



Konukçu Bitki Kalitesinin Parazitoit Ekolojisi Üzerine Etkisi

Hilal Tunca^{1*}

¹Ankara Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Bitki Koruma Bölümü, 06610/Ankara.

*Sorumlu yazar: htunca@ankara.edu.tr

Geliş Tarihi: 20.07.2015

Kabul Tarihi: 18.09.2015

Öz

Parazitoitler, buldukları çevrede gerek tür içi ve gerek türler arasında karmaşık ilişkiler içerisindeyler. Konukçu herbivor ve konukçu bitkilerle olan ilişkileri parazitoit ekolojisinde önemli bir yer tutmaktadır. Konukçu bitkilerin parazitoitler üzerinde doğrudan ve dolaylı etkileri sözkonusudur. Bu etkiler, bitkilerin sahip olduğu kimyasal ve morfolojik özelliklere göre değişebilmektedir. Bir bitkinin kimyasal ve morfolojik özellikleri onun kalitesini de belirlemektedir. Bitki kalitesi ise konukçu herbivorun, parazitoit için uygunluğu üzerinde son derece önemli bir role sahiptir. Bu yazıda konukçu bitki kalitesinin parazitoitler üzerindeki etkilerine değinilmiştir.

Anahtar Kelimeler: Konukçu bitki, Parazitoit, Ekoloji.

Abstract

Effect of Host Plant Quality on Parasitoid Ecology

Parasitoids have a complex relationships with interspecific and intraspecific species within their environment. Their relationships with host herbivor and host plants have an important place in parasitoid ecology. The host plants have direct and indirect effects on the survival of parasitoids. These effects may vary according to the chemical and morphological properties of the host plant. Chemical and morphological characteristics of a plant determine its quality. Plant quality having a tremendous role for the suitability of host herbivor for parasitoid. In this article, the effects of host plant quality on the performance and behavioural activities of parasitoids have been described.

Keywords: Host plant, Parasitoid, Ecology.

Giriş

Doğada, parazitoitler ile konukçu bitkilerin mutualist bir yaşam içerisinde olduğu söylenebilir. Parazitoitlerin, bitkiler üzerinde beslenen zararlı herbivora saldırması, bitkiler için dolaylı bir savunma mekanizması gibi düşünülmektedir (Price ve ark., 1980). Tabii bu ilişkide zararlı böceğin beslenmesi sırasında bitkiler tarafından salgılanan uçucu kimyasal bileşiklerin rolü de büyüktür. Bu durum, bitkiler ve parazitoitler arasında uyumlu bir ilişkinin varlığına dair yaklaşımı desteklemektedir. (Vinson ve ark., 1987; Dicke ve ark., 1990; Stowe ve ark., 1995; Sabelis ve ark., 2001). Ancak bitkiler kendilerini herbivorlardan bu yolla korurken bitkilerin, parazitoitlerin etkinliğini düşürebilecek çok çeşitli kimyasal bileşikler ürettikleri de bildirilmiştir (Campbell ve Duffey, 1979; Barbosa ve ark., 1982; Turlings ve Benrey, 1998; Sime, 2002; Singer ve Stireman, 2003). Doğal olarak parazitoitler zaman zaman kendi mutualistlerinden zarar da görebilmektedir. Parazitoitlerin konukçularını bulmada ipucu olarak kullandıkları konukçu bitkilerdeki uçucu kimyasallar üzerinde yürütülen araştırmaların sayısı oldukça fazla olduğu için (Price ve ark., 1980; Vet ve Dicke, 1992; Van Loon ve ark., 2000; Hunter, 2002; Dicke ve Baldwin, 2010; Erb ve ark., 2010; Poelman ve ark., 2012) bu yazıda bitki–parazitoit etkileşiminin diğer yönleri ele alınmıştır.

Doğada; bitkiler arasındaki kalitatif değişimler, bazen parazitlenmeyi etkileyebilmektedir. Lill ve ark. (2002) tarafından yapılan bir çalışmada, Kanada'daki orman alanlarında yapılan sörveyler, Lepidopterlerdeki parazitlenme oranlarının kuvvetli bir biçimde konukçu bitkiye bağlı olduğunu ortaya koymuştur. Araştırmacılar hatta bazı larvaların parazitlenme oranlarının, beslendikleri bitki türüne göre de değiştiğini bildirmişlerdir. Konukçu bitkiye bağımlılık, sadece konukçu larvalar için geçerli değildir. Bazı parazitoit türlerinde de konukçu bitkiye özelleşme söz konusudur.

Her ne kadar, bu tür özellikler; parazitoitlerin, herbivorların konukçu bitki kullanımının evriminde etkili olduğunu düşündürse de, aynı zamanda, bitki kalitesindeki değişikliğin parazitoitin tercihini ve etkinliğini belirleyen temel etmenlerden biri olduğu hipoteziyle de uyum sağlamaktadır (Hunter, 2003). Lill ve ark. (2002)'nin doğa koşullarında elde ettiği veriler, bitki kalitesindeki çeşitliliğin parazitoitlerin popülasyon ekolojisi üzerinde etkili olduğunu ortaya koyan önemli bir çalışmadır. Yapılan bir başka çalışmada, lepidopter larvalarında genellikle bodur selvilerde, siyah



selvilere göre parazitlenmenin daha yüksek olduğu bildirilmiştir (Barbosa ve ark., 2001). Bu iki çalışma, ortaya konulan yaklaşımları deneysel olarak ifade etmesi açısından son derece önemlidir. Bu durum doğada farklı konukçu bitki–herbivor böcek–parazitoit ilişkileri üzerinde yapılacak olan diğer çalışmalarla da ortaya konulmalı bu üçlü ilişkinin olumlu ve olumsuz yönleri belirlenmelidir.

Konukçu bitkinin morfolojik yapısı ve parazitoit üzerindeki etkisi

Bitki kalitesindeki çeşitlilik nedeniyle oluşan bitki–parazitoit ilişkilerinde çok farklı mekanizmaların bulunduğu bildirilmiştir. Bu mekanizmalar hem bitki türleri içinde hem de bitki türleri arasında değişiklik göstermekte ve parazitoitlerin tercih ve etkinliğini belirlemektedir. Bu mekanizmalar bitkilerden yayılan kimyasal sinyallere doğru yönelmeyi ya da uzaklaşmayı içerdiği gibi, bitki morfolojisinin parazitoitin parazitlenme davranışı üzerindeki etkisini, herbivor yoğunluğunun, büyüklüğünün ve konukçu herbivor dokularının besin ve kimyasal yönden kalitesine bağlı etkileri de içermektedir. Çünkü parazitoit için bir besin kaynağı olan konukçu herbivorun kalitesi parazitoitin de biyolojik ve davranışsal özelliklerini olumlu ya da olumsuz etkilemektedir.

Parazitoitlerin konukçularını bulması ve yumurta bırakması üzerine etkili çok sayıda faktör vardır. Parazitoitler öncelikle konukçu bitkiden gelen kimyasal ve morfolojik ipuçlarını konukçu herbivoru bulmakta kullanırlar (McCall ve ark., 1993; De Moraes ve ark., 1998; Powell ve ark., 1998; De Moraes ve Mescher, 2004). Parazitoitlerin davranışları herbivor yoğunluğuna göre de değişebilmektedir (Hassell, 2000; Hochberg ve Ives, 2000). Ayrıca parazitoitlerin kendi konukçularına yumurta bırakma davranışının, konukçu bitki morfolojisindeki değişimden etkilendiği de açık bir biçimde ortaya konmuştur. Örneğin, araştırmacılar *Soligado altissima* L. (Asteraceae)'nin gövdesi üzerindeki gallere büyüklüğünün çevresel ve genetik çeşitliliğe bağlı olarak değiştiğini bildirmişlerdir. Bu durumun gallere neden olan *Eurosta solidaginis* Fitch (Diptera:m Tephritidae)'nin parazitoiti *Eurytoma gigantea* Walsh (Hymenoptera: Eurytomidae)'nin parazitlenme özelliğini etkilediği de bildirilmiştir (Abrahamson ve Weis, 1997; Sumerford ve ark., 2000). Söğüt üzerindeki gallere neden olan konukçunun parazitlenmesinin, bitkinin sağlığına bağlı olarak azaldığı, eğer söğüdün sürgünlerinde büyük gallere üretilmişse bu durumun parazitoitin parazitlenme yeteneğini sınırlayan bir faktör olduğu bildirilmiştir (Hunter ve Price, 1998).

