

ZJAWISKO KONKURENCJI WŚRÓD ENDOPASOŻYTÓW GĄSIENIC ZWÓJKI SOSNÓWECZKI (*RHYACIONIA BUOLIANA* SCHIFF.) I SKOŚNIKA TUZINKA (*EXOTELEIA DODECELLA* L.)

Andrzej Kolk

Instytut Badawczy Leśnictwa, Warszawa

WSTĘP

Zwójka sosnoweczka (*Rhyacionia buoliana* Schiff.) i skośnik tuzinek (*Exoteleia dodecella* L.) należą w Polsce do grupy najgroźniejszych szkodników upraw i młodników sosnowych. Gatunki te wykazują dość zbliżone wymagania ekologiczne i pokarmowe oraz wiele podobieństw w biologii i ekologii, jak również w skłonnościach do masowego i chronicznego występowania. Niekiedy już w kilkuletnich uprawach *Pinus silvestris* L., która jest w Polsce głównym gatunkiem lasotwórczym (zajmuje ponad 70% powierzchni leśnej), masowe występowanie tych owadów powoduje powstawanie trwałych deformacji na niemal wszystkich drzewkach, obniża ich przyrost i zakłóca równowagę procesów fizjologicznych, a w pewnych wypadkach przyczynia się do takiego ich osłabienia, że popadają one w stan powolnego zamierania często przyspieszonego przez inne gatunki szkodników. Z powyższych względów oba te gatunki już od kilku lat były przedmiotem intensywnych badań, które między innymi wykazały, że jednym z głównych czynników ograniczających dynamikę ich populacji są owady pasożytnicze [2, 9].

Na podstawie dotychczas opublikowanych materiałów monograficznych (Koehler [2], Sierpiński [9]) oraz licznych publikacji (Koehler i Kolk [4, 5], Kolk [5], Karczewski [1], Sierpiński [10, 11]) można stwierdzić, że zwójka sosnoweczka na obszarze Polski jest żywicielem 41 gatunków pasożytów, a skośnik tuzinek — 55. Na obu żywicielach najliczniej reprezentowane są pasożyty gąsienic (z gąsienic *Rh. buoliana* wykazano 34 gatunki pasożytów, a z gąsienic *Ex. dodecella* 41), mniej liczne są pasożyty poczwarek, a pasożyty jaj reprezentowane są tylko przez jeden gatunek — *Trichogramma embryophagum* Htg., pasożytujący na jajach zwójki sosnoweczki.

Analiza poszczególnych gatunków pasożytów, przeprowadzona była na podstawie dotychczasowych wyników badań własnych oraz innych autorów, pod kątem ich znaczenia i roli, jaką odgrywają w dynamice populacji *Rh. buoliana* i *Ex. dodecella* wykazała, że największą efektywność w ograniczaniu populacji tych szkodników mają endopasożyty gąsienic, porażające żywicieli we wczesnej fazie rozwojowej (I i II stadium larwalnym). Ta grupa pasożytów była przedmiotem badań w ramach omawianego tematu. Szczegółowymi badaniami objęto następujące gatunki endopasożytów gąsienic zwójki:

Braconidae: *Orgilus obscurator* Nees.

Ichneumonidae: *Temelucha interruptor* Grav., *Pristomerus orbitalis* Holmgr., *Campoplex ramidulus* Brischke i *Sinophorus crassifemur* Thoms. oraz skośnika tuzinka:

Braconidae: *Macrocentrus buoliana* Eady i Clark, *Apanteles lemairei* Nix.

Ichneumonidae: *Pristomerus orbitalis* Hlmgr i *Campoplex rufinator* Aubert.

Chalcidoidae: *Copidosoma geniculatum* Dalm.

Z endopasożytów gąsienic skośnika tuzinka, poza wymienionymi wyżej pasożytami, szczegółowymi badaniami objęty został nieoznaczony gatunek nicienia z rodzaju *Parasitylenchus*, rodziny *Allantonematidae*.

Efektywność oddziaływania każdego gatunku pasożyta w określonych warunkach środowiska jest uwarunkowana licznymi prawidłowościami, których poznanie wymaga prowadzenia wieloletnich badań biologiczno-ekologicznych. Układ pasożytniczy złożony z dwu partnerów — pasożyta i żywiciela — charakteryzuje się zarówno ich stosunkami wzajemnymi, jak też powiązaniem ze środowiskiem zewnętrznym. Pasożyt wywiera na swego żywiciela różnorodny wpływ, a z kolei żywiciel wywiera wpływ na pasożyta. Oddziaływanie środowiska zewnętrznego, zwłaszcza jeśli mamy do czynienia z pasożytem wewnętrznym (endopasożytem), docierają do niego osłabione oraz niejako przepuszczone przez filtr, jaki stanowi organizm żywiciela [6, 7].

