

**Agrovoc descriptors:** semiochemicals,ecosystems,parasitoids,stimuli,hosts,herbivores,natural enemies,aphidoidea, food chains,host pathogen relations

**Agris category code:** H01

## Kemična komunikacija med parazitoidi in organizmi z drugih trofičnih nivojev

Katarina KOS<sup>1</sup>, Helena ROJHT<sup>2</sup>, Stanislav TRDAN<sup>3</sup>

Delo je prispelo 3. marca 2010; sprejeto 28. maja 2010.  
Received March 03 2010; accepted May 28, 2010.

### IZVLEČEK

Vsi organizmi v ekosistemu so biokemično povezani. Semiokemikalije v receptorjih dražljajev vzbudijo vedenjske ali fiziološke odzive, kar privede do interakcije med dajalcem in prejemnikom dražljajev. Medvrstne semiokemikalije, ki jih imenujemo alelokemikalije, povezujejo organizme z različnih trofičnih nivojev in omogočajo naravnim sovražnikom najti gostitelje ali plen in jih prepoznati kot ustrezne. Tudi gostiteljske rastline v tem sistemu niso nevtralne in tako se lahko rastlinojedi ter njihovi naravni sovražniki odzovejo na njihove dražljaje. Številni parazitoidi se odzivajo na vonj rastlin in lahko ločijo med nepoškodovanimi rastlinami, napadenimi rastlinami in celo poškodovanimi rastlinami, na katerih škodljivcev ni več prisoten. V prispevku predstavljamo semiokemikalije, ki so vključene v prehranjevalno verigo parazitoidov listnih uši.

**Ključne besede:** semiokemikalije, kemični dražljaji, interakcije gostiteljska rastlina – škodljivcev - naravni sovražniki, parazitoidi

### ABSTRACT

#### CHEMICAL COMMUNICATION BETWEEN PARASITOIDS AND ORGANISMS FROM OTHER TROPHIC LEVELS

All the organisms in an ecosystem are biochemically linked. Semiochemicals elicit behavioral and physiological responses in the receiver, which results in the interaction between the donor and the receiver. Interspecific semiochemicals, called allelochemicals, connect all trophic levels and so help natural enemies to locate and recognize their hosts or prey. Also the host plants of herbivores are not neutral substrates, so herbivores and their natural enemies can respond to elicited cues. Many parasitoids respond to plant odors and many can also distinguish undamaged from host-infected or previously host-damaged plants. In this paper we present semiochemicals involved in food chain of aphid parasitoids.

**Key words:** semiochemicals, chemical cues, host-plant – herbivore – natural enemy interactions, parasitoids

### 1 UVOD

Hlapljive snovi imajo 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 lahko posredno ali neposredno vplivajo na parazitoide ali plenilce (predatorje), tako z morfološkimi lastnostmi (velikost rastline, oblika celotne rastline in posameznih organov, barva rastlin, razlike v fenologiji in površinskih lastnostih, kot sta dlakavost ali voščeni poprhi), kot tudi

s semiokemikalijami, kemičnimi snovmi, ki so vpletene v interakcije med organizmi in delujejo kot signalne kemikalije, ki neposredno vplivajo na naravne sovražnike (Price, 1984; Hare, 2002).

Hlapljive semiokemikalije so pogosto atraktanti, ne le za herbivore, ampak tudi za naravne sovražnike. Nekatere od teh snovi nastanejo v rastlinah, ki so poškodovane, in tudi v nepoškodovanih rastlinah. Druge snovi pa se izločajo ob mehanskih poškodbah ali le ob prehranjevanju točno določene vrste herbivora.

<sup>1</sup> univ. dipl. inž. agr., asist. za področje varstvo rastlin, Jamnikarjeva 101, SI-1111 Ljubljana; e-mail: katarina.kos@bf.uni-lj.si

<sup>2</sup> mag. agr. znan., mlada raziskovalka, ibid.

<sup>3</sup> izr. prof., dr. agr. znan., ibid.

