

**Agrovoc descriptors:** aphidoidea; parasitoids; life cycle; natural enemies; biological control; plant protection

**Agris category code:** H20

## Življenjski krog parazitoidov listnih uši

Katarina KOS<sup>1</sup>, Stanislav TRDAN<sup>2</sup>

Delo je prispelo 2. junija 2009; sprejeto 21. avgusta 2009.  
Received June 2, 2009, accepted August 21, 2009.

### IZVLEČEK

V prispevku je opisan življenjski oz. razvojni krog parazitoidov listnih uši, saj so ti naravni sovražniki pomembni dejavniki zmanjševanja številčnosti populacij škodljivih listnih uši v naravnih in kmetijskih ekosistemih. Posebna značilnost listnih uši je 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 želimo zatreti na različne načine. Z biotičnim varstvom rastlin skušamo oblikovati naravno ravnovesje med škodljivci in njihovimi naravnimi sovražniki ter s tem preprečiti močnejšo prerasmnožitvev škodljivcev. Parazitoidi so pri svojem delu zelo učinkoviti, saj v končni stopnji razvoja ličinke svojega gostitelja vedno ubijejo, poleg tega pa so večinoma izraziti polifagi in tako niso specializirani za posamezne vrste gostiteljev.

**Ključne besede:** življenjski krog, parazitoidi listnih uši, naravni sovražniki, biotično varstvo rastlin

### ABSTRACT

#### LIFE CYCLE OF APHID PARASITIDS

The paper introduces the life cycle of aphid parasitoids, because they have an important role in reducing populations of aphids in natural and agricultural ecosystems. Special characteristics of aphids is their reproductive ability. Some species from Aphididae family can have more than 50 generations (sexual and asexual or parthenogenetic) per year and that makes them important pests of cultivated and wild-growing plants. That is why we want to suppress them in any possible way. With biological control we try to establish natural balance between pests and their natural enemies, and so prevent the increase in number of pests. Parasitoids are very effective, because in final stage of larva parasitoid always kills its host. Besides that, parasitoids are polyphagous insects and in most cases are not specialized just for one species.

**Key words:** life cycle, aphid parasitoids, natural enemies, biological control

### 1 UVOD

Paraziti ali zajedavci so entomofagne žuželke. Poseben tip parazitizma, ki se vedno konča s poginost 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 po obliki in barvi spremeni videz škodljivca. 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, 1997).

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). Odrasli osebkii parazitoidov so večinoma aktivni ob toplih, sončnih dnevih, še posebno v poznih jutranjih urah in popoldne. Kažejo torej pozitiven fototaktični odziv (Starý, 1988, cit po Minks in Harrewijn, 1988). Življenjska doba parazitoidov je različna. Jajčece lahko zori od 1 do 2 dni (tudi do 5 dni), stadij ličinke traja od 7 do 15 dni, stadij

<sup>1</sup> Teach. Assist., B. Sc., Jamnikarjeva 101, SI-1111 Ljubljana, e-mail: katarina.kos@bf.uni-lj.si

<sup>2</sup> Assoc. Prof., Ph. D., ibid.

bube pa od 4 do 8 dni (tudi 10). (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, 1988). Kljub biparentalnemu razmnoževanju parazitoidov, se moški

