

Böceklerde Birlik İçi Avcılık

Murat MUŞTU⁽¹⁾

Neşet KILINÇER⁽¹⁾

Öz: Böcekler arasındaki birlik içi avcılık etkileşimleri üç başlık altında incelenmektedir. Bunlardan predatör-predatör etkileşimleri genellikle büyük olan bireyin lehine gerçekleşmektedir. Bununla birlikte bireylerin hareketliliği de birlik içi avcılığın sonucunu belirleyen etkenlerden birisidir. Hareketsiz veya az hareketli evreler daha savunmasızdırlar. Parazitoit-parazitoit etkileşimleri genellikle asimetriktir ve etkileşimlerde parazitoitlerin türleri, parazitlenme şekilleri, parazitoit larvasının yaşı ve morfolojik özellikleri gibi birçok faktör rol oynamaktadır. Predatör-parazitoit etkileşimlerinin neredeyse tamamı dolaylıdır. Predatörler konukçusu ile beslenirken konukçu içerisindeki parazitoit yumurta ya da larvasını da tüketirler. Ayrıca predatör-parazitoit etkileşimleri de genellikle predatörler lehine asimetriktir. Bu çalışmada, hemen hemen bütün besin ağı çalışmalarında görülen birlik içi avcılığın (BİA) açıklanması hakkında bilgiler verilmiştir. Ayrıca, birlik içi avcılığın böcekler üzerindeki etkisi ve biyolojik mücadele uygulamalarındaki önemi anlatılmıştır.

Anahtar kelimeler: Birlik içi avcılık, parazitoit, predatör

Intraguild Predation in Insects

Abstract: Intraguild predation interactions among the insects can be examined in three stages. Predator-predator interactions usually come out in favour of the largest individual. However, activity of individuals is also one of the determining factors in the results of intraguild predation. Active and inactive stages are more vulnerable. Their parasitoid-parasitoid interactions are generally asymmetrical and species of parasitoids, parasitism forms, age of larvae and morphological characters play an active part in these interactions. Almost all of predator-parasitoid interactions are indirect. The predators are nourished with the host and they also consume egg or larvae of parasitoid inside the host. Additionally, predator-parasitoid interactions, in favour of the predators, are generally asymmetrical. In this review, information about the explanation of Intraguild Predation (IGP), which is in almost all food web, is given. Furthermore, the effect of Intraguild Predation on insects and their importance in biological control is depicted.

Key words: Intraguild predation, parasitoid, predator

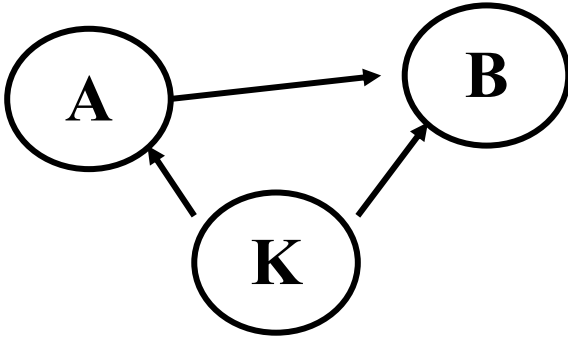
Giriş

Türler arası etkileşimler genellikle ikili rekabet (– –), avcılık /parazitlenme (+ –), mutualizm (+ +), kommensalizm (+ 0) ya da amensalizm (– 0) olarak sınıflandırılmaktadır. Birlik içi avcılık ilk ikisinin karışımı olup, çoğunlukla sınırlı ve benzer olan ortak bir kaynağı, öldürerek veya yiyerek kullanan türler birbirlerinin olası rakipleridir. Birlik içi avcılığın popülasyon dinamikleri üzerindeki etkisi, ikili rekabetten ya da klasik av-avcı ilişkisinden daha karmaşıktır (Polis ve ark. 1989).

Birlik içi avcılık aynı birlik üyeleri arasında meydana gelmektedir ve birçok türün dağılımını, miktarını ve evrimini önemli şekilde etkilemektedir. Root (1967) bir birliği ‘çevresel kaynakların aynı sınıfını aynı yollarla kullanan türlerin bir grubu’ olarak tanımlamıştır. Yani birlik, ortak konukçuyu kullanan doğal düşmanların oluşturduğu bir gruptur. Polis ve ark. (1989) bu terimi aynı

kaynakları kullanan bir topluluktaki bütün taksaları içine alacak şekilde genişletmişlerdir ve birlik içi avcılığı ‘benzer ve çoğu zaman sınırlı kaynakları kullanan rakip türlerin birbirini öldürme ve beslenmesi’ olarak tanımlamışlardır. Birlik içi avcılık en basit haliyle tarif edilecek olursa, bir avcı tür, birlik içindeki bir başka doğal düşman tür ile beslendiği ya da onu öldürdüğü zaman meydana gelmektedir. Saldırgan: Birlik dışı avcı, kurban: Birlik içi av ve yaygın kaynak: Birlik dışı avdır (Polis ve ark., 1989; Lucas ve ark., 1998) (Şekil 1). Örneğin bir yaprakbiti kolonisinde beslenen *Harmonia axyridis* Pallas (Col.: Coccinellidae) birlik içi avcı, *Coccinella septempunctata* L. (Col.: Coccinellidae) birlik içi av ve yaprak bitleri de birlik dışı avdır.

⁽¹⁾ **Yazışma Adresi:** Ankara Üniversitesi Ziraat Fakültesi Bitki Koruma Bölümü, ANKARA, murat.mustu@agri.ankara.edu.tr



Şekil 1. Basit birlik içi avcılık (BİA) sistemi. B (en üst predatör), A (orta predatör), K (esas av) (Oklar enerji akışını göstermektedir).
Figure 1. The simple intraguild predation (IGA) system. B (top predators), A (intermediate predators), K (basal prey). (The direction of the arrows indicates the energy flow).

Birlik içi avcılığın sıklığını ve biçimini etkileyen en önemli iki faktör vücut büyüklüğü ve besine özelleşmenin derecesidir. Çoğu birlik içi avcılık, birlik içi avdan genellikle daha büyük olan genel predatörler tarafından yapılmaktadır. Birlik içi avcılarının çoğu, kendi türünün daha erken dönemleriyle de beslenmektedirler. Çünkü bireylerin büyüklüğü bu ilişkide belirleyici rol oynamaktadır. Birlik içi avcılık iki şekilde ya aktif olarak davranışsal değişikliklerle, ya da pasif olarak birlik dışı avın azalması ile artmaktadır. Aç avcılarının besinleri, birlik içerisindeki diğer doğal düşmanları da kapsayacak şekilde genişleyebilmektedir. Aç tüketiciler daha fazla hareket etmekte ve böylece avcılar birbirleri ile daha sık temas edebilmektedirler. Bunun yanında, birlik içi avcılık bazen birlik içi avın yoğunluğundaki artışla da artmaktadır.

Birlik içi avcılık basit bir şekilde, simetri (simetrik ya da asimetric) ve yaş yapısı (nispeten önemli ve önemsiz) olarak sınıflandırılabilir. Asimetrik birlik içi avcılık A türü B türü üzerinde daima avcı olduğu zaman meydana gelmektedir. Simetrik birlik içi avcılık ise A ve B arasında karşılıklı avcılık olduğu zaman meydana gelmektedir. Yaş yapısı birlik içi avcılık, vücut büyüklüğünden ya da korunabilirlikteki ontogenetik değişikliklerden etkilendiği zaman önemlidir (Polis ve ark., 1989).