Alelokemikalije rastlin, ki jih sprejmejo herbivori, so lahko neugodne za naravne sovražnike. To se lahko zgodi, ko se herbivor prilagodi rastlinskemu toksinom, parazitoid pa ne, ali pa posredno, ko rastlinski toksini zmanjšajo prehranjevanje herbivorov; takšni gostitelji parazitoidov so manjši in manj kakovostni. Po drugi strani pa lahko toksini oslabijo obrambne sposobnosti gostiteljev in tako povečajo njihovo občutljivost, kar je

ugodno tako za naravne sovražnike, kot tudi posredno za rastline. Na njih vpliva tudi rastlinska diverziteteta in gostota rastlin v prostoru. Neposredno pa lahko rastline na naravne sovražnike vplivajo tako, da izločajo semiokemikalije kot posledico napada herbivora, da vplivajo na kakovost gostitelja zaradi prehrabnih lastnosti in odpornosti rastlin in da herbivori prevzamejo rastlinske toksine (Hare, 2002).

## 2 SEMIOKEMIKALIJE

Semiokemikalije delimo na intraspecifične feromone, ki služijo le komunikaciji organizmov znotraj iste vrste in na interspecifične alelokemikalije, ki služijo komunikaciji med osebkami različnih vrst ter tudi med različnimi nivoji prehranjevalne verige (Dicke in Sabelis, 1988, cit po Minks in Harrewijn, 1988).

Feromoni so snovi, ki jih kot kemične signale izloča en osebek, sprejemajo pa jih osebkami iste vrste in se nanje odzivajo na značilen način. Feromoni sprožijo posebne vzorce vedenja ali pa posebne fiziološke oziroma razvojne procese. Pri mnogih vrstah živali omogočajo feromoni pravo kemično govorico. Pri različnih vrstah lahko najdemo iste feromone, vendar je njihovo razmerje v mešanici vonjav vrstno značilno (Gogala, 1983; Price, 1984).

Uveljavljena delitev feromonov, ki jo je podal Shorey (1977), pozneje pa so jo večkrat izpopolnili, zajema spolne feromone, feromone zbiranja (agregacije), alarmne feromone, feromone razpršitve (disperzije) in sledovne feromone. Spolni feromoni so kemične snovi, ki služijo medsebojnemu privabljanju predstavnikov različnih spolov, da bi med njima prišlo do parjenja. Lahko jih oddajajo samci ali samice, kar je odvisno od vrste žuželke, prevladujejo pa feromoni samic. Mnogokrat so različne sestavine feromonov odgovorne za različne vzorce obnašanja pri parjenju (izbira kraja parjenja, načina dvorjenja idr.) in so najbolj preučene pri metuljih. Feromoni zbiranja (agregacije) so kemične snovi, ki vplivajo na zbiranje osebkov v bližini feromona. Feromoni preplaha (alarmni feromoni) so snovi, ki povzročijo, da osebkami neke vrste zbežijo od izvira feromona. So snovi z nizko molekularno maso in so hitro hlapljive, zato se hitro razpršijo, delujejo pa kratek čas. Feromoni razpršitve ali disperzije (epideiktični feromoni) povzročijo pri žuželkah obnašanje, ki ima za posledico razpršitev osebkov in zmanjšanje konkurence med osebkami iste vrste. Takšni feromoni so lahko zelo koristni tedaj, ko je na primer nek vir hrane prenaseljen. Sledovni feromoni so znani zlasti pri socialnih žuželkah (še posebno pri mravljah in termitih) in povzročijo priseljevanje v kolonije, kjer so novi viri hrane.

Zelo velik pomen pri določanju vedenjskega vzorca parazitoidov in plenilcev ima kemična komunikacija med žuželkami, ki pripadajo različnih vrstam ter med žuželkami in rastlinami. Takšna komunikacija poteka z alelokemikalijami. Vsaka informacija pri interakciji med dvema individuuma ima kemično osnovo.

Alelokemikalije delimo na alomone, kairomone, sinomone in apneumone. Alomoni v prejemniku (receptor) vzbudijo odziv, ki je adaptivno ugoden le za dajalca; kairomoni v prejemniku vzbudijo odziv, ki je adaptivno ugoden le za prejemnika, ne pa tudi za dajalca; sinomoni povzročijo odziv prejemnikov, ki je adaptivno ugoden za oba, prejemnika in dajalca (Dicke in Sabelis, 1988, cit. po Minks in Harrewijn, 1988); pri apneumonih pa kemične dražljaje izloča neživa snov in ti so ugodni za prejemnika, ne pa za organizem, ki je na tej snovi (fermentacija sadja, ki gnije, privabi parazitoida vinske mušice) (Price, 1984).

