

JAN KOT

Instytut Ekologii PAN

Pracownia Entomologii Stosowanej

Warszawa

## Uwagi dotyczące układu pasożyt — żywiciel (drapieżca — ofiara)

### Some models of prey — predator (host — parasite) interactions

Szybki wzrost zainteresowania metodami walki biologicznej w ostatnich latach powoduje potrzebę rewizji lub propozycji uzupełnienia niektórych od dawna już utrwalonych poglądów dotyczących stosunku pasożyt — żywiciel, czy też drapieżca — ofiara. Efektywne wykorzystanie wrogów naturalnych w walce ze szkodnikami roślin, nie będzie miało szans powodzenia, jeżeli nie poznamy zależności panujących pomiędzy pasożytem i jego żywicielem. Elton (1946) podkreśla, że możliwości współżycia różnych zwierząt w tych samych warunkach i wykorzystywania tych samych zasobów środowiska, jest jednym z centralnych, dotychczas jeszcze niezupełnie rozwiązanych problemów dynamiki liczebności.

Również i w Polsce poświęca się wiele uwagi zagadnieniu stosunku pasożyt — żywiciel. Wymienić tu należy prace: Sandnera i Kota (1962) nad wpływem zagęszczenia populacji pasożytów (*Trichogramma* Westw.) na śmiertelność ich żywiciela (*Sitotroga cerealella* Oliv.), Dąbrowskiej-Prot, Łuczak i Tarwida (1966), dotyczące badań nad pajakami jako drapieżcami komarów i innych muchówek w warunkach polowych. Węgorek i Schmidt (1966) omawiają wpływ drapieżcy — *Perillus bioculatus* Fabr. na redukcję larw stonki ziemniaczanej. Niemczyk (1966) w pracy swej porusza zagadnienie dotyczące wpływu drapieżcy — *Psallus ambiguus* (Fall.) na larwy niektórych szkodników sadów. We wszystkich wymienionych pracach autorzy zwracają uwagę na zwiększenie się efektywności drapieżcy lub pasożyta przy większym zagęszczeniu ofiary. Nie jest to przypadek, gdyż jak praktyka wykazuje, wysoki procent spasożytowania, masowe pojawy chorób wśród szkodników roślin występują najczęściej właśnie przy ich wysokim stanie liczebnym. Problematyce stosunków ekologicznych między drapieżcą i ofiarą jest w całości poświęcona praca Łuczakowej i Tarwida (1966). W pracy tej autorzy między innymi podają kierunki badań stosunku drapieżca — ofiara oraz omawiają referaty poświęcone temu zagadnieniu, a wygłoszone na VIII Zjeździe Polskiego Towarzystwa Zoologicznego w Olsztynie.

W artykule tym koncentruję się głównie na omówieniu modelu układu drapieżca — ofiara Lotki (1923, 1925), Volterry (1926), oraz wyników badań Flandersa i Bagleya (1963) opartych na sztucznych ekosystemach. Na przykładzie kruszynka rozpatruję brak pokrycia areałów występowania, a także brak koincydencji cykli rozwojowych pasożyta i żywiciela, gdyż uważam, że najczęstszym przypadkiem niewystarczającej (z punktu widzenia ekonomicznego) skuteczności regulatywnej pasożytów i drapieżców, jest niepokrywanie się wymagań komponentów składowych układu pasożyt — żywiciel (drapieżca — ofiara).

### Uwagi dotyczące modelu Lotki i Volterry

W początkach XX wieku, kiedy znacznie wzmożono prace nad możliwościami wykorzystania pożytecznej entomofauny do walki ze szkodnikami roślin, powstaje cały szereg teorii i modeli, które w sposób często matematyczny próbują wyjaśnić współzależności istniejące pomiędzy pasożytem i żywicielem (drapieżcą i ofiarą) (Marchal 1908, Muir 1914, Thompson 1922, 1939, Lotka 1923, 1925, Volterra 1926, Chapman 1931, Nicholson i Bailey 1935). Niektóre modele powiązań pomiędzy ofiarą i czynnikiem patogennym podane przez wspomnianych autorów posiadają już tylko znaczenie historyczne. Toteż przytaczam tylko te modele (teorie), które nie straciły na aktualności.

Modele systemów pasożyt — żywiciel Marchala (1908) i Muira (1914), które opierały się głównie na algebraicznej i geometrycznej progresji, zawsze prowadziły do wzrostu liczebności pasożyta następującego wraz ze wzrostem ilościowym żywiciela. Żaden z tych modeli nie uwzględniał cykliczności tych procesów. Dopiero Lotka (1923, 1925) był jednym z pierwszych autorów, który podał matematyczny model uwzględniający cykliczność współzależności działania pasożyta i żywiciela. Lotka uważa, że niszczenie żywicieli przez pasożyta jest funkcją nie tylko ilości pasożytów, ale także ilości żywicieli. Na podstawie obliczania i dodawania zachodzących na siebie generacji, doszedł on do wniosku, że każdej wartości ilościowej pasożyta odpowiada określona wartość ilościowa żywiciela.