Bu çalışmada, hemen hemen bütün besin ağlarında görülen birlik içi avcılığın temel karakterlerinin açıklanması ve özellikle böceklerde görülen birlik içi avcılık etkileşimlerinin genel çerçevesinin çizilmesi ile doğal düşmanlar arasında meydana gelen bu ilişkilerin öneminin ortaya konulması amaçlanmıştır. Ayrıca birlik içi avcılığın biyolojik mücadele uygulamaları üzerine etkisi vurgulanmaya çalışılmıştır.

Böceklerde birlik içi avcılık Predatör-Predatör etkileşimleri

Genel olarak kanibalizmin ve birlik içi avcılığın, av ve avcının gelişme dönemleri ya da büyüklüğüne bağlı olduğu düşünülmektedir. Yumurtalar ve genç larvalar, olgun

larvalar tarafından yapılan kanibalizme daha dayanıksızdır (Polis ve ark., 1989; Agarwala ve Dixon, 1992). Aynı şekilde birlik içi avcılıkta da, küçük bir tür genellikle büyük bir türün birlik içi avı olmaktadır (Sengonca ve Frings, 1985; Lucas ve ark., 1998; Phoofolo ve Obrycki, 1998). Fakat bu durum her zaman böyle olmamaktadır. Bazen küçük bireyler de büyük bireyleri yiyebilmektedir (Polis ve ark., 1989; Fincke, 1992). Bireylerin hareketliliği de birlik içi avcılığın sonucunu belirleyen faktörlerden olup, kaçmak avın en yaygın ve en etkili savunma stratejilerinden biridir (Sih, 1987). Hareketsiz veya az hareketli evreler daha kolay ele geçirileceğinden daha savunmasızdırlar (New, 1991).

Coccinellidae familyası ele alındığında, bir habitatın belirli bir avcı tür tarafından baskı altına alındığı kabul edilmektedir. Belirli bir habitatta diğer türler için en büyük tehdit en yaygın avcıdır. Herhangi bir birlik içindeki nispeten az olan tür, yaygın tür tarafından saldırıya uğrama ya da yenilme riski altındadır. Normal şartlarda yaygın tür için en önemli tehdit kanibalizmken, daha az yaygın olan türler için en önemli tehdit birlik içi avcılıktır (Dixon, 2000).

Biyolojik mücadele uygulamalarında, birden fazla doğal düşman bir arada kullanımının tek bir doğal düşman kullanımından etkili olup olmadığı uzun zamandır tartışılan bir konudur (Ehler, 1990; Benrey ve Lamp, 1994). Birden fazla doğal düşmanın bir arada kullanımının zararlıları baskı altına almada daha başarılı olduğu durumlar vardır (Frazer ve ark., 1981; Murdoch, 1990). Ancak bunun aksi örnekler de bulunmaktadır (Rosenheim ve ark., 1995). Laboratuvar denemelerinde, petri ve bitkiler üzerine yerleştirilen gelinböceği larvalarında, büyük predatörün küçük olan predatörleri yediği, ortama yaprak biti ilave edildiğinde, birlik içi avcılık miktarının azaldığı açık bir şekilde belirlenmiştir (Sengonca ve Frings, 1985; Lucas ve ark., 1998; Phoofolo ve Obrycki, 1998). Yaprak biti sistemleri bu karmaşık etkileşimleri belirlemek için çok uygundur (Brodeur ve Rosenheim, 2000). Örneğin üç afidofag larvasının kullanıldığı bir çalışmada *Aphidoletes aphidimyza* (Rond.) (Dip.: Cecidomyiidae), *Chrysoperla rufilabris* Burmeister (Neuroptera: Chrysopidae) ve *Colemegilla maculata lengi* (Col.: Coccinellidae) arasında birlik içi avcılık olduğu, etkileşimin büyük bireyler lehine asimetric olduğu ve ortama yaprak biti ilave edildiğinde, birlik içi avcılığın azaldığı gözlemlenmiştir (Lucas ve ark., 1998).

Eğer iki predatör etkileşim göstermezlerse, av popülasyonu üzerine etkileri artabilir. Örneğin bireysel etkilerinin toplamına eşit olabilir. Eğer bir predatör diğer bir predatörü öldürür ya da besin arama davranışını etkilerse birlikte etki azalacaktır. Bununla birlikte avcı türler sinerjik etki içinde olabilmektedirler. Bu durum, bir predatör avının davranışını ve beslendiği yeri değiştirdiği zaman meydana gelebilmekte ve onu başka predatörlerin saldırılarına açık hale getirmektedir. Bu davranışa predatör kolaylaştırması denilmektedir (Dixon, 2000). Birçok yaprak

biti türü, predatörlerin saldırıları karşısında kendilerini yere atma davranışı gösterirler. Bu durumda düştükleri yerde yer predatörleri tarafından avlanma riski altındadırlar. Losey ve Denno (1998) laboratuvar ve arazide yaptıkları bir dizi araştırmada, bezelye yaprak biti predatörlerinden, bitki üzerinde avlanan *C. septempunctata* ve yerde avlanan *Harpalus pennsylvanicus* DeGeer (Coleoptera: Carabidae) arasındaki etkileşimleri araştırmışlardır. Bu predatörlerin birlikte etkileri neredeyse bireysel avlanma oranlarının iki katına eşittir. Etkileşimin mekanizması, *C. septempunctata*'nın yaprak bitinin yere düşmesine neden olarak, yerdeki *H. pennsylvanicus*'un avlanmasına uygun hale getirmesidir.

Predatör-Predatör etkileşimlerinde habitatta bulunan diğer predatörlerin popülasyon yoğunluğu, en üst predatörün hareketleri tarafından belirlenmektedir. Örneğin bir genel predatör olan *Zelus renardii* Kolenati (Hemiptera: Nabidae)'nin *A. gossypii* ile beslenen *Chrysoperla carnea* Stephens (Neuroptera: Chrysopidae)'nin etkinliğini azalttığı düşünülmektedir. Bu durum yaprak biti salgınlarına yol açmakta ve pamuk bitkisinin verimini etkilemektedir (Rosenheim ve ark., 1993; Cisneros ve Rosenheim, 1997). *Coccinella septempunctata bruckii* Mulsant (Col.: Coccinellidae), *H. axyridis* ve *Propylea japonica* L. (Col.: Coccinellidae)'nin kullanıldığı bir çalışmada, bu türlerin ikinci dönem larvaları aynı sayıdaki yaprak biti ile bulaşık küçük dallar üzerine ya kendi türünden larvalar ile ya da diğer iki türün aynı sayıdaki ikinci dönem larvasıyla birlikte, toplam larva sayısı eşit olacak şekilde yerleştirilmişlerdir. *C. septempunctata bruckii* ve *P. japonica*'nın her ikisi de kendi türünden larvalar ile iyi rekabet gösterirken, diğer türlerin larvaları ile rekabet edememişlerdir. Özellikle *P. japonica* kendi üzerinde pupa olabilen tek tür olarak belirlenmiştir. *H. axyridis* diğerleriyle beslendiğinde pupa olmuş ancak kendi türü üzerinde beslendiğinde pupa olamamıştır. Bu durum, *H. axyridis*'in diğer türleri bir besin kaynağı olarak kullandığını göstermektedir. Bu sonuç, özellikle gelişimlerinin sonuna doğru yaprak biti sayısının azalmasıyla, aynı kaynağa saldıran farklı Coccinellid türlerin arasında meydana gelebilecek çok güçlü etkileşimler olabileceği fikrini desteklemektedir. Ayrıca *H. axyridis*'in en üst predatör olduğunu ve diğer gelinböceği türlerine düzenli olarak saldırdığını ve yediğini göstermektedir. Türler arası etkileşimler çoğunlukla öldürülen türün bitkiden ayrılmasıyla sonuçlanmaktadır (Dixon, 2000).