Başka bir çalışmada *Borrichia frutescens* L. (Asteraceae) bitkisi üzerinde *Pissonotus quadripustulatus* Van Duzee (Homoptera: Delphacidae) yumurtalarında parazitlenme oranının arttığı, çünkü bitki gövdelerinin parazitoitlerin ovipozitörleriyle yumurta bırakması için daha yumuşak olduğu ifade edilmiştir (Moon ve ark., 2000). Araştırmacılar, bitkilerdeki yüksek tuz oranının, parazitlenme oranını düşürdüğü, çünkü bitki gövdesinin daha sert bir hal aldığı bildirmişlerdir (Moon ve Stiling, 2000). Benzer şekilde *Helicoverpa armigera* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae) ve *H. punctigera* Wllgr. (Lepidoptera: Noctuidae)'nin larva parazitoiti olan *Microplitis demolitor* Wilkinson (Hymenoptera: Braconidae)'un farklı konukçu bitkilerdeki parazitlenme oranları arasında da farklılık olduğu bildirilmiştir. Araştırmacılar nohut üzerindeki parazitlenme oranının %0 olduğunu bu karşın sorgum, ayçiçeği, mısır, pamuk ve soyada parazitlenme oranlarının %22,4 ile %75,4 arasında değiştiğini bildirmişlerdir (Murray ve Rynne, 1994). Yapılan bir diğer çalışmada, Divina ve ark., (2005), yumurta parazitoiti *Ceratogramma etiennei* Delvare (Hymenoptera: Trichogrammatidae)'nin konukçu bitkinin morfolojisine (yaprak kalınlığı, tüylülük) bağlı olarak parazitlenme oranının değiştiğini bildirmişlerdir.

Benzer olarak Carillo ve ark. (2008,) konukçu bitkinin yapraklarında bulunan kıl, diken ve pulların yoğunluğunun parazitoit *Haekeliana sperata* Pinto (Hymenoptera: Trichogrammatidae)'nin konukçuyu arama davranışını etkilediğini ve bu yapıların yüksek yoğunlukta olması durumunda parazitlenme oranında azalma olduğu ifade edilmiştir. Konukçu bitkinin tüylü yapıya sahip olmasının parazitlenme oranını azalttığı Elsey ve Chaplin (1978) tarafından tütün, Obrycki ve ark. (1983) tarafından patates, Treacy ve ark. (1986) tarafından pamuk üzerinde test edilip belirlenmiştir.

Eğer parazitoit konukçu herbivora yumurta bırakmak için sürekli aynı konukçu bitkiyi seçiyorsa, herbivor için diğer konukçu bitkiler (parazitoitin olmaması düşünüldüğünde) 'serbest bölge' olarak tanımlanmıştır (Lill ve ark., 2002; Singer ve Stireman, 2005). Her ne kadar bitkisel kimyasalların, herbivor yoğunluğunun ve bitki morfolojisinin parazitoit ekolojisi üzerindeki etkileri belirgin olsa da, bitki kalitesine bağlı değişimlerin oluşturduğu etkiler yeterince tanımlanmamıştır.



Bitki kalitesinin herbivor büyüklüğü ve parazitoit üzerindeki etkisi

Konukçu bitki kalitesi (karbon–nitrojen içeriği ve savunma metabolitlerinin yapısı–miktarı gibi) parazitoit için herbivor böceğin kalitesini etkileyen temel faktördür. Fox ve ark. (1990), bitkideki nitrojen içeriğinin *Plutella xylostella* Linnaeus (Lepidoptera: Plutellidae)'nin parazitoiti *Diadegma insulare* Cresson (Hymenoptera: Ichneumonidae)'nin tarafından parazitlenmesini etkilediğini bildirmişlerdir. Konukçu bitki kalitesinin, herbivorun büyüklüğünü ve gelişmesini etkilediği de bilinmektedir (Price, 1997; Speight ve ark., 1999; Schowalter, 2000; Avmack ve Leather 2002). Herbivorun büyüklüğü ya da yaşını; parazitoitin tercihi ve performansı ile ilişkilendiren çok sayıda çalışma bulunurken, bitki kalitesinin herbivorun özelliklerinde değişiklik yaratabileceği konusunda yapılan çalışmalar oldukça sınırlıdır. Bu çalışmalarda da sadece herbivor büyüklüğündeki değişimler veri olarak alınmıştır. Ancak herbivor büyüklüğündeki değişim, bitki kalitesinin herbivorlar üzerindeki etkisinin sonuçlarından yalnızca bir tanesidir. Araştırmacılar parazitoitlerin, dişileri meydana getirecek yumurtalarını büyük konukçulara, küçük konukçulara oranla daha fazla bıraktıklarını bildirmişlerdir (Pandey ve Singh, 1999; West ve ark., 2001; King, 2002). Ayrıca, büyük konukçularda gelişen parazitoitlerin aynı zamanda daha fazla yumurta kapasitesine ve daha uzun ömre sahip olduğu da bildirilmiştir (Bernal ve ark., 1998; Bernal ve ark., 1999).

Parazitoit büyüklüğünün konukçuların büyüklüğüyle ilişkilendirilmesi çok yaygın olmasa da (Bernal ve ark., 1998; Hemerik ve Harvey 1999; Chau ve Mackauer, 2001), konukçu böceklerin büyüme özellikleri, parazitoit için uygun bir kalite indeksi oluşturulmasını sağlar (Harvey ve ark., 1994). Koinobiont endoparazitoitlerde parazitlenme sonrasında büyümeye devam eden konukçunun ağırlığında büyük bir değişim söz konusudur ve bu değer parazitoit için son derece önemlidir (Harvey, 2000).

Ancak, parazitlenme sonrası larval konukçu gelişimi üzerinde bitki kalitesinin etkisi tam olarak bilinmemektedir. Harvey ve ark. (1995) yaptıkları bir çalışmada, farklı besinlerde yetiştirilen *Plodia interpunctella* Hübner (Lepidoptera: Pyralidae) üzerinde kültüre alınan *Venturia canescens* Grav. (Hymenoptera: Ichneumonidae)'in etkinliğini denemişlerdir. Eğer konukçu düşük kalitede bir diyetle yetiştirilmişse, parazitoitin gelişme süresinin uzadığı ve parazitoitte erken ölümlere neden olduğu bildirilmiştir. Ayrıca konukçu larvanın besinsizlikten ölmesi hem parazitoitlerin hayatta kalma oranında hem de ergin büyüklüğünde azalmaya neden olur. Aynı araştırmacılar birçok koinobiont parazitoit için, parazitlenme sonrası konukçular tarafından tüketilen bitkilerin kalitesinin parazitoit etkinliği üzerinde önemli bir etkide bulunduğu fikrinde ortak kanaata varmışlardır. Benzer bir sonuç Campadelli ve Barlotti (1986) tarafından parazitoit *Pseudogonia rufifron* Wied. (Diptera: Tachinidae) için elde edilmiştir. Konukçu *Galleria mellonella* Linnaeus (Lepidoptera: Pyralidae)'nin besinin, parazitoitin biyolojik özelliklerini etkileyebildiğini bildirilmişlerdir.

Konukçu bitki kalitesinin, parazitlenme öncesi ve sonrasında parazitoitin etkinliği üzerindeki etkisinin araştırılması son derece önemlidir (Gunasena ve ark., 1989, Mallampalli ve ark., 1996). Bir herbivorun büyüklüğünü tayin eden birincil unsurun konukçu bitki kalitesi olduğu bilinirken, bitki kalitesiyle parazitoit etkinliği arasındaki ilişkinin yapılacak olan çalışmalarla daha ayrıntılı bir şekilde ortaya konması gerekmektedir. Özellikle besin değeri düşük olan bitkiler parazitoit sayısında ve büyüklüğünde, yumurta veriminde ve ömründe azalmaya, cinsiyetler oranının ise erkekler lehine doğru artmasına neden olabilmektedir (Steinberg ve ark., 1993; Hunter, 2003).