Podobną koncepcję współdziałania pasożyt — żywiciel wysuwa również Volterra (1926). Opierając się na zmodyfikowanych współczynnikach wzrostu liczebności, doszedł on do wniosku, że współzależne gatunki wykazują cykliczność zmian ilościowych (fig. 1). Lotka (1913) i Volterra (1926) a częściowo nawet i Thompson (1922, 1929) uważają, że biologiczne układy drapieżca — ofiara charakteryzują się specyficznymi periodycznymi wahaniami liczebności dwóch komponentów danego układu. Zdaniem tych autorów w ślad za zmniejszaniem się liczebności ofiar na skutek działalności drapieżców (pasożytów) i w związku z tym wzrostem ilości tych ostatnich, następuje moment charakteryzujący się częściowo wyginięciem drapieżnych czy też pasożytniczych gatunków wskutek braku pokarmu. W rezultacie zmniejszenia się ilości drapieżców, rozpoczyna się nowe zwiększanie się ilościowe populacji ofiary, co znów powoduje wzrost ilościowy populacji drapieżców. Powstają periodyczne wahania liczebności, które można by po pierwsze tłumaczyć tym, że drapieżcy nie będą w stanie zniszczyć całkowicie populacji swojej ofiary na skutek niskiej gęstości występowania i po drugie, głodujące drapieżce

nie wyginą zupełnie, ponieważ przy niskim stanie ich liczebności, liczebność ofiar zaczyna wzrastać, w rezultacie czego zapasy pokarmowe drapieżców stają się wystarczające. Powstaje więc swego rodzaju równowaga chwiejna, która może trwać nieograniczenie długo. Poglądy wyżej przytoczonych autorów nie odzwierciedlają sytuacji występujących w warunkach naturalnych, chociażby dlatego, że zmniejszenie się liczebności głównych żywicieli nie warunkuje w większości przypadków zmniejszenia ilościowego drapieżców (pasożytów), na skutek szeroko rozpowszechnionej polifagiczności. Liczebność populacji pasożytniczych i drapieżnych owadów jest uzależniona nie tylko od gęstości populacji ofiary, jak uważają autorzy koncepcji równowagi chwiejnej, ale także w znacznym stopniu od warunków abiotycznych środowiska. Znane są liczne wypadki, kiedy

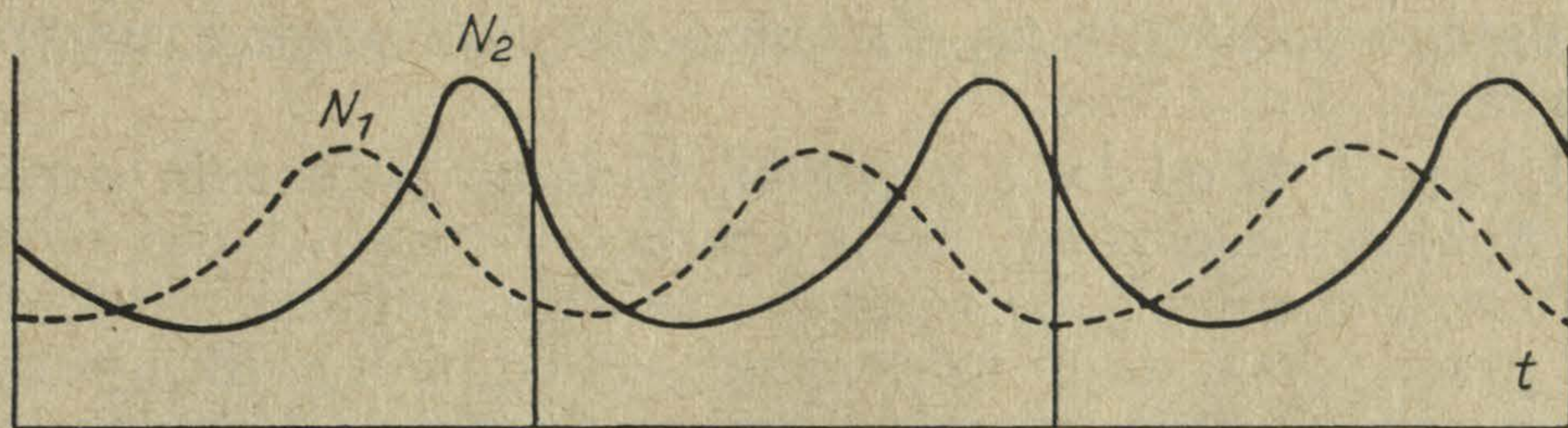


Fig. 1. Zmiany, w czasie, gęstości populacji dwu gatunków, z których jeden jest drapieżcą drugiego (z Volterra, za Chapmanem 1931, str. 421)

Changes in time in the population density of two species, one of which is a predator of the second (from Volterra, after Chapman 1931, p. 421)

zmiany średniej dobowej temperatury w przeciągu nawet krótkich okresów hamują rozwój jednego z komponentów układu drapieżca — ofiara, jednocześnie nie oddziałując prawie zupełnie na drugiego komponenta układu.

Według Mejera (1940) obniżenie temperatury z  $18^{\circ}$  do  $13^{\circ}\text{C}$  przedłuża rozwój śmietki ćwiklanki (*Pegomyia hyosciami* Panz.) do 10 dni, natomiast głównych jej pasożytów — do 34 dni. W związku z tym zahamowanie wzrostu liczebności populacji pasożytów jest tak znaczne, że prawie cała generacja szkodnika może być wolna od ich działania. Podwyższenie temperatury do  $22^{\circ}$ — $25^{\circ}\text{C}$  wywołuje reakcję odwrotną.

Zależności pomiędzy pasożytem i żywicielem jeszcze bardziej się pogłębiają na skutek wytwarzania się odporności u larw żywiciela w stosunku do niektórych pasożytniczych błonkówek, jak np. *Apanteles glomeratus* L. czy też *Limneria geniculata*.

Adam (1966), badając reakcje obronne dwóch gatunków z rodziny pilarzowatych — *Strongylogaster xanthoceros* (Stephens) i *Strongylogaster lineata* (Christ) przeciwko gąsienicznikowi *Mesoleius niger* (Gravenhorst), dochodzi do wniosku, że pasożyt w ciele żywiciela poddawany jest działaniu silnych reakcji obronnych ze strony tego żywiciela. Wprowadzone w ciało larwy jaja pasożyta otaczane są gęstą warstwą komórek krwi, które przez wytwarzanie melaniny przekształcają się w zbitą nieprzenikalną otoczkę, co może przeszkodzić w embrionalnym rozwoju pasożyta. Powstałe na skutek tego zaburzenia w wymianie materii pomiędzy jajem pasożyta i hemolimfą żywiciela, uważane są za główną przy-

czynę śmierci. Efektywność obronnej reakcji żywiciela uzależniona jest od wahań ilości hemocytów a specjalnie fagocytowych typów hemocytów. Dlatego bardzo korzystny dla rozwoju pasożyta jest okres wylinki, a najsilniejsze obronne reakcje organizmu żywiciela występują w momencie najwyższej ilości hemocytów.