Eğer *H. axyridis* gibi bir en üst avcı, hem yaprak bitiliyle hem de diğer avcı türlerle besleniyorsa çok iyi gelişiyor demektir. *H. axyridis*'in dördüncü dönem larvası, yaprak bitileriyle ve diğer predatör türlerin larvalarıyla beslenip gelişmesini iki durumda da çok iyi şekilde tamamlarken, *C. septempunctata* diğer Coccinellid larvalarıyla beslendiğinde, gelişimini yaprak bitiyle beslediği süreden daha uzun sürede tamamladığı tespit edilmiştir (Yasuda ve

Ohnuma, 2000). *H. axyridis* gibi bir en üst predatör başka predatörlerin bulunduğu bir bölgeye yumurtladığında, onun yumurtaları ve larvaları kendini birlik içi predatörlere karşı iyi savunuyor olmalıdır. Örneğin, yonca arazisine diğer predatörlerden daha sonra gelen *H. axyridis*, *C. septempunctata*'nın prepupa ve pupasını yerken, dikenli bir yapıya ve büyük mandibulalara sahip *H. axyridis* larvası kendini başka predatörlere karşı korumaktadır. Eğer *H. axyridis* başka ülkelerde biyolojik mücadele için kullanılmak istenirse, çok sayıda ki yerli gelinböceği türü bundan kötü şekilde etkilenebilecektir. Ancak bu konuda tam bir yargıya varabilmek için daha fazla çalışmaya ihtiyaç vardır (Dixon, 2000).

Phoofolo ve Obrycki (1998) *Coleomegilla maculata* Degeer (Coleoptera: Coccinellidae)'yı *C. carnea* yumurtalarında ve *Acrythosiphon pisum* Haris (Homoptera: Aphididae)'da beslemişler, yumurtadan ergine toplam gelişme süreleri arasındaki farkın önemli olmadığını, erkek ve dişilerin gelişme sürelerinin aynı olduğunu, *C. carnea* yumurtalarıyla beslenen *C. maculata* larvalarının *A. pisum*'la beslenen larvalara göre daha hafif olduğunu bildirmişlerdir. Aynı deneme *H. axyridis* içinde yapılmış, sonuçların *C. maculata* ile benzer olduğu görülmüştür. Ayrıca *C. carnea*'ya beslenmesi için ayrı ayrı olarak Coccinellid yumurtaları, *A. pisum*, *Ostrinia nubilalis* yumurtaları ve *A. pisum*'la beslenirken alternatif olarak günlük *O. nubilalis* yumurtaları verilmiş, dişilerin gelişme süreleri arasındaki farkın önemli olmadığı tespit edilmiştir. Bununla birlikte, *H. axyridis* yumurtalarıyla beslenen *C. carnea* larvalarının hiçbirinin ergin olamadığı ve *C. carnea* larvaları bir arada olduklarında daima büyük bireylerin küçük bireylerle beslendiği belirlenmiştir.

Coccinellid'lerin yumurtadan ergine bütün dönemlerinin sahip olduğu zengin alkaloidler, görsel avlanan omurgalı predatörlere karşı bir savunma mekanizması görevi görmektedir. Ergin afidofag türlerin çoğunda aposematik renklenme görülmektedir. Bununla birlikte, aposematik renklenme olmayan türlerde de alkaloidler bulunmaktadır. Bu yüzden bu kimyasalların gelinböceklerini omurgalı predatörlere karşı koruyan iyi bir savunma reaksiyonu olduğu düşünülmektedir (Dixon, 2000).

Genellikle yüksek derecede toksik bileşikler içeren çoğu bitki tohumunun aksine, hayvanların yumurtaları zengin bir besin kaynağı olarak görülmektedir. Bu bağlamdaki ilk çalışma Agarwala ve Dixon (1992) tarafından yapılmıştır. Bu çalışmada, *Adalia* türleri (*A. bipunctata* L. ve *A. decempunctata* L.) ve *Coccinella* türleri (*C. septempunctata* ve *C. undecimpunctata* L.) (Col.: Coleoptera)'nın aç larva ve erginlerine, kendi türlerinin ve diğer türlerin yumurtaları besin olarak verilmiştir. *Adalia* türleri diğer *Adalia* türünün ve iki *Coccinella* türünün yumurtalarını tüketirken, *Coccinella* türleri *Adalia* türlerinin yumurtalarıyla beslenmekte çok isteksiz davranmışlardır. Özellikle *C. septempunctata*'nın, *A. bipunctata* yumurtalarıyla beslenirken çok isteksiz olduğu görülmüştür. Diğer türler

tarafından *A. bipunctata* yumurtaları en az tüketilirken *C. undecimpunctata* yumurtaları en fazla tüketilmiştir. Aynı şekilde *Coccinella* türlerinin büyük larvaları, *Adalia* türlerinin küçük larvalarını yemek için çok isteksiz davranırken, *Adalia* türleri, *Coccinella* larvalarını daha fazla tüketmişlerdir. Burada avcılarının kendi türüne ait yumurtası yüksek kalitede besin içerirken, diğer türün yumurtası toksik olma riski taşır, bu nedenle avcı, diğer türün yumurta ve larvasıyla beslenmek için isteksizdir. Örneğin *C. septempunctata* larvası sadece *A. bipunctata* yumurtalarıyla beslendiğinde ölmektedir. Aynı şekilde, sadece *C. septempunctata* yumurtalarıyla beslendiğinde çok az *A. bipunctata* larvası canlı kalmakta ve gelişimini sürdürmektedir. *A. bipunctata* larvalarının *C. septempunctata* yumurtalarıyla beslendikten sonra çoğunlukla siyah bir sıvı kustuğu gözlemlenmiştir (Hemptine ve ark., 2000).

İki Coccinellid türünün yumurtası suda ekstrakte edilip, kendi türlerine ait yumurtaların üzerine sürüldüğünde, her iki türün larva ve erginleri bu yumurtalarla beslenmemişlerdir. Muhtemelen içerdikleri alkaloidler yumurtaları korumaktadır (Agarwala ve Dixon, 1992). *A. bipunctata* yumurtaları daha büyük olan *C. septempunctata*'ya karşı, *C. septempunctata* yumurtalarının *A. bipunctata*'ya olduğundan daha etkilidir. Bu iki türün yumurta ve larvaları arazide çoğunlukla yan yana bulunmaktadır ve küçük türün büyük türe göre kendini daha iyi savunması beklenebilir ki, bu savunma yumurtaların içerdiği kimyasallardan kaynaklanmaktadır (Dixon, 2000).

Arazide birlikte bulunan Coccinellidler üzerindeki başka çalışmalarda da savunma reaksiyonlarında aynı asimetri ortaya çıkmıştır. *Coccinella transversalis* Fabricius (Col.: Coleoptera) erginlerinin kendisinden daha küçük bir tür olan *Menochilus sexmaculatus* Fabricius (Col.: Coccinellidae) yumurtalarını yemek için gösterdiği isteksizlik, *M. sexmaculatus*'un *C. transversalis* yumurtalarını yemek için gösterdiği isteksizlikten çok daha fazladır (Agarwala ve ark., 1998).