W przyrodzie rzadko się zdarza, by układ pasożyt—żywiciel składał się tylko z dwóch organizmów. Zazwyczaj obok wzajemnych oddziaływań dwu partnerów istnieją i inne powiązania, np. wzajemne oddziaływanie osobników w populacji jednego gatunku pasożyta na siebie itp. W żywicielu mogą zachodzić także określone stosunki pomiędzy różnymi gatunkami endopasożytów, mają one zazwyczaj charakter konkurencyjny lub antagonistyczny o różnym natężeniu, niekiedy jednak różnogatunkowe pasożyty mogą występować w związkach wzajemnie protekcyjnych. Poznanie istniejących stosunków konkurencyjnych między poszczególnymi gatunkami pasożytów może mieć bardzo istotne znaczenie dla pra-

widłowej oceny ich efektywności i przydatności w zwalczaniu biologicznym, zwłaszcza w wypadkach stosowania introdukcji i aklimatyzacji pasożytów na obszary leżące poza naturalnym zasięgiem geograficznego rozmieszczenia szkodnika, a zasiedlone przez niego w drodze przypadkowego zawleczenia. Dlatego też w celu uzyskania pełniejszych podstaw do oceny poszczególnych gatunków endopasożytów gąsienic zwójki i skośnika oraz kompleksowego oddziaływania ich na tych żywicieli obok normalnie prowadzonych laboratoryjnych hodowli położono szczególny nacisk na dokonywanie sekcji wszystkich stadiów larwalnych obydwu szkodników. Metoda sekcji pozwoliła uzyskać rzeczywisty obraz omawianych stosunków żywicielsko-pasożytniczych i prawidłowo ocenić charakter i skutki stosunków konkurencyjnych między poszczególnymi gatunkami endopasożytów. Materiały pochodzące z hodowli, dające nam tylko fragmentaryczny obraz z życia szkodnika i jego pasożytów, a pomijające istotne zjawiska, które zachodzą w długotrwałych procesach rozwoju larwalnego endopasożytów, uwzględniono w pracy w niewielkim zakresie.

Celem sekcji było: a) oznaczenie gatunków pasożytów w różnych ich stadiach larwalnych, b) dokonanie oceny nasilenia pasożytnictwa wielokrotnego oraz rozpoznanie skutków konkurencji wewnątrzgatunkowej i międzygatunkowej we wczesnej fazie porażenia. Podstawę pracy stanowiły materiały zebrane w terenie, nieliczne uzyskano z doświadczeń laboratoryjnych. W okresie prowadzonych badań pozyskano ze wszystkich powierzchni doświadczalnych oraz z ponad 200 upraw i młodników rozmieszczonych na terenie całego kraju około 32 tysiące gąsienic zwójki, z których 22 295 poddano sekcji, a pozostałe przeznaczono do hodowli oraz około 41 tysięcy gąsienic skośnika, z których 34 603 poddano sekcji, a ponad 6 tysięcy przeznaczono do hodowli.

EFEKTYWNOŚĆ ENDOPASOŻYTÓW GĄSIENIC *RHYACIONIA BUOLIANA*

W celu określenia efektywności kompleksowego oddziaływania endopasożytów na populację żywiciela pozyskano z 206 miejscowości 22 295 gąsienic *Rh. buoliana*, które poddano badaniom sekcyjnym. Wyniki tych badań wykazały, że endopasożyty *Rh. buoliana* charakteryzują się wysoką efektywnością w ograniczaniu populacji żywiciela. Na około 70% stanowisk, z których pobrano do analiz próbne populacje, gąsienic opanowanych było od 60 do 96%. Tylko na 3 stanowiskach opanowanie gąsienic było mniejsze niż 20%. Z ogólnej liczby analizowanych gąsienic — 12 368 było opanowanych co stanowi 55,5%. Procent porażenia gąsienic zwójki przez poszczególne gatunki pasożytów przedstawiał się następująco:

<i>Orgilus obscurator</i> Nees.	— 37,4,
<i>Temelucha interruptor</i> Grav.	— 12,5,
<i>Pristomerus orbitalis</i> (Hlmgr.)	— 9,7,
<i>Campoplex ramidulus</i> Brke.	— 6,8,
<i>Sinophorus crassifemur</i> Thoms.	— 5,9.