Bitki kalitesinin herbivor büyüme oranı ve parazitoit üzerindeki etkisi

Herbivorlar seçtikleri konukçu bitkiye bağlı olarak kimyasal ve fiziksel savunma reaksiyonlarıyla karşı karşıyadırlar. Bitkilerde bulunan zehirli ikincil metabolitler ve düşük besin kalitesi herbivorun büyüme–gelişme ve parazitoitlere karşı savunma reaksiyonlarını etkileyecektir (Rosenthal ve Berenbaum, 1991; Coley ve ark., 2006). Özellikle Lepidoptera takımına bağlı herbivorlarda hızlı büyüme vücut büyüklüklerindeki artışla birlikte yüksek doğurganlık da sağlayacaktır (Haukioja ve Neuvonen 1985; Ohmart ve ark., 1985, Avmack ve Leather, 2002). Yavaş büyüme–yüksek ölüm hipotezine (Clancy ve Price, 1987) göre, düşük besin değerine sahip bitki dokusu, konukçu böceklerin büyüme oranlarını düşürerek, onların doğal düşmanlara maruz kalabilecekleri zaman dilimini arttırabilmektedir.

Herbivorlar için yavaş büyümenin görüldüğü her konukçu bitki–herbivor böcek ilişkisinin parazitlenmeye ilişkilendirilemediği durumlarda bulunmaktadır (Clancy ve Price, 1987). Bu konuyu destekleyen çalışmalarda bulunmaktadır. Örneğin, *Cotesia glomerata* L. (Hymenoptera: Braconidae),



ile konukçusu *Pieris rapae* L. (Lepidoptera: Pieridae)'nin parazitlenme ilişkisinde (Benrey ve Denno, 1997) aynı bitki türünde beslenen *P. rapae*'nin büyüme oranlarındaki farklılık, larvaların parazitlenme oranlarındaki değişim ile ilişkilendirilmiştir. *P. rapae* larvalarının çok iyi geliştiği bitkilerde parazitizm oranının da yüksek olduğu bildirilmiştir. Araştırmacılar bitki türlerinin parazitoit davranışları üzerinde önemli bir etkisi olduğunu, ayrıca parazitlenme oranı ile herbivorun gelişme oranı arasında da mutlak bir ilişki olduğunu bildirmişlerdir (Benrey ve Denno, 1997). Aynı araştırmacılar bitkilerdeki besin kalitesinin herbivorların gelişme oranını farklılaştırdığını ve bu durumun da parazitizm oranını etkilediğini ifade etmişlerdir. Bu durum yavaş büyüme–yüksek ölüm hipotezini destekler niteliktedir. Ancak bitki türünden dolayı gelişmenin yavaşladığı her bitki–herbivor ilişkisi parazitlenme riski ile karşı karşıya olmayabilir. Örneğin Lill ve Marquis (2001) yapmış oldukları çalışmada, meşe ağacı üzerinde beslenen farklı familyalara ait herbivorların gelişme sürelerinin farklı oluşuyla parazitizm arasında bir ilişki bulamamışlardır. Araştırmacılar düşük besin değerine sahip meşe yapraklarının, larvaların yaşam süresini azalttığını, fakat gelişme süresinde çok büyük bir farklılık olmadığını bildirmişlerdir. Aynı araştırmacılar düşük besin değerine sahip meşe yapraklarının (yüksek fenolik bileşikler ve tanin) herbivora karşı doğrudan bir savunma mekanizması olduğunu, parazitoit ve predatörler aracılığıyla gerçekleşen dolaylı savunma mekanizmasına gerek olmadığını ifade etmişlerdir.

Bu bilgiler ışığında yavaş gelişme–yüksek ölüm hipotezi iki yönlü olarak destek bulmaktadır. Konukçu böceğin kalitesi parazitoiti önemli derecede etkilemektedir. Yavaş gelişme gösteren bir herbivorun parazitlenme olasılığının fazla olduğu ancak parazitoitin yumurtasını bıraktığı herbivorun besin kalitesinin ise düşük olduğu bildirilmiştir (Harvey ve ark., 1995; Harvey, 2000).

Bitki kalitesinin herbivor kalitesi ve parazitoit üzerindeki etkisi

Yüksek bitki kalitesinin, konukçu herbivorun kalitesini, bununda parazitoitin kalitesini arttırdığı bildirilmiştir (Hunter ve Price, 1992; Teder ve Tammaru, 2002). Teder ve Tammaru (2002), yapmış oldukları çalışmada iki noctuidin *Nonagia tiphae* Thunberg ve *Archanara sparganii* Esper besin kalitesi yüksek olan *Typha latifolia* L. (Typhaceae) ile beslendiklerinde pupa ağırlıklarının arttığını belirlemişlerdir. Bu çalışmada herbivorların pupa ağırlıklarıyla parazitoitlerin ergin büyüklüğü arasında pozitif bir korelasyon olduğu da belirlenmiştir. Yapılan diğer bir çalışmada da konukçu herbivorun besinin kalitesinin, parazitoitin performansı üzerine etkide bulunduğunu ortaya koymuştur. *Callosobruchus maculatus* Fabr. (Coleoptera: Bruchidae)'un gelişimi, beslendiği baklagillere göre değişim gösterebilmektedir. Buna bağlı olarak *C. maculatus*'un yumurta parazitoiti *Uscana lariophaga* Steffan (Hymenoptera: Trichogrammatidae)'nin etkinliği konukçusuyla paralel bir biçimde değişim göstermektedir (Van Huis ve De Rooy, 1998).

Bir bitki, bir herbivor için; besleyicilik açısından uygun ya da doğal düşmanlarından kaynaklanan riskleri düşürdüğü için “yüksek kaliteli” olarak değerlendirilebilir (Rossiter, 1987; Denno ve ark., 1990). Birçok bitki türünde bulunan çok çeşitli kimyasal bileşikler nedeniyle, bitki kimyası, herbivor gelişimi ve parazitoit etkinliği arasında karmaşık etkileşimler bulunabilir (Turling ve Benrey, 1998).

Herbivorların kendilerini parazitoitlere karşı savunmasında bitkinin kimyasal özelliklerinin etkisi, bitkisel kimyasalların herbivor canlılığı üzerindeki etkisi ile parazitoitlerin kendi konukçularındaki toksik dokulardan etkilenme düzeyi arasındaki bir tür dengeyi yansıtmaktadır (Bowers, 1993; Godfray, 1994; Weller ve ark., 1999). “Uygun olmayan konukçu” hipotezine (Gauld ve ark., 1992; Gauld ve Gaston, 1994) göre, bitkisel kimyasallar, tropik bölgelerde yaşayan parazitoit çeşitliliğindeki azalmanın gerekçesi olarak gösterilebilmektedir. Diğer böcek takımlarının aksine, hymenopter parazitoitlerde rakımın düşmesiyle tür çeşitliliğinde bir azalma görülmektedir. Yapılan araştırmalara göre, tropik odunsu bitkilerin içerdiği toksik sekonder bileşiklerin, genel olarak ılıman iklimli bölgelerdeki odunsu bitkilere göre daha fazla olduğu bildirilmiştir (Gauld ve ark., 1992). Konukçu herbivorun hemolimfinde, konukçu bitkideki toksik sekonder kimyasalları biriktirmesinin, parazitoit gelişimini ve yaşamını olumsuz etkilediği yapılan diğer çalışmalarla da ortaya konmuştur (Barbosa ve ark., 1982; Duffey ve Bloem, 1986; Duffey ve ark., 1986; Barbosa, 1988; Van Emden, 1995). Kester ve Barbosa (1991), *Manduca sexta* Linnaeus (Lepidoptera: Sphingidae) larvalarının nikotini hemeolimflerinde biriktirmelerinin parazitoit *Cotesia congregata* Say (Hymenoptera: Braconidae)'nin gelişimini olumsuz etkilediğini ifade etmişlerdir. Sime ve Brower (1998), Papilionidea üstfamilyası içerisinde yapmış oldukları çalışmada; *Trogus* cinsine ait parazitoitlerin



sadece üç ana Papilioninae tribü'sinden ikisini parazitlediğini, Troidini tribü'sünü ise parazitlenmediğini ortaya koymuşlardır. Sime (2002), Kuzey Amerika'da, parazitoit *Trogus pennator* Fabricius (Hymenoptera: Ichneumonidae)'un *Battus philenor* Linnaeus (Lepidoptera: Papilionidae)'u parazitleyemediğini bildirmiştir. Çünkü larvalar kendi konukçu bitkilerinden artistolik asitleri ayırıp kendi vücutlarında depolamaktadırlar. Ancak *B. philenor* kutikulası etanol ile muamale edildiğinde parazitoit *T. pennator*'un, konukçu *B. philenor*'a yaklaştığı ve araştırma davranışı içerisine girdiği belirlenmiştir. Ancak parazitoit, bu konukçuyu parazitlemeye zorlandığında yumurta bıraktığı fakat parazitoitlerin gelişmesini tamamlayıp çıkış yapamadığı belirlenmiştir. Sime (2002)'ye göre, bazı konukçularda parazitoitlere karşı hem içsel (konukçu dokusu) hem de dışsal (kutikula) savunma mekanizmaları olduğu ifade edilmiştir.

