškodujejo vitalnih organov gostitelja;
- idiobionte: povzročijo permanentno ohromitev gostitelja; ličinke se hranijo le s hrano, ki je na razpolago ob ovipoziciji, saj gostitelj ne raste in se ne prehranjuje več.

Glede na mesto odlaganja jajčec ločimo (Curtis, 1940):

- a) Endoparazitoidi, ki odlagajo jajčeca v gostitelje (internalno) na več načinov:
- neposredno v jajčece gostitelja, sledi embrionalni in postembrionalni razvoj. Ta način je znan pri nekaterih rodovih iz družin Braconidae, Encyrtidae, Platygasteridae in pri nekaterih vrstah iz družin Ichneumonidae, Callimomidae, Eulophidae in Cynipoidea;
 - v telesno votlino ličinke, bube ali odraslega osebka, in sicer v primarnega gostitelja ali v primarnega gostitelja v živegem sekundarnem gostitelju (vrste *Mesochorus* spp., *Brachymeria dalmani* Thoms., *Aphidencyrtus aphidivorus* Mayr in druge);
 - v določen organ, npr. v možgane ali ganglije, odložijo jajčeca nekatere vrste iz družin Encyrtidae in Platygasteridae, v črevesje odlagajo jajčeca vrste *Platygaster zosine* Wlk., *Diversinervus elegans* Silv., *Microterys clauseni* Comp.; domnevajo, da odlagajo jajčeca tudi v zarodek;
 - jajčece lahko pritrdijo na telesno steno ali ga, npr. s pecljem (pedicelj), pritrdijo v odprtino, ki nastane pri ovipoziciji v gostiteljevem integumentu (vrste iz rodov *Encyrtus*, *Microterys* in drugi rodovi iz družine Encyrtidae); z lepljivim diskom pa ga na notranjo telesno steno pritrdijo samice vrst *Therion morio* F. in *Heteropelma calacator* Wesm.

Nekateri endoparazitoidi odložijo jajčeca zunaj gostitelja, ko pa se iz jajčeca izleže ličinka, se ta zavrtva v gostitelja.

- b) Ektoparazitoidi odlagajo jajčeca zunaj telesa gostitelja (eksternalno) tako, da jih prilepijo na integument, delno vložijo v odprtine integumenta, odložijo v neposredno bližino gostitelja ali pa popolnoma ločeno od gostitelja (Curtis, 1940).

2.4 DRUŽINA APHIDIIDAE

So majhne osice iz reda kožekrilcev (Hymenoptera). Odrasli osebki so veliki od enega do nekaj milimetrov, večinoma črni ali temno rjavi, z bolj ali manj rumenimi, oranžnimi ali rumenorjavimi vzorci. So specifični solitarni endofagni parazitoidi uši. Znanih je več kot 400 vrst iz 60 rodov in podrodov po celem svetu (Starý, 1970). Večino vrst najdemo v zmernem in subtropskem pasu severne poloble.

Najbolj pogosti rodovi so:

- *Adialytus* Förster,
- *Aphidius* Nees,
- *Diaeretiella* Starý,
- *Ephedrus* Haliday,
- *Lipolexis* Förster,
- *Lysiphlebus* Förster,
- *Monoctonus* Haliday,
- *Pauesia* Quilis,
- *Praon* Haliday in
- *Trioxys* (*Binodoxys*) Haliday.

2.4.1 Odlaganje jajčec parazitoidov

Pri tem postopku je pomembna velikost gostitelja in gostota populacije uši. Samica lahko leže jajčeca (ovipozicija) že kmalu po izletu iz mumije, kar pa je odvisno od parjenja in razpoložljivosti ter ustreznosti hrane. Samica se pari le enkrat, medtem ko se lahko samec pari z več samicami (Starý, 1988, cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

Ob stiku samica uš preuči s tipalkami, da ugotovi ali se v gostitelju že nahaja kakšen parazit. Nato zadek potisne pod oprsje (*thorax*) in med noge. Zatem leglico (ovipozitor) na zadku zabode v telo gostiteljske uši. Jajčece lahko odloži ob vsakem vbodu, lahko pa tudi ne. Trajanje ovipozicije je odvisno od vrste in lahko traja manj kot sekundo ali tudi do ene minute. Samica, ki odlaga jajčeca, lahko zazna že parazitirano uš in se s tem izogne superparazitizmu (Starý, 1988, cit. po Minks in Harrewijn, 1988), saj samice ob ovipoziciji zaznamujejo gostitelja s posebnim ovipozicijskim deterentom. Z njim odvrnejo druge samice, da bi odložile jajčeca v istega gostitelja (Milevoj, 1992b).

Razmnoževalna sposobnost samic variira in lahko doseže tudi do nekaj 100 jajčec na samico. Vendar pa vsa jajčeca niso uspešno odložena v ustreznega gostitelja, niti ni

porabljena celotna zaloga jajčec. Zaloga jajčec variira tudi pri različnih osebkih iste vrste. V oviduktu je prisotno določeno število zrelih jajčec, ostala jajčeca pa nastajajo in zorijo pozneje v življenju samice. Med ovipozicijo obstajajo tudi obdobja počitka, ko je ovipozicija prekinjena (Starý, 1970; Cierniewska, 1976, cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

Številni parazitoidi ob ovipoziciji ali pred hranjenjem z gostiteljem uš paralizirajo s strupom, ki ima verjetno tudi pomembno vlogo pri motenju razmnoževanja uši. Strup kožekrilcev sestavlja ena ali več beljakovin, ki tipično zmotijo delovanje membran ali pa vplivajo na živčne sinapse. Gostitelj je lahko tudi hipersenzitiven na strup parazitoida, kar lahko povzroči pogin obeh (Gerling in Rotary, 1973).

2.4.2 Postopek parazitiranja

Da najdejo in uspešno parazitirajo njihove gostitelje, morajo parazitoidi skozi serije različnih vedenjskih odzivov, ki si sledijo po naslednjem vrstnem redu: lociranje habitata, lociranje gostitelja, dostopnost gostitelja, ustreznost gostitelja in napad gostitelja (Vinson, 1975).

2.4.2.1 Iskanje ustreznega gostitelja parazitoidnih osic

Pri parazitoidih lahko ločimo dve stopnji vedenja pri iskanju gostitelja (van Alphen in Jervis, 1996, cit. po Jervis in Kidd, 1996):

1. lociranje habitata gostitelja,
2. lociranje gostitelja v njegovem habitatu.

2.4.2.2 Lociranje habitata gostitelja

Začne se z iskanjem ustreznega habitata. Pomembno vlogo imajo rastline, ki so prehranski vir za gostiteljsko vrsto uši, saj lahko vonj teh rastlin privabi tudi parazitoida. Imagi porabijo velik del življenja za iskanje okolja, kjer bi bil lahko zastopan potencialni gostitelj. Za to lahko uporabljajo vizualne, akustične ali vonjalne sposobnosti, pogosto je tudi zaznavanje vibracij zaradi premikanja gostitelja. Najbolj pomembne so vonjalne sposobnosti parazitoidov. Vizualne in akustične sposobnosti parazitoida pogosto vodijo do gostitelja le na krajše razdalje, medtem ko imajo vonjalne sposobnosti pomen pri iskanju na mnogo večjih razdaljah in tudi še potem, ko gostitelj že zapusti rastlino (van Alphen in Jervis, 1996, cit. po Jervis in Kidd, 1996).

Zelo velik pomen pri določanju vedenjskega vzorca parazitoidov in plenilcev ima kemična komunikacija med žuželkami ter med žuželkami in rastlinami. Vsaka informacija pri interakciji med dvema individuoma ima kemično osnovo. Takšne kemične informacije lahko razdelimo na feromone, ki delujejo intraspecifično in alelokemikalije, ki delujejo interspecifično. Alelokemične snovi delimo na sinomone, kairomone in alomone. Sinomoni povzročijo odziv prejemnikov (receptor), ki je adaptivno ugoden za oba, prejemnika in dajalca. Kairomoni v prejemniku vzbudijo odziv, ki je adaptivno ugoden le za prejemnika, ne pa tudi za dajalca. Alomoni pa v prejemniku vzbudijo odziv, ki je

adaptivno ugoden le za dajalca (Dicke in Sabelis, 1988, cit po Minks in Harrewijn, 1988). Večina parazitoidov se odziva na vonjalne kairomone ali sinomone za lociranje gostitelja na velike razdalje.

Te kemikalije izvirajo iz (van Alphen in Jervis, 1996, cit. po Jervis in Kidd, 1996):

- gostiteljev samih: te kemikalije so za parazitoida kairomoni,
- rastlin, na kateri se gostitelj hrani: kemikalije so za parazitoida sinomoni, in
- nekaterih interakcij med gostiteljem in rastlino: kemikalije so za parazitoida sinomoni.

Z olfaktometrom lahko beležimo odzive žuželk, kot so (Vet, 1983):

- kateri vonj je parazitoid najprej izbral,
- kateri vonj je parazitoid izbral nazadnje,
- odstotek časa, ki ga je parazitoid namenil vsakemu od razpoložljivih vonjev.

Sinovigene vrste, katerih jajčeca zorijo tudi tekom odrasle dobe, lahko prvih nekaj dni v stadiju odraslega osebka preživijo ob iskanju negostiteljske hrane, torej nektarja in medene rose, s čimer si zagotovijo zalogo za razvoj jajčec. Tako se lahko zgodi, da se mladi osebki ne odzivajo na vonjalne dražljaje gostiteljskih rastlin in gostiteljskih žuželk. Na nekatere parazitoide v zgodnem stadiju odraslega osebka lahko vonj deluje celo odvrčalno, čeprav jim pozneje služi pri iskanju gostitelja (van Alphen in Jervis, 1996, cit. po Jervis in Kidd, 1996).

Hlapljive snovi igrajo pomembno vlogo v tritrofičnem sistemu, ki vključuje gostiteljsko rastlino, rastlinojeda in parazitoida (ali plenilca). Tako lahko specifično lastnost rastlin, da privabljajo naravne sovražnike herbivorov, imenujemo kar posredna obramba rastlin pred škodljivci (Thompson, 1996).

Rastline aktivno izločajo kemične signale, ki privabljajo naravne sovražnike herbivorov (Dicke in Vet, 1999) in imajo podoben vpliv na parazitoide kot dražljaji samih gostiteljev. Vendar pa so signali rastlin lažje izsledljivi na velike razdalje zaradi relativno velike biomase rastlin. Le določeni herbivori lahko izločajo kemične signale, ki lahko izhajajo le na poškodovanem mestu rastline ali pa sistemsko tudi iz drugih nepoškodovanih delov rastline. Umetno povzročene poškodbe rastlin ne izzovejo enakega odziva kot pa poškodbe zaradi hranjenja rastlinojedov na rastlinah, ki so prostorsko in časovno urejene (Thompson, 1996).

Količina izločenih hlapljivih snovi iz rastlin je lahko preprosto rezultat obsega poškodb. Veliki škodljivci povzročijo večjo škodo od manjših. Hlapljive snovi različnih kultivarjev gojenih rastlin lahko vplivajo na število parazitoidov, ki se odzovejo na kemične dražljaje (Kalule in sod., 2004).

Hlapljive snovi, izločene iz rastlin ob napadu herbivorov, imajo lahko tako vlogo sinomonov. Tedaj je izločanje koristno tako za rastlino kot tudi za parazitoida. Tako

izločene hlapljive snovi imajo tudi vlogo kairomonov. Tedaj privlačijo tudi herbivore. Sinomoni so pomembni za iskanje gostiteljev parazitoidov zaradi njihove zaznavnosti, saj vsebujejo dovolj podatkov za iskanje specifičnega gostitelja. Kairomoni in vizualni dražljaji povečajo specifičnost iskanja, ko parazitoid že prispe v mikrohabitat gostitelja. Snovi rastlin, izločene zaradi napada herbivorov, lahko parazitoidu posredujejo tudi oceno približnega števila zastopanih gostiteljev v določenem okolju (Thompson, 1996).

2.4.2.3 Lociranje gostiteljev s strani parazitoida

Ko parazitoid prispe v potencialni habitat gostitelja, prestopi v naslednji stadij iskanja gostitelja. Žuželke se pogosto odzivajo na kairomone z majhno intenziteto vonja, ki ostane za gostitelji na substratu. Materiali, ki vsebujejo te kairomone, vključujejo izločke žlez slinavk ali mandibularnih žlez, medeno roso enakokrilcev in izločke kutikule (van Alphen in Jervis, 1996, cit. po Jervis in Kidd, 1996). Kairomoni gostitelja privlačijo parazitoida in tako povečajo možnost odkritja gostitelja. Lociranje gostitelja pa je odziv na nekemične, torej vizualne in čutilne dražljaje.

Na aktivnost iskanja gostitelja pomembno vpliva tudi gostota populacij uši in gostota populacij parazitoidov. Vizualni in tipalni dražljaji tipalk parazitoida ter gibanje uši imajo izredno pomembno vlogo (Starý, 1970).

Osice parazitoidov iščejo gostitelje na več načinov (Vet in van Alphen, 1985):

- z ovipozitorjem,
- s pomočjo vibracij premikajočega se gostitelja ali
- s tipalkami.

Znano je, da se uši raje hranijo na mlajših listih, ki imajo večjo koncentracijo primarnih metabolitov (Merritt, 1996). Zato odrasli parazitoidi iščejo potencialne gostitelje večinoma na zgornjih delih rastlin; tam tudi največkrat najdemo mumificirane uši.

Na interakcijo med ušjo *Acyrtosiphon pisum* Harris in njenim parazitoidom *Aphidius ervi* Haliday, lahko vpliva tudi poveščenost površja listov graha. V rastlinjaku je ta parazitoid namenil več časa iskanju gostiteljev in je tako parazitiral več uši na rastlinah z manjšo poveščenostjo listov kot pa na isti vrsti z normalno poveščenostjo listov (Chang in sod., 2004).

2.4.2.4 Prepoznavanje gostiteljev

Prisotni morajo biti specifični dražljaji gostitelja, da se vzpodbudi odziv parazitoida z ovipozicijo, ki sledi lociranju gostitelja. Za številne parazitoidne je pomemben prepoznavni znak velikost gostitelja, oblika gostitelja, gibanje gostitelja, zelo pomembno vlogo pa imajo tudi kairomoni. Sprejemljivost gostitelja za ovipozicijo parazitoidov je v veliki meri odvisna tudi od tega ali je gostitelj že parazitiran (van Alphen in Jervis, 1996, cit. po Jervis in Kidd, 1996).

Salt (1961, cit. po Godfray, 1994) je dokazal sposobnost parazitoidnih predstavnikov iz reda Hymenoptera, da razlikujejo oz. prepoznajo gostitelja, ki že vsebuje jajčeca iste vrste parazitoida od tistih, ki so še neparazitirani.

Samice nekaterih vrst parazitoidov lahko razlikujejo (Hubbard in sod., 1987; McBrien in Mackauer, 1991; van Dijken in sod., 1992, cit. po Godfray, 1994):

- med parazitiranimi in neparazitiranimi gostitelji,
- parazitirane gostitelje, ki vsebujejo različno število jajčec,
- med parazitiranimi gostitelji, ki vsebujejo jajčece iste vrste in gostitelji, ki vsebujejo njihovo lastno jajčece.

2.4.2.5 Izbira vrst gostiteljev

Izbir gostiteljev je pri entomofagih filogenetsko pogojen in je rezultat dolgotrajnega razvoja (koevolucije) pravih listnih uši (družina Aphididae) in parazitoidov (družina Aphidiidae) (Milevoj, 1992b).

Ločimo več vzorcev ranga gostiteljev (Starý, 1970):

1. rang gostitelja je omejen na eno samo gostiteljsko vrsto (striktni monofag),
2. rang gostitelja je omejen na dva ali več vrst gostiteljev iz istega rodu uši,
3. rang gostitelja je omejen na dva ali več rodov iz iste poddružine uši,
4. rang gostitelja je omejen na dva ali več rodov iz dveh ali več poddružin iste družine uši,
5. rang gostitelja je omejen na vrste iz več rodov iz dveh ali več družin uši.

Trend evolucije se nagiba k oligofagnosti parazitskih osic iz reda Hymenoptera. Največ je parazitizma po vzorcu številka 2, nekaj manj po vzorcu št. 3, nato pa sledita vzorca št. 4 in 5. Po splošni klasifikaciji je monofagnih vrst manj kot ena tretjina celotnega števila vrst (Starý, 1970).

Različne gostiteljske vrste znotraj istega ranga niso enako ovrednotene pri parazitoidih, ki kažejo očitno preferenco do določenih vrst gostiteljev. Včasih najdemo več potencialnih gostiteljskih vrst, ki koeksistirajo na isti gostiteljski rastlini. V tem zgledu se lahko ugotavlja preferenca parazitoida na udeležene vrste gostitelja (van Alphen in Jervis, 1996, cit. po Jervis in Kidd, 1996). Tako lahko gostitelje razdelimo na primarne in sekundarne vrste (Starý, 1970). Parazitoid ali plenilec kaže preferenco za določeno obliko gostiteljskega plena, ko je delež ovipozicije parazitoida ali plena plenilca te oblike večji od deleža, ki je razpoložljiv v okolju (Taylor, 1984).

Za večino parazitoidov kožekrilcev je odnos med izbiro gostitelja in koristnostjo oz. ustreznostjo gostitelja določen s fiziološkimi lastnostmi ličinke, ki lahko izkoriščajo gostitelja in z vedenjskimi sposobnostmi samic, da lahko locirajo in uporabijo gostitelja (Godfray, 1994).

Parazitoid selektivno izrablja njegove gostitelje glede na različne parametre kakovosti. Ob izbiri med različnimi vrstami gostiteljev, parazitoidi težijo k hranjenju na vrstah, ki so šibkejše in so slabši gostitelj za razvoj parazitoida. Diskriminacija poteka tudi glede na velikost gostitelja, saj manjše gostitelje uporabijo za hranjenje, večje pa za ovipozicijo. Parazitoidi lahko razločijo tudi stopnjo razvoja gostitelja (Kidd in Jervis, 1991, cit. po van Lenteren, 2003a) ali njegovo predhodno parazitiranost. Ko samica parazitira gostitelja, ga zaznamuje s feromoni. Tako ga prepozna druga samica iste vrste in sama vanj ne odloži jajčec.

Samice idiobiontov in koinobiontov lahko pridobijo sposobnost ovipozicije tudi v starejše stopnje gostiteljskih ličink, katerih umrljivost je manjša kot pri mladih ličinkah. To je rezultat bolj pogostega plenilstva in intraspecifične kompeticije v zgodnjih stopnjah ličink. Zaradi smrtnosti ličink v zgodnjih stopnjah bi bilo tako za parazitoide celo bolje, če bi imeli preferenco za ovipozicijo v gostiteljske ličinke, ki so že skoraj zaključile rast (Reznik in sod., 1992).

2.4.2.6 Razvoj ličink v gostitelju

Ličinka parazitoida se sprva hrani le s hemolimfo gostitelja, ki je še vedno živ. Ko parazitoid raste, začne progresivno napadati vitalne organe gostitelja, kar zmanjšuje gostiteljevo aktivnost. Vendar slednji še vedno živi, saj se entomofag izogiba napadu na organe, katerih poškodbe bi povzročile pogin gostitelja. Ob koncu razvoja stadija ličinke, pa parazitoid ubije gostitelja, preneha s hranjenjem in se zabubi v telesu gostitelja, ki ga v tem stadiju imenujemo mumija (Enemigos naturales, 1997).



Slika 3: Mumiji parazitiranih uši in odprt pokrov na prazni mumiji po izletu imaga (foto K.Kos).