Znany jest również wpływ rośliny żywicielskiej na nasilenie występowania pasożytów, czy też stopnia spasożytowania jaj, komplikując tym samym zależności występujące w układzie pasożyt — żywiciel. Parsons i Ullyetta w 1936 r. (cytowane według Mejera 1941) na podstawie 4-letnich doświadczeń z *Trichogramma lutea* Gir. stosowanego przeciwko *Heliothis obsoleta* na bawełnie i kukurydzy, dochodzą do wniosku, że niższy procent spasożytowania jaj sówek na bawełnie jest uwarunkowany gęstym owłosieniem liści. Jaja sówki złożone w miejscach silnie owłosionych nie są dostępne dla kruszynka. Natomiast na kukurydzy liście są gładkie i dlatego porażenie jaj *Heliothis obsoleta* przez kruszynka na tej roślinie dochodzi do 82,3%.

Franklin i Holdway (1966), badając porażenia przez *Lydella grisescens* Fobinear-Desvoedy larw omacnicy prosowianki (*Ostrinia nubilalis* Hubner), dochodzą do wniosku, że atrakcyjność żywiciela dla pasożyta jest przede wszystkim uzależniona od odmiany kukurydzy. Dopiero na drugim miejscu autorzy stawiają wpływ żywiciela. Trzyletnie doświadczenia wykazały, że mieszaniec kukurydzy A322 x A334 bardziej przyciąga pasożyty, niż mieszaniec W22 x A73, przy podobnym zagęszczeniu żywiciela. I tak np. w roku 1955 larwy omacnicy rozwijające się na plantacjach kukurydzy A322 x A334 spasożytowane były w 36,5%, natomiast w tych samych warunkach na mieszańcu W22 x A73 spasożytowanie wynosiło 8,2%. W 1957 r. spasożytowanie larw na roślinach atrakcyjnych dla pasożyta wynosiło 11,8%, natomiast na roślinach nieatrakcyjnych — 0,7%. Szkoda tylko, że autorzy nie podają głębszych przyczyn tego zjawiska — czy znacznie niższa skuteczność spasożytowania mieszańca W22 x A23 uzależniona jest od odstraszającego zapachu tych roślin, czy przez stworzenie odpowiedniego niesprzyjającego mikroklimatu.

Model współzależności pomiędzy pasożytem i żywicielem Lotki i Volterry był w swoim czasie krytykowany również przez Nicholsona i Bailey'a (1935). W warunkach naturalnych zwierzęta nie tylko istnieją i konkurują ze sobą, ale muszą pobierać pokarm, zasiedlać odpowiednie nisze ekologiczne a także rozmnażać się. Posiadają one również zdolność reprodukcji i szybkiego wzrostu liczebności w sprzyjających warunkach. Ze swej strony chciałbym dodać, że modele oparte na matematycznych obliczeniach nie uwzględniają (a nawet nie są w stanie uwzględnić) specyficzności poszczególnych grup ekologicznych pasożytów czy też drapieżców.

Nicholson (1933) i Nicholson i Bailey (1935), opierając się na współczynnikach matematycznych obliczonych na podstawie doświadczeń, doszli do wniosku, że stałość układu pasożyt — żywiciel jest uzależniona tylko od możliwości reprodukcyjnych żywiciela i terenu penetracji pasożyta. Dodatkowo wyjaśniają oni inne sytuacje, w których pasożyt składa więcej niż jedno jajo w ciało żywiciela, w których więcej niż jeden żywiciel jest niszczone przez każdego pasożyta, w których odpowiednia część potomstwa populacji pasożyta jest niszczone przez warunki zewnętrzne, takie jak mrozy, deszcze, susza, oraz w których istnieje pełna zbieżność pomiędzy cyklami rozwojowymi pasożyta i żywiciela.

## Wyniki badań Flandersa i Badgleya oparte na sztucznych ekosystemach

Interesujące wyniki otrzymali Flanders i Badgley (1963), badając sztuczne ekosystemy w ciągu siedmiu lat. Odpowiednio do tych celów dobrane zwierzęta rozmnażały się z powodzeniem w laboratorium i w warunkach naturalnych. W skład ekosystemu weszły: żywiciel — mklik mączny *Anagasta kühniella* (Zell.), drapieżny roztocz, *Blattisocius tarsalis* (Berlaese) i pasożytnicza błonkówka, *Exidechthis canescens* (Grav.) (fig. 2). Populacje tych trzech gatunków umieszczono razem, zapewniając im możliwość ciągłego rozmnażania się i samoregulacji. Mklik mączny rozwijał się na ziarnie i mące, błonkówka pasożytnicza porażała larwy mklik, drapieżny roztocz wysysał jaja mklik.