Gentry ve Dyer (2002) yaptıkları bir çalışmada, Kosta Rika'daki yağmur ormanlarında 30 ayrı familyadan 266 larva türü toplanmış ve savunmaya yatkın fenotipik özellikleri, doğal düşmanları tarafından saldırıya uğrama ihtimali ile ilişkilendirilmiştir. Larvalardaki toksisite, 15 türe ait karıncalarla yürütülen biyoassay çalışmalarında ortaya konmuştur. Çalışmaya göre, larvaların metanol ekstraktları karıncalar üzerinde denenmiş; ekstraktların uzaklaştırıcı, nötr yada çekici özellikler taşıyabildiği belirlenmiştir. Ekstaktı uzaklaştırıcı özellik taşıyan larvalar diğer ikisine göre daha fazla parazitlenmeye maruz kalmışlardır. Ancak, savunma için ağız salgılarını kullanan larvalarda, ekstaktı uzaklaştırıcı özellik taşıyan larvalara göre, parazitlenme oranı daha düşük bulunmuştur. Bu çalışma, uygun olmayan konukçu dokularının parazitoitlere karşı etkili savunma mekanizması oluşturmadığını fakat larvanın ağız salgısıyla kombine edildiğinde parazitlenme oranının düştüğünü göstermiştir.

Toksik kimyasal bileşiklerin herbivorların vücutlarında depo edilmesi, herbivorların parasitoitleri kapsülleme yeteneğini azaltabilir. Örneğin, *Eois* cinsine ait (Lepidoptera: Geometridae) larvalar, konukçu bitki *Piper cenocladum* C. DC. (Piperaceae) üzerinde beslendiklerinde amidleri vücutlarında biriktirmektedirler. Konukçu larvalara amid konsantrasyonu farklı diyetlerle uygulandığında, parazitlemeye bağlı ölüm oranları, diyetteki amid konsantrasyonu arttıkça artış gösterdiği belirlenmiştir (Dyer, 2002). Genellikle, enkapsülasyon başarısının, konukçu larvanın sağlığına paralel olarak arttığı (Turlings ve Benrey, 1998), düşük besin kalitesi, açlık ya da herbivor diyetindeki kimyasal bileşiklere bağlı olarak da azaldığı bildirilmiştir (Muldrew, 1953; Salt, 1964; Van den Bosch, 1964; Beckage ve Riddiford, 1982; Vinson ve Barbosa, 1987).

Her ne kadar toksik konukçu bitkiler bazı koşullarda herbivorların parazitlenme oranlarını arttırsa da, çeşitli çalışmalarda kimi bitkisel kaynaklı kimyasalların parazitoitlerin etkinliğini düşürdüğü ifade edilmiştir. Bitkisel kimyasalları herbivora etkisi ve parazitoitlere etkisi bakımından 2 grupta inceleyebiliriz. İlk olarak, bazı bitkisel kimyasalların herbivorlar üzerinde ihmal edilebilir etkileri olduğu gözlenmiş ve bunların parazitoitler üzerindeki etkisi yeni ortaya konmuştur. İkinci olarak, diğer kimyasallar herbivorlarla parazitoitleri bir arada etkiler niteliktedir; her ikisinin de etkinliğini arttırmakta ya da azaltmaktadır. İlk belirtilen, parazitoitler üzerindeki toksik çevresel etki olarak tanımlanabilir, bunun yanı sıra, ikincisi ise konukçu ile parazitoit etkinliği arasında basit bir ilişkinin varlığına işaret eder.

Parazitoitler üzerindeki toksik çevresel etkiye örnek olarak, herbivor böcek–domates–parazitoit ya da herbivor böcek–tütün–parazitoit üzerine yapılan çalışmalar verilebilir. Örneğin, domates bitkisinde bulunan bir alkaloid olan tomatin, *Helicoverpa zea* Boddie (Lepidoptera: Noctuidae)'a karşı küçük bir etkide bulunurken; parazitoit *H. exiguae* etkinliğini önemli oranda azaltmaktadır (Campbell ve Duffey, 1979). Benzer bir biçimde, nikotin konsantrasyonu parazitoit *C. congregata* hayatta kalma başarısını etkilerken, konukçusu *M. sexta* üzerinde ise sınırlı bir etkide bulunmaktadır (Thurston ve Fox, 1972; Barbosa ve ark., 1982, Barbosa ve ark., 1986, Barbosa ve ark., 1991).

Ancak yapılan birçok çalışma, parazitoitler üzerinde bitkisel kimyasalların etkilerinin konukçu kalitesindeki değişimle ortaya çıktığı yönündedir. Örneğin, bitki dokularındaki furanocumarinler hem *Spodoptera exigua* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae) larvasını hem de tachinid parazitoiti olan *Archytas marmoratus* Townsend (Diptera: Tachinidae)'un etkinliğini birlikte etkilemektedir (Reitz ve Trumble, 1997). Araştırmacılar konukçu larvaların ve parazitoitlerin ölüm oranının, furanocumarinlerin konsantrasyonu arttıkça arttığını, parazitoitler üzerindeki bu etkinin ise konukçu kalitesi yoluyla ortaya çıktığını bildirmişlerdir. Benzer şekilde, yapay olarak uygulanan diyetle, berberine ve alfa–terthienyl konsantrasyonu arttığında, *Ostrinia nubilalis* Hübner (Lepidoptera: Pyralidae)'in ve onun parazitoiti *Diadegma terebrans* Gravenhorst (Hymenoptera: Ichneumonidae)'ın etkinliği azalmaktadır



(McDougal ve ark., 1988). Barbosa ve ark. (1991), *M. sexta* ve *C. congregata* ile yapmış oldukları çalışmalarda yapay diyetin, hem konukçunun hem de parazitoitin gelişme periyodunu uzattığını, bunun da herbivor ve parazitoit etkinliği arasında bir bağlantı oluşturabileceğini ifade etmişlerdir.

Roth ve ark. (1997), yapay diyet denemelerinde, *Lymantria dispar* Linnaeus (Lepidoptera: Lymantriidae) larvalarına fenolik glikozitler ve tannik asit uygulamışlardır. Larvaların büyüme hızları her iki tür kimyasal uygulandığında azalma göstermiştir. Ayrıca parazitoit *C. melanoscela*'nın etkinliğinde de önemli derecede azalma görülmüştür. Parazitoitin gelişme süresi uzamış, kokon ağırlığı azalmış ve kimyasallara dayalı diyetle beslenen konukçularda ölüm oranı artış göstermiştir (Havill ve Raffa, 2000).

Buna karşın, konukçularına iyi uyum sağlamış herbivorlar için, bitki savunma sistemi beslenmeyi stimüle etmekte ve etkinliği arttırmaktadır. Ancak parazitoitler için sonuçları olumlu ya da olumsuz olabilmektedir. Bu iki sonuç, konukçuların başarılı bir şekilde gelişimine ya da konukçuların dokularındaki toksinlerin konsantrasyonuna göre değişmektedir. Gunasena ve ark. (1989), pamuk bitkisinde bulunan belli orandaki gossypol'un, hem *Heliothis virescens* Fabricius (Lepidoptera: Noctuidae) larvalarının büyümesini, hem de parazitoit *Campoletis sonorensis* Cameron (Hymenoptera: Ichneumonidae) gelişimini teşvik ettiğini ortaya koymuşlardır. Bu verilere göre, gossypol düşük dozlarda parazitoit gelişimi için toksik bir ortam yaratmamaktadır ve parazitoitin etkinliği doğrudan konukçusu ile ilişkilidir. Yapılan bir başka çalışmada ise yüksek dozda gossypol'un hem herbivorları hem de onların parazitoitlerini olumsuz bir biçimde etkilediği bulunmuştur (Wang ve ark., 1997). Bu da herbivor ile parazitoit etkinliği arasındaki doğrudan ilişkiyi destekleyen bir bulgudur.