Mumija uši (slika 3) ima vlogo varovalnih celic, znotraj katerih ličinka parazitoida zaključi njen razvoj do odraslega osebka. Če opišemo nekoliko bolj natančno: ličinka 1. stopnje (L1) se hrani s hemolimfo gostitelja in vanjo izloča citolitične izločke (ekskrete), kar ima škodljive učinke na nekatera tkiva gostitelja. Ličinka v L2 in L3 se hrani neposredno s hemolimfo gostitelja, medtem ko se ličinka v L4 aktivno hrani, žre preostala tkiva in končno ubije gostitelja. Skupni učinek parazitoida na fiziologijo gostitelja lahko opišemo kot postopno stradanje s končnim poginom gostitelja. Parazitoid ima najraje 2. in 3. larvalno stopnjo gostiteljske uši, ki ponujata optimalne razvojne in fiziološke lastnosti za

razvoj ličinke parazitoida v gostitelju (Cloutier in Mackauer, 1979, cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

2.4.3 Vpliv parazitiranosti na listne uši

Osnovna lastnost parazitiranja parazitoidov je, da parazitoid vedno ubije njegovega gostitelja. Uš ne pogine takoj, ampak postopno strada, saj parazitoid potrebuje čas za razvoj preden povsem izčrpa vir hrane (Starý, 1988, cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

Parazitiranost uši se lahko kaže na več načinov. Kutikula gostiteljske uši je prebodena z ovipozitorjem parazitoidne samice. Zaporedni vbodi lahko ušem povzročijo tudi smrtonosne (letalne) poškodbe, vendar pa napadeni gostitelj ob vbodu leglice ne postane paraliziran (Starý, 1988, cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

Neposreden vpliv parazitoida na gostitelja je odvisen od razvojnega stadija parazitoida. Samo jajčece parazitoida v telesu uši nima posebnega vpliva, razen specifičnega odziva gostitelja. Ličinke v prvih stopnjah razvoja oslabijo uši in vplivajo na manjšo sposobnost razmnoževanja, medtem ko starejše ličinke povzročijo smrt uši in mumifikacijo (Starý, 1988, cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

Specifičen odziv gostitelja ob parazitiranju z nekaterimi vrstami parazitoidov se kaže v tem, da lahko parazitirane uši še pred mumifikacijo zapustijo kolonijo in se umaknejo v mikrohabitat, ki je mikroklimatsko ugodnejši za parazitoida. Ta lastnost je vrstno pogojena in se lahko razlikuje tudi med posameznimi rodovi iste vrste (Starý, 1970; Cierniewska, 1976, cit. po Minks in Harrewijn, 1988). Grahova uš, ki so jo parazitirali *Aphidius ervi* Haliday, *Aphidius pisivorus* Smith, *Monoctonus paulensis* (Ashmead) in *Praon pequodorum* Viereck se je mumificirala blizu območja hranjenja uši na fižolu, medtem ko so se uši iste vrste, parazitirane s strani parazitoida *Ephedrus californicus*, umaknile in mumificirale zunaj kolonije uši in stran od območja hranjenja (Chow in Mackauer, 1999). Parazitirane uši se tako tik pred poginom in mumifikacijo umaknejo tja, kjer so parazitoidi v njih varnejši pred napadom hiperparazitoidov ali pa tako povečajo možnost njihovega preživetja med prezimovanjem (Brodeur in McNeil, 1992, cit. po Chow in Mackauer, 1999).

Kljub temu, da parazitiranost pripelje do mumifikacije in pogina gostitelja, se lahko parazitirane uši še nekaj časa razmnožujejo. Stopnja razvoja ličinke gostitelja, v katero je bilo vstavljeno jajčece parazitoida, ima tu pomembno vlogo. Uši, ki so bile parazitirane v L1 ali L2 stopnji ličinke, se ne razvijejo do odraslega osebka. Uši, parazitirane v 3. stopnji ličinke, dosežejo stadij odraslega osebka, vendar pred mumifikacijo proizvedejo le malo ali nič potomcev. Uši, parazitirane v L4 stopnji ličinke ali v stadiju odraslega osebka pa se razmnožujejo, vendar v le določenem obsegu. V kateremkoli stadiju se zgodi parazitizem, le-ta povzroči degenerativne spremembe v ovarijih le v nekaj dneh; embriogeneza se zmanjša in resorpcija embrijev se začne le nekaj dni preden ličinka parazitoida doseže zrelost (Cloutier in sod., 1981, cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

Parazitirane uši zaužijejo več hrane, vendar je asimilacija hranil manj uspešna. Prav tako hitreje pridobijo težo kot zdrave uši. Prisotnost jajčeca in embrionalnih stadijev parazitoida ne vpliva na hranjenje gostitelja, medtem ko se v L1 stopnji parazitoida zmanjša gostiteljevo hranjenje. Ob razvoju L2 stopnje parazitoida se začne gostitelj spet normalno prehranjevati, ob L3 stopnji pa se prehranjevanje spet zmanjša. Parazitoid uš ubije v L4 stopnji ličinke parazitoida (Coulter in Mackauer, 1979).

Parazitirane uši izločajo več medene rose, ki pa je drugačne sestave kot medena rosa zdravih uši (Coulter in Mackauer, 1979, cit po Minks in Harrewijn, 1988). Barva parazitirane uši se lahko spremeni še preden uši poginejo, saj je odvisna od barve kokona parazitoida v uši. Barva mumije je lahko rumena, rjava ali črna, tudi zlata ali srebrna in je velikokrat uporabljena tudi kot kriterij določanja nekaterih skupin parazitoidov iz družine Aphididae. Barvne različice so lahko odvisne tudi od diapavze parazitoida (Starý, 1970; Cierniewska, 1976, cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

Ob razvoju parazitoida se spremeni tudi oblika telesa uši. Še najbolj je to opazno tik pred mumifikacijo. Mumija je večja, bolj okrogla in napihnjena, lahko je pritrjena na listno površje ali pa ne (Starý, 1970; Cierniewska, 1976, cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

2.4.4 Prilagoditev parazitoidov na življenje, in razvoj njihovih gostiteljev

Interakcija med ušmi in parazitoidi obstaja skozi vso rastno dobo. Parazitoid išče uši že kmalu po izletu iz mumije in tudi uši temeljnice so lahko parazitirane. Interakcija je lahko začasno prekinjena v vročih dnevih, ko je uši manj in parazitoidi stopijo v sezonsko diapavo¹. Hibernacija ali prezimovalna diapavza je lahko prav tako naključna pri obeh udeležencih, čeprav v različnih razvojnih stadijih. Parazitoidi navadno vstopijo v diapavzo bolj zgodaj kot uši (Starý, 1988, cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

Interakcija med parazitoidom in ušjo je lahko začasno prekinjena tudi zaradi življenjskega kroga uši, ko uš migrira na poletne gostiteljske rastline, medtem ko parazitoid ostane v prvotnem okolju. Takrat lahko parazitoidi vstopijo v diapavzo, dokler se uši jeseni ne vrnejo na zimske gostiteljske rastline ali pa zaradi diapavze tipa »poletje-zima« parazitoidi ne izletijo do pomladi naslednjega leta. Prilagoditev parazitoidov na življenjski krog uši je tudi širši spekter možnih gostiteljev, ko parazitoid parazitira drugo vrsto gostiteljske uši, ki ostane v istem habitatu skozi vso sezono (Starý, 1988, cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

Število rodov parazitoidov v sezoni je odvisno od vremenskih razmer in od prilagoditve na življenjski krog gostitelja. Spremembe v prilagoditvi parazitoidov so možne celo znotraj

¹ Diapavza – Žuželke so v filogenezi pridobile sposobnost vstopa v stanje mirovanja, ko se vsi življenjski procesi v telesu zmanjšajo na minimum in se prekine njihova aktivnost. Diapavza je nastala v boju za preživetje v neugodnih življenjskih razmerah (temperatura, vlaga, hrana, itd.). Glavni dejavnik, ki lahko vpliva na nastop diapavze, je dolžina dneva ali fotoperioda (Tanasijević in Simova-Tošić, 1987).

populacije iste vrste, v istih ali različnih geografskih območjih (Starý, 1988, cit po Minks in Harrewijn, 1988).

Večina endoparazitskih vrst iz družine Aphidiidae prezimuje v prvi larvalni stopnji (L1) v živem gostitelju (npr. vrste iz rodu *Apantheles*), čeprav lahko nekatere vrste prezimijo tudi v stadiju dorasle ličinke v bubi (Curtis, 1940).

2.4.5 Odnos med parazitoidi

Samice številnih parazitoidov uničijo jajčeca drugih vrst, ki so na telesu gostitelja. Za nekatere vrste parazitoidov uši iz roda *Ephedrus* (Braconidae) je znano, da med ovipozicijo v gostitelja vbrizgajo strup, ki povzroči propad na novo izleženih jajčec parazitoidov vrst *Aphidius*. Ta strup nima učinka na jajčeca iste vrste (Hågvar, 1988; Mackauer, 1990, cit. po Godfray, 1994).

Odnos med solitarnimi parazitoidi v istem gostitelju se kaže v boju za preživetje med ličinkami. Med ličinkami gregarnih vrst pa poteka boj za hranljive vire v istem gostitelju; vendar pa se v nasprotju s solitarnimi vrstami, v istem gostitelju lahko razvije in preživi več parazitoidov, medtem ko pri solitarnih vrstah preživi le ena ličinka in se razvije le en odrasel osebek (Godfray, 1994).

2.4.6 Sposobnost preživetja parazitoidov in obramba gostiteljev

Tudi uspešno vstavljeno jajčece v ustreznega gostitelja ne zagotavlja, da se bo iz njega razvil odrasel osebek. Nekateri gostitelji so tako šibki, da ličinka parazitoida pogine med razvojem ali pa je njen pogin rezultat obrambnega mehanizma gostitelja. Ličinke solitarnih parazitoidov se z drugimi ličinkami pogosto borijo do smrti, saj lahko v telesu gostitelja ostane le en osebek, medtem ko se ličinke gregarnih parazitoidov med seboj borijo le za hrano, ki je del gostitelja (Godfray, 1994).

Kakovost gostitelja vpliva na tri glavne sposobnosti parazitoidov (Godfray, 1994):

- da parazitoid preživi do stadija odraslega osebk,
- da parazitoid doseže ustrezno velikost in plodnost v stadiju odraslega osebk in
- trajanje razvoja parazitoida.

Velikost gostitelja je ključnega pomena, saj predstavlja največjo količino razpoložljive hrane za razvijajočo se ličinko parazitoida. Še posebno pomembna je pri idiobiontih, ki gostitelje ohromijo. Ti se nato ne prehranjujejo in ne rastejo več. Če je gostitelj zelo majhen, ima parazitoid na razpolago premalo hrane za razvoj, zato pogine (Godfray, 1994).

Solitarni parazitoidi pogosto ležejo neoplojena jajčeca v majhne gostitelje, saj je sposobnost samcev zaradi majhnosti osebk manj prizadeta v primerjavi s potrebami samice, ki proizvajajo jajčeca. Zato ležejo oplojena jajčeca v velike in kakovostne gostitelje (Godfray, 1994). Šibki gostitelji predstavljajo manjšo količino hrane za

parazitoide, vendar pa imajo tudi šibkejši celični obrambni mehanizem (Muldrew, 1953; Salt, 1956; van den Bosch, 1964, cit po Minks in Harrewijn, 1988). Nekateri osice, katerih gostitelji so stradali, so majhne in se hitro razvijajo.

Sposobnost preživetja odraslih osebkov je odvisna tudi od uživanja rastlinske hrane. Velikost in sposobnost samice parazitoida lahko vpliva na učinkovitost iskanja gostitelja, na dolžino življenja, na zalogo in število jajčec ter na učinkovitost napada na gostitelja. Majhne samice imajo lahko težave pri napadanju velikih, kakovostnih gostiteljev. Pri samcih pa lahko ista parametra vplivata na iskanje samic, na boj zanje, na sposobnost parjenja in na dolžino življenja (Godfray, 1994). Ko samica parazitoida najde gostitelja, izprazni vanje vso razpoložljivo zalogo jajčec in tako parazitira vse ali skoraj vse razpoložljive gostitelje; tudi tiste, v katerih je možnost preživetja njenih ličinke majhna (Godfray, 1994).

Obramba gostiteljev temelji predvsem na skrivanju pred parazitoidi. Če jim to ne uspe, lahko pride do boja s parazitoidom pred ovipozicijo. Možen je tudi samomor gostitelja, ki s tem varuje druge osebe v koloniji. Raziskave v zvezi s samomori vrste *Acyrtosiphon pisum* in njegovim parazitoidom *Aphidius ervi* so pokazale, da lahko parazitirane uši med napadom izločajo alarmne feromone. Ti povzročijo beg ostalih uši v koloniji ali pa le-te padejo z rastlin. V raziskavi so opazovali tudi obnašanje parazitiranih uši, v primerjavi z zdravimi ušmi. Večjo verjetnost padca z rastline in s tem samomora, so ugotovili pri parazitiranih ušeh (McAllister in Roitberg, 1987, cit. po Godfray, 1994).

2.4.7 Asociativno učenje parazitoidov

Asociativno učenje je razvoj odziva na nov dražljaj potem, ko ima osebek s tem dražljajem že izkušnjo v povezavi z drugimi dražljaji, za katere osebek že kaže znake notranjega (prirojenega) odziva. Asociativno učenje, ki vključuje dražljaje, povezane z gostiteljem, ali pa dražljaje, povezane z gostiteljevimi stranskimi proizvodi, je bilo doslej opazovano pri številnih parazitoidih (Vet in sod., 1990). Učenje parazitoidov na podlagi izkušenj lahko vpliva na obnašanje in na odziv na spremembe pri iskanju hrane ter gostiteljev.

2.4.7.1 Izkušnje pred razvojnim stadijem odraslega osebkov

Razvoj ličink parazitoidov se odvija v gostitelju in tako ob izletu odrasli osebek nimajo nobenih izkušenj v iskanju hrane. Zato se opirajo na prirojene sposobnosti ali na izkušnje, ki so jih pridobili med razvojem in tik po izletu iz gostitelja (van Emden in sod., 1996, cit. po van Lenteren, 2003a). Specifično okolje gostitelja, v katerem se razvija parazitoid, lahko vpliva na odzive odraslih osebkov (Vet, 1983; van Emden in sod., 1996, cit. po van Lenteren, 2003a).

Kljub temu pa je van Emden s sodelavci (2002) dokazal, da so komaj izleteli parazitoidi, ki so imeli na izbiro dva vonja gostiteljskih rastlin - en je predstavljal vonj rastline, ki je rasla v okolju, kjer se je razvijal parazitoid, drugi vonj pa rastline, ki ni rasla v okolju razvoja

parazitoida - preferirali vonj gostiteljske rastline, ki je rasla v okolju, kjer so se razvijali v gostitelju.

2.4.7.2 Izkušnje odraslih osebkov

Pridobivanje izkušenj – učenje - v razvojnem stadiju odraslega osebkca ima večji vpliv na poznejše vedenje kot pa pridobivanje izkušenj skozi razvoj v gostitelju (Vet, 1983).

Pri parazitoidih služijo gostitelji in njihovi produkti za ključne dražljaje na katere se žuželke odzovejo tako, da:

- se naučijo odzvati na dražljaj, na katerega se predhodno niso odzvale (Lewis in Tumlinson, 1988, cit. po van Lenteren, 2003a) ali
- povečajo že obstoječ, a šibak odziv na dražljaj (Carew in sod., 1984; Gould in Marler, 1984, cit. po van Lenteren, 2003a).

V procese učenja parazitoidov so lahko vključeni različni tipi dražljajev. Literatura navaja, da se parazitoidne vrste naučijo vonjalnih dražljajev, barv in oblik. Učenje lahko poveča odziv na dražljaj, če pri učenju doseže pozitivno izkušnjo, vendar pa se lahko tudi zmanjša ob negativni izkušnji (Eisenstein in Reep, 1989, cit. po van Lenteren, 2003a).

Parazitoidi se na vsak dražljaj ne odzovejo na enak način ali v istem obsegu. Močni odzivi so manj variabilni od šibkih odzivov. Učenje parazitoidov lahko spremeni tudi nivo odzivnosti. Dražljaji, ki vzbudijo močne in predvidljive odzive, kot so dražljaji, ki prihajajo od gostitelja, delujejo kot ključni dražljaji, ki pogojujejo druge dražljaje (Vet in sod., 2003, cit. po van Lenteren, 2003a).

2.4.8 Lastnosti prehranjevanja naravnih sovražnikov

2.4.8.1 Fitofagnost naravnih sovražnikov

Številne vrste žuželk, ki so naravni sovražniki rastlinskih škodljivcev, v določenem razvojnem stadiju izrabljajo poleg snovi gostiteljev tudi rastlinske snovi, in sicer (Jervis in Kidd, 1996, cit. po Jervis in Kidd, 1996):

- neposredno na rastlinah, ko uživajo cvetni nektar in zunajcvetni nektar, pelod, semena in rastlinske sokove (tudi sokovi plodov), idr. ali
- posredno, ko se hranijo z medeno roso enakokrilcev (listne uši, ščitkarji, kaparji, itd.), ki se hranijo na rastlinah.

Uživanje rastlinskih sestavin je pomemben dejavnik rasti, razvoja, preživetja in razmnoževanja naravnih sovražnikov. Učinkovitost naravnih sovražnikov kot dejavnikov omejevanja populacij škodljivih žuželk je lahko v veliki meri odvisna od razpoložljivosti in kakovosti negostiteljskih virov hrane (Powell, 1986; Jervis in sod., 1993, cit. po Lewis in sod., 1998).

2.4.8.2 Prehranske zahteve oz. potrebe parazitoidov

Medtem, ko so ličinke parazitoidov dosledni karnivori, pa vsi odrasli osebki kot vir energije zahtevajo ogljikove hidrate (Jervis in sod., 1996, cit. po van Lenteren, 2003a), še posebno za potrebe letenja (Hoferer in sod., 2000, cit. po van Lenteren, 2003a).

Parazitoidi iz mumije izletijo z omejenimi zalogami energije. Hranila, prenesena iz stadija ličinke, pokrivajo zahteve po energiji do 48 ur po izletu iz gostitelja. Takoj po izletu parazitoidi ne iščejo gostiteljev, saj pogosto potrebujejo nekaj časa pred ovipozicijo zato, da jajčeca dozori. Uspeh razmnoževanja v preostalem času je omejen s pomanjkljivimi izkušnjami, ki se kažejo v počasnem in neuspešnem iskanju (Turlings in sod., 1993; Vet in sod., 1995, cit. po van Lenteren, 2003a).

Odrasli parazitoidi morajo ne le najti gostitelja za namen razmnoževanja, ampak si morajo zagotoviti tudi hrano. Raziskave kažejo, da razpoložljivost hrane (nektar ali medena rosa) v bližini potencialnega gostitelja močno vplivata na določanje in uspešnost iskanja gostitelja. Da lahko parazitoidi ohranjajo visok nivo razmnoževanja, je pomembno tudi, da je prisotnih čim manj motečih dejavnikov. Tadaž lahko ves čas in energijo usmerijo v iskanje gostiteljev (Lewis in sod., 1998).

Nekateri odrasli parazitoidi se hranijo s hemolimfo ali z medeno roso njihovih gostiteljev (Jervis in Kidd, 1986; Kidd in Jervis, 1989, cit. po Lewis in sod., 1998), vendar pa se večina hrani le s cvetnim nektarjem, zunajcvetnim nektarjem, medeno roso ali s cvetnim pelodom (Leius, 1960; Powell, 1986; Jervis in sod., 1993; Jervis in Kidd, 1996, cit. po Lewis in sod., 1998). Velika večina parazitoidov pa je omejena na hranjenje z raztopinami, ki vsebujejo veliko sladkorja (nektar in medena rosa). Sem spadajo tako vrste, ki izletijo iz gostitelja s popolno zalogo že zrelih jajčec, t.i. preovigene vrste, kot tudi vrste, katerih jajčeca zorijo v razvojnem stadiju odraslega osebka, t.i. sinovigene vrste (Wäckers, 2003, cit. po van Lenteren, 2003a).

Nekatere, navadno sinovigene vrste parazitoidov, ohranijo lastnosti karnivorov tudi skozi dobo odraslosti in se lahko hranijo tudi s hemolimfo gostitelja, kot dodatek hranjenju z nektarjem ali medeno roso. Hemolimfa in sladkor sta med seboj le delno nadomestljiva in pokrivata različne zahteve. S sladkorjem bogat nektar ali medena rosa, služita parazitoidu kot glavni vir energije. Z njima pokrije potrebe po energiji. Ti hranljivi viri pa navadno vsebujejo le malo aminokislin, beljakovin in lipidov, ki vplivajo na fiziološke procese. Po drugi strani pa je hemolimfa gostitelja relativno slab vir energije, saj vsebuje malo ogljikovih hidratov (Kimura in sod., 1992, cit. po van Lenteren, 2003a). Hemolimfa tako predstavlja primarni vir beljakovin za fiziološke procese, kot je na primer zorenje jajčec (Rivero in Casas, 1999, cit. po van Lenteren, 2003a). Tiste sinovigene vrste, ki se ne hranijo z gostitelji, pa uporabljajo zaloge beljakovin in maščob, ki so se ohranile iz stadija ličinke (Wäckers, 2003, cit. po van Lenteren, 2003a).

Ni pa vsa hrana gostiteljskih rastlin enako ustrezna za parazitoide. Značilnosti, kot so dostopnost hrane, kakovost (koncentracija, sestava), količina razpoložljive hrane, razporeditev in možnost zaznave hrane, lahko vplivajo na čas iskanja hrane ter na čas obravnavanja hrane (Lewis in sod., 1998).