Te kemikalije izvirajo iz gostiteljev samih, v tem primeru so te kemikalije za parazitoida kairomoni; iz rastlin, na kateri se gostitelj hrani, kemikalije so za parazitoida sinomoni in iz nekaterih interakcij med gostiteljem in rastlino, ko izločene kemikalije za parazitoida delujejo kot sinomoni (Hatano in sod., 2008; van Alphen in Jervis, 1996, cit. po Jervis in Kidd, 1996).

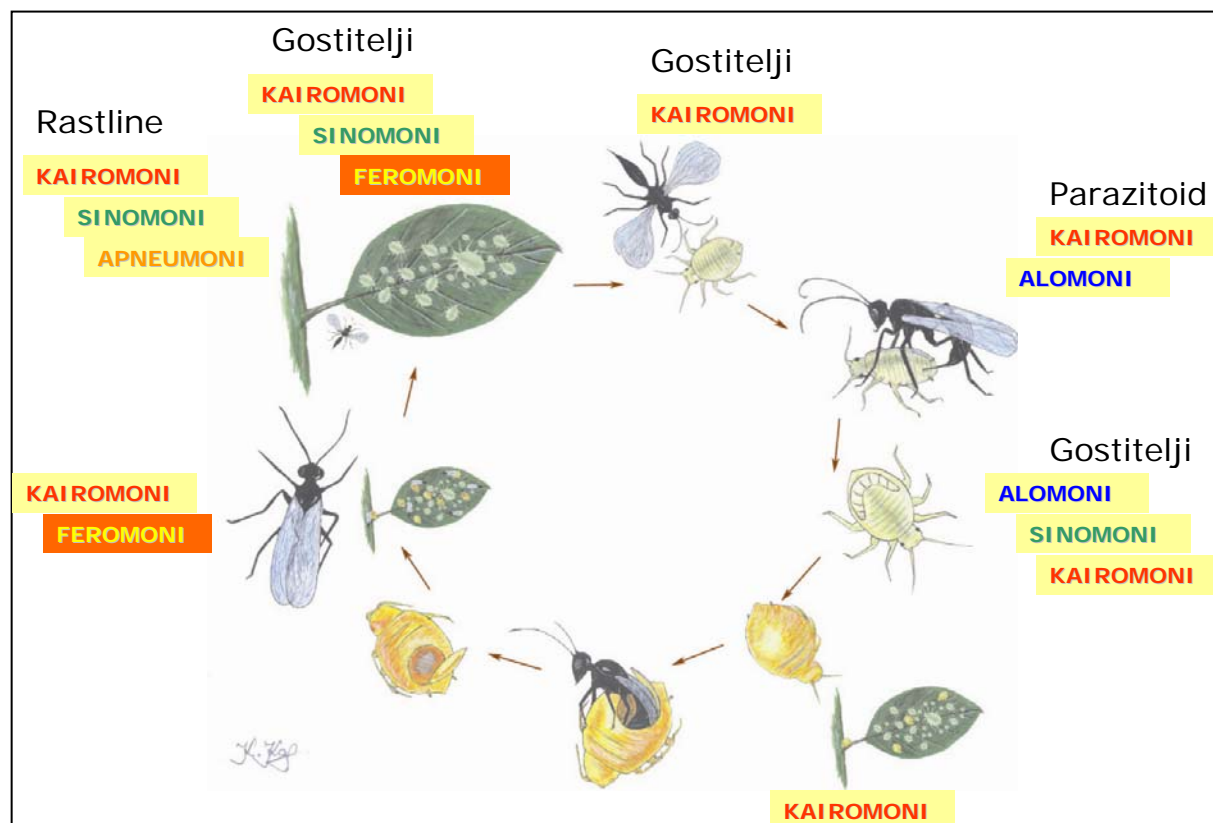
Večina parazitoidov se odziva na vonjalne kairomone ali sinomone za lociranje gostitelja na velike razdalje. Alomone pa lahko izloča samica parazitoida, ki odloži jajčeca v gostitelja, le-tega zaznamuje in tako odvrne drugo samico, da bi odložila njena jajčeca v istega gostitelja (Godfray, 1994). To so lahko tudi obrambne kemikalije (odvrčala, toksini). Kemikalije, ki se izločajo iz rastlinskih tkiv ob napadu herbivorov, lahko pozitivno vplivajo na parazitoide (terpeni, terpenoidi, indoli; acetaldehid, etanol (izločki gliv, ki rastejo na sadju – gnitje sadja): kvas: glive na lesu) (Godfray, 1994).