Na podstawie wyników badań 17 ekosystemów „*Anagasta*” prowadzonych w laboratorium (a także z obserwacji terenowych) autorzy

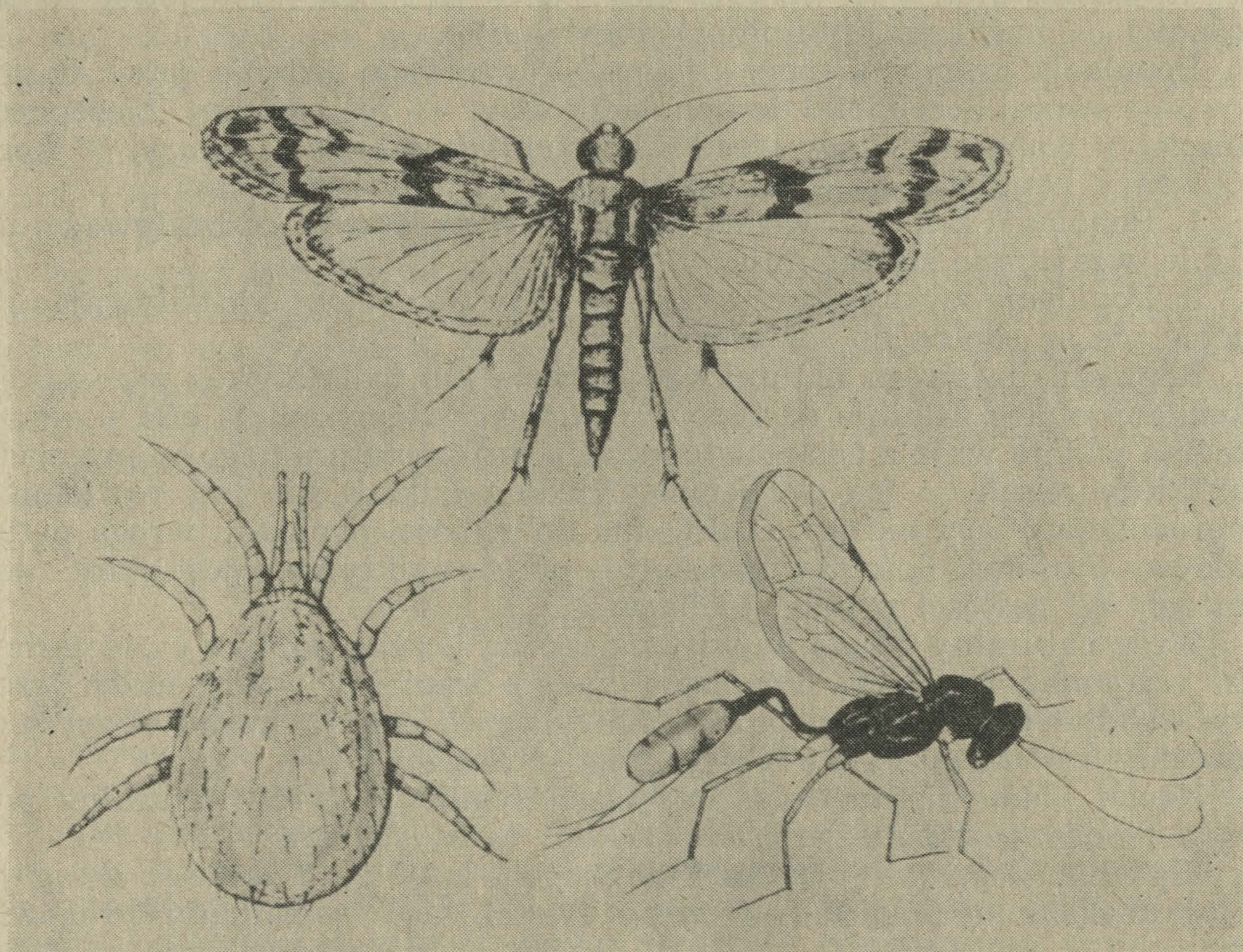


Fig. 2. Sztuczny ekosystem: Żywiciel — mklik mączny (*Anagasta kühniella* Zell.), drapieżca — roztocz (*Blattisocius tarsalis* Berlaese) i pasożyt — błonkówka — *Exidechthis canescens* Grav.)

Artificial ecosystem: host — *Anagasta kühniella* Zell.), predator — *Blattisocius tarsalis* Berlaese and parasite — *Exidechthis canescens* Grav.)

dochodzą do wniosku, że w każdym systemie naturalnym lub sztucznym, występują dwie zasadnicze siły biotyczne działające przy ilościowej regulacji populacji: śmiertelność w obrębie danej populacji zwierząt uzależniona od jej gęstości, struktury itp. oraz śmiertelność na skutek dział-

ności wrogów naturalnych. Działanie tej ostatniej siły zapobiega działalności poprzednich. Wiele ekosystemów zawierających przynajmniej jednego fitofaga jest wystarczająco dobrze regulowane przez wrogów naturalnych w zależności od zsynchronizowania ich cyklów rozwojowych i zasobów pokarmowych penetrowanych przez ofiarę terenów. Populacje tych zwierząt rozmnażają się nieprzerwanie i charakteryzują się zazwyczaj nakładającymi się na siebie generacjami posiadającymi własne schronienia, które zapobiegają wyniszczeniu ich przez wrogów naturalnych.

Wróg naturalny, wpływając regulująco na ofiarę, jest tym czynnikiem w populacji, który warunkuje jak największą jednolitość w nasileniu występowania wszystkich organizmów wchodzących w skład danego ekosystemu. Przerwy w pojawie fitofaga w stadium dostępnym dla drapieżcy może powodować okresowe naruszenie współzależnych, regulujących działań ze strony dwóch lub większej ilości gatunków drapieżnych, w okolicznościach kiedy każdy oddzielnie nie mógłby być czynnikiem regulującym. Okresowe wahania ilości fitofaga mogą występować w zależności od nasilenia naturalnej śmiertelności.

Populacja drapieżcy może osiągnąć równowagę jedynie przez dostosowanie swojej liczebności do populacji ofiary — roślinożercy. Liczebność drapieżcy waha się wtedy wraz z liczebnością populacji ofiary. W konsekwencji populacje zwierząt wykazują dwa typy równowagi:

1. Populacje zwierząt wchodzące w dany ekosystem oddziaływając na siebie, wzajemnie się regulują.
2. Populacje zwierząt wchodzące w dany ekosystem oddziaływając na siebie nie są zdolne do samoregulacji.