Herbivorların konukçu bitkilerindeki kalitatif değişimlere gösterdikleri tepkiler, parazitoitlerin varlığına ya da yokluğuna göre de şekillenebilir. English–Loeb ve ark. (1993), parazitoitin bulunmadığı bir ortamda, *Platyrepia virginialis* Boisduval (Lepidoptera: Arctiidae)'ın, acı bakla bitkisi üzerinde, baldıran otuna göre fazla bireyin hayatta kalabildiğini bildirmektedirler. Ancak, baldıran otu ile beslenen ve *Thelairia bryanti* Curran (Diptera: Tachinidae) tarafından parazitlenen larvaların, hayatta kalma başarısının daha yüksek olduğu bildirilmiştir (Karban ve English–Loeb, 1997). Benzer bir biçimde, polifag *Grammia geneura* Strecker (Lepidoptera: Arctiidae) larvalarının da konukçu bitki besininden etkilendiği ortaya konulmuştur (Singer, 2001). Yapılan bir başka çalışmada (Singer ve Stireman, 2003) larvaların, iridoid glikozitleri ya da sesquiterpen laktonlar içeren düşük besleyicilikteki bitki türlerini tükettiğinde, parazitoit *Exorista mella* Walker (Diptera: Tachinidae) tarafından parazitlenmesine karşın, bu parazitoite karşı başarılı bir savunma reaksiyonu göstermekte ve böylece daha fazla sayıda larva hayatta kalabilmektedir.

Bitki kalitesinin herbivor kalitesi ve parazitoit üzerindeki etkisi konusunda, yapılan çalışmalar iki gruba ayrılabilir; herbivorların, bitki kimyasalları aracılığıyla parazitlenmeden korunmayı içeren çalışmalar (Karban ve English–Loeb, 1997; Sime ve Brower, 1998; Sime, 2002; Singer ve Stireman, 2003) ve sınırlı da olsa, tam ters yönde bir etkiyi ortaya koyan çalışmalar (Gentry ve Dyer, 2002). Bunların arasında, laboratuvar çalışmalarıyla ortaya konan, parazitoit etkinliğinin herbivor konukçu dokusundaki bitkisel kimyasallarla ilişkilendirildiği (Campbell ve Duffey, 1979; Barbosa ve ark., 1982; Barbosa ve ark., 1986; Barbosa ve ark., 1991) ya da bitkisel kimyasalların konukçunun başarılı gelişimi ile ilişkilendirildiği (McDougal ve ark., 1988; Reitz ve Trumble, 1997; Roth ve ark., 1997; Havill ve Raffa, 2000) çalışmalar bulunmaktadır. Bitkisel kimyasallar parazitoitler üzerinde hem olumlu (koruma) hem de olumsuz (toksik) etkilere sahip olabilirler.

Bitki kalitesindeki varyasyonların parazitoitler üzerindeki etkisini gösteren bir başka dolaylı etki mekanizması da ergin parazitoitlerin konukçudan beslenmesidir. Parazitoitler, pro–ovigenik ve sinovigenik olarak ikiye ayrılırlar. Pro–ovigenik parazitoitler, konukçudan çıkış yaptıktan hemen sonra parazitleme yeteneğindedirler. Buna karşın sinovigenik parazitoitlerin; yumurtalarının olgunlaşması için ergin dönemde beslenmeleri gerekmektedir (Jervis ve ark., 2001; Rivero ve ark., 2001). Sinovigenik parazitoitlerin bir çoğu ise konukçularından beslenmektedir (Heimpel ve Rosenheim, 1995; Murdoch ve ark., 1997). Dolayısıyla, konukçu niteliğindeki değişim, sinovigenik parazitoitlerin ergin besinini de etkileyebilir. Teoriye göre, parazitoitin yumurta verimi düşükse ya da konukçu küçük ise parazitoitlerin konukçularından daha fazla beslenmeye gereksinim duydukları bildirilmiştir (Collier, 1995a; Murdoch ve ark., 1997). *Diaspidiotus perniciosus* Comstock (Homoptera: Diaspididae)'un parazitoiti *Aphytis aonidiae* Mercet (Hymenoptera: Aphelinidae) konukçudan beslenme ve yumurta bırakma davranışı yukarıdaki teoriyi doğrulamaktadır (Heimpel ve ark., 1996, Heimpel ve ark., 1998). Ancak, yinede herbivorlar üzerindeki bitkilere dayalı kalitatif



değişimlerin, ergin parazitoidlerin beslenme düzeyleri üzerindeki etkisi tam olarak bilinmemektedir. Bazı çalışmalarda şeker, afitlerin çıkardığı tatlımsı maddeler, nektar ve konukçular, ergin parazitoidler için birer besin kaynağı olarak aralarında karşılaştırmış olsa da (Collier, 1995b; Heimpel ve ark., 1997; Eijs ve ark., 1998; Jacob ve Evans, 1998), bitkilerdeki kimyasal madde değişiminin konukçuyu ve konukçudan beslenen ergin parazitoidlerin bu durumdan nasıl etkilendiğini ortaya koyan çok fazla çalışma bulunmamaktadır. Bu durum, konukçu bitki–herbivor böcek–parazitoid etkileşiminin anlaşılmasında önemli bir eksiklik olarak karşımıza çıkmaktadır.

Sonuç

Parazitoidler ile konukçu bitki–herbivor böcek arasında farklı ilişkiler bulunmaktadır. Genellikle konukçu bitkilerin parazitoidleri olumsuz etkilemesi çok yaygın olarak görülen bir durum değildir (Turlings ve Benrey, 1998). Ancak, herbivor böcek kendi savunma sistemi için bitkisel kimyasallardan yararlanıyorsa; bu bitkisel kimyasallar, parazitoid gelişimi üzerinde olumsuz bir etki yaratmakta ve herbivor böcek için koruyucu bir özellik taşımaktadır (Hochberg ve Hawkins, 1992; Hochberg ve Hawkins, 1993; Hochberg ve Holt, 1995). Diğer taraftan bitkisel kimyasallar bazı durumlarda herbivor böceğin sağlığını olumsuz etkilemekte ve parazitoid gelişimi yine bu durumdan olumsuz etkilenmektedir.

Konukçu bitki–herbivor böcek–parazitoid arasındaki diğer bir ilişki de ise herbivor böceğin parazitlenmesiyle, konukçu bitki yarar sağlamaktadır. Doğal seleksiyonun bir sonucu olarak bitkisel kimyasallar parazitoid gelişimi üzerinde çok az bir olumsuz etki yaratmaktadır. Bitkiler herbivora karşı zehirli metabolitler aracılığı ile doğrudan, parazitoidler aracılığı ile de dolaylı bir savunma mekanizması geliştirmişlerdir. Bitki kalitesinin parazitoid tercihi ve performansı üzerindeki etkisinin ortaya konulması, parazitoidlerin hedef dışı böcek türlerine saldırma olasılığının anlaşılmasını da sağlamaktadır (Simberloff ve Stiling, 1996a, Simberloff ve Stiling, 1996b; Hawkins ve Marino, 1997).

Ancak birçok ekolojik faktör herbivorlar tarafından kullanılan bitkilerin kalitesini fark edilir derecede etkilemektedir. Bu durum, konukçu bitki–herbivor böcek–parazitoid arasındaki ilişkide de farklılıklar yaratabilmektedir (Fellowes ve ark., 1998; Zaviezo ve Mills, 2001). Örneğin havadaki CO₂ oranının artması parazitizmi doğrudan (Bezemer ve ark., 1998; Stacey ve Fellowes, 2002), bitki kalitesinde oluşturacağı farklılık nedeniyle de dolaylı olarak parazitizmi etkilemektedir (Roth ve Linroth, 1995; Stiling ve ark., 1999; Stiling ve ark., 2002). Konukçu bitki, herbivor böcek ile parazitoid arasındaki ilişkinin temelini oluşturur. Parazitoid ekolojisi üzerine yapılacak olan çalışmalarda konukçu bitkilerin parazitoidler üzerindeki doğrudan ve dolaylı etkileri mutlaka gözönünde bulundurulmalıdır.