Aç larva kendi yumurtasına hemen saldırıp yerken, başka bir türün yumurtasına karşı daha isteksizdir. Bununla birlikte, iyi beslenmiş bir larva kendi yumurtası ile karşılaşsa bile genelde beslenmez. Böyle bir larva kendi yumurtasıyla karşılaştığında hemen geri çekilerek başka bir tarafa yönelmektedir. İlginç bir şekilde, içeriğine zarar vermeden yumurta iki dakika hexan'a daldırılarak dıştaki tabaka ortadan kaldırılırsa, tok larva tarafından hemen saldırılmakta ve yenilmektedir. Yumurtalar üzerindeki birlik içi avcılığı ve kanibalizmi, her bir gelin böceği türünün yumurtasını kaplayan tabakadaki özelleşmiş alkanlar belirlemektedir. Eğer iyi beslenmiş bir larva türe özgü bir alkan grubuyla kaplı bir nesneye saldırırsa bu onun için zararlı olabilir, çünkü bu saldırıda kendisi zarar görebilmektedir. Bunun yanında, eğer aç bir larva kendi türüne ait bir yumurtaya saldırırsa, bu saldırı canlılığını devam ettirmesini sağlayacağı ve rekabeti azaltacağı için

avantajlı olabilmektedir. Avcı tanıdık olmayan alkanlara sahip tabakayla kaplı bir nesneye rastladığında, sadece kurban olma riski ile karşı karşıya kalmaz, ayrıca bu nesne ona toksik etki de yapabilmektedir. Bu nedenle eğer iyi beslenmişse, sadece kurban olma riski altında olduğu için değil, aynı zamanda gelişmesine ve canlı kalmasına yan etkileri olabileceği için, diğer avcı türlerin olgunlaşmamış dönemlerine saldırmaktan ve yemekten kaçınmaktadır. Bununla birlikte, eğer açsa böyle bir saldırı onun canlılığını sürdürmesini ve daha çok tercih ettiği besinlerin bulunduğu bir yere yerleşmesini sağlayabilmektedir. Özetle burada, yumurta ve larva yüzeyindeki alkanların, türe özgü spektrumu şöyle rol oynamaktadır; eğer tanıdık ve açsa saldırabilir ve yiyebilir, eğer tanıdık değilse, aç olmadıkça saldırılmaz çünkü zararlı olabilmektedir (Dixon, 2000).

Parazitoit-Parazitoit etkileşimleri

Parazitoitlere predatör, hiperparazitoit, fungus, bakteri, virüs gibi birçok doğal düşman tarafından saldırılmaktadır. Bu etkileşimlerin arasında parazitoit-parazitoit etkileşimleri önemli bir yer tutmaktadır.

Parazitoit etkileşimlerinin aralığı

A ve B parazitoitleri tarafından saldırılan bir K konukçusu düşünelim. Bu iki parazitoitin konukçuyu arayan erginleri ve konukçu içindeki larvaları ya da her iki dönemde birbirleriyle etkileşim içinde olabilmektedir. İki parazitoit arasında meydana gelebilen etkileşimler beş farklı biçimde ele alınmaktadır. Bunlar sömürücü rekabet, çatışmacı rekabet ve öncelik etkileri, kleptoparazitizm, fakültatif hiperparazitizm ve obligat hiperparazitizm olarak karşımıza çıkmaktadır.

a) Sömürücü rekabet: Eğer A ve B aynı konukçu dönemi içerisinde gelişen primer parazitoitler ise, aralarındaki etkileşim her iki türün döllerinde simetrik bir kayıpla sömürücü rekabet şeklindedir. Sömürücü rekabet esas olarak konukçu içerisindeki parazitoit larvaları arasında olmaktadır ve genellikle ilk gelişmeye başlayan tür daha avantajlıdır. Konukçulara saldırma konusunda çok az parazitoitte farklılıklar görülmektedir. Sömürücü rekabet parazitoitler bir araya geldiğinde meydana gelmektedir. Daha etkili olan parazitoit, az konukçu bulunduğu rakibini dışarıda bırakacak kadar geniş alanda etkili olabilmektedir. Ama etkileşim simetriktir ve bu yüzden antagonistik değildir.

b) Çatışmacı rekabet ve öncelik etkileri: A ve B primer parazitoit olduğunda, çatışmacı rekabet B'nin galip A'nın kurban olduğu asimetric etkileşimler olarak tanımlanmaktadır. İki türün rekabeti sırasında, fiziksel mücadele, fizyolojik baskı ve daha kısa gelişme süresi yüzünden, bir tür rakibine karşı daha avantajlı duruma gelebilmektedir. Çatışmacı rekabetin en önemli sonuçlarından biri, galip tarafından bırakılan yumurtalar gelişirken, kurbanın yumurtalarının yok edilmesidir. Örneğin ektoparazitoitler çoğunlukla endoparazitoitlerin

üzerinde gelişirler ve galip, artan konukçu kalitesi sayesinde daha da sağlıklı gelişebilmektedir.

Primer parazitoit olan A ve B arasındaki etkileşimler, öncelik etkileriyle asimetrik etkileşimlere yol açabilmektedir. Konukçunun yaşam döngüsünde farklı evrelerde gelişen parazitoitler arasında, dolaylı bir etkileşim meydana gelebilir. Böylelikle daha erken saldıran parazitoit B'nin, daha fazla konukçuya ulaşabildiği için, daha sonra saldıran A'ya göre belirgin bir avantajı oluşur. Aynı durum, konukçuya saldıran ergin parazitoitler arasında doğrudan etkileşimlerle de sonuçlanabilmektedir. Güçlü rakip zayıf olanı konukçudan uzaklaştırmaktadır.

c) Kleptoparazitizm: Bazı durumlarda parazitoit türler arasındaki asimetrik etkileşimler farklı biçimlerde görülebilmektedir. Eğer A bir primer parazitoit ve B bir kleptoparazitoit ise larva mücadelesinde B, A'ya üstündür. Ama A konukçuya ulaşmada B'ye daha üstündür. Bununla birlikte B, A tarafından önceden parazitlenmiş olan konukçuyu bulmada sağlıklı olana göre daha başarılıdır. Çünkü B, A'nın yumurtlarken bıraktığı izleri bulabilme yeteneğindedir. A, sağlıklı konukçuyu bulmada daha başarılı olsa da B, A tarafından saldırılmış konukçuyu seçer ve kendi dölünün devamı için onu kullanır. Kleptoparazitizm çatışmacı rekabete benzer ancak sağlıklı konukçuya göre önceden parazitlenmiş konukçuya daha fazla saldırılmasıyla ondan ayrılmaktadır.

d) Fakültatif hiperparazitizm: Eğer A primer parazitoit, B fakültatif hiperparazitoit ise, B hem primer parazitoit gibi geliştiği primer konukçuya, hem de hiperparazitoit gibi geliştiği sekonder konukçuya saldırılmaktadır. Böylelikle fakültatif hiperparazitizm işlevsel olarak birlik içi avcılığa eşdeğer olur. İdiobiont fakültatif hiperparazitoitler primer konukçuyu öldürmüş olan primer parazitoitlerin olgun larvası ve pupasına saldırılmaktadırlar. Bu özellik genellikle pseudohiperparazitizm olarak belirtilmektedir. Primer ve sekonder konukçular çok benzer işaretler verebilmektedir. Fakültatif hiperparazitoitler farklı konukçular için farklı tercihler yapabilmektedirler. Bu nedenle antogonizmin düzeyi çok çeşitli olabilmektedir.

e) Obligat hiperparazitizm: Eğer A primer parazitoit ve B obligat hiperparazitoitse, A ve B arasındaki etkileşim rekabetten çok besin ile ilgilidir. Obligat hiperparazitizm birçok parazitoit türde görülebilmektedir. Fakültatif hiperparazitoitlerin aksine, çoğu obligat hiperparazitoit koinobionttur ve primer konukçu içinde larva dönemindeki sekonder konukçuya (primer parazitoit) saldırma eğilimindedir. Bazı obligat parazitoitler doğrudan fitofag konukçu içerisindeki primer parazitoit larvasının içine yumurtlarken, bazıları primer parazitoit tarafından saldırıldığı tahmin edilen fitofag konukçu içine ya da fitofag konukçu tarafından yenilebileceği bir yere yumurtlamaktadır (Mills, 2003).