Zaloga hrane je skupaj z drugimi dejavniki pomembna za zmanjševanje porabe energije in časa, ki ga parazitoid porabi za iskanje hrane. Raziskave so pokazale tudi, da lahko vonjalni in vizualni dražljaji gostiteljske rastline vplivajo ne le na iskanje gostitelja, temveč tudi na iskanje hrane parazitoidov (Wäckers in Swaans, 1993; Wäckers, 1994; Stapel in sod., 1997, cit. po Lewis in sod., 1998).

Podrobnejše razumevanje tritrofičnih interakcij, ki vključuje tudi zahteve po hrani parazitoidov, nam bo pomagalo razviti učinkovite strategije biotičnega varstva rastlin. Tako je izjemno pomembno preučiti, kako se parazitoidi soočijo s pogosto kompetitivnimi življenjskimi potrebami po gostiteljih in po hrani (Lewis in sod., 1998).

V laboratorijskih raziskavah se je pokazalo, da je raznolikost razpoložljive hrane podaljšala življenjsko dobo in povečala rodnost parazitoidov (Jervis in Kidd, 1986; Hahley in Barber, 1992; Idris in Grafius, 1995; Olson in Nechols, 1995, cit. po Lewis in sod., 1998). Pri nekaterih vrstah parazitoidov se je pokazalo tudi, da je hranjenje nujno potrebno že pred odlaganjem jajčec (Leius, 1961; Jervis in Kidd, 1986; Takasu in Hirose, 1991, cit. po Lewis in sod., 1998).

Vrste parazitoidov, katerih hrana in gostitelji se nahajajo v različnih habitatih, porabijo več časa in energije za to, da lahko zadovoljijo potrebe po hrani in razmnoževanju. Zato morajo imeti te vrste večjo sposobnost detekcije hrane z večje razdalje, da za iskanje hrane porabijo čim manj časa (Lewis in sod., 1998).

Pri poskusu z vrsto *Cotesia rubecula* (Marshall) so z olfaktometrom dali samicam na izbiro vonj cvetov, kot vonj vira hrane, in vonj poškodovanih listov, kot vonj vira gostitelja. Lačne samice je bolj pritegnil vonj cvetov, medtem ko so site samice raje izbrale vonj, ki jih je vodil do gostiteljev. Pri omenjeni vrsti se je pokazalo tudi, da se parazitoidi ne odzivajo le na vonjalne, ampak tudi na vidne dražljaje. V vetrovnem tunelu so sestradane samice večkrat pristale in iskale mesta z rumeno barvo, site samice pa so več iskalnega časa namenile iskanju zelene površine. Rumena barva je najpogostejša barva cvetov (Weevers, 1952, cit. po Lewis in sod., 1998) in parazitoidi so pokazali tipičen odziv pri iskanju hrane na rumenih ciljnih površinah, kar lahko povežemo z iskanjem nektarja.

Tudi Stapel in sod. (1997, cit. po Lewis in sod., 1998) so raziskovali vpliv lakote parazitoidov na njihovo vedenje pri iskanju gostitelja. Sestradane samice vrste *Microplitis croceipes* (Cresson) so izpustile na različne rastline bombaža, kjer je bilo na vseh rastlinah enako število gostiteljskih uši in poškodovanih listov. Primerjali so vedenjski vzorec parazitoidov pri iskanju hrane in gostiteljev na rastlinah z nektarjem in na rastlinah, kjer

nektarja ni bilo. Kjer je bil nektar prisoten, so se lačne samice najedle do sitega, nato pa so aktivno iskale gostitelje. Site samice so tako več časa namenile iskanju poškodovanih listov in gostiteljev, medtem ko so lačne samice na rastlinah brez nektarja zapuščale gostitelje in hrano iskale drugje. Site samice so parazitirale večje število gostiteljev kot lačne. Tako lahko sklepamo, da sta potrebi po ovipoziciji in hranjenju med seboj kompetitivni, saj so bile lačne samice manj uspešne pri iskanju gostiteljev kot site. Odvzem oz. manjkanje hrane ne vpliva le na krajšo življenjsko dobo parazitoidov in na manjšo produkcijo jajčec, ampak tudi na motivacijo za iskanje gostitelja; ima pa tudi neposreden vpliv na uspešnost parazitiranja gostiteljev.

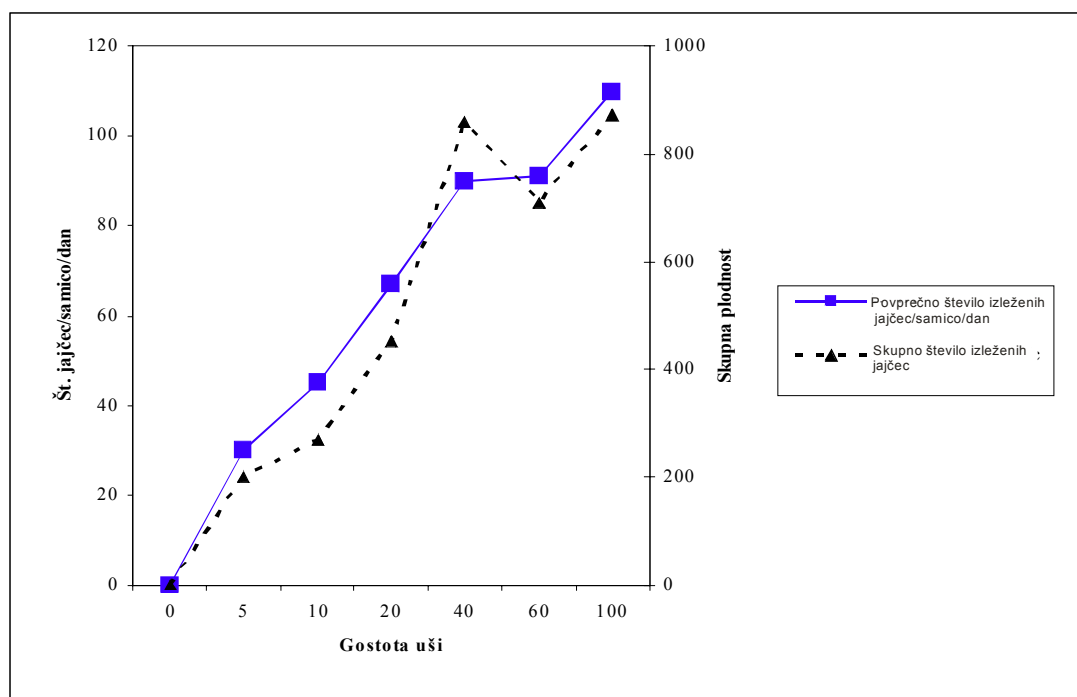
2.4.8.3 Vpliv sladkorja na sposobnosti parazitoidov

Nektar in medena rosa vsebujeta različne sladkorje, aminokisljine, lipide in druge organske snovi v bolj ali manj tekočem stanju (Baker in Baker, 1982; Kloft in sod., 1985, cit. po van Lenteren, 2003a). Hranljiva in energetska vrednost določenega nektarja ali medene rose je določena z njegovo prostornino, sestavo in s koncentracijo sestavin.

Hranjenje s sladkorjem lahko ugodno vpliva na plodnost parazitoidov, tako pri pozitivnem vplivu pri zorenju jajčec, kot tudi pri razmnoževalni dobi. Uživanje sladkorja namreč podaljša življenjsko dobo parazitoidov (van Lenteren, 1999; Schmale in sod., 2001, cit. po van Lenteren, 2003a). Obseg hranjenja lahko vpliva tudi na nagnjenje parazitoida, da išče herbivorne gostitelje. Telenga (1958) in van Emden (1962, cit. po van Lenteren, 2003a) sta ugotovila, da so parazitoidi bolj učinkoviti v habitatih s cvetočimi rastlinami, kot pa v bližnjih habitatih brez teh. Wäckers (1994) ter Takasu in Lewis (1995, cit. po van Lenteren, 2003a) pa so dokazali, da pomanjkanje sladkorja vodi do manjše uspešnosti aktivnega iskanja gostiteljev; delno zaradi splošnega zmanjšanja aktivnosti, delno pa tudi zato, ker parazitoidi začnejo iskati hrano namesto gostiteljev.

2.4.9 Vpliv biotičnih dejavnikov na plodnost in rodnost parazitoidov

Parazitoidi v povprečju ležejo več jajčec na dan ob večji gostoti populacije gostiteljev. Tedaj so gostitelji bolj občutljivi za napad osic, pri nižji gostoti pa je ovipozicija manj učinkovita, saj morajo osice preiskati večje območje za iskanje gostiteljev. Za to porabijo več časa, pa tudi energijo, ki bi jo sicer porabile za ovigenezo (Sahragard in sod., 1991).



Slika 4: Odvisnost plodnosti (povprečno število izleženih jajčec na dan in skupno število izleženih jajčec v življenju samice parazitoida *Aphidius smithi*) od razpoložljivosti gostiteljev (Mackauer, 1983).

Dolga življenjska doba odraslih osebkov je del sposobnosti vsakega posameznega osebkov. Ta predpostavlja, da:

- samec, ki živi dlje, lahko osemeni več samic in tako je oplojenih več jajčec,
- samica, ki živi dlje, lahko izleže več jajčec (Waage in Ng, 1984; Hardy in sod., 1992, cit. po Godfray, 1994).

Tako kot rodnost, je tudi življenjska doba spremenljiva vrstna lastnost, na katero vplivajo fizikalni in biotični dejavniki.

2.4.10 Pomen naravnih sovražnikov v populacijski dinamiki žuželk

Najbolj preprost sistem biotičnega varstva rastlin je vertikalna prehranjevalna veriga, ki je sestavljena iz gostiteljske rastline, herbivorne žuželke in naravnega sovražnika. Rastlinojed v prehranjevalni verigi zavzema mesto vmesnega člana in vzpostavi esencialno povezavo med rastlino in naravnim sovražnikom (Mills in Gutierrez, 1999, cit. po Hawkins in Cornell, 1999).

Naravni sovražniki lahko na populacijsko dinamiko žuželk vplivajo na tri možne načine (Kidd in Jervis, 1996, cit. po Jervis in Kidd, 1996):

- vpliv na povprečno gostoto populacije,
- vpliv na fluktuacijo (nihanje) populacije,
- pomoč pri uravnavanju številčnosti populacije.

Odstotek smrtnosti gostiteljev zaradi parazitiranja s strani parazitoidov določajo le tisti osebki gostiteljev, ki poginejo neposredno zaradi parazitiranja. Tukaj ne upoštevamo ostalih oblik pogina zaradi parazitoidov, kot je na primer hranjenje na gostiteljih, ki lahko močno prispeva k smrtnosti gostiteljev (Jervis in sod., 1992).

Delovanje parazitoidov spremlja tudi motnja celotne populacije uši. Napadene uši namreč lahko izločajo alarmne feromone, ki opozorijo druge uši na nevarnost; te pogosto zbežijo ali padejo z rastline. Te uši se navadno ne vrnejo več na rastline, zahvaljujoč nizki temperaturi tal in planilskim žuželkam na talnem površju (Ruth in sod., 1975, cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

V primerjavi z razvojem populacije uši, je aktivnost parazitoidov nekoliko zamaknjena, saj se lahko uši razmnožujejo pri nižji temperaturi kot parazitoidi. Uši lahko tako pogosto poškodujejo rastline in se razmnožijo še pred začetkom aktivnosti parazitoidov (Starý, 1988, cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

Učinkovitost parazitoidov v naravi ni popolna, lahko pa občutno zmanjša populacijo uši. Število parazitoidov se zmanjša zaradi plenilcev uši, drugih primarnih parazitoidov, hiperparazitiranosti in zaradi glivičnih bolezni parazitoidov (Starý, 1988, cit. po Minks in Harrewijn, 1988). Parazitizem v kolonijah uši lahko postopoma zmanjšuje populacijo uši, vendar pa ne more preprečiti njihove migracije, čeprav so lahko parazitirane tudi nekatere krilate uši (Tamaki in sod., 1970 cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

Stopnja časovne in prostorske povezanosti med škodljivcem in vsako vrsto naravnega sovražnika vpliva na sposobnost naravnega sovražnika, da omeji oz. zatire populacijo škodljivca (Nakashima in sod., 2005). Ravnovesje v gostoti populacije gostiteljev se poveča, če se parazitoid na gostitelju tudi hrani. Tedaj namreč vsak na novo izletel parazitoid potrebuje za hranjenje več gostiteljskih osebkov, kot bi jih potreboval le za ovipozicijo (Yamamura in Yano, 1988; Kidd in Jervis, 1989; Murdoch in sod., 1992; Briggs in sod., 1995, cit. po Hawkins in Cornell, 1999).

Če primerjamo dve vrsti parazitoidov, ki sta si enaki v vseh lastnostih (stopnja napada, največja plodnost, življenjska doba itd.), razen v lastnosti, da se na gostitelju hranijo oz. se ne, potem tista vrsta, ki se na gostitelju hrani, doseže večji učinek, saj za ohranjanje parazitoidne populacije potrebuje več gostiteljev. Čas parazitoidove namestitve in število napadov na gostitelja se povečujeta v odvisnosti od odziva gostiteljske rastline in števila razpoložljivih uši. Samice parazitoidov pa namenijo več časa iskanju gostiteljev v okolju bogatem z gostitelji, kot pa v okolju, kjer je malo gostiteljev (Briggs, 1999, cit. po Hawkins in Cornell, 1999).

Majhna gostota populacij uši je lahko tudi rezultat manj intenzivnega razmnoževanja zaradi visoke temperature. Vrh gostote populacije uši navadno dosežejo na začetku junija in od oktobra do novembra. Raven parazitizma pri vsaki vrsti uši variira skozi vso rastno

dobu, vendar pa navadno število parazitiranih uši doseže vrh v času, ko je tudi populacija uši največja (Nakashima in sod., 2005).

Nivo parazitiranosti listne uši *Acyrtosiphon pisum* z vrsto *Aphidius ervi* je visok na začetku sezone, kar je rezultat parazitizma odraslih osebkov, ki so prezimili. S tem se zgodaj omeji gostota prvih populacij uši, kar vpliva na manjši spomladanski napad škodljivcev. Primerjava podatkov iz več zaporednih let nakazuje, da se lahko dominantna vrsta parazitoida menja iz leta v leto (Senoo in sod., 2002).

2.4.11 Prednosti rastlinske raznovrstnosti za parazitoide

Gostitelji niso edini pogoj za uspešno razmnoževanje parazitoidov. Prav tako sta pomembna zavetje in hrana parazitoidov, pri čemer imajo pomembno vlogo tudi sosednje rastline, medsevki, pleveli idr. Parazitoidi morajo iskanje gostiteljev periodično prekinjati in si poiskati hrano, da ohranijo energijo, visoko plodnost in dolgo življenje (Takasu in Lewis, 1993; Jervis in Kidd, 1995; Sirot in Bernstein, 1996, cit. po Lewis in sod., 1998).

Številne raziskave podpirajo diverzifikacijo kmetijskih zemljišč, na katerih je dovolj peloda in nektarja kot alternativne hrane ter alternativnih gostiteljev za naravne sovražnike. Takšna zemljišča pa jim nudijo tudi zavetje (Wratten in Powell, 1990; Altieri in sod., 1993, Costello in Altieri, 1995, cit. po Pike in sod., 1999).

Diverzifikacija kmetijskih zemljišč lahko na škodljivce deluje na več načinov (Hooks, 2003):

- manjše naseljevanje škodljivcev: uši locirajo gostiteljske rastline s pomočjo kontrastiranja rastline in ozadja (golih tal), zato zaradi medsetev in plevelov ne spoznajo gostiteljskih rastlin in več časa porabijo za njihovo iskanje (poveča se območje iskanja). Prav tako jih lahko zmotijo hlapljive snovi, ki jih izločajo druge negostiteljske rastline,
- alternativna hrana na negostiteljskih rastlinah lahko zmanjša napad škodljivcev na gojenih rastlinah,
- spremembe v ovipoziciji škodljivcev,
- čas zadrževanja na rastlini se zmanjša zaradi zastopanosti drugih rastlin,
- pestrost rastlinskih vrst spodbudi naseljevanje naravnih sovražnikov zaradi alternativne rastlinske hrane, gostiteljev in zavetja,
- visoke rastline na robovih posevkov lahko fizično preprečujejo naselitev škodljivcev, vendar enako delujejo tudi na naravne sovražnike.

Da bi vzpostavili uspešen sistem biotičnega varstva rastlin s pomočjo parazitoidov in tudi drugih naravnih sovražnikov, moramo poznati vedenje parazitoidov pri iskanju hrane in gostiteljev. Vzpostaviti je potrebno agroekosistem z zadostno količino ustrezne hrane za parazitoide in druge naravne sovražnike (Jervis in sod., 1993; Idris in Grafius, 1995; Jervis in Kidd, 1996, Patt in sod., 1997, cit. po Lewis in sod., 1998).

Zato moramo takšne alternativne vire hrane in gostitelje naravnih sovražnikov posaditi ali posejati skupaj z glavnimi posevki ali ob robovih njiv, da zagotovimo zastopanost in

povečanje števila parazitoidov, njihovo daljšo življenjsko dobo, vitalnost, kratkotrajno iskanje hrane in gostiteljev, visoko rodnost ter ovipozicijo (Leius, 1967; Altieri in Whitcomb, 1979; Foster in Ruesink, 1984; Zhao in sod., 1992, cit. po Lewis in sod., 1998). Vendar pa mora biti razdalja med gostiteljskimi rastlinami in virom hrane minimalna. Možno je tudi žlahtnjenje gostiteljskih rastlin, z namenom da proizvajajo več nektarja oz. da imajo več nektarnih žlez (Lewis in sod., 1998).

Zapleveljenost njiv lahko vpliva na manjši napad uši na posevkih oz. na višjo stopnjo parazitiranja škodljivcev na posevkih (Völkl in Starý, 1988). Horn (1984, cit. po Völkl in Starý, 1988) je dokazal, da prisotnost alternativnih gostiteljev (plevela) zmanjša stopnjo hiperparazitizma ob robovih polj.

Pleveli so kot alternativni gostitelji najbolj pogosto napadene rastlinske vrste z gospodarsko pomembnimi vrstami listnih uši. Poznavanje habitatov ušjih parazitoidov nam da bolj jasno sliko o njihovih sezonskih migracijah in o poteh ohranjanja favne parazitoidov v agroekosistemu (Tomanović in Brajković, 2001). Medsetve in vnos alternativnih virov hrane vnese v prostor kompleksnost, ki spodbuja diverzitetu in učinkovitost naravnih sovražnikov.

2.4.12 Smrtnost parazitoidov v gostitelju

Smrtnost nezrelih parazitoidov je v veliki meri odvisna od poškodb gostitelja, v katerem se razvijajo. Gostitelj lahko pogine kot plen plenilcev, zaradi stradanja ali zaradi izpostavljenosti neugodnim vremenskim razmeram; zaradi pogina gostitelja pa posledično pogine tudi parazitoid. Tako je sposobnost preživetja nedoraslega parazitoida močno odvisna od sposobnosti preživetja gostitelja (Jervis in Copland, 1996, cit. po Jervis in Kidd, 1996).

Ličinke endoparazitoidov se razvijajo v njihovih gostiteljih. Tam lahko naletijo na patogene gostitelja. Na parazitoide lahko gostiteljevi patogeni delujejo posredno ali neposredno. Na parazitoide lahko neugodno vpliva prezgodnji pogin gostitelja, prisotnost toksinov patogena v gostitelju, spremembe hranljivih virov v gostitelju ali spremembe v fiziologiji gostitelja kot posledica okužbe. Prav tako je lahko parazitoid občutljiv tudi na gostiteljeve patogene (Brooks, 1993, cit. po Pope in sod., 2002).

Smrtnost ličink parazitoidov lahko povzroči tudi tekmovanje za razpoložljive vire v gostitelju med gregarnimi parazitoidi oz. pogin ličink kot žrtev napada ličink druge vrste. Žuželke iz reda Hymenoptera so zelo občutljive na večino sintetičnih insekticidov.

2.4.13 Naravno omejevanje parazitoidov

Parazitoidi, ki napadajo herbivore, ne predstavljajo nujno najvišjega trofičnega nivoja v vertikalni prehranjevalni verigi. V številnih sistemih lahko eden ali več višjih trofičnih sistemov izrablja parazitoide, na primer hiperparazitoidi iz reda kožekrilcev (Buitenhuis in sod., 2005).