Škodljivci imajo pomembno vlogo pri privabljanju naravnih sovražnikov, saj sami oddajajo kemične signale, ki na naravne sovražnike delujejo kot

kairomoni. Te kemične informacije pa lahko delujejo kot sinomoni za sekundarne parazitoide, ki delujejo v korist škodljivcev.

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 rastlin. Umetno povzročene poškodbe rastlin ne izzovejo enakega odziva kot pa poškodbe zaradi hranjenja rastlinojedov na rastlinah, ki so prostorsko in časovno urejene (Thompson, 1996).



Slika 1: Razvojni krog parazitoida listnih uši in nekatere pomembne povezave med gostiteljsko rastlino, ušjo in parazitoidom s semiokemikalijami (K. Kos).

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

Hlapljive snovi, izločene iz rastlin ob napadu herbivorov, imajo lahko vlogo sinomonov (slika 1) ali kairomonov. V prvem primeru je izločanje koristno tako za rastlino kot za parazitoide, v drugem primeru pa gre tudi za privabljanje herbivorov. 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 parazitoide posredujejo tudi oceno približnega števila zastopanih gostiteljev v določenem okolju (Thompson, 1996).

Parazitoide, ki iščejo habitat gostitelja, se lahko opirajo na hlapljive signale napadenih in nenapadenih gostiteljskih rastlin. Lo Pinto in sod. (2004) so proučevali vpliv hlapljivih stimulantov na vedenje parazitoidov *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson) in *Aphidius colemani* Viereck ob iskanju gostitelja. Za gostitelja so uporabili bombaževčevo uš (Aphis gossypii Glover) na kumarah. Poskusi so bili izvedeni v laboratoriju v vetrovnem tunelu, kjer so parazitoide »izpostavili«  
 trem virom: a) kompleksu kumar in bombaževčeve uši, b) nenapadenim kumaram, in c) kartonskim "lažnim" kumaram. Ugotovili so, da sta obe vrsti parazitoidov raje leteli proti pravim kakor k

"lažnim" rastlinam, medtem ko med letom na napadene in nenapadene rastline niso ugotovili razlik. To si lahko razlagamo s tem, da parazitoidi iščejo potencialne habitate, kjer bi lahko bili gostitelji in jih privlačijo snovi, ki ne izhajajo neposredno iz gostiteljev. Sposobnost lociranja gostiteljev s strani parazitoidov variira z različnimi gostitelji in gostiteljskimi rastlinami, saj tako izločajo različne mešanice hlapljivih snovi (Lo Pinto in sod., 2004).

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. Snovi, ki vsebujejo te kairomone, vključujejo izločke žlez slinavk ali mandibularnih žlez, medeno roso enakokrilec in izločke kutikule (van Alphen in Jervis, 1996, cit. po Jervis in Kidd, 1996). Kairomoni gostitelja privlačijo parazitoide in tako povečajo možnost odkritja gostitelja. Lociranje gostitelja pa je odziv na nekemične, torej vizualne in čutilne dražljaje.

Vrsta *Aphidius ervi* pri lociranju gostiteljev izrablja alarmne feromone listnih uši. Nekateri jajčni parazitoidi pa izrabljajo spolne feromone odraslih osebkov gostiteljev, saj je jajčece najtesneje povezano z odraslim osebkom, ki ga izleže. Spolni feromoni se adsorbirajo in ostanejo na listnem površju gostiteljskih rastlin in tako posredujejo informacije o pretekli prisotnosti spolno aktivnih odraslih osebkov gostitelja (Godfray, 1994).

Poškodbe na rastlinah, nastale zaradi napada herbivora in izločena medena rosa, so pomembni viri odvračalnih in privabilnih dražljajev za parazitoide. Ravno tako pa so pomembni tudi izločki mandibularnih in labralnih žlez herbivorov (Godfray, 1994). Odziv parazitoidnih vrst na rastlinske snovi variira glede na stopnjo in tip poškodbe rastlin. Celo bližnje sorodne vrste imajo lahko na poškodovane oz. nepoškodovane rastline in glede na vir poškodbe različne odzive (Hare, 2002).