Kolejność pasożytów pod względem ich frekwencji była inna. Występowanie *O. obscurator* stwierdzono na 197 stanowiskach, *C. ramidulus* na 151, *P. orbitalis* na 141, *T. interruptor* na 124 i *S. crassifemur* na 52. *O. obscurator* był dominującym gatunkiem na 155 powierzchniach, *C. ramidulus* na 28, *P. orbitalis* na 12, *T. interruptor* na 8 i *S. crassifemur* na 3.

Analiza materiałów pochodzących z całego kraju wykazała, że na obszarze Polski, gdzie ma miejsce ścieranie się klimatów: morskiego i kontynentalnego, dość wyraźnie zarysowują się granice pomiędzy strefami liczego oraz sporadycznego występowania badanych endopasożytów. Takie gatunki, jak *Pristomerus orbitalis* i *Campoplex ramidulus* są liczne i częste w Polsce środkowej i wschodniej, a *Temelucha interruptor* i *Sinophorus crassifemur* w Polsce zachodniej. *Orgilus obscurator* jest liczny i częsty na całym areale występowania *Rh. buoliana*. Gatunek ten ma ze wszystkich endopasożytów największe potencjalne możliwości redukcji populacji żywiciela, niezależnie od miejsca zbioru materiału do badań, jak również niezależnie od fazy gradacji *Rh. buoliana*. Udział jego w zespole endopasożytów wynosi około 50%.

EFEKTYWNOŚĆ ENDOPASOŻYTÓW GĄSIENIC *EXOTELEIA DODECELLA*

Za podstawę oceny efektywności kompleksowego oddziaływania endopasożytów na populację *Ex. dodecella* posłużyły sekcje 34 603 gąsienic zebranych z 255 miejscowości naszego kraju. Na większości powierzchni, z których pobrano gąsienice do oceny ich zdrowotności, porażenie było bardzo niskie. Na około 45% powierzchni wynosiło ono od 20 do 40%, na innych rzadko kiedy przekraczało 50%, a tylko na dwóch osiągnęło maksymalną wartość 80%. Wyniki sekcji wykazały, że z ogólnej liczby analizowanych gąsienic 10 736 było porażonych, co stanowi 31%.

Procent porażenia gąsienic *Ex. dodecella* przez poszczególne gatunki pasożytów przedstawiał się następująco:

<i>Pristomerus orbitalis</i> (Hlmgr.)	— 14,0
<i>Macrocentrus buolianae</i> Eady i Clark	— 7,6
<i>Copidosoma geniculatum</i> Dalm.	— 3,7
<i>Parasitylenchus</i> sp.	— 3,5
<i>Campoplex rufinator</i> Aubert	— 2,1
<i>Apanteles lemariei</i> Nix.	— 1,3

Kolejność pasożytów pod względem frekwencji była następująca: *P. orbitalis* wystąpił na 208 stanowiskach, *M. buoliana* na 159, *Parasitylenchus* sp. na 128, *C. geniculatum* na 107, *A. lemari*e na 90 i *C. rufinator* na 77. *P. orbitalis* był dominującym gatunkiem na 145 stanowiskach, *M. buoliana* na 80, *Parasitylenchus* sp. na 27, *C. geniculatum* na 25, *C. rufinator* na 17 i *A. lemari*e na 6. W grupie endopasożytów skosnika tuzinka nie zaobserwowano wyraźnego różnicowania w występowaniu ich na ziemiach Polski.

KONKURENCJA WŚRÓD ENDOPASOŻYTÓW GĄSIENIC *RHYACIONIA BUOLIANA* SCHIFF.

Dla oceny efektywności poszczególnych gatunków endopasożytów dość istotną wartość ma znajomość stopnia przeżywania pasożyta w okresie od momentu złożenia przez samice jaj do ciała żywiciela do momentu wylęgu imagines nowego pokolenia. W ocenie tej konieczne jest uwzględnienie dwóch wartości, mianowicie — potencjalnych możliwości pasożyta oraz jego rzeczywistej efektywności w danych warunkach ekologicznych.