Hiperparazitoidi so tiste žuželke, ki napadajo druge žuželke, ki so same parazitoidi na gostitelju (Enemigos naturales, 1997). Plenilci uši ne ločijo živih in zdravih uši od parazitiranih. Razločijo jih šele v stadiju mumifikacije. Sesajoči plenilci se izogibajo mumijam, vendar pa so le-te lahko žrtve plenilcev, ki uši požrejo. To se zgodi tedaj, ko se zmanjša populacija uši in so žive uši redke (Akinlosotú, 1978, cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

Patogeni imajo lahko pomembno vlogo pri pestrosti in številčnosti organizmov v okolju. Glive lahko okužijo tako zdrave kot parazitirane uši. Mravlje, ki sobivajo z listnimi ušmi, večinoma ne napadajo parazitoidov, ki iščejo gostitelje in vanje odlagajo jajčeca. Medtem pa uši, tudi parazitirane, še vedno aktivno branijo pred plenilci. Mravlje se navadno tudi do mumij obnašajo kot do živih uši. Lahko pa obzirajo kožo uši (mumije), tako da na koncu ostane le še kokon parazitoida (Starý, 1970).

2.5 HIPERPARAZITIZEM

Hiperparazitizem žuželk je razvoj enega parazita (parazitoida) na drugem parazitu, ali če gledamo drugače: hiperparazitoidna žuželka je vsaka žuželka, ki napade drugo žuželko, ki je sama parazit na gostiteljski žuželki. Paraziti so navadno ličinke, kasneje v odraslem stadiju so velikokrat vendar ne vedno fitofagi (Sullivan, 1988, cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

Veliko redov žuželk vsebuje parazitske vrste, vendar pa se hiperparaziti pojavljajo le v redu Diptera (dvokrilci), Hymenoptera (kožekrilci) in v nekaterih zglelih tudi v redu Coleoptera (hrošči) (Gordh, 1981 cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

Hiperparazitizem ima negativen vpliv na koristne primarne parazitoidne in tako tudi na biotično varstvo rastlin. Vendar pa še ne poznamo načina, ki bi omejil hiperparazitizem. Tako niso hiperparazitoidi nikoli namerno vneseni v sistem biotičnega varstva rastlin, čeprav imajo pomembno vlogo pri ohranjanju naravnega ravnovesja med populacijami žuželk v ekosistemu (Starý, 1970; May, 1973 cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

2.5.1 Delitev hiperparazitoidov

Hiperparazitoidi uši so predstavniki treh naddružin iz reda Hymenoptera: Chalcidoidea, Ceraphronoidea in Cynipoidea.

Glede na mesto parazitiranja tudi hiperparazitoidne delimo v 2 skupini (Sullivan, 1988, cit. po Minks in Harrewijn, 1988):

- Endohiperparaziti: samica osice odloži jajčece v telo ličinke primarnega parazitoida, ki se razvija v še živi uši, preden le-ta mumificira - tako se hiperparazitoid hrani v primarnem parazitoidu.
- ektohiperparaziti: samica osice odloži jajčece na površje telesa primarnega parazitoida že po mumifikaciji uši, nato pa se ličinka hiperparazitoida hrani na ličinki primarnega parazitoida, vendar še vedno v mumiji.

Znani endohiperparazitski rodovi so *Alloxysta* (= *Charips*), *Phaenoglyphis*, *Lytoxysta* in *Tetrastichus*, ektohiperparazitski rodovi pa so *Asaphes*, *Dendrocerus* (= *Lygocerus*), *Pachyneuron* in *Coruna*.

Predstavniki rodu *Aphidencyrtus* so posebni v tem, da lahko hiperparazitirajo parazitoide v še živih ušeh ali pa tudi v že mumificiranih ušeh. V obeh zgledih odložijo jajčeca v primarne gostitelje v ušeh in se prehranjujejo kot endoparaziti do 3. larvalne stopnje. V tej stopnji pa se ličinka hiperparazita prebije iz telesa primarnega parazitoida in nadaljuje prehranjevanje kot ektoparazit primarnega parazitoida. Vendar pa se še vedno nahaja v mumiji (Kanuck, 1981 cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

Stopnji gostitelja (živa uš ali mumija) pri vrsti *Syrphophagus aphidivorus* (Mayr) se razlikujeta v številčnosti, ranljivosti za naravnega sovražnika, občutljivosti za parazitiranje in ustreznosti razvojnega stadija. Parazitirane uši in mumije uši imajo različne morfološke lastnosti (oblika, barva, tekstura) in vonjalne profile. Raziskave so pokazale, da so gostitelji v mumijah uši za hiperparazitoide bolj ustrezni od gostiteljev v živih ušeh (Buitenhuis in sod., 2004).

Prav tako kot lahko gostiteljska rastlina in parazitoid vzpostavita nekakšen mutualističen odnos prek sinomonov, ki jih izloča napadena rastlina in s tem privabi parazitoide, se lahko vzpostavi tudi mutualističen odnos med herbivorom in hiperparazitoidom. Ob povečani parazitiranosti herbivorov, ti izločajo kemične snovi (v medeni rosi), ki privlačijo hiperparazitoide. Tako zmanjšajo stopnjo parazitiranosti in število primarnih parazitoidov, hkrati pa povečajo razmnoževalno sposobnost uši (Budenberg, 1990).

2.6 DRUŽINA APHELINIDAE

Te osice predstavljajo še eno skupino primarnih parazitoidov listnih uši. Od družine Aphidiidae se razlikujejo v pomembnih bioloških lastnostih, predvsem v ovipoziciji, hranjenju odraslih osebkov in v spektru gostiteljev (Starý, 1988, cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

Vrste iz družine Aphelinidae so majhne osice kožekrilcev, večinoma manjše od 1 mm v stadiju odraslega osebka. Nekateri rodovi imajo tudi vrste, ki ne parazitirajo le uši, ampak tudi druge skupine žuželk (Nikolskaya in Jasnosh, 1966; Michel, 1969; Kalina in Starý, 1976; Gordh, 1979 cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

Osice iz družine Aphelinidae so solitarni endofagni parazitoidi. Življenjska doba odraslih osebkov traja okoli 3 tedne. Mumificirane uši so črne, robovi izhodne odprtine na mumiji pa so nepravilni (Jackson in Eikenbary, 1971; Raney in sod., 1971; Viggiani, 1984 cit. po Minks in Harrewijn, 1988). Njihova plodnost je odvisna od vrste parazitoida, temperature, vrste uši in aktivnosti ter učinkovitosti parazitiranja. Visokoplodne samice lahko odložijo od 100 do 500 jajčec in imajo več rodov na leto. Samice nekaterih vrst lahko v povprečju

mumificirajo tudi okrog 100 uši (Raney in sod., 1971 cit. po Minks in Harrewijn, 1988). Razmnožujejo se lahko uniparentalno ali biparentalno. Neoplojene samice imajo moške potomce, oplojene samice pa ženske ali moške potomce (Raney in sod., 1971 cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

Odrasli osebki se najraje hranijo s telesno tekočino uši, sprejemljiva zanje pa je tudi medena rosa uši. Hranjenje s telesno tekočino poteka podobno kot ovipozicija; uš zabodejo z ovipozitorjem in jo pri tem ohromijo. Nato samica ovipozitor izvleče, se obrne za 180° in se hrani s kapljicami hemolimfe, ki izhaja iz telesnih ran uši. Število ran pri hranjenju presega tiste pri odlaganju jajčec. Hranjenje s telesno tekočino uši je pri samicah parazitoidov nujno potrebno za oogenezo (tvorbo jajčec). Za hranjenje in odlaganje jajčec parazitoidov nikoli ne uporabijo iste uši, hranjenje pa ima prednost pred ovipozicijo. Med ovipozicijo uš ni ohromljena kot je med hranjenjem. Za ovipozicijo izberejo mlade uši, čeprav so ustrezne vse stopnje razvoja (Starý, 1988, cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

Družina Aphelinidae je vrstno veliko manj številčna kot družina Aphidiidae, vendar pa ima velik pomen pri vplivu na populacijo uši, morda celo dominantno. Predstavniki družine Aphelinidae so omejeni na manjše število vrst uši kot predstavniki družine Aphidiidae (Kalina in Starý, 1976, cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

Glede na način delovanja, so parazitoidi iz družine Aphelinidae kombinacija parazitoida in plenilca, saj povzročajo smrtnost uši tako s parazitizmom, torej z oviponiranjem in razvojem parazitoida v gostitelju, kot tudi s plenilstvom, ko se odrasli osebki hranijo s telesno tekočino uši in s tem večinoma povzročijo njihov pogin. Pogosto uši poginejo že zaradi številnih vbodov ovipozitorja. In nenazadnje, tudi delovanje teh parazitoidov povzroči zmedo in beg uši v koloniji zaradi izločanja alarmnih feromonov napadenih uši (Starý, 1988, cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

2.7 GOJENJE IN NAMNOŽEVANJE PARAZITOIDOV V PROGRAMIH BIOTIČNEGA VARSTVA RASTLIN PRED ŠKODLJIVCI

Širša uporaba programov biotičnega varstva se je začela tudi zaradi odpornosti škodljivih žuželk na insekticide. Danes se uporablja tudi zaradi učinkovitosti in stroškov, ki so primerljivi s konvencionalnim kemičnim varstvom (van Lenteren, 2003a).

Izjemno popularnost biotičnega zatiranja škodljivih žuželk z naravnimi sovražniki lahko razložimo s pomembnimi koristnimi vplivi v primerjavi s kemičnim varstvom (van Lenteren, 2003a):

- ni fitotoksičnih učinkov na mlade rastline,
- ni prezgodnjega odpadanja cvetov in plodov,
- za izpust naravnih sovražnikov se porabi manj časa,
- veliko ključnih škodljivcev se lahko omejuje le z naravnimi sovražniki,

- ni karenčne (čakalne) dobe ali časovne omejitve za ponovni vnos naravnih sovražnikov, ki omogoča stalno pobiranje pridelkov brez nevarnosti za delavce,
- biotično varstvo je permanentno (razen v rastlinjakih).

V svetu je tržno dostopnih več kot 125 vrst naravnih sovražnikov v namene biotičnega varstva rastlin pred škodljivci (Gurr in Wratten, 2000).

Preglednica 1: Tržno dostopne vrste parazitoidov in plenilcev uši za biotično varstvo rastlin (van Lenteren, 2000).

Biotični agens	Vrsta škodljivca
Parazitoidi	
<i>Aphelinus abdominalis</i> Dalman	<i>Macrosiphum euphorbiae</i> (Thomas) <i>Auleurocorthum solani</i> Kaltenbach
<i>Aphidius colemani</i> Viereck	<i>Aphis gossypii</i> Glover <i>Myzus persicae</i> Sulzer
<i>Aphidius ervi</i> Halliday	<i>Macrosiphum euphorbiae</i>
<i>Lysiphlebus testaceipes</i> (Cresson)	<i>Aphis gossypii</i>
Plenilci	
<i>Aphidoletes aphidimyza</i> Rondani	uši
<i>Chrysoperla carnea</i> (Stephens)	uši
<i>Harmonia axyridis</i> (Pallas)	uši
<i>Hippodamia convergens</i> Guerin-Meneville	uši

Proizvajalci naravnih sovražnikov gojijo predvsem plenilce in parazitoide. Le malo podjetij proizvaja druge biotične agense, kot so entomopatogene ogorčice, entomopatogene glive, bakterije ali virusi (van Lenteren, 2003a).

V gojitvenem laboratoriju primarnih parazitoidov je verjetno celo manj kot 10 % vseh znanih vrst parazitoidov iz družin Aphidiidae in Aphelinidae, ki parazitirajo uši. Ta majhna skupina vključuje predvsem vrste iz rodov *Aphelinus*, *Aphidius*, *Diaeretiella*, *Ephedrus*, *Lysiphlebus*, *Praon* in *Trioxys*, ki so bile vključene v programe biotičnega zatiranja različnih gospodarsko pomembnih vrst uši. Večinoma se da te vrste gojiti na njihovih naravnih ali alternativnih gostiteljih, ob standardnih razmerah v insektarijih (Starý, 1970).

Optimalne razmere gojenja variirajo glede na vrsto uši ter vrsto parazitoida. Večini vrst odgovarja temperatura med 18 in 24 °C, relativna vlaga pa mora biti od 50 do 70 %. Temperatura nad ali pod to mejo lahko vpliva na razvoj parazitoidov, njihovo plodnost in na razmerje spolov, lahko pa izzovejo tudi diapavzo. Pri gojenju parazitoidov je pomembno tudi, da imajo odrasli osebkovi vedno na voljo dovolj zdravih in hkrati neparazitiranih uši, ki izločajo dovolj medene rose. Na aktivnost parazitoidov vpliva tudi svetloba, dodatna hrana v obliki 50 % mešanice medu in destilirane vode, ki podaljša življenjsko dobo parazitoida. Ob zadostni količini razpoložljivega nektarja in medene rose uši dodatna hrana za uši ni zaželena (Mackauer in Kambhampati, 1988, cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

Da so naravni sovražniki učinkoviti, morajo biti sposobni locirati in napasti gostitelja ter ostati v tem okolju, dokler niso napadeni vsi razpoložljivi gostitelji (van Lenteren, 2003a).

2.7.1 Množično namnoževanje, shranjevanje in izpust parazitoidov

Veliko vrst parazitoidov lahko množično namnožujemo, vendar pa je bilo doslej le nekaj vrst podrobno preučenih glede življenjskega kroga, bionomije, proizvodnje, izpusta v naravo, uporabnosti in hranjenja (Wei in sod., 2005). Prvi korak v programu množičnega namnoževanja je poskus gojenja naravnih sovražnikov na njihovih naravnih gostiteljih. Veliko naravnih sovražnikov pa vseeno ne gojijo na njihovih naravnih gostiteljih, bodisi zaradi prevelikih stroškov bodisi zaradi neželenih tveganj napada drugih škodljivcev ali okužb s povzročitelji bolezni. V teh zgledih se poišče možnost gojenja naravnih sovražnikov na alternativnih gostiteljih, pogosto pa tudi na alternativnih gostiteljskih rastlinah (van Lenteren in Tommasini, 2003, cit. po van Lenteren, 2003a).

Zgled je: množično namnoževanje parazitoida *Aphidius ervi* na gostitelju *Acyrtosiphon pisum* v laboratoriju in na prostem. Uši in parazitoidi so bili gojeni na soji v laboratoriju. V rastlinjaku so gojili sojo (gostiteljske rastline), kamor so naknadno na liste naselili uši. Ko je bilo doseženo ustrezno število uši, so v rastlinjak vnesli še parazitoidne. Mumificirane uši so lahko zbirali že po dveh tednih. Mumificirane uši oz. parazitoidne v stadiju ličinke, lahko hranimo pri temperaturi od 3 do 10 °C do približno 200 dni, ne da bi to zmanjšalo njihovo vitalnost in sposobnost razmnoževanja. Izpust parazitoidov je bolj učinkovit zgodaj spomladi, ko se kolonije uši šele naselijo na rastline, kot pa pozneje v rastni dobi, ko se uši že množično pojavljajo. Tako je odstotek parazitizma ob trikratnem izpustu 36.000 parazitoidov v 10 do 15-dnevnih intervalih z 0 % narasel na 56 % (He in sod., 1983, cit. po Wei in sod., 2005).

Posthuma-Doodeman in sod., (1996, cit. po van Lenteren, 2003a) pa nasprotno poročajo, da lahko veliko vrst parazitoidov shranjujemo le kratek čas v stadiju ličinke pri temperaturi od 4 °C do 15 °C. Čeprav lahko parazitoidne hranimo le nekaj tednov, pa to po njegovem mnenju vpliva na zmanjšanje sposobnosti parazitoidov.

Večino parazitoidov v okolje spuščajemo v stadiju bube ali kot mumije, torej v mirujočem stanju, ki je najbolj ustrezno tako za transport kot tudi za izpust (van Lenteren in Tommasini, 2003). Možen je tudi izpust odraslih osebkov iz plastičnih kontejnerjev. Namesto izpuščanja le parazitoida samega, je možen tudi izpust celotne "produksijske enote", ki vsebuje gostiteljsko žuželko in njenega naravnega sovražnika (van Steenis, 1995, cit. po van Lenteren, 2003a).

Pomembno je število izpuščenih osebkov. Pri metodi preplavnega izpusta število ni kritični omejujoči dejavnik, dokler imamo možnost bogatega, res številčnega izpusta, kar pa je lahko omejeno s ceno množičnega namnoževanja. V programih sezonskega inokulativnega izpusta pa je število bolj pomembno; če je izpuščenih premalo koristnih osebkov, se učinkovitost varstva pokaže šele po že storjeni gospodarski škodi, ki jo povzroči

škodljivcev. Če pa je izpuščenih preveč osebkov, obstaja tveganje uničenja vseh škodljivcev, posledično pa tudi naravnih sovražnikov, ki nimajo več gostiteljev (van Lenteren in Tommasini, 2003, cit. po van Lenteren, 2003a).

2.7.2 Uspešnost zatiranja listnih uši s parazitoidi

Eden od zgodnjih poskusov biotičnega varstva rastlin pred listnimi ušmi vključuje izpust nekaj sto milijonov osebkov vrste *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson), parazitoida zelene žitne uši (*Schizaphis graminum* [Rondani]) v Kansasu. Osice so pridobili iz parazitiranih uši, ki so jih nabirali na njivah in ne iz masovne proizvodnje. Nobena od številčnih vrst iz rodov *Aphelinus*, *Aphidius*, *Ephedrus*, *Praon* ali *Trioxys*, uporabljenih v programih biotičnega zatiranja ni bila masovno namnožena, čeprav so bile mnoge gojene pred njihovim izpustom (Mackauer, 1971; Clausen, 1978 cit. po Minks in Harrewijn, 1988). To je precej presenetljivo, saj je gojenje večine vrst iz družin Aphidiidae in Aphelinidae v standardnih insektarijih dokaj preprosto in poceni.

V poskusih v entomološkem laboratoriju Katedre za entomologijo in fitopatologijo ter v rastlinjaku na Laboratorijskem polju Biotehniške fakultete v Ljubljani so že ugotavljali parazitiranost treh vrst listnih uši s tremi vrstami parazitoidov. Ugotovili so, da sivo breskovo uš (*Myzus persicae* [Sulzer]) uspešno parazitirata *Aphidius matricariae* (Haliday) in *Diaeretiella rapae* (McIntosh), slabše pa vrsta *Aphelinus asychis* (Walker). Stopnja parazitiranosti čremsove uši (*Rhopalosiphum padi* [L.]) je bila okrog 30 % pri parazitiranju z vrstama *Aphidius matricariae* in *Diaeretiella rapae*, pri parazitiranju z vrsto *Aphelinus asychis* pa je parazitiranost dosegla le 12 %. Zelo nizka pa je bila parazitiranost črne fižolove uši (*Aphis fabae* [Scopoli]) z vrstama *Aphidius matricariae* in *Diaeretiella rapae* (Milevoj, 1997b).

Odstotek parazitiranosti so izračunali po naslednji formuli (Milevoj, 1997b):

$$\% \text{ parazitiranosti} = \frac{\text{število mumij}}{\text{število mumij} + \text{število uši}} \times 100$$

...(1)

Na Japonskem so uporabili 4 najbolj škodljive vrste listnih uši (*Aphis gossypii*, *Myzus persicae*, *Macrosiphum euphorbiae* in *Aulacorthum solani*), da bi odkrili domače vrste parazitoidov, ki bi jih lahko uporabili za biotično varstvo rastlin (Takada, 2002). Kar 19 vrst je bilo potrjenih za parazitoide teh uši, od tega iz družine Aphidiinae 13 vrst iz 7 rodov, iz družine Aphelinidae pa 6 vrst iz rodu *Aphelinus*.