Kaynaklar

- Abrahamson, W.G., Weis, A.E., 1997. Evolutionary Ecology across Three Trophic Levels: Goldenrods, Gallmakers and Natural Enemies. Princeton Monographs in Population Biology, Princeton University Press. Annu. Rev. Entomol. 37: 141–172.
- Awmack, C.S., Leather, S.R., 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. Annu Rev Entomol. 47: 817–44.
- Barbosa, P., Saunders, J.A., Waldvogel, M., 1982. Plant-mediated variation in herbivore suitability and parasitoid fitness. Proc. 5th Int. Symp. Insect–Plant Relationships. Pudoc, Wageningen. pp. 63–71.
- Barbosa, P., Saunders, J.A., Kemper, J., Trumbule, R., Olechno, J., Martinat, P., 1986. Plant allelochemicals and insect parasitoids: Effects of nicotine on *Cotesia congregata* (Say) (Hymenoptera: Braconidae) and *Hyposoter annulipes* (Cresson) (Hymenoptera: Ichneumonidae). J. Chem. Ecol. 12: 1319–1328.
- Barbosa, P., 1988. In "Novel Aspects of Insect–Plant Interactions" (Barbosa P., Letourneau, D. K., eds.) Wiley, New York. pp 201–209.
- Barbosa, P., Gross, P., Kemper, J., 1991. Influence of plant allelochemicals on the tobacco hornworm and its parasitoid, *Cotesia cogregata*. Ecology. 72: 1567–1575.
- Barbosa, P., Segarra, A.E., Gross, P., Caldas, A., Ahlstrom, K., Carlson, R.W., Ferguson, D.C., Grissell, E.E., Hodges, R.W., Marsh, P.M., Poole, R.W., Schauff, M.E., Shaw, S.R., Whitfield, J.B. Woodley, N.E., 2001. Differential parasitism of macrolepidopteran herbivores on two deciduous tree species. Ecology. 82: 698–704.
- Beckage, N.E., Riddiford, L.M., 1982. Effects of parasitism by *Apanteles congregatus* on the endocrine physiology of the tobacco hornworm *Manduca sexta*. Gen. Comp. Endocrinol. 47: 308–322.
- Benrey, B., Denno, R.F., 1997. The slow growth–high mortality hypothesis: A test using the Cabbage Butterfly. Ecology. 78: 987–999.



- Bernal, J.S., Luck, R.F., Morse, J.G., 1998. Sex ratios in field populations of two parasitoids (Hymenoptera: Chalcidoidea) of *Coccus hesperidum* L. (Homoptera: Coccidae). *Oecologia*. 116: 510–518.
- Bernal, J.S., Luck, R.F., Morse, J.G., 1999. Host influences on sex ratio, longevity, and egg load of two *Metaphycus* species parasitic on soft scales: implications for insectary rearing. *Entomol. Exp. Appl.* 92: 191–204.
- Bezemer, T.M., Jones, T.H., Knight, K.J., 1998. Long-term effects of elevated CO₂ and temperature on populations of the peach potato aphid *Myzus persicae* and its parasitoid *Aphidius matricariae*. *Oecologia*. 116: 128–135.
- Bowers, M.D., 1993. Aposematic Caterpillars: Lifestyles of the Unpalatable and Warningly Colored. In: *Caterpillars: Ecological and Evolutionary Constraints on Foraging* (Stamp N., Casey T. eds.). Chapman and Hall. pp. 331–371.
- Campadelli, G., Barlotti, T., 1986. Importance of wax in the artificial diet of *Galleria mellonella* L., a substitute host for the parasite *Pseudogonia rufifrons* Wied. *Bollettino dell'Istituto di Entomologia 'Guido Grandi' della Università degli Studi di Bologna*. 40: 1–12.
- Campbell, B.C., Duffy, S.S., 1979. Tomatine and parasitic wasps: Potential incompatibility of plant antibiosis with biological control. *Science*. 20: 700–702.
- Carrillo, D., Peña, J.E., Capinera, J.L., 2008. Effect of host plants on successful parasitism by *Haeckelia sperata* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) on *Diaprepes abbreviatus* (Coleoptera: Curculionidae) eggs. *Environ. Entomol.* 37 (6): 1565–1572.
- Chau, A., Mackauer, M., 2001. Host-instar selection in the aphid parasitoid *Monoctonus paulensis* (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae): assessing costs and benefits. *Can. Entomol.* 133: 549–564.
- Clancy, K.M., Price, P.W., 1987. Rapid herbivore growth enhances enemy attack: Sublethal plant defenses remain a paradox. *Ecology*. 68: (733–0).
- Coley, P.D., Bateman, M.L., Kursar, T.A., 2006. The effects of plant quality on caterpillar growth and defense against natural enemies. *Oikos*. 115: 219–228.
- Collier, T.R., 1995a. Adding physiological realism to dynamic state variable models of parasitoid host feeding. *Evol. Ecol.* 9: 217–35.
- Collier, T.R., 1995b. Host feeding, egg maturation, resorption, and longevity in the parasitoid *Aphytis melinus* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 88: 206–214.
- De Moraes, C.M., Lewis, W.J., Pare, P.W., Alborn, H.T., Tumlinson, J.H., 1998. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature*. 393: 570–573.
- De Moraes, C.M., Mescher, M.C., 2004. Biochemical crypsis in the avoidance of natural enemies by an insect herbivore. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 8993–8999.
- Denno, R. F., Larsson, S., Olmstead, K.L., 1990. Role of enemy-free space and plant quality in host-plant selection by willow beetles. *Ecology* 71: 124–137.
- Dicke, M., Sabelis, M.W., Takabayashi, J., Bruin, J., Posthumus, M.A., 1990. Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: prospects for application in pest control. *J. Chem. Ecol.* 16: 3091–3118.
- Dicke, M., Baldwin, I.T., 2010. The evolutionary context for herbivore-induced plant volatiles: Beyond the 'cry for help'. *Trends Plant Sci.* 15: 167–175.
- Divina, M.A., Jorge, E.P., Duncan, R.E., 2005. Effects of host age, female parasitoid age, and host plant on parasitism of *Ceratogramma etiennei* (Hym: Trichogrammatidae). *Fla. Entomol.* 88 (1): 77–82.
- Duffey, S.S., Bloem, K.A., 1986. Plant defense/herbivore/ parasite interactions and biological control, In *Ecological theory and IPM practice* (Kogan M., ed.) Wiley, London. pp 135–183.
- Duffey, S.S., Bloem, K.A., Campbell, B.C., 1986. Consequences of sequestration of plant natural products in plant-insect-parasitoid interactions. In *"Interactions of Plant Resistance and Parasitoids and Predators of Insects"* John Wiley and Sons, New York, pp. 30–60.
- Dyer, L.A., 2002. Yayınlanmamış makale.
- Eijs, I.E.M., Eilers, J., Van Duinen, D.G., 1998. Feeding strategies in drosophilid parasitoids: the impact of natural food resources on energy reserves in females. *Ecol. Entomol.* 23: 133–138.
- Elsely, K.D., Chaplin, J.F., 1978. Resistance of tobacco introduction 1112 to the tobacco budworm and green peach aphid. *J. Econ. Entomol.* 71: 723–725.
- English-Loeb, G.M., Brody, A.K., Karban, R., 1993. Host-Plant-Mediated interactions between a generalist folivore and its tachinid parasitoid. *J. Anim. Ecol.* 62: 465–471.
- Erb, M., Foresti, N., Turlings, T.C.J., 2010. A tritrophic signal that attracts parasitoids to host-damaged plants withstands disruption by non-host herbivores. *BMC Plant Biol.* 10: 247.
- Fellowes, M.D.E., Masnatta, P., Kraaijeveld, A.R., Godfray, H.C.J., 1998. Pupal parasitoid attack influences the relative fitness of *Drosophila* that have encapsulated larval parasitoids. *Ecol. Entomol.* 23: 281–284.
- Fox, L.R., Letourneau, D.K., Eisenbach, J., Nouhuys, S.V., 1990. Parasitism rates and sex ratios of a parasitoid wasp: effects of herbivore and plant quality. *Oecologia*. 83: 414–419.