Reprodukcja wroga naturalnego wzrasta lub maleje wraz z gęstością populacji ofiary zależnie od typów równowagi. Reprodukcja ofiary wzrasta lub maleje wraz z gęstością populacji wroga naturalnego w przypadku, kiedy regulacja jest wzajemna. Kiedy regulacja nie jest wzajemna, reprodukcja ofiary nie jest adekwatna do gęstości populacji wroga naturalnego. Stosunek ilościowy pasożyt — ofiara praktycznie jest stały, niezależnie od gęstości populacji ofiary.

Wróg naturalny osiąga największą roczną liczebność, kiedy nie zachodzi wzajemna regulacja. Populacja imago drapieżcy wtedy może przewyższać liczebnie imago populacji ofiary, jeżeli okres rozwoju ofiary jest znacznie krótszy od cyklu rozwojowego drapieżcy.

Nawet kiedy nie zachodzi wzajemna regulacja, wróg naturalny posiada tendencje zapobiegania epizoocjom bakteryjnym.

Wahania ilościowe populacji dorosłych larw *A. kühniella* osiągają swoje maksimum amplitudy i częstotliwości, kiedy występują wrogowie naturalni, a regulacja nie zachodzi. Wówczas znaczne wahanie zachodzi w związku z morderczą walką nowo wylęgłych larw *A. kühniella*.

Niezdolność wroga naturalnego (którego liczebność wzrasta lub maleje w zależności od gęstości ofiary) do regulacji populacji jego ofiary jest strukturalnie, przestrzennie lub chemicznie efektem działania ochronnego ofiary.

Regulacja przy pomocy pasożytów zapobiega działaniu czynników zależnych od zagęszczenia, takich jak kanibalizm i drapieżnictwo.

Wzajemna regulacja gęstości populacji *A. kühniella* i regulacja wroga naturalnego zapewnia maksymalną ilość pokarmu dla żywiciela, pozwalając w ten sposób na rozwój maksymalnej ilości pokoleń *A. kühniella* na danej ilości pokarmu.

## Niepokrywanie się wymagań komponentów składowych układu pasożyt — żywiciel na przykładzie kruszynka

Biorąc pod uwagę różnorodność powiązań układu pasożyt — żywiciel, powszechnie spotykanym zjawiskiem nie zawsze wystarczającej (z punktu widzenia ekonomicznego) skuteczności regulacyjnej pasożyta lub drapieżcy jest niepokrywanie się wymagań komponentów składowych tego typu układów.

Na to zwracają szczególną uwagę Nicholson (1933), Flanders i Badgley (1963), a następnie Trapicyn, Šapiro i Ščepetilnikova (1965). Niekpokrywanie się wymagań drapieżcy i ofiary, czy też pasożyta i jego żywiciela, może być rozpatrywane: przestrzennie (arealy), czasowo (brak koincydencji cykli, ilość cykli w ciągu roku), biochemicznie (atrakcyjność żywiciela), pokarmowo (brak zabezpieczenia pokarmowego dla imago pasożyta — w wypadku monokultur niedostateczna ilość roślin nektarodajnych). Wymienione czynniki często wzajemnie się nakładają, co stwarza pewne trudności w ich rozgraniczeniu. W celu zobrazowania tych trudności, omówię kilka przykładów dotyczących *Trichogramma* sp.

Nasilenie występowania gatunków z rodzaju *Trichogramma*, zasiedlających różnorodne biotypy (podobnie jak i większości pasożytów) charakteryzuje się mozaikowością. Przyczyn nierównomierności występowania kruszynka jest bardzo wiele. Często powodem mozaikowości występowania pasożytów jest po prostu zróżnicowanie warunków mikroklimatycznych panujących w danym terenie. Występowanie kruszynka nie zawsze odpowiada liczebności występowania nawet bardzo atrakcyjnych żywicieli. Dla przykładu rozpatrzę zróżnicowanie przestrzenne i czasowe w występowaniu kruszynka oraz jego żywicieli.

### Zróżnicowanie przestrzenne występowania pasożyta i żywiciela

Stark (1946) podaje sugestywny przykład wpływu warunków hodowli kruszynka na jego zasiedlanie w terenie. Kruszynek hodowany w stałych warunkach termicznych prawie nie poraża na polu jaj sówki zbożówki (*Parastichis secalis* L.) znajdujących się na otwartych terenach, tzn. na wystających suchych korzeniach roślin, na których właśnie ten szkodnik składa duże ilości jaj. Wyjaśnia to zjawisko fakt, że przy hodowli kruszynka w warunkach optymalnych temperatur i optymalnej wilgotności następują procesy adaptacyjne, w wyniku których otrzymujemy populacje o małej plastyczności w stosunku do działających czynników. W wypadku wprowadzenia w teren tak hodowanych pasożytów następuje koncentracja ich w warunkach zbliżonych do poprzednio działających. A więc w danym przypadku, w miejscach o wysokiej wilgotności względnej (ponad 65%), otrzymujemy mozaikowość porażenia jaj sówek, w zależności od mikroklimatycznych warunków panujących w terenie. W danym przypadku więc samo zwiększenie ilości introdukowanych pasożytów nie przyczyni się w znacznym stopniu do zwiększenia ich efektywności.

Przykładem przestrzennego zróżnicowania penetracji może być rów-

niez porażenie jaj owadów przez trzy gatunki z rodzaju *Trichogramma* w koronach drzew (Kot 1962a, 1964). Jak wynika z danych przedstawionych w tych pracach, ilość opanowanych złożeń i porażonych jaj w złożeń przez *T. evanescens* Westw. była największa w dolnej części korony drzewa. Na 46 złożeń jaj porażonych przez ten gatunek we wszystkich częściach korony drzewa, 21 złożeń znajdowało się w dolnej części korony. Procent zaś porażonych jaj w złożeń w dolnej części korony w stosunku do wszystkich porażonych jaj wynosił 77,3%, mimo, że kruszynek był wprowadzany tylko w środkowych partiach korony, co zwiększało przecież możliwość porażenia jaj w złożeń, umieszczonych na tej wysokości.