Demografska statistika parazitoidov kot so *Aphidius smithi*, *Ephedrus californicus*, *Praon exsoletum* in *Trioxys complanatus* kaže na to, da se lahko velikost populacije v optimalnih razmerah podvoji na 2 do 3 dni (Mackauer, 1983, Cohen in Mackauer, 1987 cit. po Minks in Harrewijn, 1988). Simpson in sod. (1975, cit. po Minks in Harrewijn, 1988) opisujejo

tehniko masovne proizvodnje parazitoidov *Diaeretiella rapae* in *Praon* sp. v omejenih razmerah v insektariju. Kot gostitelja so uporabili vrsto *Myzus persicae*, ki se je hranila na kitajskem kapusu. Potrebno je bilo delo dveh tehnikov, ki sta delala 4 ure dnevno. V teh razmerah so uspeli proizvesti 16.000 parazitoidov na teden. V insektarijih gojene parazitoide lahko hranimo 2 meseca ali dlje pri nizki temperaturi, večinoma v stadiju mumije, dokler jih ne izpustimo na prosto. Preživetje in odstotek izleta odraslih parazitoidov variira glede na vrsto, stadija v katerem je hranjen in od temperature pri hranjenju (Hofsvang in Hagvar, 1977, cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

Zgled uporabe vrste *Aphidius gifuensis* (Ashmead) za omejevanje populacij sive breskove uši: Zhao in sod. (1980, cit. po Wei in sod., 2005) so za zbiranje in hranjenje odraslih parazitoidov ter za izpust parazitoidov na prosto uporabili steklene zaboje. S to metodo so v 55 dneh na njivo s tobakom, veliko 1,25 ha, v 9-dnevnih intervalih, izpustili 120.000 parazitoidov. Poznejše zbiranje vzorcev je pokazalo, da se je stopnja parazitizma povečala iz 0 na 95 % in da se je številčnost uši zmanjšala z 34,3 uši/rastlino na 0,1 uši/rastlino v 60-ih dneh. Na kontrolnih zemljiščih je stopnja parazitiranosti dosegla le 38,8 %, populacija uši pa se je povečala s 33,2/rastlino na 51,2/rastlino (največ je bilo 440,5 uši/rastlino) v istem časovnem obdobju. Biotično varstvo se je v tem primeru pokazalo za bolj učinkovito od kemičnega zatiranja s fitofarmacevtskimi sredstvi s 6-kratno aplikacijo.

Žuželke iz reda Hymenoptera so zelo občutljive na večino sintetičnih insekticidov. Ličinke so delno zavarovane pred neposrednim vplivom, saj so v mumificirani uši, vendar pa jih lahko ubijejo tudi ostanki kemičnih sredstev na mumiji ali na gostiteljski rastlini (Obrtel, 1961, cit. po Minks in Harrewijn, 1988).

Pri uporabi FFS je zato potrebna previdna in ustrezna aplikacija, pomemben pa je tudi čas aplikacije, število in intervali aplikacije, da ustvarimo ugoden življenjski prostor za naravne sovražnike. Veliko je dokazov, da insekticidi uporabljeni na gostiteljskih rastlinah uši, pomorijo veliko naravnih sovražnikov, tudi parazitoidov uši (Starý, 1970), medtem ko lahko nekatere vrste uši razvijejo odpornost na FFS.

3 MATERIALI IN METODE DE LA

3.1 METODE DE LA

Metode nabiranja žuželk so zelo različne. Odvisne so od življenjskega prostora žuželk in od njihove etologije (obnašanja). Za uspešno nabiranje vzorcev žuželk moramo poznati njihovo bionomijo (življenjski prostor, način prehranjevanja, način razmnoževanja itd.) (Brajković in Tomanović, 2005).

Pri vzorčenju parazitoidov smo morali metodo prilagoditi razvoju parazitoidov v njihovih gostiteljih. Parazitoidi se razvijajo v še živih ušeh, zato smo v plastične lončke nabrali žive listne uši in mumije uši skupaj z gostiteljsko rastlino, na kateri so živele. Lončke smo pokrili s krpo iz najlona, ki je omogočala pretok zraka in hkrati preprečevala izstop uši ter pozneje izletelih parazitoidov. Vzorce smo označili z zaporedno številko vzorca, datumom in nahajališčem (kraj zbiranja) (slika 5), dodatno pa smo sprotno beležili še vrsto gostiteljske rastline, na kateri so bili nabrani vzorci.

Vzorci listnih uši za identifikacijo smo shranili v eppendorfove tubice (1,5 ml) z 70 % raztopino etanola in jih ustrezno označili s številko vzorca, ki se je ujemala s številko vzorca na lončku. Zaradi lažje identifikacije smo zbirali večje primerke krilatih in nekrilatih uši.



Slika 5: Shematski prikaz lončka za nabiranje listnih uši, mumij in gostiteljskih rastlin (K. Kos).

Lončki so ostali zaprti od 2 do 3 tedne, v nekaterih primerih tudi več, da so iz mumij parazitiranih uši izletele parazitske osice in poginile. Nato smo vsebino lončkov stresli na belo podlago (slika 6) in s pomočjo čopiča odstranili parazitoidne ter jih shranili v posodice označene z ustrezno številko vzorca. Vzorce listnih uši smo v identifikacijo poslali na Kmetijsko fakulteto v Zemunu (prof. dr. Olivera Petrović-Obradović), vzorce parazitoidov pa na Biološko fakulteto Univerze v Beogradu (prof. dr. Željko Tomanović).



Slika 6: Pregledovanje vsebine lončka z listnimi ušmi, mumijami in gostiteljsko rastlino (foto: K. Kos).

3.1.1 Vzorčenje

V raziskavi v vrtnarskih ekosistemih v Ljubljani in okolici smo leta 2006 opravljali sistematično spremljanje favne parazitoidov pravih listnih uši, saj v Sloveniji še ni bilo podobnih raziskav.

Zbiranje vzorcev je potekalo od 20.4.2006 do 27.11.2006 na 4 različnih lokacijah. Listne uši smo nabirali na gojenih rastlinah in plevelih.

4 REZULTATI

V rezultatih predstavljamo opise in slike identificiranih vrst listnih uši ter parazitoidov, ki smo jih našli v naši raziskavi. V preglednicah in slikah so prikazane tudi vrste listnih uši in parazitoidov glede na taksonomsko uvrstitev (družino) gostiteljske rastline.

4.1 LISTNE UŠI

4.1.1 Vrste listnih uši in njihovi parazitoidi

V raziskavi so bile najbolj številčne vrste iz rodu *Aphis* sp. Sledi opis vrst (Maceljski, 2002) ugotovljenih v naši raziskavi in njihovi potencialni parazitoidi (Kavallieratos in sod., 2004).

4.1.1.1 *Aphis* spp.

Parazitoidne vrste:

- *Aphidius matricariae*
- *Binodoxys acephale*
- *Binodoxys angelicae*
- *Ephedrus plagiator*
- *Lysiphlebus fabarum*
- *Lysiphlebus fritzmulleri*
- *Lysiphlebus testaceipes*

4.1.1.2 *Aphis fabae* Scopoli – črna fižolova uš

Sodi med najpomembnejše vrste listnih uši in je razširjena po vsem svetu. Je izrazit polifag. Literatura navaja kar 165 rastlinskih vrst, na katerih se lahko pojavlja. Ima velik razmnoževalni potencial, na leto ima lahko od 13 do 19 rodov.

Nekrilata uš je ovalna, relativno majhna, dolga od 1,7 do 2,7 mm, motno zelenkasto črna do črna. Dolžina tipalk dosega polovico do dve tretjini telesa, prvi členki so svetli, zadnja dva pa temna. Uš ima svetle goleni in črn repek ter sifone. Krilata uš ima črno glavo in oprsje, medtem ko je zadek zelenkastočrn s temnimi prečnimi progami in dobro vidnimi obrobni (marginalnimi) točkami, tipalke in sifoni so črni. Jajčeca so bleščeče črna (Vrabl, 1986).

Krilate uši, ki priletijo na poletnega gostitelja, takoj izležejo ličinke in oblikujejo primarna žarišča. Posamezna nekrilata partenogenetska samica skupno izleže do 150 ličink. Na sekundarnih gostiteljih lahko ta vrsta spomladi in poleti razvije od 10 do 15 virginogenih generacij, razvoj pa je najintenzivnejši od maja do junija (razvoj enega rodu traja od 10 do 14 dni). Od njenih naravnih sovražnikov so pomembne tudi polonice, saj ena sama dnevno uniči od 20 do 120 uši (Priručnik..., 1983).

Črna fižolova uš ima holociklični razvoj in je heterecična. Je pomemben škodljivec sladkorne pese, boba, maka, fižola in nekaterih drugih vrst gojenih rastlin. Je prenašalec virusov na sladkorni pesi, bobu, fižolu in krompirju. Pojavlja se tudi na številnih plevelih (Vrabl, 1986).

Parazitoidne vrste:

- *Aphidius colemani*
- *Aphidius matricariae*
- *Binodoxys acephale*
- *Binodoxys angelicae*
- *Ephedrus persicae*
- *Ephedrus plagiator*
- *Lipolexis gracilis*
- *Lysiphlebus fabarum*
- *Lysiphlebus confusus*
- *Lysiphlebus testaceipes*
- *Praon abjectum*
- *Praon volucre*



Slika 7: *Aphis fabae* Scopoli – črna fižolova uš

4.1.1.3 *Aphis nasturtii* Kaltenbach – krhlikina uš in *Aphis gossypii* Glover – bombaževčeva uš

Nekrilate uši so dolge od 0,8 do 1,8 mm. So limonasto rumene, pogosto z zelenkastimi toni, tipalke segajo do polovice dolžine telesa. Imajo kratke sifone, ki so pri krhlikini uši svetli s temnim koncem, pri bombaževčevi uši pa so sifoni temni.

Obe vrsti sta heterecični s holocikličnim razvojem. Obe vrsti sta tudi prenašalki virusov na krompirju, pojavljata pa se še na pesi, zelju, kumarah, sončnici, fižolu, papriki, paradižniku, bombaževcu itd. (Vrabl, 1986).

Parazitoidne vrste:

- | | |
|-------------------------------|----------------------------------|
| - <i>Aphidius colemani</i> | - <i>Lysiphlebus fabarum</i> |
| - <i>Aphidius matricariae</i> | - <i>Lysiphlebus confusus</i> |
| - <i>Binodoxys acephale</i> | - <i>Lysiphlebus testaceipes</i> |
| - <i>Binodoxys angelicae</i> | - <i>Lipolexis gracilis</i> |
| - <i>Diaeretiella rapae</i> | - <i>Praon volucre</i> |
| - <i>Ephedrus persicae</i> | |

4.1.1.4 *Myzus persicae* Sulzer – siva breskova uš

Spada med najbolj razširjene vrste listnih uši. Različne oblike te uši lahko naseljujejo več kot 400 vrst rastlin. Je ena od gospodarsko najpomembnejših vrst listnih uši.

Nekrilata uš je dolga od 1,8 do 2,6 mm, svetlikajoče se zelene, rumenozelene ali rumenkaste barve. Tipalke so nekoliko krajše od dolžine telesa, na čelu sta med njima dve izraziti grbici, sifona sta dolga do četrtine dolžine telesa in v zadnji tretjini malo izbočena. Repek je trikrat krajši od sifonov in ima na vsaki strani po tri dlačice. Krilata uš je dolga od 2 do 2,5 mm. Glava in del oprsja sta črna. Zadek je svetlikajoče se rumenozelene barve s črnimi lisami v sredi in ob strani.

Je heterecična vrsta s holocikličnim razvojem. Zimski gostitelj so vrste iz rodu *Prunus*. Je pomembna prenašalka več kot 100 vrst virusov na krompirju, sladkorni pesi, špinači, tobaku in kapusnicah.

Parazitoidne vrste na uši:

- *Aphidius avenae*
- *Aphidius colemani*
- *Aphidius ervi*
- *Aphidius matricariae*
- *Binodoxys angelicae*
- *Ephedrus plagiator*
- *Diaeretiella rapae*
- *Lysiphlebus confusus*
- *Lysiphlebus fabarum*
- *Praon abjectum*
- *Praon volucre*
- *Praon staryi*



Slika 8: *Myzus persicae* Sulzer – siva breskova uš (foto: L. J Buss)

Spekter parazitoidov vrste *Myzus persicae* je bogat po številu vrst. Praktično vsi parazitoidi so široko specializirane vrste.

4.1.1.5 *Aulacorthum solani* Kaltenbach – zelena krompirjeva uš

Dolga je od 1,8 do 2,9 mm, svetlorumena do zelena, ima hruškasto telo. Tipalke so bistveno daljše od telesa, osnovo sifonov pa obdaja tridelna zelenkasta ali rumenkasta pega.

Ima anholociklični razvoj, lahko je tudi holociklični. Ta vrsta je prenašalka virusov krompirja, pa tudi fižola, zelja, kumar, graha, sladkorne pese in lucerne (Vrabl, 1986).

Parazitoidne vrste:

- *Aphidius ervi*
- *Aphidius matricariae*
- *Aphidius urticae*
- *Diaeretiella rapae*
- *Praon volucre*

4.1.1.6 *Brevicoryne brassicae* Linnaeus – mokasta kapusova uš

Ima ovalno telo sive do zelenkaste barve. Pokrito je z voščnim poprhom in dolgo od 2 do 2,6 mm. Tipalke merijo polovico dolžine telesa, noge so temnorjave do črne. Na hrbtni strani zadka sta dve vrsti temnejših pravih prečnih prog, sifoni so kratki in rjavi.

Je monoecična vrsta s holocikličnim razvojem. Uš je prenašalec nekaterih virusov kapusnic. Napada različne kapusnice, kolerabo, oljno repico, ogrščico, nekatere plevelce ter okrasne rastline iz družine križnic (Vrabl, 1986).

Parazitoidne vrste:

- *Diaeretiella rapae*
- *Praon volucre*



Slika 9: *Brevicoryne brassicae* L.– mokasta kapusova uš (CSIRO Entomology, 2007)

4.1.1.7 *Acyrtosiphon pisum* Harris – grahova uš

Je ena največjih vrst listnih uši. Nekrilata uš je vretenaste oblike dolga od 3,3 do 5 mm. Njene tipalke so daljše od telesa, noge, sifoni in repek so zelo tanki. Napada grah, bob, črno deteljo in lucerno. Pojavlja se v različnih rasah, ki so različno obarvane (zeleno, rdeče).

Uš je tudi prenašalec več kot 30 vrst virusov stročnic. Ima holociklični in anholociklični razvoj (Vrabl, 1986).

Parazitoidne vrste:

- *Aphidius ervi*
- *Aphidius avenae*
- *Aphidius urticae*
- *Aphidius eadyi*
- *Aphidius smithi*
- *Praon barbatum*
- *Praon volucre*

4.1.1.8 *Aphis craccivora* Koch

Uš je črna, srednje velika, z dolžino telesa od 1,4 do 1,9 mm. Njena posebnost so bele noge s črnimi pikami, kar je v kontrastu s črnim telesom. Zelo podobna je črni fižolovi uši.

Parazitoidne vrste:

- *Aphidius colemani*
- *Aphidius matricariae*
- *Binodoxys angelicae*
- *Binodoxys acephale*
- *Diaeretiella rapae*
- *Lipolexis gracilis*
- *Lysiphlebus confusus*
- *Lysiphlebus fabarum*
- *Lysiphlebus testaceipes*
- *Praon abjectum*
- *Praon volucre*

4.1.1.9 *Cavariella aegopodii* Scopoli – korenjeva listna uš

Uš je bleda do temna, srednje velika dolga od 1,4 do 2,7 mm. Nekrilate forme imajo blede tipalke s črnimi vrhovi na koncu segmentov, krilate forme pa imajo na zadku veliko temno pego.

Je heterecična vrsta s holocikličnim razvojem.

Parazitoidne vrste:

- *Aphidius salicis*
- *Binodoxys heraclei*
- *Ephedrus helleni*

4.1.1.10 *Uroleucon (Dactynotus) spp.*

Zadek uši je bled ali temen, dolg, s številnimi pari lateralnih in dorsalnih set. Njeni sifoni so dolgi do 1/3 telesa, so cilindrični, temni ali temni in ob osnovi beli.

Uši iz rodu *Uroleucon* so monoecične. V srednji Evropi so gospodarsko nepomembne, saj ne napadajo posevkov, niti ne prenašajo virusov. Takšne neškodljive uši pa pogosto predstavljajo alternativno hrano za naravne sovražnike (Völkl in Starý, 1988).

Parazitoidne vrste:

- *Aphidius funebris*
- *Binodoxys centaureae*
- *Diaeretiella rapae*
- *Praon uroleucon*
- *Praon yomenae*
- *Praon volucre*

4.1.1.11 *Macrosiphoniella spp.*

Zadek uši je temen do črn, dolg, s številnimi pari lateralnih in dorsalnih set. Sifoni dosežejo do ene tretjine telesa, so temni, lahko imajo blede lise ob osnovi. Tipalke te vrst so temne do črne.

Parazitoidne vrste:

- *Binodoxys centaurea*
- *Aphidius absinthii*
- *Aphidius artemisicola*

4.1.1.12 *Brachycaudus cardui* Linnaeus – rjava češpljeva uš

Spada v poddružino Anuraphidina. Uš je velika od 1,8 do 2,4 mm, je rjavorumena, svetlo zelena ali rjava, z veliko črno piko na dorzalnem delu zadka in 2-3 črnimi črtami na vrhu.

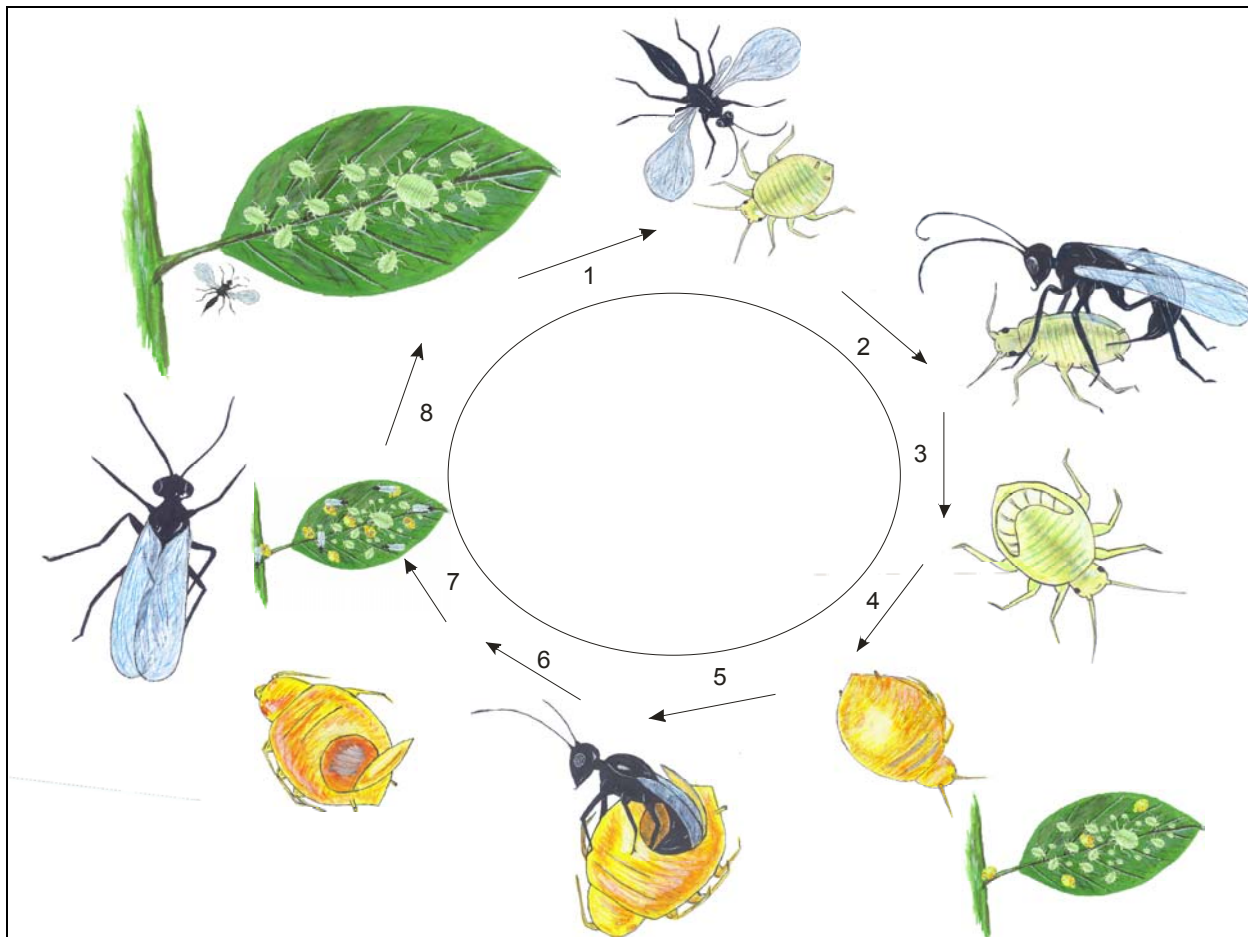
Je heterecična vrsta s holocikličnim razvojem.