- Gauld, I.D., Gaston, K.J., Janzen, D.H., 1992. Plant allelochemicals, tritrophic interactions and the anomalous diversity of tropical parasitoids: the "nasty" host hypothesis. *Oikos*. 65: 353–357.
- Gauld, I.D., Gaston, K.J., 1994. The taste of enemy free space: parasitoids and nasty hosts. In: *Parasitoid Community Ecology*, (Hawkins, B.A., Sheehan, W. eds). Oxford: Oxford University Press, pp. 279–299.
- Gentry, G.L., Dyer, L.A., 2002. On the conditional nature of neotropical caterpillar defenses against their natural enemies. *Ecology*. 83: 3108–3119.
- Godfray, H.C.J., 1994. *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology*. Princeton University Press, 488 pp.
- Gunaseena, G.H., Vinson, S.B., Williams, H.J., Stipanovic, R.D., 1989. Development and survival of the endoparasitoid *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae) reared from gossypol exposed *Heliothis virescens* (F.) (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Entomol.* 18: 886–891.
- Harvey, J.A., 2000. Dynamic effects of parasitism by an endoparasitoid wasp on the development of two host species: implications for host quality and parasitoid fitness. *Ecol. Entomol.* 25 (3): 267–278.
- Harvey, J.A., Harvey, I.F., Thompson, D.J., 1994. Flexible larval growth allows use of a range of host sizes by a parasitoid wasp. *Ecology*. 75: 1420–1428.
- Harvey, J.A., Harvey, I.F., Thompson, D.J., 1995. The effect of host nutrition on growth and development of the parasitoid wasp *Venturia canescens*. *Entomol. Exp. Appl.* 75: 213–220.
- Hassell, M.P., 2000. *The Spatial and Temporal Dynamics of Insect Host–Parasitoid Interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Haukioja, E., Neuvonen, S., 1985. Induced long-term resistance of birch foliage against defoliators: defensive or incidental? *Ecology*. 66: 1303–1308.
- Havill, N.P., Raffa, K.F., 2000. Compound effects of induced plant responses on insect herbivores and parasitoids: Implications for tritrophic interactions. *Ecol. Entomol.* 25: 171–179.
- Hawkins, B.A., Marino, P.C., 1997. The colonization of native phytophagous insects in North America by exotic parasitoids. *Oecologia*. 112: 566–571.
- Heimpel, G.E., Mangel, M., Rosenheim, J.A., 1998. Effects of Time and Egg–Limitation on Lifetime Reproductive Success of a Parasitoid in the Field. *Am. Natur.* 152: 273–289.
- Heimpel, G.E., Rosenheim, J.A., Kattari, D., 1997. Adult feeding and lifetime reproductive success in the parasitoid *Aphytis melinus*. *Entomol. Exp. et App.* 83: 305–315.
- Heimpel, G.E., Rosenheim, J.A. 1995. Dynamichost feeding by the parasitoid *Aphytis melinus*: the balance between current and future reproduction. *J. Anim. Ecol.* 64: 153–167.
- Heimpel, G.E., Rosenheim, J.A., Mangel, M., 1996. Egg limitation, host quality and dynamic behavior by a parasitoid in the field. *Ecology*. 77: 2410–2420.
- Hemerik, L., Harvey, J., 1999. Flexible larval development and the timing of destructive feeding by a solitary endoparasitoid: an optimal foraging problem in evolutionary perspective. *Ecol. Entomol.* 24: 308–315.
- Hochberg, M.E., Hawkins, B.A., 1992. Refuges as a predictor of parasitoid diversity. *Science*. 255: 973–976.
- Hochberg, M.E., Hawkins, B.A., 1993. Predicting parasitoid species richness. *Am. Natur.* 142: 671–693.
- Hochberg, M.E., Holt, R.D., 1995. Refuges evolution and the population dynamics of couple host–parasitoid associations. *Evol. Ecol.* 9: 633–661.
- Hochberg, M.E., Ives, A.R., 2000. Introduction in. *Parasitoid Population Biology* (Hochberg M. E., Ives, A. R. eds). Princeton University Press, Princeton. pp 3–14.
- Hunter, M.D., 2002. A breath of fresh air: beyond laboratory studies of plant volatile–natural enemy interactions. *Agr. Forest Entomol.* 4: 81–86.
- Hunter, M.D., 2003. Effects plant quality on the population ecology of parasitoids. *Agr. Forest Entomol.* 5: 1–8.
- Hunter, M.D., Price, P.W., 1992. Playing shutes and ladders heterogeneity and the relative roles of bottom–up and top–down forces in natural communities. *Ecology*. 73: 724–732.
- Hunter, M.D., Price, P.W., 1998. Cycles in insect populations: Delayed density dependence or exogenous driving variables? *Ecol. Entomol.* 23: 216–222.
- Jacob, H.S., Evans, E.W., 1998. Effects of Sugar Spray and Aphid Honeydew on Field Populations of the Parasitoid *Bathyleptes curculionis* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Biol. Control*. 27 (6): 1563–1568.
- Jervis, M.A., Heimpel, G.E., Ferns, P.N., 2001. Life–history strategies in parasitoid wasps: a comparative analysis of 'ovigeny'. *J. Anim. Ecol.* 70: 442–458.
- Karban, R., English–Loeb, G., 1997. Tachinid parasitoids affect host plant choice by caterpillars to increase caterpillar survival. *Ecology*. 78: 603–611.
- Kester, K.M., Barbosa, P., 1991. Post–emergence learning in the insect parasitoid, *Cotesia congregata* (Say) (Hymenoptera: Braconidae). *J. Insect Behav.* 4: 727–742.
- King, B.H., 2002. Breeding strategies in females of the parasitoid wasp *Spalangia endius*: effects of mating status and body size. *J. Insect Behav.* 15: 181–193.
- Lill, J.T., Marquis, R.J., Ricklefs, R.E., 2002. Host plants influence parasitism of forest caterpillars. *Nature*. 417 (6885): 170–173.



- Lill, J.T., Marquis, R.J., 2001. The effects of leaf quality on herbivore performance and attack from natural enemies. *Oecologia*. 126: 418–428.
- Mallampalli, N., Barbosa, P., Weinges, K., 1996. Effects of condensed tannins and catalpol on growth and development of *Compsilura concinnata* (Diptera: Tachinidae) reared in gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae). *J. Entomol. Sci.* 31: 289–300.
- McCall, P.J., Turlings, T.C., Lewis, W.J., Tumlinson, J.H., 1993. Role of plant volatiles in host location by the specialist parasitoid *Microplitis croceipes* cresson (Braconidae: Hymenoptera). *J. Insect Behav.* 6: 625–639.
- McDougal, L.C., Philogene, B.J.R., Amason, J.T., Donskov, N., 1988. Comparative effects of two plant secondary metabolites on host–parasitoid association. *J. Chem. Ecol.* 14: 1239–1252.
- Moon, D.C., Rossi, A.M., Stiling, P., 2000. The effects of abiotically induced changes in host plant quality (and morphology) on a salt marsh planthopper and its parasitoid. *Ecol. Entomol.* 25: 325–331.
- Moon, D.C., Stiling, P., 2000. Relative importance of abiotically induced direct and indirect effects on a salt-marsh herbivore. *Ecology*. 81: 470–481.
- Muldrew, J.A., 1953. The natural immunity of the larch sawfly (*Peristiphora ericsonii*) (Htg) to the introduced parasite *Mesoleius tenthredinis* Morley, in Manitoba and Saskatchewan. *Canad. J. Zool.* 31: 313–32.
- Murdoch, W.W., Briggs, C.J., Nisbet, R.M., 1997. Dynamical effects of host–size and parasitoid state dependent attacks by parasitoids. *J. Anim. Ecol.* 66: 542–556.
- Murray, D.A.H., Rynne, K.P., 1994. Effect of host plant on parasitism of *Helicoverpa armigera* (Lep.: Noctuidae) by *Microplitis demolitor* (Hym.: Braconidae) *Entomophaga*. 39: (3–4): 251–255.
- Obrycki, J.J., Tauber, M.J., Tingey, W.M., 1983. Predator and parasitoid interaction with aphid-resistant potatoes to reduce aphid densities: A two-year field study. *J. Econ. Entomol.* 76: 456–462.
- Ohmart, C.P., Stewart, L.G., Thomas, J.R., 1985. Effects of food quality, particularly nitrogen concentrations, of *Eucalyptus blakelyi* foliage on the growth of *Paropsis atomaria* larvae (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia* (Berlin). 65: 543–549.
- Pandey, S., Singh, R., 1999. Host size induced variation in progeny sex ratio of an aphid parasitoid *Lysiphlebia mirzai*. *Entomol. Exp. et App.* 90: 61–67.
- Poelman, E.H., Bruinsma, M., Zhu, F., Weldegergis, B.T., Boursault, A.E., Jongema, Y., 2012. Hyperparasitoids Use Herbivore-Induced Plant Volatiles to Locate Their Parasitoid Host. *PLoS Biol* 10 (11): e1001435.
- Powell, W., Pennacchio, F., Poppy, G.M., Tremblay, E., 1998. Strategies involved in the location of hosts by the parasitoid *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *Biol. Control* 11: 104–112.
- Price, P.W., 1997. *Insect Ecology*. 3rd edn. Wiley, New York.
- Price, P.W., Bouton, C.E., Gross, P., McPheron, B.A., Thompson, J.N., Weis, A.E., 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plant on interactions between insect herbivore and natural enemies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 41–65.
- Reitz, S.R., Trumble, J.T., 1997. Effects of linear furanocoumarins on the herbivore *Spodoptera exigua* and parasitoid *Archytas marmoratus*: host quality and parasitoid success. *Entomol. Exp. et Appl.* 84: 9–16.
- Rivero, A., Giron, D., Casas, J., 2001. Lifetime allocation of juvenile and adult nutritional resources to egg production in a holometabolous insect. *Proc. Roy. Soc. London, B*. 268: 1231–1237.
- Rosenthal, G.A., Berenbaum, M.R., 1991. *Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites*, 2nd ed. Academic Press.
- Rossiter, M.C., 1987. Use of a Secondary host by non-Outbreak populations of the Gypsy Moth. *Ecology* 68: 857–868.
- Roth, S., Lindroth, R.L., 1995. Elevated atmospheric CO₂: Effects on phytochemistry, insect performance and insect–parasitoid interaction. *Glob. Chang. Biol.* 1: 173–182.
- Roth, S., Knorr, C., Lindroth, R.L., 1997. Dietary phenolics affects performance of the gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) and its parasitoid *Cotesia melanoscela* (Hymenoptera: Braconidae). *Environ. Entomol.* 26: 668.
- Sabelis, M.W., Janssen, A., Kant, M.R., 2001. The enemy of my enemy is my ally. *Science* 291: 2104–2105.
- Salt, G., 1964. The Ichneumonid parasit *Nemeritis canescens* (Gravenhorst) in relation to the wax moth *Galleria mellonella* L. *Trans. R. Ent. Soc. Lond.* 116 (1): 1–4.
- Schowalter, T.D., 2000. *Insect Ecology. An Ecosystem Approach*. Academic Press, San Diego, California.
- Simberloff, D., Stiling, P., 1996a. How Risky is Biological Control?. *Ecology*. 77 (7): 1965–1974.
- Simberloff, D., Stiling, P., 1996b. Risks of Species Introduced For Biological Control. *Biol. Conserv.* 78: 185–192.
- Sime, K., 2002. Chemical defence of *Battus philenor* larvae against attack by the parasitoid *Trogus pennator*. *Ecol. Entomol.* 27: 337–345.
- Sime, K.R., Brower, A.V.Z., 1998. Explaining the latitudinal gradient anomaly in ichneumonid species–richness: evidence from butterflies. *J. Anim. Ecol.* 67: 387–399.
- Singer, M.S., 2001. Determinants of polyphagy by a woolly bear caterpillar: a test of the physiological efficiency hypothesis. *Oikos*. 93: 194–204.