Rozmieszczenie opanowanych złożeń i porażonych jaj w złożeń przez *T. cacoeciae* March. było bardziej równomierne, z przewagą w środkowej i górnej części korony drzewa. Natomiast największa ilość opanowanych złożeń i porażonych jaj w złożeń przez *T. embryophagum* Htg. znajdowała się w górnej i środkowej partii korony drzewa. W dolnej części korony znaleziono tylko 0,7% spasożytowanych jaj w stosunku do ogólnej ilości porażonych w całej koronie drzewa jaj (fig. 3).

Można to wyjaśnić częściowo tym, że *T. cacoeciae* wyhodowany z jaj zwójkówki jest gatunkiem stosunkowo najbardziej hygrofilnym, związanym z żywicielami występującymi głównie na drzewach, o słabiej za-

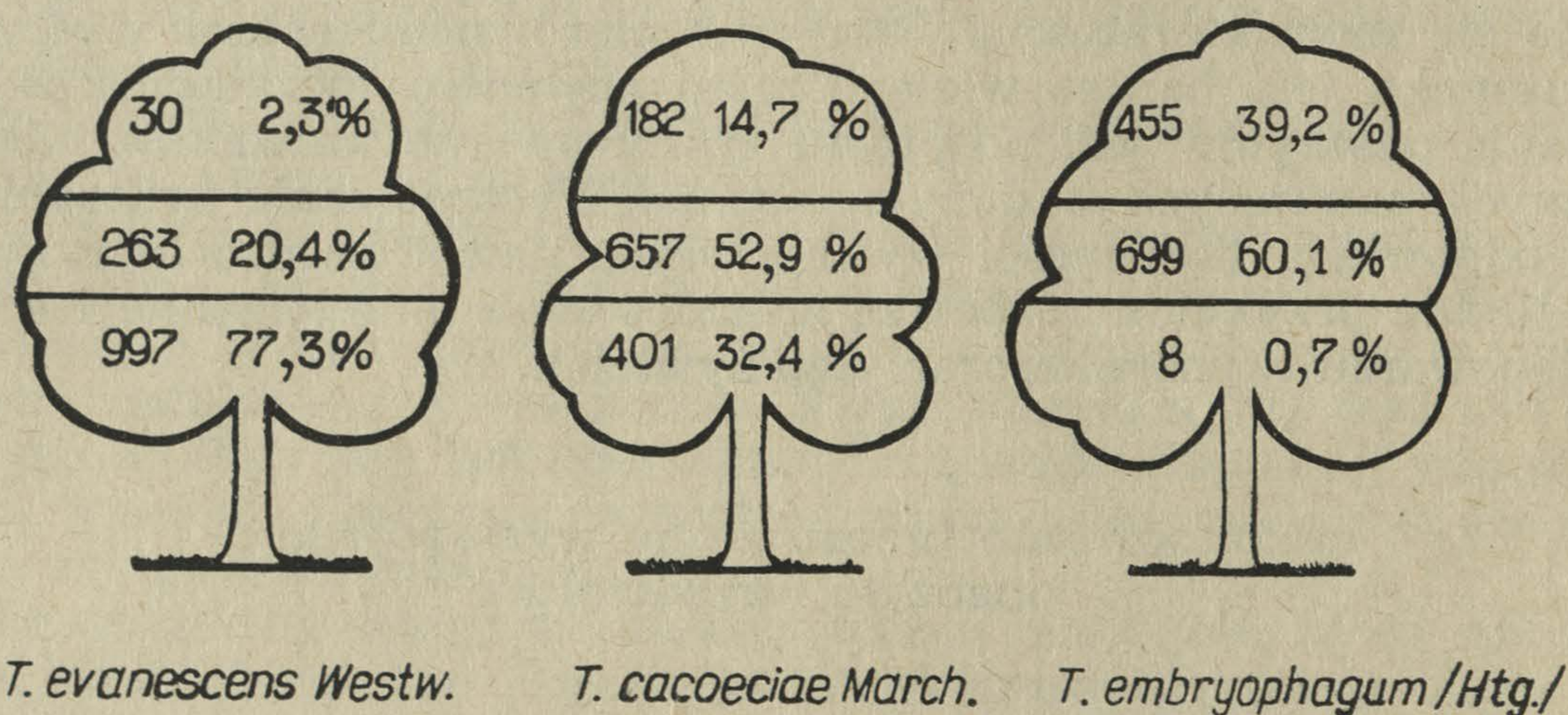


Fig. 3. Procent porażenia trzema gatunkami kruszynka jaj owadów w koronach drzew

Percentage of infestation by three species of *Trichogramma* of insect eggs in tree-crowns

znaczającym się fototropizmie niż *T. embryophagum* wyhodowany z jaj *Malacosoma neustria* L. i charakteryzujący się znacznie niższym zapotrzebowaniem na wilgoć. Natomiast *T. evanescens*, jako gatunek typowo polny, w zasadzie nie dochodzi do górnych partii korony.

Podobne wyniki otrzymał Stein (1961) badając rozmieszczenie porażonych jaj owocówki jabłkóweczki (*Carpocapsa pomonella* L.) w koronach drzew owocowych.

Biorąc to pod uwagę, dochodzimy do wniosku, że jaja gatunków żywicieli kruszynka, występujące równomiernie (niektóre zwójkówki) w koronach drzew, nie będą podobnie porażone w przypadku zastosowania gatunków *T. evanescens* lub *T. embryophagum*. Nie zachodzi tu pokrywanie się wymagań żywiciela i pasożyta.