Kemični dražljaji, ki so samici parazitoide služili za iskanje gostitelja, imajo pomembno vlogo tudi pri določanju ustreznosti gostitelja za ovipozicijo. Poleg tega so lahko nehlapljive snovi, ki so prisotne na površju gostitelja, ključni dražljaj, ki pogojuje ovipozicijo. Parazitoidi lahko potencialne gostitelje pregledajo od zunaj in od znotraj; od zunaj, ko sledijo kemičnim dražljajem in ko s tipalkami ter s stopalci pretipajo gostitelja, od znotraj pa, ko leglico zabodejo v gostitelja, vendar še ne izležejo jajčec. Leglica je

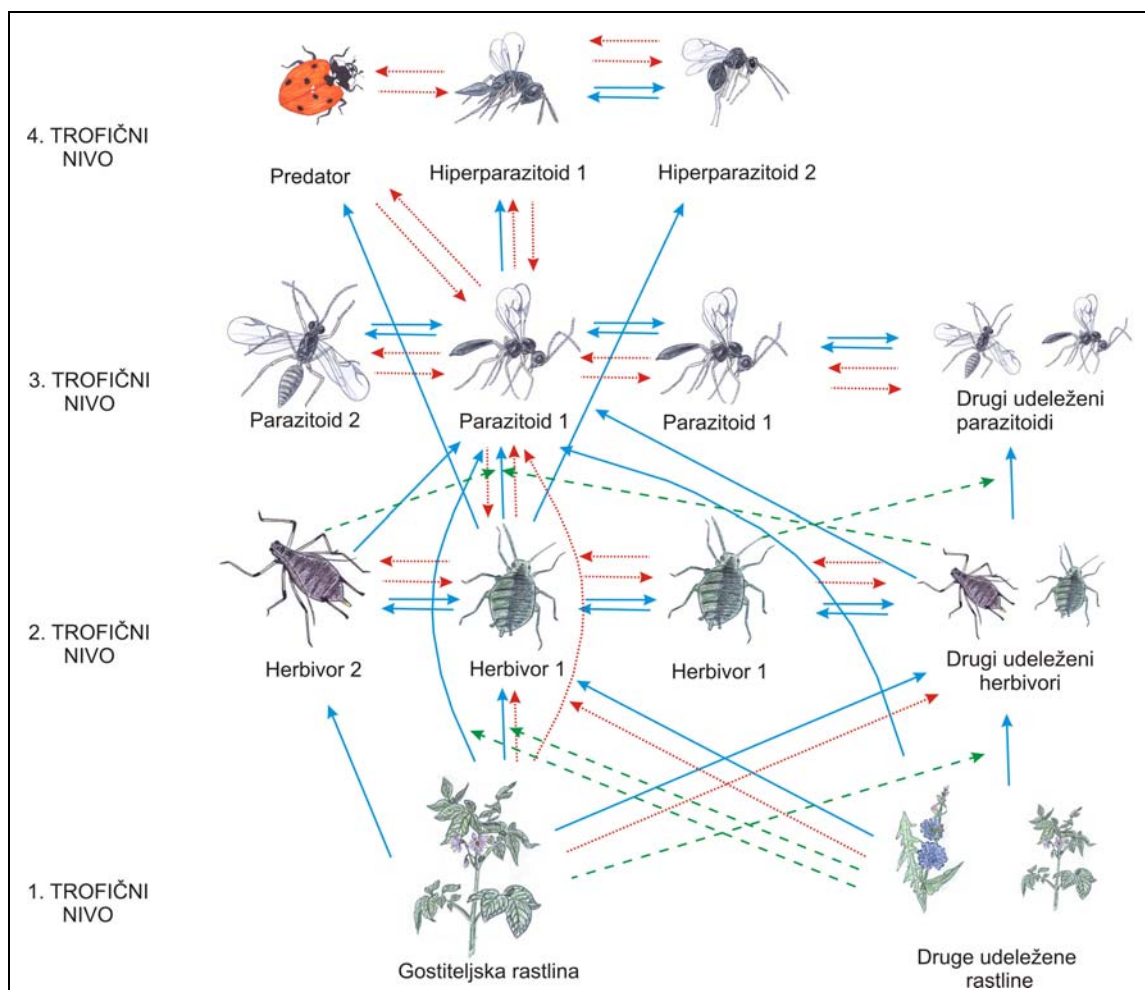
navadno pokrita s čutnicami, ki služijo za ugotavljanje ustreznosti gostitelja (Godfray, 1994).