Parazitoidne vrste:

- *Aphidius colemani*
- *Aphidius matricariae*
- *Binodoxys angelicae*
- *Diaeretiella rapae*
- *Ephedrus persicae*
- *Lysiphlebus confusus*
- *Lysiphlebus fabarum*
- *Praon volucre*

4.2 PARAZITOIDI

4.2.1 Slikovni prikaz življenjskega kroga parazitoidov listnih uši



Slika 10: Življenjski krog parazitoidov; 1. iskanje habitata, lociranje gostiteljev in prepoznavanje gostitelja, 2. ovipozicija, 3. razvoj ličinke v gostitelju, 4. nastanek mumije, ličinka se zabubi, 5. izhod odraslega osebkca iz mumije, 6. prazna mumija po izletu odraslega osebkca, 7. izleteli odrasli osebek išče hrano in gostitelje na isti rastlini, in 8. iskanje novega habitata in gostiteljev (K. Kos).

4.2.2 Opisi nekaterih vrst parazitoidov iz družine Aphidiidae, najdenih v naši raziskavi (Starý, 1969; Tomanović in sod., 2003, 2006, 2007)

4.2.2.1 *Lysiphlebus fabarum* (Marshall)

Vrsta *Lysiphlebus fabarum* je močno polifagna vrsta, ki parazitira predvsem osebkce iz podreda Aphidina, ki se pojavljajo prosto v gostih kolonijah. Je tipičen predstavnik stepskih habitatov. Njegove tipalke imajo od 12 do 13 segmentov.

Gostitelji: *Aphis* spp., *Brachycaudus* spp., *Hyperomyzus lactucae*, *Pemphigus* sp., *Rhopalosiphum nymphaeae*, *Sitobium avenae* idr.

Na območje Sredozemlja je vrsta *Lysiphlebus fabarum* najbolj številčna parazitoidna vrsta.



Slika 11: Parazitoid *Lysiphlebus fabarum* (levo) in ista vrsta s prazno mumijo (desno) (foto: K. Kos).

4.2.2.2 *Aphidius funebris* Mackauer

Vrsta *Aphidius funebris* ima tipalke sestavljene iz 18 do 19 segmentov.

Gostitelji: *Uroleucon* spp.

4.2.2.3 *Aphidius matricariae* (Haliday)

Vrsta *Aphidius matricariae* je močno polifagen parazitoid, njegovi gostitelji spadajo predvsem v skupini Aphidine in Myzine. Najraje napada uši, ki povzročajo kodranje listov, manj pa prostoživeče uši.



Slika 12: Parazitoid *Aphidius matricariae* (foto: Ž. Tomanović).

4.2.2.4 *Ephedrus plagiator* (Nees)

Parazitoid *Ephedrus plagiator* je močno polifagna vrsta, ki napada veliko število ušjih vrst, večinoma v gozdnih habitatih. Parazitoid ima očitno najraje uši, ki kodrajo liste ali pa uši, ki živijo v gostih kolonijah. Manj pogosta napada uši v razpršenih kolonijah (rod *Sitobion* idr.). Ima zelo široko paleto gostiteljev: *Aphis idaei* na gostiteljskih rastlinah iz rodu *Rubus*, *Aphis fabae*, *Brachycaudus cardui* na vrsti *Prunus domestica* in spp., *Dysaphis* spp., *Macrosiphum rosae* na gostiteljskih rastlinah iz rodu *Rosa* sp., *Myzus cerasi* na gostiteljskih rastlinah iz rodu *Prunus* sp., *Rhopalosiphum padi*, itd.

4.2.2.5 *Lipolexis gracilis* Förster

Vrsta *Lipolexis gracilis* se pogosto pojavlja v stepskih habitatih, pa tudi ob robovih gozdov in v sadovnjakih, kjer napada uši na njihovih primarnih gostiteljskih rastlinah. Je parazitoid manjših uši, ki živijo v gostih kolonijah in včasih povzročajo kodranje listov. Gostitelji: *Aphis* spp., *Brachycaudus* spp.

Rod *Lipolexis* Förster združuje majhno število vrst, ki so široko razširjene po Evropi. Telo samice je dolgo od 1,5 do 1,8 mm, telo samca pa od 1,4 do 1,6 mm. Je temno rjava s svetlo rjavimi nogami, glava je temno rjava, ustni aparat rumen, nožnica oviponatorja rumena, na hrbtni strani pa rjava.

4.2.2.6 *Praon volucre* (Haliday)

Parazitoid *Praon volucre* je močno polifagna vrsta, gostitelji večinoma pripadajo skupinama Aphidine in Myzine, v manjši meri tudi drugim. Pojavljajo se na ušeh, ki so v gostih kolonijah in kodrajo liste, manj pa na ušeh v razpršenih kolonijah.

Mumificirane uši niso črne, tipalke so sestavljene iz 17 do 18 segmentov. Flagelomere tipalk so več kot 5-krat daljše kot široke, ličinke se zabubijo pod gostiteljem, nožnica ovipozitorja je podaljšana in malo dlakava.

Gostitelji: *Acyrtosiphon* spp., *Aphis* spp., *Brachycaudus* spp., *Macrosiphum* spp., *Myzus persicae*, *Myzus varians*, *Uroleucon cichorii*, *Sitobion avenae*, itd.



Slika 13: Parazitoid *Praon volucre* (foto: Ž. Tomanović).

4.2.2.7 *Praon yomenae* Takada

Vrsta *Praon yomenae* ima tipalke sestavljene iz 18 do 19 segmentov. Flagelomere tipalk so več kot 5-krat daljše kot široke, nožnica ovipozitorja je konkavna, ličinke se zabubijo pod gostiteljem, nožnica ovipozitorja je podaljšana in malo dlakava.

Gostitelji iz Aphidine: *Uroleucon cichorii*, *Uroleucon* spp.



Slika 14: Imago parazitoida *Praon yomenae* (levo) in mumija uši *Uroleucon* sp. s tipičnim zabubljenjem parazitoida pod praznim telesom gostitelja (desno) (foto: Ž. Tomanović).

4.2.2.8 *Praon barbatum* Mackauer

Gostitelji te vrste so iz skupine Aphidine, ličinke se zabubijo pod gostiteljem, nožnica ovipozitorja je podaljšana in malo dlakava, flagelomere tipalk pa so več kot 5-krat daljše kot široke.



Slika 15: Parazitoid *Praon barbatum* (foto: Ž. Tomanović).

4.2.2.9 *Praon abjectum* (Haliday)

Gostitelji tega parazitoida so listne uši iz skupine Aphidine, ličinke se zabubijo pod gostiteljem, nožnica ovipozitorja je kratka in malo dlakava, flagelomere tipalk so manj kot 5-krat daljše kot široke.

Zabubljenje ličink parazitoidov iz plemena *Praini* pod praznim telesom gostiteljske uši je sekundarna prilagoditev, ki služi kot varovanje pred hiperparazitoidi (Mackauer, 1961, cit. po Minks in Harrewijn, 1989; Smith in sod., 1999).

4.2.2.10 *Binodoxys centaureae* (Haliday)

Vrsta *Binodoxys centaureae* ima tipalke sestavljene iz 10 do 11 segmentov.

Gostitelji: *Macrosiphoniella* sp. *Uroleucon* sp.

4.2.2.11 *Binodoxys angelicae* (Haliday)

Parazitoid *Binodoxys angelicae* je močno polifagen parazitoid, katerega gostiteljske večinoma uši pripadajo skupini Aphidine, drugim pa v manjši meri.

Gostitelji: *Acyrtosiphon caraganae*, *Aphis craccivora*, *Aphis fabae*, *Aphis gossypii*, itd.



Slika 16: Parazitoid *Binodoxys angelicae* (foto: Ž. Tomanović).

4.2.2.12 *Diaeretiella rapae* (McIntosh)

Vrsta *Diaeretiella rapae* ima tipalke sestavljene iz 13 do 15 segmentov in več kot 60 gostiteljev po celem svetu: *Aphis craccivora*, *Aphis gossypii*, *Aulacorthum solani*, *Brachycaudus cardui*, *Brevicoryne brassicae*, *Myzus persicae*, *Rhopalosiphum maidis*, *Rhopalosiphum padi* idr.



Slika 17: Odrasel osebek parazitoida *Diaeretiella rapae* (levo); in vrsta ob ovipoziciji (desno) (foto: Ž. Tomanović).

Parazitoide determiniramo s pomočjo identifikacijskega ključa. Identifikacijski ključ lahko vsebuje morfološke in druge znake:

- ožilje in razvitost sprednjega krila,
- oblika in členjenost tipalk,
- dolžina prvega člena tipalke, širina in barva,
- barva mumificirane uši,
- število ustnih segmentov in razvitost,
- oblika nožnice ovipozitorja,
- dlakavost ščitka,
- obarvanost telesa in barvne lise,
- obarvanost nog idr.

4.3 PRIKAZ ZASTOPANOSTI PRAVIH LISTNIH UŠI IN NJIHOVIH PARAZITOIDOV NA POSAMEZNIH DRUŽINAH GOSTITELJSKIH RASTLIN

4.3.1 Družina Fabaceae - stročnice

Preglednica 2: Vrste parazitoidov pravih listnih uši, najdenih na stročnicah (Af - *Aphis fabae*, Ap - *Acyrtosiphon pisum*, Asp - *Aphis* sp., Acr - *Aphis craccivora*).

	Af	Ap	Asp	Acr
<i>Lysiphlebus fabarum</i>	+	-	-	-
<i>Praon barbatum</i>	-	+	-	-
<i>Binodoxys angelicae</i>	-	-	+	-

Raziskave na južnem delu Panonskega območja kažejo, da so najpomembnejši parazitoidi grahove uši (*Acyrtosiphon pisum*) vrste *Aphidius ervi*, ki predstavlja vzrok parazitiranosti v kar 68,1 %, *Praon barbatum* z 18,1 % in *Aphidius eadyi* z 10,6 % (Tomanović in sod., 2001).

Vrsta *Aphidius ervi* je polifagna parazitska vrsta, medtem ko sta vrsti *Praon barbatum* Mackauer in *Aphidius eadyi* Starý monofaga grahove uši. Vrsta *Aphidius ervi* je tudi pomemben parazitoid žitnih uši in migracija z agroekosistema metuljnic predstavlja eno od najpomembnejših poti obnove favne parazitoidov v agroekosistemi žit (Starý, 1978; Pungertl, 1984; Cameron in sod., 1984, cit. po Tomanović in Brajković, 2001).

4.3.2 Družina Asteraceae – radičevke ali nebinovke

Preglednica 3: Vrste parazitoidov pravih listnih uši, najdenih na nebinovkah (Usp. - *Uroleucon* sp., Uc - *Uroleucon cichorii*, Uh - *Uroleucon hypochoeridis*, Mm - *Macrosiphoniella millefolii*, Asp. - *Aphis* sp., Af - *Aphis fabae*, Afc - *Aphis fabae cirsiacanthoides*, Mp - *Myzus persicae*).

	Usp.	Uc	Uh	Mm	Asp.	Af	Afc	Mp
<i>Aphidius funebris</i>	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Aphidius absinthii</i>	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Aphidius matricariae</i>	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>Binodoxys centaurea</i>	-	-	-	+	-	-	-	-

Se nadaljuje...

...nadaljevanje

	Usp.	Uc	Uh	Mm	Asp.	Af	Afc	Mp
<i>Binodoxys acephale</i>	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Binodoxys angelicae</i>	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Lipolexis gracilis</i>	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Lysiphlebus fabarum</i>	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>Praon volucre</i>	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Praon yomenae</i>	-	+	+	-	-	-	-	-

4.3.3 Družina Polygonaceae - dresnovke

Uši *Aphis fabae* na dresnovkah je parazitirala vrsta *Lysiphlebus fabarum*.

4.3.4 Družina Apiaceae - kobulnice

Preglednica 4: Vrste parazitoidov pravih listnih uši, najdenih na kobulnicah.

	<i>Cavariella aegopodii</i>	<i>A. fabae</i>	<i>M. persicae</i>	<i>Aulacorthum solani</i>
<i>Aphidius salicis</i>	+	-	-	-
<i>A. matricariae</i>	-	-	+	+
<i>Ephedrus plagiator</i>	-	-	+	+
<i>Binodoxys heraclei</i>	+	-	-	-
<i>Praon abjectum</i>	-	-	+	+

4.3.5 Družina Chenopodiaceae - metlikovke

Uši *Aphis fabae* na metlikovkah je parazitirala vrsta *Lysiphlebus fabarum*.

4.3.6 Družina Cucurbitaceae - bučnice

Preglednica 5: Vrste parazitoidov pravih listnih uši, najdenih na bučnicah.

	<i>Aphis</i> sp.	<i>Aphis nasturtii</i>
<i>Lysiphlebus fabarum</i>	+	-
<i>Binodoxys angelicae</i>	+	-

4.3.7 Družina Solanaceae - razhudnikovke

Preglednica 6: Vrste parazitoidov pravih listnih uši, najdenih na razhudnikovkah.

	<i>Aphis</i> sp.	<i>Aulacorthum solani</i>	<i>M. persicae</i>
<i>Lipolexis gracilis</i>	+	-	-
<i>Lysiphlebus fabarum</i>	+	-	-
<i>Aphidius matricariae</i>	+	+	-
<i>Binodoxys angelicae</i>	+	-	-

Najbolj pogosto gojene vrste iz družine razhudnikovk so *Solanum tuberosum* Linnaeus, *Solanum lycopersicum* Linnaeus in *Capsicum annuum* Linnaeus. V enem od takšnih agroekosistemov je bila najbolj pogosta vrsta uši *Myzus persicae*. V kar 87,5 % jo je parazitirala vrsta *Aphidius matricariae*, vrsta *Lysiphlebus fabarum* v 5,7 %, parazitoid *Aphidius ervi* v 2,3 % in parazitoid *Praon volucre* v 4,5 % (Tomanović in Brajković, 2001).

4.3.8 Družina Boraginaceae - srhkolistovke

Uši *Brachycaudus cardui* sta parazitirali vrsti *Lysiphlebus fabarum* in *Binodoxys angelicae*.

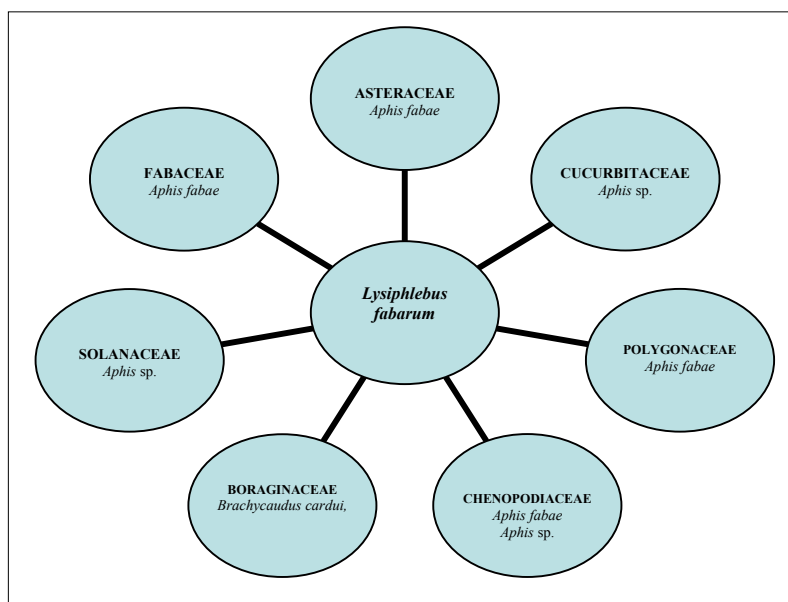
4.3.9 Družina Brassicaceae - križnice

Preglednica 7: Vrste parazitoidov pravih listnih uši, najdenih na križnicah.

	<i>M. persicae</i>	<i>Brevicoryne brassicae</i>
<i>Aphidius matricariae</i>	+	-
<i>Diaeretiella rapae</i>	+	+
<i>Ephedrus plagiator</i>	+	-

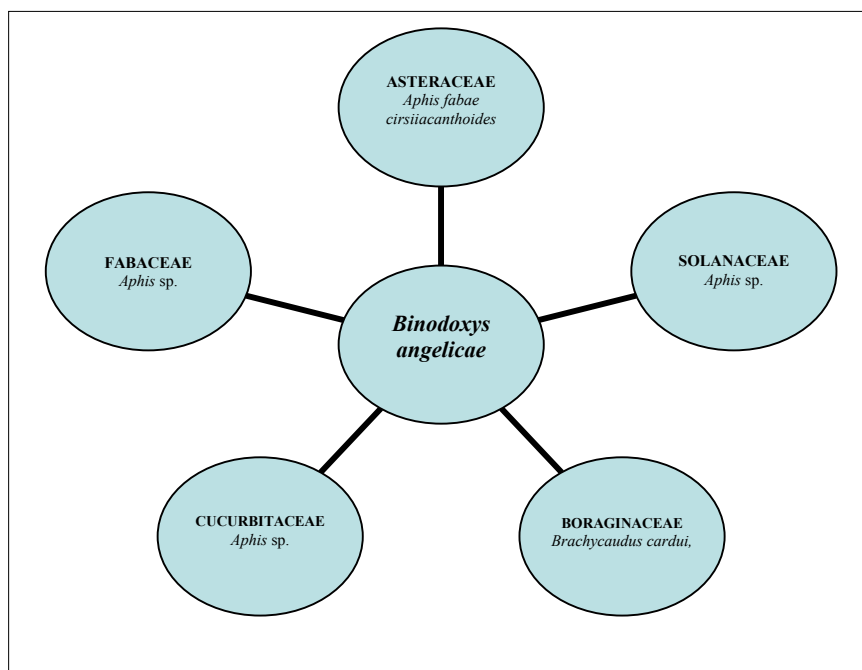
4.3.10 Družina Valerianaceae - špajkovke

Uši *Myzus persicae* na špajkovkah je parazitirala vrsta *Aphidius matricariae*.



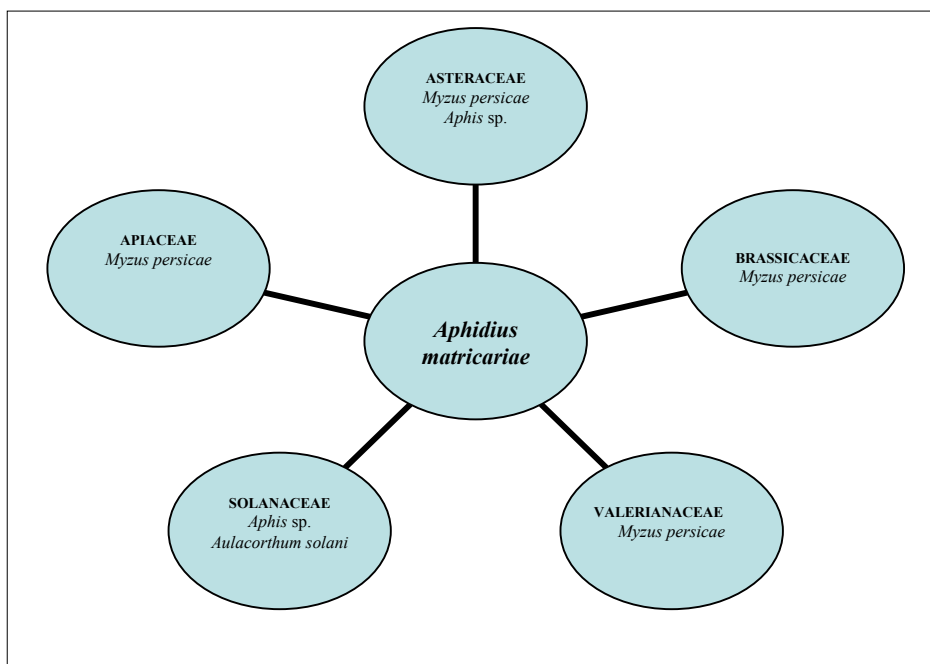
Slika 18: Prikaz družin gostiteljskih rastlin in njihovih fitofagov, ki jih je v naši raziskavi parazitirala vrsta *Lysiphlebus fabarum* (K. Kos).

Parazitoid *Lysiphlebus fabarum* je v naši raziskavi parazitiral listne uši, ki so se pojavljale na sedmih družinah gostiteljskih rastlin (slika 18): nebinovke, metuljnice, razhudnikovke, bučnice, dresnovke, srhkolistovke in metlikovke. V Srbiji in v Črni gori je znanih več kot 40 gostiteljev parazitoida *Lysiphlebus fabarum*, ki se nahajajo na gojenih in negojenih rastlinah iz osmih družin (Tomanović, 1998; Tomanović in sod., 1998).



Slika 19: Prikaz družin gostiteljskih rastlin in njihovih fitofagov, ki jih je v naši raziskavi parazitirala vrsta *Binodoxys angelicae* (K.Kos).