Mejer (1940) zwraca uwagę na małą skuteczność kruszynka stosowanego przeciwko owocówce jabłkóweczce w miejscach charakteryzujących się niską wilgotnością względną powietrza, niezależnie od gęstości występowania żywiciela.

Natomiast owocówka jabłkóweczka nie jest wrażliwa na niską wilgotność względną powietrza, przede wszystkim w stadium larwy, która rozwijając się w owocu, izoluje się częściowo od otoczenia.

#### Brak koincydencji cykli rozwojowych żywiciela i pasożyta

Przykładem braku pokrywania się cykli rozwojowych żywiciela i pasożyta może być kruszynek (*T. cacoeciae*) oraz owocówka jabłkóweczka w sadach. Naturalne populacje kruszynka w sadach porażają jaja zwójkówek, a głównie owocówkę jabłkóweczkę. Wylot pierwszej diapauzującej, zimującej generacji kruszynka następuje zwykle w końcu kwietnia lub w pierwszej dekadzie maja (K o t 1962b, 1964). Natomiast lot i składanie jaj pierwszej generacji owocówki jabłkóweczki przypada dopiero na początek czerwca. Występuje tu wyraźny brak koincydencji pomiędzy wylotem kruszynka a składaniem jaj przez głównego żywiciela kruszynka w sadach — owocówkę jabłkóweczkę. Dopiero wylot drugiego pokolenia kruszynka przypada na okres składania jaj owocówki jabłkóweczki, w związku z czym w czasie lotu pierwszej generacji kruszynka niezbędna jest obecność żywicieli zastępczych.

Podobną sytuację można zaobserwować również w ogrodach, gdzie w sierpniu i wrześniu obserwuje się na niektórych plantacjach kapusty ponad 90% porażenia jaj bielinków kruszynkiem (*T. evanescens*). Jednak tak wysoki procent efektywności kruszynka daje się zauważyć w ogrodach, gdzie w poprzednich okresach licznie występowały fitofagi — żywiciele zastępcze (jak np. sówki), gdyż na okres sierpnia przypada lot V i VI generacji kruszynka, porażającego jaja bielinków (K o t, P l e w k a 1968).

Brak pokrywania się cyklu rozwojowego kruszynka (*T. embryophagum*) w 1961 r. i jego żywiciela osnui gwiazdzistej (*Acantholyda nemoralis* Thoms.) podaje K a d ł u b o w s k i (1965). Imagines kruszynka, dzięki wytworzeniu mechanizmów przystosowawczych do swego żywiciela, w większości przypadków pojawiają się w czasie rójki i składania jaj przez osnuję. W ciągu czterech lat trwania doświadczenia jedynie w jednym roku wylot kruszynka nie tylko przypadł w trzy dni po całkowitym zakończeniu rójki osnui, ale także rozwój embrionalny pozostających w koronach jaj osnui był już stosunkowo daleko posunięty. W związku z tym spasożytkowanie jaj osnui w tym roku wynosiło 15,5%. Natomiast w roku 1964 w związku z pełną koincydencją czasu wylotu kruszynka ze składaniem jaj przez osnuję gwiazdzistą oraz dzięki sprzyjającym warunkom termicznym, spasożytkowanie jaj przez kruszynka wynosiło 89,3% (K a d ł u b o w s k i 1965).

Podane przykłady niepokrywania się wymagań kruszynka i jego żywicieli ze względu na izolację przestrzenną lub czasową, nie wyczerpują istniejących w przyrodzie możliwości. Potwierdzają one jednak wnioski F l a n d e r s a i B a d g l e y a (1963), którzy na podstawie 17 ekosystemów „Anagasta” dochodzą, między innymi, do wniosku, że niezdolność

wroga naturalnego do regulacji populacji jego ofiary jest wynikiem niepokrywania się wymagań komponentów składowych układu pasożyt — żywiciel.