Bir besin ağında düşük yoğunlukta konukçu bulunması durumunda, bir konukçuya birden fazla parazitoit tür

tarafından saldırılmakta ve primer parazitoitler arasındaki birlik içi avcılık etkileşimleri artmaktadır. Süperparazitizm oranının azalmasıyla parazitoit larvaları arasındaki rekabet de azalmaktadır. Bununla birlikte, laboratuvar ve arazide süperparazitizm gözlemlenmiştir (Brodeur ve Rosenheim, 2000). Hemen hemen bütün parazitoit-parazitoit etkileşimleri asimetriktir (Leveque ve ark., 1993; Gauthier ve ark., 1999).

Örneğin yaprak biti parazitoitlerinde, çok sayıda yumurta ve larva, fiziksel mücadele ya da kimyasal ve fizyolojik baskıyla yok edilmektedir (Mackauer, 1990). Aynı yaştaki rakip larvalarda genelde bir tür, diğer türe üstünlük kurmaktadır (Chow ve Mackauer, 1984; Mc Brien ve Mackauer, 1990). Ancak bazı durumlarda iki rakip türün rekabet yetenekleri aynı olabilmektedir (Völkl ve Standler, 1991). Örneğin Aphidiinae'ye ait parazitoitler arasında birlik içi etkileşimler çoğunlukla karşılıklıdır. Bunu etkileyen en önemli faktörler, etkileşim halindeki parazitoit türlerin ve parazitoit yaşının simetrik olması ve böylece gelişme halindeki parazitoitlerin birlik içi rakiplerinden korunabilmesidir (Brodeur ve Rosenheim, 2000). Doğada parazitoitin gelişme dönemleri genelde etkileşimin sonucunu belirlemektedir. Olgun larva genellikle genç rakibini öldürmektedir (Mackauer, 1990). Bununla birlikte, türler arası etkileşimlerde başka etkenler de rol oynamaktadır. Örneğin, mandibulaya sahip *Praon pequodorum* Viereck (Hymenoptera: Braconidae)'un birinci dönem larvası mandibulası bulunmayan *Aphidius smithi* Sharma & Subba Rao (Hymenoptera: Aphidiidae)'nin ikinci dönem larvasına üstünlük sağlamaktadır (Chow ve Mackauer, 1984).

Bir ektoparazitoit ve bir endoparazitoit aynı konukçuya yumurta bıraktıklarında, genellikle endoparazitoit larvasının ektoparazitoit larvası tarafından tüketildiği ve ektoparazitoit ergininin çıkış yaptığı görülmektedir (Godfray, 1994). Örneğin Mitsunaga ve Yano (2004) Ektoparazitoitler *Dgylphus isea* (Walker) (Hymenoptera: Eulophidae) ve *Hemiptarsenus varicornis* (Girault) (Hymenoptera: Eulophidae)'in, sağlıklı ve endoparazitoit *Dacnusa sibirica* Telenga (Hymenoptera: Braconidae) tarafından parazitlenmiş *Liriomyza trifolii* Burgess (Diptera: Agromyzidae) larvaları üzerindeki gelişmelerini ve parazitlenme aktivitelerini araştırmışlar ve iki durum arasında fark olmadığını bildirmişlerdir. Ancak bunun tersi durumlarda görülebilmektedir. Eğer bir endoparazitoit, bir konukçuya bir ektoparazitoitten önce saldırırsa, rakibine üstünlük sağlayabilmektedir (Sugiura ve Takagi, 1996). Endoparazitoit *Encarsia perniciosi* Tower (Hymenoptera: Aphelinidae) ve ektoparazitoit *Aphytis melinus* DeBach (Hymenoptera: Aphelinidae) turuncgöl kırımızı kabuklu biti *Aonidiella aurantii* Maskell (Hemiptera: Diaspididae) üzerinde bir arada parazitlenme yapabilmektedirler. Bu ilişkide *A. melinus* birlik içi avcı, *E. perniciosi* birlik içi avdır. Ancak endoparazitoitler daha genç konukçulara saldırabilmektedir ve oluşturulan mumyanın sert kabuğu

sayesinde yeniden parazitlenmeye karşı dayanıklı olmaktadırlar. *E. perniciosi* *A. aurantii*'nin genç larvalarını parazitlediği zaman, olgun larvaları *A. melinus* tarafından yapılan saldırılara daha dayanıklı olduğu için *E. perniciosi* çıkışlarının yüksek olduğu belirlenmiştir (Borer, 2002; Borer ve ark., 2003).

Predatör-parazitoit etkileşimleri

Predatör-parazitoit etkileşimleri çoğunlukla rastlantısal veya dolaylıdır. Bununla birlikte, literatürde doğrudan yapılan birlik içi avcılıkla ilgili sadece bir örnek bulunmaktadır. Bu çalışmada *Xylocoris flavipes* Reuter (Hemiptera:Anthocoridae)'nin *Plodia interpunctella* Hübner (Lepidoptera: Pyralidae)'nin ektoparazitoiti *Bracon hebetor* Say. (Hymenoptera: Braconidae) ile de beslendiği bildirilmiştir. *X. flavipes* hem konukçusunun hem de birlik içi avının popülasyonunu önemli derecede azaltmıştır (Kester ve Jackson, 1996).

Parazitoitlerin bütün dönemleri avcılığa karşı savunmasızdır. Yumurta, larva ve pupalar konukçusuyla birlikte yok edilebilirken, erginler genel predatörler tarafından yok edilebilmektedir.

Yumurta-larva: Predatörlerin çoğu avlarını sağlıklı ya da parazitlenmiş olduğuna bakmaksızın tüketmektedirler (Brodeur ve Rosenheim, 2000; Muştı, 2004). Ancak parazitlenmiş konukçular sağlıklı olanlara göre daha savunmasızdır. Hareketleri giderek artan bir şekilde azalır ve böylelikle avcılar için kolay tüketilebilecek durumda olduklarından daha fazla tercih edilmektedirler. Örneğin parazitlenmiş yaprak bitleri, parazitoit embriyonik ve larval gelişimini tamamlayana kadar yaprak biti kolonisi içinde kalarak beslenmelerini sürdürür ve bu süreçte doğurganlıkları azalmaktadır. Yine bu süreç boyunca parazitlenmiş yaprak bitleri, yaprak biti predatörlerinin saldırı riski altındadır. Bununla birlikte, parazitlenmiş bireyler üzerindeki avcılık iki yolla artabilmektedir. Birincisi, parazitlenme ile konukçunun avcıya gösterdiği davranışsal tepki değişebilmektedir. Örneğin bezelye yaprak biti kolonisine gelen Coccinellidler, afitleri rahatsız ederler. *A. smithi* tarafından parazitlenmiş yaprak bitleri sağlıklı olanlara göre bitkiden daha fazla düşmektedir. Yerde, parazitlenmiş yaprak bitlerinin yüksek kuruma riski altında olduğu kabul edilmektedir. Ayrıca önemli derecede avlanma riski altındadırlar (predatör kolaylaştırması). İkincisi, parazitoit larvasının konukçu dokusunda beslenmesi ve parazitlenmiş bireylerin aminoasitleri daha düşük oranda özümseyebilmesi sonucunda, parazitlenmiş yaprak bitleri karbonhidratça daha zengin ballımsı madde üretir ve bu madde yaprak biti predatörlerini, parazitoitlerini ve hiperparazitoitlerini cezbeden bir kairomon görevi görmektedir (Brodeur ve Rosenheim, 2000).