Vrsti *Binodoxys angelicae* in *Aphidius matricariae* sta parazitirali listne uši iz petih družin gostiteljskih rastlin. Parazitoid *Binodoxys angelicae* se je pojavil na nebinovkah, razhudnikovkah, metuljnicah, bučnicah in na srhkolistovkah (slika 19), vrsta *Aphidius matricariae* pa na nebinovkah, križnicah, razhudnikovkah, kobulnicah ter na špajkovkah (slika 20).



Slika 20: Prikaz družin gostiteljskih rastlin in njihovih fitofagov, ki jih je v naši raziskavi parazitirala vrsta *Aphidius matricariae* (K. Kos).

Preglednica 8: Pregled vrst, odstotka spolov in skupnega števila parazitoidov v naši raziskavi.

Parazitoid	Število samic (%)	Število samcev (%)	Skupaj	% skupnega števila
<i>Aphidius absinthii</i>	2 (100 %)	0 (0 %)	2	0,6
<i>Aphidius funebris</i>	3 (75 %)	1 (25 %)	4	1,1
<i>Aphidius matricariae</i>	76 (64 %)	42 (36 %)	118	32,3
<i>Aphidius salicis</i>	6 (54 %)	5 (46 %)	11	3,0
<i>Binodoxys acalephae</i>	16 (80 %)	4 (20 %)	20	5,5
<i>Binodoxys angelicae</i>	18 (75 %)	6 (25 %)	24	6,5
<i>Binodoxys centaurea</i>	3 (50 %)	3 (50 %)	6	1,6
<i>Binodoxys heraclei</i>	2 (50 %)	2 (50 %)	4	1,1
<i>Diaeretiella rapae</i>	10 (42 %)	14 (58 %)	24	6,5
<i>Ephedrus plagiator</i>	2 (40 %)	3 (60 %)	5	1,4
<i>Lipolexis gracilis</i>	4 (50 %)	4 (50 %)	8	2,2
<i>Lysiphlebus fabarum</i>	104 (97 %)	3 (3 %)	107	29,3
<i>Monoctonus crepidis</i>	1 (100 %)	0 (0 %)	1	0,3
<i>Praon abjectum</i>	1 (100 %)	0 (0 %)	1	0,3
<i>Praon barbatum</i>	0 (0 %)	1 (100 %)	1	0,3
<i>Praon volucre</i>	6 (46 %)	7 (54 %)	13	3,6
<i>Praon yomenae</i>	6 (37,5 %)	10 (62,5 %)	16	4,4
Skupaj	260 (71 %)	105 (29%)	365	100

V naši raziskavi smo prepoznali 365 osebkov, ki so pripadali 17 vrstam parazitoidov listnih uši iz reda Hymenoptera. Najbolj pogosti sta bili vrsti *Aphidius matricariae* in *Lysiphlebus fabarum*, ki sta skupaj predstavljali 61,6 % parazitoidov v naši raziskavi (vrsta *Aphidius matricariae* 32,2 % in vrsta *Lysiphlebus fabarum* 29,3 %). Iz preglednice 8 je razvidno tudi, da so bile samice številčnejše od samcev. Ugotovljenih je bilo 71 % samic in le 29 % samcev.

4.3.11 Zastopanost drugih žuželk v vzorcih

V nekaterih vzorcih smo našli tudi druge žuželke. Tako smo zasledili žuželke iz reda Diptera (dvokrilcev) oz. malo bolj natančno iz skupine Syrphini (družina Syrphidae). Za njih je značilno, da plenijo ličinke drugih žuželk, v našem primeru so bile to listne uši.

Muhe trepetavke (družina Syrphidae) so daleč najpomembnejša družina plenilskih dvokrilcev. Plenilci so le ličinke muh trepetavk, medtem ko se odrasli osebki hranijo z cvetnim nektarjem in pelodom. Primarni plen ličink trepetavk so uši in drugi rodovi enakokrilcev. Odrasli osebki imajo rumenočrn črtast zadek in spominjajo na majhne čebele.

Odrasli osebki iščejo kolonije uši in v njihovi bližini odložijo jajčeca. Ličinke so blede rumene do zelene, so brez glave in nog. Buba ima obliko kapljice. Celoten življenjski krog, od jajčeca do odraslega osebk, navadno traja od 2 do 4 tedne, letno pa se pojavi več rodov (University of Minnesota, 2007).



Slika 21: Muha trepetavka (levo) in njena buba (desno) iz našega vzorca (foto: K. Kos).

5 RAZPRAVA IN SKLEPI

5.1 RAZPRAVA

Z vnosom parazitoidov v življenjsko okolje listnih uši sodelujemo v biotičnem varstvu rastlin pred listnimi ušmi, ki se množično pojavljajo na gojenih in samoniklih rastlinah.

Poskus smo opravili z namenom, da ugotovimo zastopanost parazitoidnih vrst na izbranem območju, poiščemo povezave med gostiteljskimi rastlinami, herbivori in parazitoidi ter teoretično spoznamo odnose med listnimi ušmi in parazitoidi.

Listne uši smo vzorčili na 36 različnih vrstah gostiteljskih rastlin, ki pripadajo 13 družinam. Iste ali sorodne vrste gostiteljskih rastlin smo v poskusu zajeli večkrat v rastni dobi. Parazitoide uši smo ugotovili na 27 gostiteljskih rastlinah, najbolj intenzivno parazitiranje se je odvijalo na prostem.

Z vzorčenjem smo ugotovili zastopanost 18 vrst pravih listnih uši in kar 14 vrst je bilo parazitiranih. Najpogosteje so se pojavljale uši iz rodu *Aphis*, ki so bile tudi najbolj pogosto parazitirane.

V obdobju od aprila do novembra 2006 smo iz nabranih vzorcev izločili in identificirali 365 parazitoidov (17 vrst parazitoidov listnih uši) iz 8 rodov družine Aphidiidae.

Glede na rezultate lahko ugotovimo, da sta se od parazitoidov najbolj množično pojavljali vrsti *Aphidius matricariae* (32,2 %) in *Lysiphlebus fabarum* (29,3 %). Vrsto *Aphidius matricariae* je kot pogosto ugotovila tudi Milevoj (1992b).

Vrsta *Lysiphlebus fabarum* je imela tudi najširši spekter gostiteljev in je parazitirala uši na 7 različnih družinah gostiteljskih rastlin.

Če številčno primerjamo zastopanost spolov, lahko potrdimo znano dejstvo, da je število samic v naravi večje od števila samcev. Ugotovili smo, da je bilo v naši raziskavi izleženih kar 71 % samic in le 29 % samcev.

5.2 SKLEPI

Na podlagi dobljenih rezultatov lahko ugotovimo, da je na območju zbiranja vzorcev (Ljubljana z okolico) zastopanih najmanj 17 vrst parazitoidov iz 8 rodov družine Aphidiidae.

Zastopanost parazitoidov v rastlinjaku s papriko je bila večja kot v rastlinjaku, kjer je bilo gojenih več vrst rastlin (paradižnik, jajčevac, kumare in paprika). Slednji rastlinjak je bil tudi bolj zaprt kot rastlinjak s papriko, zato sklepamo, da so parazitoidi težje locirali njihove gostitelje. Prav tako nismo našli parazitiranih uši v plastenjaku z lubenicami in melonami.

V nasprotju s prejšnjim sklepom pa smo v plastenjaku za hidroponsko gojenje solatnic in gojenje nekaterih kapusnic, korenja in peteršilja, našli veliko število parazitiranih uši in mumij.

Na podlagi dobljenih rezultatov in podatkov iz literature lahko potrdimo delovno hipotezo, ki vključuje naslednje trditve:

V območju naše raziskave smo potrdili veliko pestrost parazitoidov listnih uši iz reda Hymenoptera. Različne vrste parazitoidov napadajo številne vrste listnih uši na različnih gostiteljskih rastlinah. Na rastlinsko raznovrstnih posevkih (medvrstni posevki, podsevki, prisotnost plevelov, obrobni posevki itd.) je diverziteta naravnih sovražnikov večja zaradi prisotnosti alternativnih gostiteljev in hrane ter tudi zatočišča za parazitoide.

6 POVZETEK

Parazitoidi so zanimive žuželke, katerih odrasle samice ležejo jajčeca v ali na telesa drugih žuželk, mlade ličinke pa se razvijajo in hranijo s telesom gostitelja, česar rezultat je končna smrt slednjega. Zaradi teh lastnosti se parazitoidi pogosto vključujejo v programe biotičnega varstva rastlin pred škodljivci.

Parazitoide relativno enostavno gojimo v laboratorijih, za njihov razvoj pa ni potrebno veliko časa navadno teden ali dva. Prav tako jih najdemo v skoraj vsakem zemeljskem ekosistemu in tako predstavljajo ogromno biološko in ekološko raznovrstnost.

Ker je njihovo razmnoževanje vezano na pogin gostitelja, lahko te žuželke namnožujemo in izpuščamo ter jih tako uporabimo za varstvo rastlin pred škodljivci, ki napadajo različne gojene rastline. Tako zmanjšamo tudi škodljive učinke uporabe FFS, ki delujejo tudi na neciljne organizme.

Parazitoidi uši se morajo spopasti s številnimi raznolikimi življenjskimi oblikami gostiteljev; z velikostjo odraslih gostiteljev, številčnostjo gostiteljev, prisotnostjo mravelj, specifičnostjo gostiteljev in številnimi drugimi dejavniki. Na življenjsko okolje gostiteljev in na njihove parazitoide prav tako močno vplivajo lastnosti rastlin (izpostavljenost svetlobi, zaloga hranil, tip habitata idr.). Parazitoidi raje napadajo uši, ki so zelo številčne, menjajo gostitelje, so polifagne in živijo na travah, manj pogosto pa parazitirajo maloštevilčne uši, ki ne menjajo gostiteljev, mono- ali oligofagne vrste, ki se hranijo na drevesih ali na zeleh.

Na številčnost naravnih sovražnikov listnih uši vpliva več dejavnikov: številčnost populacij listnih uši, vpliv rastlinske diverzitete, dostopnosti in ustreznosti plena (zavarovani prostor, varovalni posevki, itd.), vpliv insekticidov idr.

Namen naše raziskave je bil ugotoviti pestrost vrst parazitoidov listnih uši v vrtnarskem ekosistemu, pojavljanje parazitoidov na izbranih vrstah gostiteljev listnih uši in posledično na gostiteljskih rastlinah in zastopanost obeh spolov parazitoidov.

Vzorci listnih uši smo nabirali na območju Laboratorijskega polja Biotehniške fakultete v Ljubljani, na prostem in v rastlinjakih, in v okolici Ljubljane (Zalog, nekaj vzorcev pa smo dobili v Želimlju) ter v Velenju.

Žive listne uši in mumificirane uši smo vzorčili na gojenih posevkih, plevelih, medsevkah, rastlinah ob robovih njiv ipd. Zbiranje vzorcev je potekalo od aprila do konca novembra 2006 v približno enotedenskih intervalih. Gostiteljske rastline so pripadale 13 družinam in na 10 družinah smo našli parazitirane listne uši. Ugotovili smo 17 vrst parazitoidov iz 9 rodov družine Aphididae.

7 VIRI

- Brajković M., Tomanović Ž., 2005. Entomološki praktikum. Metode sakupljanja, preparovanja insekata. Beograd, Biološki fakultet, Univerzitet u Beogradu: 106 str.
- Budenberg W.J. 1990. Honeydew as a contact kairomone for aphid parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 55: 139-148.
- Buitenhuis R., Boivin G., Vet L.E.M., Brodeur J. 2004. Preference and performance of the hyperparasitoid *Syrphophagus aphidivorus* (Hymenoptera: Encyrtidae): fitness consequences of selecting hosts in live aphids or aphid mummies. *Ecological Entomology*, 29: 648-656.
- Buitenhuis R., Vet L.E.M., Boivin G., Brodeur J. 2005. Foraging behaviour at the fourth trophic level: a comparative study of host location in aphid hyperparasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 114: 107-117.
- Casals P.B. Incidencia de insecticidas sobre los enemigos naturales en remolacha. Universidad de Concepción. Campus Chillán. Chile.
<http://entomologia.otalca.cl/simposio/Pedro%20Casals.pdf> (20.4.2007).
- Chang G.C., Neufeld J., Durr D., Duetting P.S., Eigenbrode S.D. 2004. Waxy bloom in peas influences the performance and behaviour of *Aphidius ervi*, a parasitoid of the pea aphid. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 110: 257-265.
- Chow A., Mackauer M. 1999. Altered dispersal behaviour in parasitised aphids: parasitoid-mediated or pathology? *Ecological Entomology*, 24: 276-283.
- Cloutier C., Douglas A.E. 2003. Impact of a parasitoid on the bacterial symbiosis of its aphid host. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 109: 13-19.
- Conrad J. 2004. The aphid life cycle.
http://www.backyardnature.net/aphid_lc.htm (20.4.2007).
- Control de áfidos o pulgones. 1997. Agroinformación.
<http://www.infoagro.com/hortalizas/pulgones.htm> (20.4.2007).
- CSIRO Entomology. 2007. *Brevicoryne brassicae*.
<http://www.ento.csiro.au/aicn/images/cain816.jpg> (20.4.2007).
- Curtis P.C. 1940. *Entomophagous Insects*. New York, London, Mc Graw-Hill Book Company, Inc.: 688 str.

- Dicke M., Vet L.E.M. 1999. Plant-carnivore interactions: evolutionary and ecological consequences for plant, herbivore and carnivore. V: *Herbivore: Between Plants and Predators*. Olff H., Brown V.K., Drent R.H. (eds.) Oxford: Blackwell Science: 639 str.
- Enemigos naturales. 1997. Agroinfomación.
http://www.infoagro.com/agricultura_ecologica/enemigosnaturales.asp (4.5.2007).
- Ferrari J., Darby A.C., Daniell T.J., Godfray H.C.J., Douglas A.E. 2004. Linking the bacterial community in pea aphids with host-plant use and natural enemy resistance. *Ecological Entomology*, 29: 60-65.
- Gerling, D., Rotary N.. 1973. Hypersensitivity, resulting from host unsuitability, as exemplified by two parasite species attacking *Spodoptera littoralis* [Lepidoptera: Noctuidae]. *Entomophaga*, 18: 391-96.
- Godfray H.C.J. 1994. *Parasitoids: Behavioural and Evolutionary Ecology*. Princeton, New Jersey, Princeton University Press: 473 str.
- Gurr, G., Wratten S. 2000. *Measures of Success in Biological Control*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers: 448 str.
- Hawkins B.A., Cornell H.V. 1999. *Theoretical approaches to Biological Control*. Cambridge: University Press: 424 str.
- Hoffmann M.P. Frodsham A.C. 1993 *Natural Enemies of Vegetable Insect Pests*. Ithaca, NY, Cooperative Extension, Cornell University: 63 str.
- Hooks C.R.R., Johnson M.W. 2003. Impact of agricultural diversification on the insect community of cruciferous crops. *Crop Protection*, 20: 223-238.
- Identification key .
http://www.extento.hawaii.edu/kbase/resource/id_resource.htm (20.5.2007).
- Jervis M.A., Kidd N.A.C. 1996. *Insect natural enemies. Practical approaches to their study and evaluation*. London, Chapman and Hall: 504 str.
- Jervis M.A., Kidd N.A.C., Walton M. 1992. A review of methods for determining dietary range in adult parasitoids. *Entomophaga*, 37: 565-574.
- Kalule T., Wright D.J. 2004. The influence of cultivar and cultivar-aphid odours on the olfactory response of the parasitoid *Aphidius colemani*. *Journal of Applied Entomology*, 128: 120-125.
- Karley A.J., Parker W.E., Pitchford J.W., Douglas A.E. 2004. The mid-season crash in aphid populations: why and how does it occur? *Ecological Entomology*, 29: 383-388.

- Kavallieratos N.G., Tomanović Ž., Starý P., Athanassiou C.G., Sarlis G.P., Petrović O., Niketić M., Veroniki M.A. 2004. A survey of aphid parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) of Southeastern Europe and their aphid-plant associations. *Applied Entomology and Zoology*, 39 (3): 527-563.
- Lewis W.J., Stapel O.J., Cortesero A.M., Takasu K. 1998. Understanding how parasitoids balance food and host needs: Importance to biological control. *Biological Control*, 11: 175-183.
- Macelj M. 2003. Poljoprivredna entomologija. Čakovec, Zrinski: 464 str.
- Maček J. 1986. Oris biologije listnih uši.- Zbornik Biotehniške fakultete Univerze Edvarda Kardelja v Ljubljani. Ljubljana: 165-205.
- Merritt S.Z. 1996. Within-plant variation in concentrations of amino acids, sugar and sinigrin in phloem sap of black mustard, *Brassica nigra* (L.) Kock (Cruciferae). *Journal of Chemical Ecology*, 22: 1133-1145.
- Milevoj L. 1992a. Odnosi med koristnimi žuželkami in škodljivci. *SAD*, 3 (5): 11-14.
- Milevoj L. 1992b. Parazitoida *Aphidius matricariae* Hal. in *Diaeretiella rapae* M'Intosh (Hym., Aphidiidae) na *Rhopalosiphum padi* L. (Hom., Aphididae) v Sloveniji. Zbornik Biotehniške fakultete Univerze v Ljubljani, 59: 163-167.
- Milevoj, L. 1997a. Biotično varstvo rastlin/biotično zatiranje škodljivih organizmov (splošno), BF-agronomija.
www.fito-info.bf.uni-lj.si/Fito2/ (2.5.2007).
- Milevoj L. 1997b. Učinkovitost nekaterih parazitoidov za zatiranje listnih uši (Hom., Aphididae). V: Zbornik predavanj in referatov 3. slovenskega posvetovanja o varstvu rastlin v Portorožu od 4. do 5. marca 1997: 207-213.
- Milevoj L. 2000. Biotično varstvo fižola in graha. *Sodobno kmetijstvo*, 33 (9): 403-404.
- Minks A.K. Harrewijn P. (1987). *Aphids, their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests 2A. Amsterdam, Elsevier: 450 str.
- Minks A.K. Harrewijn P. (1988). *Aphids, their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests 2B. Amsterdam, Elsevier: 364 str.
- Minks A.K. Harrewijn P. (1989). *Aphids, their Biology, Natural Enemies and Control*. World Crop Pests 2C. Amsterdam, Elsevier: 312 str.
- Nakashima Y., Akashi M. 2005. Temporal and within-plant distribution of the parasitoid and predator complexes associated with *Acyrtosiphon pisum* and *A. kondoi* (Homoptera: Aphididae) on alfalfa in Japan. *Applied Entomology and Zoology*, 40 (1): 137-144.

- Pike K.S., Starý P., Miller T., Allison D., Graf G., Boydston L., Miller R., Gillespie R. 1999. Host range and habitats of the aphid parasitoid *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Aphidiidae) in Washington State. *Environmental Entomology*, 28 (1): 61-71.
- Pope T., Croxon E., Pell J.K., Godfray H.C.J., Müller C.B. 2002. Apparent competition between two species of aphid via the fungal pathogen *Erynia neoaphidis* and its interaction with the aphid parasitoid *Aphidius ervi*. *Ecological Entomology*, 27: 196-203.
- Priručnik izveštajne i prognozne službe zaštite poljoprivrednih kultura. 1983. Beograd, Savez društava za zaštitu bilja Jugoslavije: 682 str.
- Redak R., Zahn D. 2004. History of biological pest control.
http://www.faculty.ucr.edu/~legneref/biotact/bc-2.htm#Insect_Parasitoidism (5.6.2007).
- Reznik S., Chernogus D.G., Zinovjeva K.B. 1992. Host searching, oviposition preferences and optimal synchronization in *Alysia manducator* (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of the blowfly, *Calliphora vicina*. *Oikos*, 65: 81-88.
- Sahragard A., Jervis M.A., Kidd N.A.C. 1991. Influence of host availability on rates of oviposition and host-feeding, and on longevity in *Dicondylus indianus* Olmi (Hym., Drynidae), a parasitoid of the Rice Brown lanthooper, *Nilaparvata lugens* Stål (Hem., Delphacidae). *Journal of Applied Entomology*, 112: 153-162.
- Senoo N., Ochiai Y., Nakashima Y. 2002. Seasonal abundance of primary parasitoids and hyperparasitoids associated with *Acyrtosiphon pisum* (Harris) and *Acyrtosiphon kondoi* Shinji (Homoptera: Aphididae) on alfalfa. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, 46: 96-98.
- Smith P.T., Kambhampati S., Völkl W., Mackauer M. 1999. A phylogeny of aphid parasitoids (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) inferred from mitochondrial NADH 1 dehydrogenase gene sequence. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 11: 236-245.
- Stadler B. 2002. Determinants of the size of aphid-parasitoid assemblages. *Journal of Applied Entomology*, 126: 258-264.
- Starý P. 1969. A study on the relationship of the Anuraphidina and their aphidiid parasites in Europe. *Beiträge zur Entomologie*, 19: 665-671.
- Starý P. 1970. Biology of aphid parasitoids (Hymenoptera: Aphidiidae) with respect to integrated control. *Series Entomologica*, 6: 1-643.
- Stern D.L. 1995. Aphidomorpha. Aphids, green flies, plant lice, adelgids, phylloxerids.
<http://tolweb.org/Aphidomorpha> (20.4.2007).