## Piśmiennictwo

- Adam, H. 1966 — Die hämocytaeren Abwehrreaktionen des Blutes von *Strongylogaster xanthoceros* (Stephens) und *Strongylogaster lineata* (Christ) gegen die endoparasitische *Ichneumonidae Mesoleius niger* (Gravenhost) — Beitr. Ent. 15, 7/8: 785—980.
- Dąbrowska - Prot, E., Łuczak, J., and Tarwid, K. 1968 — Experimental studies on the reduction of abundance of mosquitoes by spiders. III. Indices of prey reduction and some controlling factors — Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II. 14: 777—782.
- Elton, C. 1946 — Competition and the structure of ecological communities — J. Anim. Ecol. 15: 54—68.
- Flanders, S. E. and Badgley, M. E. 1963 — Prey — predator interactions in self-balanced laboratory populations — Hilgardia, 35: 145—183.
- Franklin, R. T. and Holdway, F. G. 1966 — A relationship of the plant to parasitism of European corn borer by the tachinid parasite *Lydella griscens* — J. econ. Ent. 59: 440—441.
- Chapman, R. N. 1931 — Animal ecology, with a special reference to insects — New York, 464 pp.
- Kadłubowski, W. 1965 — Studia nad oofagami osnu gwieździstej (*Acantholyda nemoralis* Thoms., Hym. Pamphilidae) — Pr. Kom. Nauk roln. i leśn. Pozn. TPN, 9: 3—56.
- Kot, J. 1962a — Doświadczenia nad wykorzystaniem gatunków z rodzaju *Trichogramma* w walce z owocówką jabłkówką (*Carpocapsa pomonella*) — Zesz. probl. Post. Nauk roln. 35: 157—162.
- Kot, J. 1962b — Kruszynek — pasożyt owadów szkodliwych — Warszawa, 52 pp.
- Kot, J. 1964 — Experiments in the biology and ecology of species of the genus *Trichogramma* Westw. and their use in plant protection — Ekol. Pol. A, 243—303.
- Kot, J. i Plewka, T. 1968 — Spasożytnictwo jaj bielinka kapustnika — *Pieris brassicae* L. i bielinka rzepnika — *Pieris rapae* L. (Lep., Pieridae) przez kruszyńka zmiennego — *Trichogramma evanescens* Westw. w warunkach naturalnych — Pol. Pismo ent. 38 (3): 619—625.
- Lotka, A. J. 1923 — Contribution to the mathematical theory of capture I. Conditions for capture — Proc. nat. Acad. Sci. 18: 172.
- Lotka, A. J. 1925 — Elements of physical biology — Baltimore, 460 pp.
- Łuczak, J. i Tarwid, K. 1966 — Problematyka stosunków ekologicznych między drapieżcą i ofiarą — Ekol. Pol. B, 12: 319—324.
- Marchal, P. 1908 — The utilization of auxiliary entomophagous insect in struggle against insect injurious to agriculture — Ann. Inst. Natl. Agron. English translation 1908 in: Pop. Sci. Mon. 72: 352—372, 406—419.
- Mejer, N. F. 1940 — Teoretičeskoje obosnowanie biologičeskogo metoda borby z vrednymi nasiekomyimi — Vest. Zašč. Rast. 1—2: 143—152.
- Mejer, N. F. 1941 — *Trichogramma* (Ekologia i rezultaty primenija v borbie z vrednymi nasiekomyimi) — Moskva — Leningrad, 174 pp.
- Muir, F. 1914 — Presidential address — Proc. Hawaiian ent. Soc. 3: 28—42.
- Nicholson, A. J. 1933 — The balance of animal population — J. Anim. Ecol. Suppl. to Vol. 2, 1: 123—178.

- Nicholson, A. J. and Bailey, V. A. 1935 — The balance of animal population — Proc. zool. Soc. London, 1: 551—598.
- Niemczyk, E. 1966 — *Psallus ambiguus* (Fall.) (Miridea, Heteoptera) jako drapieżca szkodników sadów — Ekol. Pol. B, 12: 157—160.
- Sandner, H. i Kot, J. 1962 — Z badań nad wpływem gęstości populacji niektórych gatunków z rodzaju *Trichogramma* Westw. na kształtowanie się stosunków pasożyt — żywiciel — Zesz. probl. Post. Nauk roln. 35: 143—150.
- Stark, V. N. 1946 — Principy zanižennoj effektivnosti pri rabote z trichogrammoj — Dokl. VASHNIL, 5—6.
- Stein, W. 1961 — Die Verteilung des Eiparasiten *Trichogramma embryophagum cacoeciae* (Htg) in den Baumkronen nach seiner Massenfreillausung zur Bekämpfung des Apfelwicklers — Z. Pfl.krankh. 68: 502—508.
- Thompson, W. R. 1922 — Biologie — Theorie de l'action des parasites entomophages. Les formules — C. R. Acad. Sci. (Paris), 174: 1201—1204.
- Thompson, W. R. 1939 — Biological control and the theories of the interactions of populations — Parasitology, 31: 299—388.
- Trapicyn, V. A., Šapiro, V. A., Ščepetelnikova, V. A. 1965 — Parazity i chiščniki vreditelej selsko-chozjajstvennych kultur — Leningrad, 151 pp.
- Węgorzek, W., Schmidt, A. 1966 — Zagadnienia populacyjne w układzie *Perillus bioculatus* Fabr. (Pentatomidae) — *Leptinotarsa decemlineata* Say (Chrysomelidae) — Ekol. Pol. B., 12: 147—151.
- Volterra, V. 1926 — Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in speci animali conviventi — Mem. acad. Lincei, 2: 31—113.

## Summary

The article contains a discussion of some models of the prey — predator (host — parasite) system:

1. The model of Lotka (1923, 1925) and Volterra (1926). Both these authors show for the first time, on the basis of modified population increase coefficients, that quantitative changes in interdependent species are cyclic in character. The developing prey — predator (host — parasite) systems create a mobile balance which may last for an indefinite period. Although the model of mobile balance of two interdependent species does not, in the majority of cases, reflect situations actually existing in nature, it indicates the direction in which further studies should proceed. The author draws attention, inter alia, to the fact that reduction in the numbers of the main host does not always cause reduction in the numbers of the predator (parasite). This phenomenon is connected with the fact that entomophages are very commonly polyphagous. Examples are discussed of the dependence of both parasitic and predatory insect population numbers not only on the population density of the prey, but also on abiotic habitat conditions, on the immunity of the host larvae to certain parasites and on the host plants of phytophages. A short summary is given of the criticism made by Nicholson and Bailey (1935) of Lotka and Volterra's model.

2. Results of studies by Flanders and Badgley (1963) based on artificial ecosystems. The results obtained from 17 „Anagasta” ecosystems kept for six years led the authors to the conclusion that animal populations exhibit two types of "balance": a) Animal populations included in the given ecosystem reciprocally regulate themselves by affecting the other, b) animal populations included in the given ecosystem, and affecting each other, are incapable of self-regulation. The inability of the natural enemy to regulate the population of its prey is structurally, spatially or chemically the defensive effect of the prey.

3. Using species of the genus *Trichogramma* Westw. as examples the author discusses the failure of the requirements of parasite and host to coincide, which as shown in practical work greatly reduces the effectiveness of the host's reduction.

Lack of coincidence between the parasite's and host's requirements (or prey's predator's and requirements) can be considered from the following aspects: spatial (living areas), time (lack coincidence in development cycles, number of cycles during the year), biochemical (attractiveness of the host) and food (lack of sufficient food supply for the parasite imago — in the case of monocultures, insufficient number of nectariferous plants).