- Singer, M.S., Stireman, J.O., 2003. Does anti-parasitoid defense explain host-plant selection by a polyphagous caterpillar? *Oikos*. 100: 554–562.
- Singer, M.S., Stireman, J.O., 2005. The tri-trophic niche concept and adaptive radiation of phytophagous insects. *Ecology Letters*: 8: 1247–1255.
- Speight, M.R., Hunter, M.D., Watt, A.D., 1999. *Ecology of Insects: Concepts and Applications*. Blackwell Science, Oxford.
- Stacey, D.A., Fellowes, M.D.E., 2002. Influence of elevated CO₂ on interspecific interactions at higher trophic levels. *Glob. Change Biol.* 8: 668–678.
- Steinberg, S., Dicke, M., Vet, L.E.M., 1993. Relative importance of infochemicals from first and second trophic level in long range host location by the larval parasitoid *Coiesia glomerata*. *J. Chem. Ecol.* 19 (1): 47–60.
- Stiling, P., Rossi, A.M., Hungate, B., Dijkstra, P., Hinkle, C.R., Knott, W.M., Drake, B., 1999. Decreased leaf-abundance in elevated CO₂: Reduced leaf quality and increased parasitoid attack. *Ecol. Appl.* 9: 240–244.
- Stiling, P., Cattell, M., Moon, D.C., Rossi, A., Hungate, B.A., Hymus, G., Drake, B., 2002. Elevated atmospheric CO₂ lowers herbivore abundance, but increases leaf abscission rates. *Glob. Chang. Biol.* 8: 658–667.
- Stowe, M.K., Turlings, T.C.J., Loughrin, J.H., Lewis W.J., Tumlinson, J.H., 1995. The chemistry of eavesdropping, alarm, and deceit. *Proc. Nati. Acad. Sci.* 92: 23–28.
- Sumerford, D.V., Abrahamson, W.G., Weis, A.E., 2000. The effects of drought on the *Solidago altissima*-*Eurosta solidaginis*-natural enemy complex: population dynamics, local extirpations, and the measures of selection intensity on gall size. *Oecologia*. 122: 240–248.
- Teder, T., Tammaru, T., 2002. Cascading effects of variation in plant vigour on the relative performance of insect herbivores and their parasitoids. *Ecol. Entomol.* 27: 94–104.
- Thurston, R., Fox, P.M., 1972. Inhibition by nicotine of emergence of *Apanteles congregatus* from its host, the tobacco hornworm. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 65: 547–550.
- Treacy, M.F., Benedict, J.H., Segers, J.C., Morrison, R.K., Lopez, J.D., 1986. Role of cotton trichome density in bollworm (Lepidoptera: Noctuidae) egg parasitism. *Environ. Entomol.* 15: 365–368.
- Turlings, T.C.J., Benrey, B., 1998. The effects of plant metabolites on the behavior and development of parasitic wasps. *Écoscience*. 5: 321–333.
- Van den Bosch, R., 1964. Encapsulation of the eggs of *Bathyplectes curculionis* (Thomson) (Hymenoptera: Ichneumonidae) in larvae of *Hypera brunneipennis* (Boheman) and *Hypera postica* (Gyllenhal) (Coleoptera: Curculionidae). *J. Ins. Path.* 6: 343–367.
- Van Emden, H.F., 1995. Host plant-aphidophaga interactions. *Agric. Ecosyst. Environ.* 52: 3–11.
- Van Huis, A., De Rooy, M., 1998. The effect of leguminous plant species on *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae) and its egg parasitoid *Uscana lariophaga* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Bull. Entomol. Res.* 88: 93–99.
- Van Loon, J.J.A., de Boer, J.G., Dicke, M., 2000. Parasitoid-plant mutualism: parasitoid attack of herbivore increases plant reproduction. *Entomol. Exp. et Appl.* 97: 219–227.
- Vet, L.E.M., Dicke, M., 1992. *Ecology of Infochemical Use by Natural Enemies in a Tritrophic Context*.
- Vinson, S.B., Elzen, G.W., Williams, H.J., 1987. The influence of volatile plant allelochemicals on the third trophic level (parasitoids) and their herbivorous host. In: *Insects-plants* (V. Labeyrie, G. Fabres, Lachaise, T. D. eds). Junk Publ. Dordrecht, 540 pp.
- Vinson, S.B., Barbosa, P., 1987. Interrelationships of nutritional ecology of parasitoids, p. 673–695. In F. Slansky & J.G. Rodriguez (ed.), *Nutritional ecology of Insects, Mites, and Spiders and Related Invertebrates*. John Wiley & Sons, New York. 880 p.
- Wang, C., Yang, O., Zhou, M., 1997. Effects of gossypol on growth of the cotton bollworm and development of its parasitoid *Campoletis chloridae*. *Entomol. Sin.* 4: 182–188.
- Weller, S., Jacobson, N., Conner, W., 1999. The evolution of chemical defenses and mating systems in tiger moths (Lepidoptera: Arctiidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 68: 557–578.
- West, S.A., Flanagan, K.E., Godfray, H.C.J., 2001. Variable host quality, life-history invariants, and the reproductive strategy of a parasitoid wasp that produces single sex clutches. *Behav. Ecol.* 12: 577–583.
- Zaviezo, T., Mills, N.J., 2001. The response of *Hyssopus pallidus* to hosts previously parasitized by *Ascogaster quadridentata*: heterospecific discrimination and host quality. *Ecol. Entomol.* 26: 91–99.