Buna karşın, parazitoitler kendilerini avcı böceklerden mümkün olduğunca uzak tutarak hayatta kalma şanslarını arttırmaktadırlar. Raymond ve ark. (2000) deneme

parselindeki dört bitki türünün (*Papaver dubium*, *Rumex obtusifolius*, *Vicia faba* ve *Chenopodium album*) üzerlerindeki *Aphis fabae* Scopoli (Homoptera: Aphididae) ile parazitoiti *Lysiphlebus fabarum* Marshall (Hymenoptera: Braconidae) ve özellikle Coccinellidler başta olmak üzere, avcılar ile ilgili bir çalışma yapmışlardır. Bu çalışma da, parazitli yaprak bitlerinin sayısının *P. dubium*, *R. obtusifolius*, *V. faba*'da yüksekken, Coccinellid popülasyonunun yoğun olduğunu *C. album*'da düşük olduğunu belirtmişlerdir. Ayrıca laboratuvar denemelerinde, *L. fabarum*'un arazideki diğer tehditleri içeren bitki kokularına göre Coccinellid kokusu içeren bitkileri daha az tercih ettiği, sonuçta da arazide Coccinellid ve *L. fabarum* miktarı arasında negatif bir ilişki olduğunu bildirmişlerdir.

Pupa: Doğada sağlıklı ve parazitlenmiş konukçulara farklı takım ve familyadan çok sayıda predatör tarafından saldırılmaktadır. Bazı araştırmacılar bu birliklerin yapısını arazi gözlemleriyle ortaya koymaya çalışmışlardır. Mehöfer (2001) farklı açılara yerleştirdiği çok sayıda kamerayla yaprak biti kolonilerini 24 saat izlemiştir. Video analizlerinde predatörlerin parazitlenmiş ve parazitlenmemiş yaprak bitlerinin birlikte olduğu kolonilere daha fazla uğradığını ve sadece parazitlenmemiş yaprak bitlerinin olduğu bölgelere geldiklerinde daha uzun süre kaldıklarını gözlemlemiştir. Ayrıca farklı predatör türlerinin farklı avlara yöneldiğini saptamıştır. Buna göre, sağlıklı ve parazitlenmiş yaprak bitlerinin bir arada bulunduğu bölgelerde mumyaları en fazla Coccinellid ve Hemipter avcılar yok ederken, sadece mumya olan bölgelerde en fazla mumyayı Chrysopid predatörlerin yok ettiğini bildirmiştir.

Arazide yaprak biti mumyalarındaki avcılığın çok yoğun olabileceğini işaret eden çalışmalar vardır. Ceviz bahçelerinde *Trioxys pallidus* Haliday (Hymenoptera: Aphidiidae) tarafından parazitlenmiş ceviz yaprak biti mumyaları üzerindeki avcılık %80 dir (Nowierski, 1979). Couture (1997), patates tarlalarında *Praon simulans* Provancher (Hymenoptera: Braconidae) ve *Aphidius nigripes* Ashmead (Hymenoptera: Aphidiidae) tarafından parazitlenen patates yaprak bitindeki genel predatörlerin yaptığı avcılığın, mevsim içinde %72,5 ve %95 arasında aşamalı olarak arttığını bildirmiştir. Pamukta Colfer ve Rosenheim (2001), Coccinellidlerin *Lysiphlebus testaiceipes* Cresson (Hymenoptera: Aphidiidae) içeren mumyaları %73-100 yok ettiğini gözlemlemiştir. Aynı şekilde, şeker pancarında *Lysiphlebus fabarum* Marshall tarafından parazitlenen fasulye yaprak bitindeki avcılık % 57,4'ün üzerindedir (Mehöfer ve Hindayana, 2000).

Schmidt ve ark. (2003), buğdayda hububat yaprak bitleri *Sitobion avenae* Fabricius (Homoptera: Aphididae), *Metopolophium dirhodum* Walker (Homoptera: Aphididae) ve *Rhopalosiphum padi* Linnaeus (Homoptera: Aphididae)'nin uçan ve uçamayan predatörleri ile parazitoitleri üzerine yaptıkları bir çalışmada, parazitoit

etkinliğinin mumya olmuş yaprak bitlerini de yiyen predatörler tarafından azaltıldığını bildirmişlerdir.

Predatör-parazitoit birliklerindeki en önemli konulardan birisi avcının parazitoit mumyasında ne zamana kadar beslenebildiğidir. Aphidiine bireyleri prepupa ve pupa gelişimlerini mumya olmuş yaprak bitlerinin içinde dört-sekiz günde tamamlamaktadır (Hagvar ve Hofsvang, 1991). Mumya hava koşullarına, kurumaya, pestisitlere ve doğal düşmanlara karşı fiziksel koruma sağlamaktadır. Bununla birlikte, mumya omurgasız predatörlerin mandibulalarıyla yırtılabilir ve predatör böceklerin styletleriyle ya da hiperparazitoitlerin ovipozitörleriyle kolaylıkla delinebilmektedir.

Buna yanında parazitlenmiş konukçular, böcek predatörler tarafından genellikle parazitlendikten sonra ilk birkaç gün boyunca tüketilebilirler. Daha sonra predatörlerin mandibula ve styletleri sertleşen mumyaya karşı etkisiz hale gelebilmektedir. Böylelikle parazitoitin canlı kalma oranı artmaktadır. Muştı (2004), *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant (Coleoptera: Coccinellidae)'nin *Anagyrus pseudococci* Girault (Hymenoptera: Encyrtidae) tarafından parazitlenmiş unlubit türleri *Planococcus citri* Risso ve *Planococcus ficus* Signoret (Hemiptera: Pseudococcidae) üzerindeki beslenme davranışını incelemiştir. Birlik içi avcı olan *C. montrouzieri* ergin ve larvalarının, iki ve dört günlük parazitlenmiş unlubitlerle en az sağlıklı bireyler kadar iyi beslendiğini, ancak altıncı günden sonra beslenemediğini gözlemiştir.

Benzer bir çalışmada da Şengonca ve Yanuwiadi (1994), *C. montrouzieri*'nin *Leptomastix dactylopii* Howard (Hymenoptera: Encyrtidae) tarafından parazitlenmiş *P. citri* üzerindeki beslenme davranışını incelemiştir. *C. montrouzieri*'nin ergin dişisi ve dördüncü dönem larvasının altı günlük ve üzerindeki parazitlenmiş mummyalardaki beslenmesinin önemli ölçüde azaldığını bildirmişlerdir.

Kester ve Jackson (1996), *Jalysus wickhami* Van Duzee (Hemiptera: Berytidae)'nin *Cotesia congregata* Say. (Hymenoptera: Braconidae) tarafından parazitlenmiş tütün zararlısı *Manduca sexta* Lawson (Lepidoptera: Sphingidae) ile beslenmesi sonucunda, prepupa dönemindeki parazitoitlerde pupa dönemindekilere göre daha fazla ölüm görüldüğünü, sıfır günlük parazitoit pupasının ölüm oranının üç günlük parazitoit pupasından daha yüksek olduğunu bildirmişlerdir.