Prav tako kot lahko gostiteljska rastlina in parazitoid vzpostavi 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. To se zgodi 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).

Samce parazitoidnih osic vrste *Diaeretiella rapae* (McIntosh) privlačijo hlapljive snovi, ki jih izločajo druge samice, hkrati pa te snovi privlačijo tudi hiperparazitoide *Alloxysta brassicae* (Ashmead). Pogosto hiperparazitoide same rastline in listne uši ne privlačijo, svojo pozornost usmerijo le na parazitirane kolonije uši (Godfray, 1994).

Slika 2 prikazuje kemične interakcije med štirimi nivoji prehranjevalne verige. Herbivore privlačijo hlapljive snovi rastlin (modre črte), parazitoidi pa se lahko pozitivno odzovejo na isto spojino. Vendar pa so toksične snovi v herbivoru, pridobljene iz gostiteljskih rastlin, lahko učinkovita obramba pred naravnim sovražnikom (rdeče črte). Toksične snovi so rastlinski sekundarni metaboliti, ki herbivora sicer odvrčajo, vendar pa če ta odpor premaga in se vseeno hrani s to rastlino, parazitoide ta snov še toliko bolj odbija in takšnega herbivora ne bo napadel (Price, 1984).

Hlapljive snovi rastline lahko na herbivora delujejo repelentno, vendar če le-ta premaga odpor in rastlino vseeno poje, lahko ista snov deluje posredno kot repelent za naravnega sovražnika, ki ga zato ne pleni, deluje pa lahko tudi neposredno na tretji trofični nivo (rdeče črte). Tudi znotraj istega trofičnega nivoja delujejo interakcije, ki žuželke med seboj bodisi privlačijo (spolni, agregacijski feromoni) (modre črte) ali pa odvrčajo (alarmni feromoni, alomoni) (rdeče črte). Tudi na hiperparazitoide lahko delujejo sinomoni, ki jih oddajajo herbivori (modre črte). Podobno kot gostiteljske rastline, pa lahko na vse trofične nivoje delujejo tudi druge (asociativne) rastline (zelene črte), ki pa lahko povzročijo tudi vmešavanje drugih dražljajev in tako motijo žuželke pri iskanju njihovih gostiteljev, tako rastlin kot tudi žuželk.



Slika 2: Skupnost štirih trofičnih nivojev vsebuje kemične interakcije s semiokemikalijami. Puščice nakazujejo smer dražljaja proti organizmu, ki se nanj odzove. Modre neprekinjene črte kažejo privlačnost na dražljaje (herbivora privlači rastlina), rdeče pikaste črte pa odpor na dražljaje. Zelene črtkane črte kažejo posredni vpliv (motnje – vmešavanje drugih odzivov) (Slika: K. Kos, po Price, 1984).

### 3 ZAKLJUČKI

Rastline proizvajajo semiokemikalije kot notranjo obrambo pred herbivori, hkrati pa vplivajo tudi na tretji trofični nivo, kar se kaže kot tritrofična interakcija. Rastlina proizvaja tudi hrano za naravne sovražnike, kot nektar in cvetni prah, ter jim s tem pomaga najti tudi herbivora kot plen/gostitelja, ki se hrani na isti rastlini. Posredno rastline skrbijo tudi za kakovost medene rose, kot hrane za naravne sovražnike, ki jo izločajo enakokrilci (Ahmad in sod., 2004). Za gostiteljske rastline je pomembno, da parazitoidi s svojim vedenjskim vzorcem iskanja gostitelja s pomočjo različnih kemičnih dražljajev, izvajajo selekcijski pritisk tudi na rastline, saj sinomoni, ki jih rastline izločijo kot posledice napada herbivorov, privabijo več parazitoidov in drugih naravnih sovražnikov in tako vplivajo na večjo smrtnost herbivorov (Tentelier in Fauvergue, 2007).