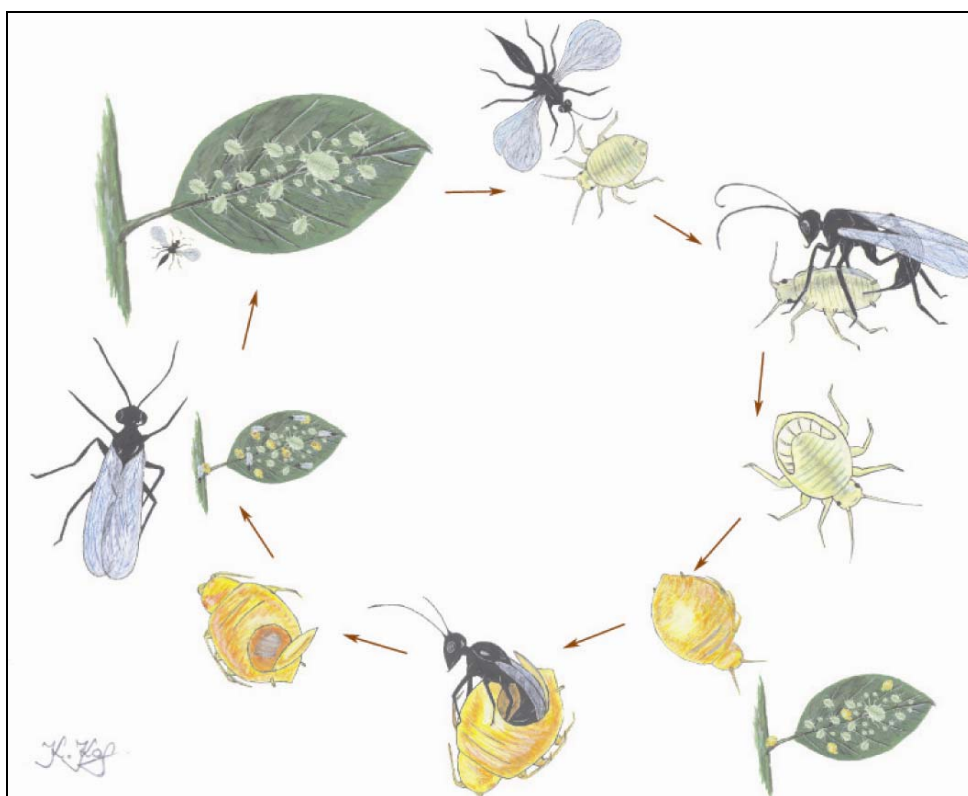
potomci ne razvijejo le iz jajčec neoplojenih samic, ampak tudi iz samic, ki so se parile. Le-te lahko ležejo neoplojena jajčeca še nekaj ur po kopulaciji in tudi še na koncu njihove razmnoževalne linije, ko jim zaloge sperme že poidejo (Cloutier in sod., 1981, cit po Minks in Harrewijn, 1988). Uniparentalne 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 ŽIVLJENJSKI KROG PARAZITOIDOV LISTNIH UŠI IZ PODDRUŽINE APHIDIINAE

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. V svetovnem merilu je znanih več kot 400 vrst iz 60 rodov in podrodov (Starý, 1970). Večino vrst najdemo v zmernem in subtropskem pasu severne poloble.

Pri iskanju ustreznega habitata pri parazitoidih imajo pomembno vlogo rastline, ki so prehranbeni 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 pogosto vodijo parazitoide do gostiteljev 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).



**Slika 1:** Razvojni krog parazitoida listnih uši (K. Kos).

Sinovigene vrste, katerih jajčeca zorijo tudi v obdobju odraslosti, 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 odvračalno, čeprav jim pozneje služi pri iskanju gostitelja (van Alphen in Jervis, 1996, cit. po Jervis in Kidd, 1996).

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 gostiteljih 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 parazitoide 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 pri tem izredno pomembno vlogo (Starý, 1970).

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

Za vzpodbuditev odziva parazitoida z ovipozicijo, ki sledi lociranju gostitelja, morajo biti prisotni specifični dražljaji gostitelja. Za številne parazitoide 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).

Ob stiku samica uš preuči s tipalkami, da ugotovi ali se v gostitelju že nahaja kakšen parazit. Nato zadek potisne pod oprsje in med noge. Zatem leglico (ovipozitor) na zadku zabode v telo gostiteljske uši. Jajčeca 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, 1992).

Večinoma razlikujemo 4 stopnje ličink (larvalne stopnje), 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 (sliki 2 in 3). Mumija uši ima vlogo varovalnih celic, znotraj katerih ličinka parazitoida zaključi njen razvoj do odraslega osebka. Prepupalni in pupalni stadij ter stadij 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 poddružine Aphidiinae je lahko ta odprtina kjerkoli na zadku (*abdomen*) uši, nekatere vrste pa specifično oblikujejo izhodno odprtino le na apikalnem delu zadka. Ravno izleteli parazitoide 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).