Ergin: Parazitoit erginleri ve birlik içi rakipleri arasındaki etkileşimler hakkında çok az şey bilinmektedir. Bunun bir kısmı da küçük böceklerin doğada izlenmesinin zorluğundan kaynaklanmaktadır. Muhtemel ölüm faktörleri olumsuz hava koşulları, açlık, mikrobiyal enfeksiyon, parazitlenme ve avcılıktır (Heimpel ve ark., 1997; Rosenheim, 1998). Wheeler (1977) tarafından yonca arazilerindeki gözlemlerde, yaprak biti parazitoiti olan *Aphidius* türlerinin erginlerinde, *Nabis* cinsinden predatör böceklerin beslendiğini bildirilmiştir. W. Völkl doğada özellikle örümcek ve karınca gibi genel predatörlerin

Aphidiine parazitoitlerinin etkinliğini düşürmesi ile ilgili bir dizi çalışma gerçekleştirmişlerdir (Rosenheim, 1998). Völkl ve Kraus (1996), gri çam yaprak bitinin parazitoiti *Pauesia unilachni* Gahan (Hymenoptera: Braconidae) dişilerinin, çam ağacında araneid örümcekler ve linyphiid'ler tarafından avlandıklarını belirlemiştir. Parazitoit bireyleri izlendiğinde dişilerin %11'inin örümcek ağına takıldıkları ve örümcekler tarafından öldürüldükleri gözlemlenmiştir.

Parazitoit-predatör etkileşimleri çoğunlukla predatör lehine asimettiktir. Örneğin afit parazitoit-predatör etkileşimleri daima predatörler lehine asimettiktir. Özelleşmiş bir parazitoit, konukçusu olmayan bir böceğe saldırır ve bu yüzden genel bir predatörle karşılaştığında dezavantajlı durumdadır. Buna karşın bu özelliğe uymayan durumlarda olabilmektedir. Özellikle bazı yumurta parazitoitleri avcı böceklerin yumurtalarını da parazitleyebilmektedir. Babendreier ve ark. (2003), arazi ve laboratuvar koşullarında yaptıkları bir çalışmada yumurta parazitoiti *Trichogramma brassicae* Bezdenko (Hymenoptera: Trichogrammatidae)'nin *C. carnea*, *Episyrphus balteatus* De Geer (Diptera: Syrphidae), *A. bipunctata* ve *C. septempunctata* yumurtalarındaki konukçu tercihini araştırmışlardır. Denemeler sonucunda *C. carnea* ve *E. balteatus* yumurtalarından parazitoit çıkışı gözlenirken, coccinellid yumurtalarından parazitoit çıkışı olmadığını, buna karşın *A. bipunctata* yumurtalarının %10'unun parazitlendiğini ama parazitoit gelişiminin başarısız olduğunu, *C. septempunctata* yumurtalarının hiç parazitlenmediğini bildirmişlerdir.

Sonuç olarak, böceklerde doğal düşmanlar arasında birlik içi avcılık olarak isimlendirilen çoklu beslenme ilişkileri yaygın olarak görülmektedir. Kimi yerli doğal düşmanlar laboratuvarında çok başarılı olurken, doğada aynı başarıyı gösterememekteler. Bu durumun sebeplerinden bir tanesinin de birlik içi avcılık olduğu düşünülmektedir. Ülkemizde bugüne kadar yapılan çalışmalar genellikle av-avcı, konukçu-parazitoit gibi ikili ilişkiler temeline dayanmaktadır. Ancak doğada bu ilişkiler asla bu kadar basit düzeyde olmamaktadır. Herhangi bir doğal düşman, kendi birlik üyesi olan veya olmayan birçok rakip ile rekabet etmek zorundadır. Bu da biyolojik mücadele programlarının başarısını doğrudan etkilemektedir.

Biyolojik mücadele programlarında doğal düşman karışımları kullanılacaksa, doğal düşmanların birbirleri ile olan ilişkileri çok iyi araştırılmalıdır. Eğer bu doğal düşmanlar arasında birlik içi avcılık varsa, ki muhtemelen vardır, o zaman bu doğal düşmanların birlikte kullanımının mı, yoksa içlerinden herhangi birinin tek başına kullanımının mı daha yararlı ve ekonomik olduğu mutlaka belirlenmelidir. Eğer doğal düşmanlar bir arada kullanılacaksa, bu salımların nasıl ve ne zaman yapılması gerektiği belirlenmelidir. Örneğin bir parazitoit ve avcı birlikte salınacaksa, önce parazitoitin salınmasının, ardından parazitoit mumyasının sertleşeceği zaman

beklendikten sonra avcı salımı yapılmasının, uygulamanın başarısını arttırabileceği düşünülmektedir.

Ayrıca bir bölgeye biyolojik mücadele uygulaması için yeni bir faydalı ithal edildiğinde, diğer yerli doğal düşmanlarla ilişkileri mutlaka kontrol edilmelidir. Eğer ithal edilen faydalı tür ile yerli doğal düşmanlar arasında birlik içi avcılık varsa, ithal edilen faydalı tür yeterince başarılı olamayabilir ya da yerli doğal düşmanların üzerinde baskı kurarak, popülasyonlarının azalmasına, dolayısı ile o bölgede bulunan başka zararlıların popülasyonlarının artmasına yol açabilecektir.

Kaynaklar

- Agarwala, B.K., Bhattacharya, S., Bardhanroy, P., 1998. Who eats whose eggs? Intra-versus inter-specific interactions in starving ladybird beetles predaceous on aphids. *Ethology Ecology & Evolution*, 10:361-368.
- Agarwala, B.K., Dixon, A.F.G., 1992. Laboratory study of cannibalism and interspecific predation in ladybirds. *Ecological Entomology*, 17: 303-309.
- Babendreier, D., Rostas, M., Höfte, M.C.J., Kuske, S., Bigler, F., 2003. Effects of mass released of *Trichogramma brassicae* on predatory insects in maize. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 108: 115-124.
- Benrey, B., Lamp, W.O., 1994. Biological control in the management of planthoper populations. In planthopers. *Their ecology and Management*, ed. R.F. Denno, T.J. Perfect, pp. 519-550. New York. Chapman and Hall.
- Borer, E.T., 2002. Intraguild predation in larval parasitoids: implications for coexistence. *Journal of Animal Ecology*, 71: 957-965.
- Borer, E.T., Briggs, C.J., Murdoch, W.W., Swarbrick, S.L., 2003. Testing intraguild predation theory in a field system: does numerical dominance shift along a gradient of productivity?. *Ecology Letters*, 6: 929-935.
- Brodeur, J., Rosenheim, J.A., 2000. Intraguild interactions in aphid parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 97: 93-108.
- Chow, F.J., Mackauer, M., 1984. Inter and intraspecific larval competition in *Aphidius smithi* and *Praon pequodorum* (Hymenoptera: Aphididae). *Canadian Entomologist*, 116: 1097-1107.
- Cisneros, J.J., Rosenheim, J.A., 1997. Ontogenetic change of prey preference in a generalist predator *Zeelus renardii*, and its influence on the intensity of predator-predator interactions. *Ecological Entomology*, 22:399-407.
- Couture, I., 1997. Susceptibilité des parasitoïdes *Aphidius nigripes* Ashmead et *Praon simulans* (Provancher) à l'hyperparasitoïde *Asaphes suspensus* (Nees) *Memoire de maîtrise*, université Laval Québec.
- Dixon, A.F.G., 2000 *Insect Predator-Prey Dynamics Laybirds Beetles & Biological Control*. Cambridge University press. 257s.
- Ehler, L.E., 1990. *Intruduction Strategies in Biological Control of Insects*. In critical issues in biological control, ed, M. Mackauer, L. E. Ehler & J.Roland pp. 111-134. Andover: Intercept.
- Fincke, O.M., 1992. Interspecific competition for tree holes: consequences for mating system and coexistence in neotropical damsel flies. *American Naturalist*, 139: 80-101.
- Frazier, B.D., Gilbert, N., Ives P.M., Ranworth, D.A., 1981. Predator reproduction and overall predator-prey relationship. *Canadian Entomologist*, 113, 1015-1024.
- Gauthier, N., Sanon, A., Monge, J.P. Huignard, J., 1999. Interspecific relations between two sympatric species of Hymenoptera, *Dinarmus basalis* (Rond) and *Eupelmus vuilleti* (Craw), ectoparasitoids of the bruchid *Callosobruchus maculatus* (F). *J. Insect Behav.*, 12: 399-400.
- Godfray, H.C.J., 1994. Parasitoids. *Behavioural and Evolutionary Ecology*. Princeton University Pres, New Jersey. 473 s.
- Hagvar, E.B., Hosvfang, T., 1991. Aphids parasitoids (Hymenoptera: Aphidiidae): Biology, Host selection and use in biological control. *Biocontrol News and Information*, 12.13-42.
- Heimpel, G.E., Rosenheim, J.A., Mangel, M., 1997. Predation on adult *Aphytis* parasitoids in the field. *Oecologia*, 110: 346-352.
- Hemptine, J.-L., Dixon, A.F.G., Gauthier, C., 2000. Cost of intraguild predation in ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) *Ecological Entomology*.
- Honek A., 1985. Habitat preferences of aphidophagous coccinellids (Coleoptera). *Entomophaga*, 30: 253-264.
- Kester, K., Jackson, D.M., 1996. When good bugs go bad: Intraguild predation by *Jalysus wickhami* on the parasitoid, *Cotesia congregata*. *Entomologia experimentalis et applicata*, 271-276.
- Leveque, L., Monge, J.P., Rojas-Rousse, D., Van Alebeek, F., Huignard, J., 1993. Analysis of multiparasitism by *Eupelmus vuilleti* (Craw) (Eupelmidae) and *Dinarmus basalis* (Rond.) (Pteromalidae) in the presence of one of their common hosts, *Bruchidius atrolineatus* (Pic) (Coleoptera: Bruchidae) *Oecologia*, 94:272-277.
- Losey, J.E., Denno, R.F., 1998. Positive predator-predator interactions: enhanced predation rates and synergistic suppression of aphid populations. *Ecology*, 79.2143-2152.
- Lucas, E., Coderre, D., Brodeur, J., 1998. Intraguild predation among aphid predators: characterization and influence of extraguild prey density. *Ecology*, 79: 1084-1092.
- Mackauer, M., 1990. Host discrimination and larval competition in solitary endoparasitoids. In: Mackauer