Za odrasle samice parazitoidov je ključnega pomena, da so sposobne prepoznati in razbrati fizične in kemične dražljaje, ki jih nudijo njihovi gostitelji in gostiteljske rastline. Specifične kemične snovi iz določenih rastlin lahko nakažejo na prisotnost določenega rastlinojedega gostitelja, če je le-ta specialist na tej vrsti rastlin. Tako parazitoida listnih uši *Diaeretiella rapae*, ki prednostno parazitira listne uši, ki se hranijo na kapusnicah, privabijo izotiocianati kapusnic, ki so tipične kemikalije teh rastlin (Baer in sod., 2004). Za svoje potomstvo morajo najti ustrezne prehranske vire, saj morajo locirati in izbrati ustrezne gostitelje; ličinke pri parazitoidih so namreč večinoma omejeno mobilne in so v tesnem odnosu s svojim gostiteljem. Tako je uspešnost preživetja potomstva vezana na sposobnosti samice, da razloči kemične in fizične dražljaje okolice. Kemični

dražljaji gostiteljev in gostiteljskih rastlin tako vodijo samice do ustreznega okolja z njihovimi gostitelji ter zagotovijo ustreznost gostiteljev, ki pri solitarnih vrstah ne smejo biti predhodno parazitirani (Hilker in McNeil, 2008). Kemični dražljaji tako močno pogojujejo

uspešnost parazitiranja parazitoidnih osic, ki jih uspešno uporabljajo v biotičnem varstvu rastlin pred škodljivimi organizmi že več kot stoletje.

#### 4 LITERATURA

- Ahmad, F., Aslam, M., Razaq M. 2004. Chemical ecology of insects and tritrophic interactions. J. Res. (Sci.), Bahauddin Zakariya Univ., Multan, Pakistan, 15: 181-190
- Baer C.F., Tripp D.W., Bjorksten A., Antolin M.F. 2004. Phylogeography of a parasitoid wasp (*Diaeretiella rapae*): no evidence of host-associated lineages. Mol. Ecol., 13: 1859-1869.
- Budenberg W.J. 1990. Honeydew as a contact kairomone for aphid parasitoids. Entomol. Exp. Appl., 55: 139-148.
- 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. Olf H., Brown V.K., Drent R.H. (ur.) Oxford: Blackwell Science: 639 str.
- Godfray H.C.J. 1994. Parasitoids: behavioural and evolutionary ecology. Princeton, New Jersey, Princeton University Press: 473 str.
- Gogala M. 1983. Feromoni poslanske snovi. Proteus, 45: 273-277
- Hatano E., Kunert G., Michaud J.P., Weisser W.W. 2008. Chemical cues mediating aphid location by natural enemies. Eur. J. Entomol. 105: 797-806.
- Hare, J.D., 2002. Plant genetic variation in tritrophic interactions. V: Multitrophic level interactions. Tscharrntke, T. in Hawkins, B.A. (ur.). Cambridge Univ. press, Cambridge: 282 str.
- Hilker M., McNeil J. 2008. Chemical and behavioral ecology in insect parasitoids: how to behave optimally in a complex odours environment. V: Behavioural ecology of insect parasitoids: from theoretical approaches to field applications. Wajnberg E., Bernstein C., van Alphen J. (ur.). Wiley-Blackwell: 464 str.
- Jervis M.A., Kidd N.A.C. 1996. Insect natural enemies. Practical approaches to their study and evaluation. London, Chapman and Hall: 504 str.
- Kalule T., Wright D.J. 2004. The influence of cultivar and cultivar-aphid odours on the olfactory response of the parasitoid *Aphidius colemani*. J. Appl. Entomol., 128: 120-125.
- Lo Pinto, M., Wajnberg, E., Colazza, S., Curty, C. in Fauvergue, X. 2004. Olfactory response of two aphid parasitoids, *Lysiphlebus testaceipes* and *Aphidius colemani*, to aphid-infested plants from a distance. Entomol. Exp. Appl., 110: 159-164
- Minks A.K. Harrewijn P. 1988. Aphids, their biology, natural enemies and control. World Crop Pests 2B. Amsterdam, Elsevier: 364 str.
- Price, P.W. 1984. Insect ecology. John Wiley & Sons: 607 str.
- Shorey H. 1977. Chemical control of insect behavior: theory and application. New York: John Wiley & Sons: 414 str.
- Tentelier C., Fauvergue X. 2007. Herbivore-induced plant volatiles as cues for habitat assesment by a foraging parasitoid. J. Anim. Ecol., 76: 1-8.
- 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](http://www.colostate.edu/Depts/Entomology/courses/en570/papers_1996/thompson.html) (20.4.2007).