**Sliki 2 in 3:** Mumiji listnih uši (slika 2) in prazna mumija ter izleteli parazitoid (slika 3) (K. Kos).

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 jejcevodu je prisotnih 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).

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 parazitirale vrste *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* Baker, 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).

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).

### 3 ZAKLJUČKI

Sposobnost razmnoževanja in preživetja parazitoida je odvisna predvsem od zmožnosti samice, da določi svojega potencialnega gostitelja (Al-Doghairi, 1994). Zelo velik pomen pri določanju vedenjskega vzorca parazitoidov pri iskanju gostitelja in ustreznega življenjskega okolja ima kemična komunikacija med žuželkami ter med žuželkami in rastlinami. Vsaka informacija pri interakciji med dvema individuuma ima kemično osnovo (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.

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, 2003) 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.

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

Poznavanje življenjskega kroga parazitoidov listnih uši je izredno pomembno zaradi uvajanja parazitoidov kot agensov pri biotičnem varstvu rastlin pred škodljivci. Obenem pa moramo poznati tudi njihove gostitelje in gostiteljske rastline, ki so udeležene pri kemični komunikaciji med žuželkami in med žuželkami ter gostiteljskimi rastlinami.

### 4 ZAHVALA

Prispevek je nastal s finančno pomočjo Javne agencije za raziskovalno dejavnost RS, Ministrstva za

kmetijstvo, gozdarstvo in prehrano RS v okviru CRP projekta V4-0524 in programa Hortikultura P4-0013

## .5 VIRI

- Al-Doghairi, M. 1994. The importance of plant allelochemicals in host location behavior of parasitoid insects. [http://www.colostate.edu/Depts/Entomology/courses/en570/papers\\_1994/aldoghairi.html](http://www.colostate.edu/Depts/Entomology/courses/en570/papers_1994/aldoghairi.html)
- Chow A., Mackauer M. 1999. Altered dispersal behaviour in parasitised aphids: parasitoid-mediated or pathology? *Ecol. Entomol.* 24: 276-283.
- Enemigos naturales. 1997. Agroinformación. [http://www.infoagro.com/agricultura\\_ecologica/enemigosnaturales.asp](http://www.infoagro.com/agricultura_ecologica/enemigosnaturales.asp) (4.5.2007).
- Godfray H.C.J. 1994. Parasitoids: Behavioural and Evolutionary Ecology. Princeton, New Jersey, Princeton University Press: 473 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.
- Merritt S.Z. 1996. Within-plant variation in concentrations of amino acids, sugar and sinigrin in phloem sap of black mustard, *Brassica nigra* (L.) Koch (Cruciferae). *J. Chem. Ecol.* 22: 1133-1145.
- Milevoj L. 1992. Parazitoida *Aphidius matricariae* Hal. in *Diaeretiella rapae* M'Intosh (Hym., Aphidiidae) na *Rhopalosiphum padi* L. (Hom., Aphididae) v Sloveniji. *Zb. Bioteh. fak. Univ. Ljubl.* 59: 163-167.
- Milevoj, L. 1997. Biotično varstvo rastlin/biotično zatiranje škodljivih organizmov (splošno), BF-agronomija. [www.fito-info.bf.uni-lj.si/Fito2/](http://www.fito-info.bf.uni-lj.si/Fito2/) (2.5.2007).
- Minks A.K. Harrewijn P. 1988. Aphids, their Biology, Natural Enemies and Control. World Crop Pests 2B. Amsterdam, Elsevier: 364 str.
- Starý P. 1970. Biology of aphid parasitoids (Hymenoptera: Aphidiidae) with respect to integrated control. *Series Entomologica*, 6: 1-643.
- van Lenteren, J.C. 2003. Quality Control and Production of Biological Control Agents: Theory and Testing Procedures. Wallingford, CABI Publishing: 327 pp.
- 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..