- M., Ehler L. & Roland J. (eds), *Critical issues in Biological Control*. Intercept, Andover pp. 41-62.
- McBrien, H., Mackauer, M., 1990. Heterospecific larval competition and host discrimination in two species of aphid parasitoids: *Aphidius ervi* and *Aphidius smithi* *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 56: 145-153.
- Mehöfer, R., 2001. Intraguild predation by aphidophagous predators on parasitized aphids: the use of multiple video cameras. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 100: 77-87.
- Mehöfer, R., Hindayana, D., 2000. Effects of intraguild predation on aphid parasitoid survival. *Entomologia Experimentalis et applicata*, 97: 115-122.
- Mills N.J., 2003 Parasitoid interactions and biological control. *I. International Symposium on Biological Control of Arthropods*, 108-113.
- Mitsunaga, T., Yano, E., 2004. The effect of multiple parasitism by an endoparasitoid on several life history traits of leafminer ectoparasitoids. *Appl. Entomol. Zool.*, 39 (2): 315-320.
- Murdoch, W.W., 1990. The relevance of pest-enemy models to biological control. *In Critical Issues in Biological Control*, ed. M. Mackauer, L. E. Ehler, J. Roland, pp.1-24. Andover: Intecept Ltd.
- Muştu, M., 2004. *Cryptolaemus Montrouzieri'nin Anagyrus Pseudococci ile Parazitlenmiş Planococcus Türleri Üzerindeki Beslenme Davranışı*. (Yayınlanmamış Yüksek Lisans Tezi).
- New, T.R., 1991. *Insects as Predators*. New South Wales Universty Press. Kensington Australia.
- Nowierski, R.M., 1979. The field ecology of the walnut aphid, *Chromaspis juglandicola* (Homoptera: Aphididae) and its introduced parasite, *Trioxys pallidus* (Hymenoptera: Aphidiidae). *A Qualitative and Quantitative Assesment of Population Regulation. PhD Dissertation*, University of California, Berkeley.
- Phoofolo, M.W., Obrycki, J.J., 1998. Potential for intraguild predation and competition among predatory Coccinellidae and Chrysopidae. *Entomologia Experimentalis et Aplicata*, 89:47-55.
- Polis, G.A., Myers C.A., Holt, R.D., 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Rewiew of Ecology and Systematics*, 20:297-330.
- Raymond, B., Darby A.C., Douglas, A.E., 2000. Intraguild predators and spatial distribution of a parasitoid. *Oecologia*, 124: 367-372
- Root, R., 1967. The niche exploitation pattern of the blue-greygnat catcher. *Ecol. Monogr.*, 37: 317-50.
- Rosenheim, J.A., 1998. Higher-order predators and the regulation of insect herbivore populations. *Annual Review of Entomology*, 43:421-447.
- Rosenheim, J.A., Kaya, H.K. Ehler, L.E., Marois, J.J., Jaffee, B.A., 1995. Intraguild predation among biological-control agents: *Theory and evidence. Biol. Con.*, 5: 303-335.
- Rosenheim, J.A., Wilhoit, L.R. Armer, C.A., 1993. Influence of intraguild predation among generalist insect predators on the suppression of an herbivore population. *Oecologia*, 96: 439-449.
- Schmidt, M.H., Lauer, A., Purtauf, T., Thies, C., Schaefer, M., Tscharncke, T., 2003. Relative importance of predators parasitoids for cereal aphid control. *Proc. R. Soc. Lond.* 270, 1905-1909
- Şengonca, C., Frings, B., 1985. Interference and competitive behavior of the aphid predators *Chrysoperla carnea* and *Coccinella septempunctata* in the laboratory. *Entomophaga*, 30:245-251.
- Şengonca, Ç., Yanuwiadi, B., 1994. Frassverhalten des schmierlausraubers *Cryptolaemus montrouzieri* Mulsant Bei durch *Leptomastix dactylopii* Howard parasitierten *Planococcus citri* (Risso). *Mitt. Dtsch. Ges. Allg. Angew. Ent.9*
- Sih, A., 1987. Predators and prey lifestyles: an evolutionary and ecological overview. Pages 203-224 in C. W. Kerfoot and A.Sih, editors. *Predation: Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities*. University Press of New England, Hanover, New Hampshire, USA.
- Sugiura, N., Takagi, M., 1996. Interspecific competition between *Aphytis yanonensis* (DeBach and Rosen) *Coccobius fulvus* (Compere and Annecke) (Hymenoptera: Aphelinidae) for a multiparasitized host *Unaspis yanonensis* (Kuwana) (Homoptera: Diaspididae). *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, 40: 299-302.
- Völkl, W., Kraus, W., 1996. Foraging behaviour and resource utilization of the aphid parasitoid *Pauesia unilachni*: adaptation to host distribution and mortality risks. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 79: 101-109.
- Völkl, W., Stadler, B., 1991. Interspecific larval competition between *Lysiphlebus testaceipes* and *Aphidius colemani* (Hym.: Aphididae). *Journal of Applied Entomology*, 111: 63-71.
- Wheeler, A.G.Jr., 1977. Studies on the arthropodof alfalfa. VII. Predecaous insects. The *Canadian Entomologist*, 109: 423-427.
- Yasuda, H., Ohnuma, N., 1999. Effect of cannibalism and predation on the larval performance of two ladybird beetles. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 93:63-67.