- Suranyi R. Ragsdale D., Radcliffe T. 1998. Biology of green peach aphid. Aphid alert–1998. No. 3.
<http://ipmworld.umn.edu/aphidalert/alert3.htm> (20.4.2007).
- Takada H. 2002. Parasitoids (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae; Aphelinidae) of four principal pest aphids (Homoptera: Aphididae) on greenhouse vegetable crops in Japan). *Applied Entomology and Zoology*, 37 (2): 237-249.
- Tanasijević N., Simova-Tošić D. 1987. Opšta entomologija. Beograd, Naučna knjiga: 494 str.
- Taylor R.J. 1984. Predation. London, Chapman in Hal: 166 str.
- Thompson W.M. 1996. Plants and Parasitoids of Herbivorous Insects: A Mutually Beneficial Relationship.
http://www.colostate.edu/Depts/Entomology/courses/en570/papers_1996/thompson.html (20.4.2007).
- Tomanović Ž. 1998. Faunistic-ecological and taxonomic study of parasitic wasps (Aphidiidae: Hymenoptera) of agroecosystems of the south part of the Pannonian area. Ph. D. Thesis, Faculty of Biology, University of Belgrade: 641 str.
- Tomanović Ž., Brajković M., Krunić M. 1998. A Check-list of aphid parasitoids (Hymenoptera: Aphidiidae) in Yugoslavia. *Acta entomologica Serbica*, 3: 95-106.
- Tomanović Ž., Brajković M. 2001. Aphid parasitoids (Hymenoptera: Aphidiidae) of agroecosystems of the south part of the Pannonian area. *Arch. Biol. Sci.*, 53 (1-2): 57-64.
- Tomanović Ž., Kavallieratos N.G., Athanasiou C.G., Stanisavljević L.Ž. 2003. A review of the West Palaearctic aphidiines (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) parasitic on *Uroleucon* spp., with description of a new species. *Annales de la Société Entomologique de France* (n.s.), 39 (4): 343-353.
- Tomanović Ž., Kavallieratos N.G., Starý P., Stanisavljević L.Ž., Petrović-Obradović O., Tomanović S., Milutinović M. 2006. Phylogenetic relationships among *Praini* (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) aphid parasitoids, with redescription of two species. *Insect Systematics and Evolution*, 37: 213-226.
- Tomanović Ž., Kavallieratos N.G., Starý P., Žikić V., Tomić V., Lučić L. 2007. Redescription of two species of Aphidiinae (Hymenoptera: Braconidae) from high mountain areas of south-eastern Europe, with biological and biogeographical notes on co-occurring guild members. *Entomologica Fennica*, 18: 36-45.
University of Minnesota. Aphelinid Wasps. 5.2.2007.
<http://www.entomology.umn.edu/cues/dx/pred-par.htm> (20.4.2007).

- Valič N., Milevoj L. 1996. Manj znani odnosi med fitofagnimi žuželkami in njihovimi naravnimi sovražniki. *Sodobno kmetijstvo*, 29 (10): 407-411.
- van Alphen J.J.M., Jervis M.A. 1996. Foraging behaviour. V: *Insect natural enemies. Practical approaches to their study and evaluation*. London, Chapman and Hall: 504 str.
- van Emden H.F., Eletherianos I., Rose J., Douloumpaka S., Pettersson J. 2002. Aphid parasitoids detect that alien plant was present nearby during their development. *Physiological Entomology*, 27: 199-205.
- van Lenteren, J.C. 2003a. *Quality Control and Production of Biological Control Agents: Theory and Testing Procedures*. Wallingford, CABI Publishing: 327 pp.
- van Lenteren, J.C. 2003b. *Integrated pest management in greenhouses: experiences of European countries*. V: *IPM in the Global Arena*, K. Maredia (eds.). Wallingford, CABI Publishing: 327-339.
- van Lenteren J.C., Tommasini M.G. 2003. Mass production, storage, shipment and release of natural enemies. V: *Quality control and production of biological control agents: Theory and testing procedures*. van Lenteren, J.C. (eds) CABI Publishing: 352 str.
- Vet L.E.M. 1983. Host-habit location through olfactory cues by *Leptopilina clavipes* (Hartig) (Hym.: Eucoilidae), a parasitoid of fungivorous *Drosophila*: the influence of conditioning. *Netherlands Journal of Zoology*, 33: 225-248.
- Vet L.E.M., van Alphen J.J.M. 1985. A comparative functional approach to the host detection behaviour of parasitic wasps. I. A qualitative study on Eucoilidae and Alysiinae. *Oikos*, 44: 478-486.
- Vet L.E.M., Lewis W.J., Papaj D.R., van Lenteren C. 1990. A variable-response model for parasitoid foraging behaviour. *Journal of Insect Behaviour*, 3: 471-490.
- Vinson S.B. 1975. Biochemical coevolution between parasitoids and their hosts. V: *Evolutionary Strategies of Parasitic Insects and Mites*. Price P.W. (ed) New York: Wiley: 224 str.
- Völkl W., Starý P. 1988. Parasitism of *Uroleucon* species (Homoptera: Aphididae) on thistles (Compositae: Cardueae). *Journal of Applied Entomology*, 106: 500-506.
- Vrabl S. 1986. *Posebna entomologija: Škodljivci poljščin*. Univerza Edvarda Kardelja v Ljubljani, VDO Biotehniška fakulteta, VTOZD za agronomijo: 145 str.
- Vrabl S. 1993. Integrirano varstvo – želja ali nujnost sodobnega časa? V: *Zbornik predavanj in referatov s 1. slovenskega posvetovanja o varstvu rastlin v Radencih od 24.-25. feb. 1993*. Ljubljana: 17-24.

- Vrabl S. 1990. Varstvo kmetijskih rastlin pred boleznimi in škodljivci. I., Splošni del. – Maribor, Tiskarsko-založniška dejavnost, TF: 115 str.
- Way M.J., Cammel M.E., Taylor L.R., Woiwood I.P. 1981. The use of egg counts and suction trap samples to forecast the infestation of spring-sown field beans, *Vicia faba*, by the black bean aphid, *Aphis fabae*. *Annals of Applied Biology*, 98: 21-34.
- Weeden R. Shelton A.M., Hoffmann M.P. Parasitoids. (13.3.2007).
<http://www.nysaes.cornell.edu/ent/biocontrol/parasitoids/parasintro.html> (20.4.2007).
- Wei J.N., Bai B.B., Yin T.S., Wang Y., Yang Y., Zhao L.H., Kuang R.P., Xiang R.J. 2005. Development and use of parasitoids (Hymenoptera: Aphidiidae in Aphelinidae) for biological control of aphids in China. *Biocontrol Science and Technology*, 15 (6): 533-551.

ZAHVALA

Najlepše se zahvaljujem vsem, ki so kakorkoli sodelovali pri snovanju in oblikovanju mojega diplomskega dela, še posebno pa:

mentorju doc. dr. Stanislavu Trdanu za vsestransko pomoč in nasvete, prof. dr. Željku Tomanoviću iz Biološke fakultete v Beogradu za identifikacijo parazitoidov in prof. dr. Oliveri Petrović-Obradović iz Kmetijske fakultete v Beogradu za identifikacijo listnih uši.

PRILOGE

Priloga A: Podatki o vzorcih.

Priloga A1: Podatki o gostiteljskih rastlinah in njihovem pomenu v vrtnarskem ekosistemu.

vzorec	gostiteljska rastlina	latinsko ime	pomen rastline
1,12,39,43, 49,62	radič	<i>Cichorium</i> spp. (Asteraceae)	glavni posevek (ostanki)
2	vrtnica (poganjek)	<i>Rosa</i> (Rosaceae)	okrasna rast.
5	rman (zdravilne rastline)	<i>Achillea millefolium</i> (Asteraceae)	posevek
6	osat	<i>Cirsium</i> spp. (Asteraceae)	plevel v zelju
7	navadni gabez	<i>Symphytum officinale</i> (Boraginaceae)	plevel ob robu njive
8,34	artičoka	<i>Cynara scolymus</i> (Asteraceae)	glavni posevek zunaj
9,17	ajda	<i>Fagopyrum esculentum</i> (Polygonaceae)	varovalni posevek čebule (+bela detelja, facelija,...)
10,30,33,40,	fižol	<i>Phaseolus vulgaris</i> (Fabaceae)	glavni posevek zunaj
11	luštrek	<i>Levisticum officinale</i> (Apiaceae)	glavni posevek
13	visoka pahovka trava	<i>Arrhenatherum elatius</i> (Poaceae)	plevel ob vrtu
14	kumina	<i>Carum carvi</i> (Apiaceae)	plevel ob robu njive
15	ivanjščica	<i>Leucanthemum ircutianum</i> (Asteraceae)	plevel ob robu njive
16,41	korenje	<i>Daucus carota</i> (Apiaceae)	glavni posevek
16,55	peteršilj	<i>Petroselinum sativum</i> (Apiaceae)	glavni posevek zunaj/zavarovani prostor
18,19	bela metlika	<i>Chenopodium album</i> (Chenopodiaceae)	plevel ob paradižniku
20,27,29,47,48	bučke	<i>Cucurbita pepo</i> (Cucurbitaceae)	glavni posevek
21,38	kumare	<i>Cucumis sativus</i> (Cucurbitaceae)	glavni posevek zunaj/ zavarovani prostor
22,28	krompir	<i>Solanum tuberosum</i> (Solanaceae)	glavni posevek
23,25,56	paprika	<i>Capsicum annuum</i> (Solanaceae)	glavni posevek zunaj/ zavarovani prostor
24,31,42,53, 57	solata	<i>Lactuca sativa</i> (Asteraceae)	glavni posevek; zunaj/zavarovani prostor
26,50	mnogosemenska metlika	<i>Chenopodium polyspermum</i> (Chenopodiaceae)	plevel v papriki
32	grah	<i>Pisum sativum</i> (Fabaceae)	glavni posevek
35,44,45	ptičja grašica	<i>Vicia cracca</i> (Fabaceae)	plevel ob krompirju
36	navadni otavčič	<i>Leontodon hispidus</i> (Asteraceae)	na poti ob krompirju
37	dvoletni dimek	<i>Crepis biennis</i> (Asteraceae)	na poti ob krompirju
46	pasje zelišče	<i>Solanum nigrum</i> (Solanaceae)	plevel v zelju
51	kodrolistna endivija	<i>Cichorium endivia</i> var. <i>crispum</i> (Asteraceae)	glavni posevek - rastlinjak
52	lubenica	<i>Citrullus lanatus</i> (Cucurbitaceae)	glavni posevek - rastlinjak

Se nadaljuje...

...nadaljevanje

54	kitajski kapus	<i>Brassica pekinensis</i> (Brassicaceae)	glavni posevek - rastlinjak
58	brstični ohrovt	<i>Brassica oleracea</i> var. <i>gemmifera</i> (Brassicaceae)	glavni posevek - zunaj
59	brokoli	<i>Brassica oleracea</i> var. <i>italica</i> (Brassicaceae)	glavni posevek - v cvet
60	por	<i>Allium porrum</i> (Alliaceae)	glavni posevek
61	čebula	<i>Allium cepa</i> (Alliaceae)	glavni posevek
63	jajčevец	<i>Solanum melongena</i> (Solanaceae)	plestenjak
64	rukola	<i>Eruca sativa</i> (Brassicaceae)	glavni posevek
65	motovilec	<i>Valerianella locusta</i> (Valerianaceae)	platenjak

Priloga A2: Podatki o gostiteljskih rastlinah, na njih najdenih listnih ušeh in mestu nabiranja vzorcev.

Gostiteljska rastlina	Kraj nabiranja	Latinsko ime listne uši	Slovensko ime listne uši
radič	BF, Zalog	<i>Uroleucon cichorii</i>	ni
vrtnica (poganjek)	Zalog	<i>Macrosiphum rosae</i>	rožna uš
rman (zdravilne rastline)	BF	<i>Macrosiphoniella millefolii</i>	ni
osat	BF	<i>Aphis fabae cirsiacanthoides</i>	ni
navadni gabez	BF	<i>Brachycaudus cardui</i>	rjava češpljeva uš
artičoka	BF	<i>Aphis fabae</i>	črna fižolova uš
ajda	BF	<i>Aphis fabae</i>	črna fižolova uš
fižol	Zalog	<i>Aphis fabae</i>	črna fižolova uš
luštrek	Zalog	<i>Cavariella aegopodii</i>	korenjeva listna uš
visoka pahovka trava	Zalog	<i>Sitobion avenae</i>	velika žitna uš
kumina	Zalog	<i>Cavariella aegopodii</i>	korenjeva listna uš
ivanjščica	Zalog	<i>Aphis fabae</i>	črna fižolova uš
korenje	Zalog	<i>Aphis fabae</i>	črna fižolova uš
peteršilj	Zalog, BF	<i>Myzus persicae, Aulacorthum solani</i>	siva breskova uš, zelena krompirjeva uš
bela metlika	BF	<i>Aphis fabae</i>	črna fižolova uš
bučke	Zalog, BF	<i>Aphis sp., Aphis nasturtii</i>	krhlikina uš
kumare	Zalog, BF	<i>Aphis sp.</i>	ni
krompir	Zalog, BF	<i>Aphis sp.</i>	ni
paprika	BF	<i>Aphis sp., Aulacorthum solani</i>	zelena krompirjeva uš
solata	BF, Želimlje, Velenje	<i>Aphis sp., Myzus persicae, Nasonovia sp., Uroleucon cichorii</i>	siva breskova uš
mnogosemenska metlika	BF, Zalog	<i>Aphis sp., Aphis fabae</i>	črna fižolova uš
grah	Želimlje	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	grahova uš
ptičja grašica	BF	<i>Aphis sp., Aphis craccivora</i>	ni
navadni otavčič	BF	<i>Uroleucon hypochoeridis</i>	ni
dvoletni dimek	BF	<i>Uroleucon sp.</i>	ni
pasje zelišče	BF	<i>Aphis sp.</i>	ni
kodrolistna endivija	BF	<i>Aphis sp., Myzus persicae</i>	siva breskova uš
lubenica	BF	/	/
kitajski kapus	BF	<i>Myzus persicae</i>	siva breskova uš
brstični ohrov	BF	<i>Brevicoryne brassicae, Myzus persicae</i>	mokasta kapusova uš, siva breskova uš

Se nadaljuje...

...nadaljevanje

brokoli	BF	<i>Brevicoryne brassicae</i>	mokasta kapusova uš
por	BF	/	/
čebula	BF	/	/
jajčevец	BF	<i>Myzus persicae</i>	siva breskova uš
rukola	Zalog	<i>Myzus persicae</i>	siva breskova uš
motovilec	BF	<i>Myzus persicae</i>	siva breskova uš

Priloga A3: Podatki o gostiteljskih rastlinah, listnih ušeh in njihovih parazitoidih.

Gostiteljska rastlina	Latinsko ime listne uši	Parazitoid listnih uši
radič	<i>Uroleucon cichorii</i> <i>Uroleucon sp.</i> <i>Myzus persicae</i> ,	<i>Aphidius funebris</i> , <i>Praon yomenae</i> <i>Praon volucre</i> <i>Aphidius matricariae</i>
vrtnica (poganjek)	<i>Macrosiphum rosae</i>	/
rman (zdravilne rastline)	<i>Macrosiphoniella millefolii</i>	<i>Binodoxys centaurea</i> , <i>Aphidius absinthii</i>
osat	<i>Aphis fabae cirsiacanthoides</i>	<i>Binodoxys acephale</i> , <i>Lipolexis garacilis</i> , <i>Binodoxys angelicae</i>
navadni gabez	<i>Brachycaudus cardui</i>	<i>Lysiphlebus fabarum</i> , <i>Binodoxys angelicae</i>
artičoka	<i>Aphis fabae</i>	<i>Lysiphlebus fabarum</i>
ajda	<i>Aphis fabae</i>	<i>Lysiphlebus fabarum</i>
fižol	<i>Aphis fabae</i>	<i>Lysiphlebus fabarum</i>
luštek	<i>Cavariella aegopodii</i>	<i>Binodoxys heraclei</i>
visoka pahovka trava	<i>Sitobion avenae</i>	/
kumina	<i>Cavariella aegopodii</i>	<i>Aphidius salicis</i> , <i>Binodoxys heraclei</i>
ivanjščica	<i>Aphis fabae</i>	<i>Lysiphlebus fabarum</i>
korenje	<i>Aphis fabae</i>	/
peteršilj	<i>Myzus persicae</i> , <i>Aulacorthum solani</i>	<i>Aphidius matricariae</i> , <i>Ephedrus plagiator</i> , <i>Proan abjectum</i>
bela metlika	<i>Aphis fabae</i>	<i>Lysiphlebus fabarum</i>
bučke	<i>Aphis sp.</i> , <i>Aphis nasturtii</i>	<i>Binodoxys angelicae</i>
kumare	<i>Aphis sp.</i>	<i>Lysiphlebus fabarum</i>
krompir	<i>Aphis sp.</i>	<i>Lipolexis garacilis</i> , <i>Lysiphlebus fabarum</i> , <i>Aphidius matricariae</i> , <i>Binodoxys angelicae</i>
paprika	<i>Aphis sp.</i> , <i>Aulacorthum solani</i>	<i>Aphidius matricariae</i>
solata	<i>Aphis sp.</i> , <i>Myzus persicae</i> , <i>Nasonovia sp.</i> , <i>Uroleucon cichorii</i>	<i>Aphidius matricariae</i> <i>Aphidius matricariae</i> <i>Monoctonus crepidis</i>
mnogosemenska metlika	<i>Aphis sp.</i> , <i>Aphis fabae</i>	<i>Lysiphlebus fabarum</i>
grah	<i>Acyrtosiphon pisum</i>	<i>Praon barbatum</i>
ptičja grašica	<i>Aphis sp.</i> , <i>Aphis craccivora</i>	<i>Binodoxys angelicae</i>
navadni otavčič	<i>Uroleucon hypochoeridis</i>	<i>Praon yomenae</i>
dvoletni dimek	<i>Uroleucon sp.</i>	/
pasje zelišče	<i>Aphis sp.</i>	/
kodrolistna endivija	<i>Aphis sp.</i> , <i>Myzus persicae</i>	<i>Aphidius matricariae</i>
lubenica	/	/
kitajski kapus	<i>Myzus persicae</i>	<i>Aphidius matricariae</i>

Se nadaljuje...



...nadaljevanje

brstični ohrovt	<i>Brevicoryne brassicae</i> , <i>Myzus persicae</i>	<i>Diaeretiella rapae</i>
brokoli	<i>Brevicoryne brassicae</i>	<i>Diaeretiella rapae</i>
por	/	/
čebula	/	/
jajčevc	<i>Myzus persicae</i>	/
rukola	<i>Myzus persicae</i>	<i>Diaeretiella rapae</i> , <i>Aphidius matricariae</i> , <i>Ephedrus plagiator</i>
motovilec	<i>Myzus persicae</i>	<i>Aphidius matricariae</i>

Priloga B

Načrt parcel.

Načrt parcel na Laboratorijskem polju Biotehniške fakulteta v Ljubljani (2006).

DIŠAVNICE - ZELIŠČA	POT	KROMPIR
VAROVALNI POSEVEK (AJDA, RUKOLA, ...)		
ČEBULA		
VAROVALNI POSEVEK (AJDA, RUKOLA, ...)	POT	ŠPARGLJI
ZELJE		
ČEBULA		
POR		
ZELJE		
ARTIČOKA PERUNIKE		
BROKOLI		
PARADIŽNIK		
ČEBULA		
ČEBULA + KROMPIR + ...		
ČEBULA		
BUČKE		
PAPRIKA		
PAPRIKA		
FIŽOL	BUČE	
SOLATA	Plastenjak RADIČ	
ZELI	Plastenjak – lubenice, melone	
PLASTENJAK	Plastenjak - paradižnik	
PLASTENJAK HIDROPONIKA	Plastenjak - paprika	
	Plastenjak - solatnice	
RASTLINJAK		
	POT	