Analiza wyników sekcji 22 295 gąsienic *Rh. buoliana* ujawniła fakt, że ogromną rolę w zespołowym oddziaływaniu endopasożytów odgrywa zjawisko konkurencji, do której dochodzi, gdy w organizmie żywicielskim znajdują się dwie lub więcej larw pasożytów, a żywiciel może zapewnić pokarm tylko dla jednej z nich. Konkurenci mogą być przedstawicielami tego samego gatunku lub też różnych gatunków. Wśród badanych endopasożytów gąsienic zwójki żaden z badanych gatunków nie wyróżnia się pełną zdolnością rozpoznawania wcześniejszej obecności jaj lub larw własnego lub obcego gatunku w ciele atakowanej przez siebie gąsienicy. Z tej przyczyny liczba kombinacji, w jakich wystąpiły one w homogenicznych lub heterogenicznych układach pasożytnictwa wielokrotnego (multiparasitism)¹, w 12 368 gąsienicach porażonych wyniosła 631.

Wyniki dotyczące wielokrotności występowania pasożytów zwójki w sekcjonowanych gąsienicach przedstawione zostały w tabelach 1 i 2, z których wynika, że silne skłonności do pasożytnictwa wielokrotnego wykazują głównie 4 gatunki. Są to: *P. orbitalis*, *S. crassifemur*, *T. interruptor* i *O. obscurator*. U tych gatunków stwierdza się również wyraźne tendencje do współwystępowania z innymi pasożytami. Do gatunków wykazujących odmienny charakter występowania w gąsienicach *Rh. buo-*

¹ Termin pasożytnictwo wielokrotne obejmuje zarówno zjawisko wielokrotnego porażenia żywiciela przez samice tego samego gatunku pasożyta, jak również różnych gatunków.

Tabela 1

Wielokrotność występowania pasożytów w gąsienicach *Rh. buoliana* porażonych tylko przez jeden gatunek pasożyta

Gatunek pasożyta	Liczba gąsienic spasożytowanych	Liczba gąsienic, w których stwierdzono występowanie larw pasożyta									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>O. obscurator</i>	4851	4294	506	40	9	2	—	—	—	—	—
<i>T. interruptor</i>	610	528	69	9	2	1	1	—	—	—	—
<i>P. orbitalis</i>	399	312	62	9	11	—	1	2	—	1	1
<i>C. ramidulus</i>	1609	1511	71	23	4	—	—	—	—	—	—
<i>S. crassifemur</i>	300	163	75	45	10	4	1	1	1	—	—

Tabela 2

Wielokrotność występowania pasożytów w gąsienicach *Rh. buoliana* porażonych przez dwa lub więcej gatunków pasożytów

Gatunek pasożyta	Liczba gąsienic spasożytowanych	Liczba gąsienic, w których stwierdzono występowanie larw pasożyta									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>O. obscurator</i>	4450	3938	441	61	6	3	1	—	—	—	—
<i>T. interruptor</i>	2602	1948	468	114	46	19	4	2	1	—	—
<i>P. orbitalis</i>	1775	1218	258	155	68	39	19	10	5	3	—
<i>C. ramidulus</i>	451	415	28	6	2	—	—	—	—	—	—
<i>S. crassifemur</i>	721	508	131	48	22	8	1	1	1	—	1

liana należy *C. ramidulus*. Pasożyt ten występuje najczęściej samodzielnie i rzadko składa dwa lub więcej jaj do ciała jednej gąsienicy.

Przeciętna liczba larw (lub jaj i larw) dla poszczególnych gatunków endopasożytów przypadających na 100 gąsienic *Rh. buoliana*, w których stwierdzono obecność danego gatunku pasożyta, przedstawia się następująco:

<i>C. ramidulus</i>	— 108 sztuk
<i>O. obscurator</i>	— 113 „
<i>T. interruptor</i>	— 133 „
<i>S. crassifemur</i>	— 157 „
<i>P. orbitalis</i>	— 159 „

Na podstawie analizy wyników sekcji 22 295 gąsienic *Rh. buoliana* dokonano określenia prawdopodobieństwa równoczesnego współwystępowania poszczególnych gatunków pasożytów w jamie ciała żywiciela. Dwa gatunki A i B byłyby najsilniej sprzężone ze sobą, gdyby gatunek A występował we wszystkich gąsienicach, w których występował gatunek B. Odwrotnością byłaby sytuacja, gdyby gatunki A i B nie wystą-

piły razem w żywicielu. Pomiedzy tymi skrajnymi przypadkami istnieje możliwość licznych sytuacji pośrednich. W tabeli 3 zestawiono dane dotyczące częstości równoczesnego występowania pięciu gatunków endopasożytów w 22 295 gąsienicach *Rh. buoliana*. Liczba na skrzyżowaniu rzędu i kolumny tego samego gatunku informuje, w ilu gąsienicach wystąpił dany gatunek samodzielnie. Liczba na przecięciu rzędu i kolumny dwóch gatunków pokazuje w ilu gąsienicach wystąpiły równocześnie dwa gatunki. W badanej populacji liczba gąsienic spasożytowanych przez poszczególne gatunki endopasożytów kształtowała się następująco:

<i>O. obscurator</i>	— 9301 sztuk
<i>T. interruptor</i>	— 3212 „
<i>P. orbitalis</i>	— 2174 sztuk
<i>C. ramidulus</i>	— 2060 „
<i>S. crassifemur</i>	— 1021 „

Dla każdego z wymienionych wyżej gatunków pasożytów w tabeli 4 zestawiono procent występowania samodzielnego (na przekątnej) i z innymi gatunkami (w pozostałych rubrykach tabeli). Z pięciu omawianych endopasożytów *Rh. buoliana* jedynie dwa gatunki: *C. ramidulus* i *O. obs-*

Tabela 3

Występowanie samodzielne i współwystępowanie endopasożytów w 22 295 gąsienicach *Rh. buoliana*

Gatunki pasożytów	<i>O. obscurator</i>	<i>T. interruptor</i>	<i>P. orbitalis</i>	<i>C. ramidulus</i>	<i>S. crassifemur</i>
<i>O. obscurator</i>	4851	2463	1724	304	610
<i>T. interruptor</i>	2463	610	368	115	407
<i>P. orbitalis</i>	1724	368	399	85	40
<i>C. ramidulus</i>	304	115	85	1609	24
<i>S. crassifemur</i>	610	407	40	24	300

Tabela 4

Zestawienie procentów występowania samodzielnego i współwystępowania endopasożytów w 22 295 gąsienicach *Rh. buoliana*

Gatunki pasożytów	<i>O. obscurator</i>	<i>T. interruptor</i>	<i>P. orbitalis</i>	<i>C. ramidulus</i>	<i>S. crassifemur</i>
<i>O. obscurator</i>	52,15	26,48	18,53	3,26	6,56
<i>T. interruptor</i>	76,71	18,99	11,46	3,58	12,67
<i>P. orbitalis</i>	79,30	16,93	18,35	3,91	1,84
<i>C. ramidulus</i>	14,76	5,58	4,13	78,10	1,17
<i>S. crassifemur</i>	59,75	39,86	3,92	2,35	29,38

curator wykazują wyraźne tendencje do występowania samodzielnego. Pozostałe trzy gatunki, jak wspomniano już przy omawianiu pasożytnictwa wielokrotnego, wykazują silne skłonności do współwystępowania z innymi pasożytami. Rozpatrując poszczególne pary gatunków w tabeli 4 można ustalić, czy współwystępowanie ich ma charakter przypadkowy, czy też jeden z tych gatunków preferuje gąsienice spasożytowane przez drugi gatunek. *T. interruptor* spasożytował 76, 71% gąsienic, w których występował również *O. obscurator*, a *O. obscurator* opanował tylko 26, 48% gąsienic, w których wystąpił również *T. interruptor*. Różnice między procentami są bardzo duże na korzyść *T. interruptor*, a więc można stwierdzić, że *T. interruptor* preferuje przy porażeniu gąsienice porażone przez *O. obscurator*. Podobne tendencje jak *T. interruptor* w stosunku do *O. obscurator* wykazują: *P. orbitalis*, *S. crassifemur* i w znacznie mniejszym stopniu *C. ramidulus*. Nie obserwuje się wyraźnych zależności pomiędzy *T. interruptor* a *P. orbitalis* i *C. ramidulus*.

Analizując współwystępowanie *T. interruptor* z *S. crassifemur* można stwierdzić, że ten drugi gatunek preferuje gąsienice porażone przez *T. interruptor*. Nie stwierdza się również istotnych zależności we współwystępowaniu *P. orbitalis* z *C. ramidulus* i *S. crassifemur* oraz pomiędzy ostatnio wymienionymi dwoma gatunkami (tab. 4).

Wykazane związki pomiędzy niektórymi gatunkami endopasożytów *Rh. buoliana* potwierdzone zostały w eksperymentach laboratoryjnych. Koehler, Kolk [4] wykazali, że porażenie gąsienicy przez *T. interruptor* i *P. orbitalis* w znacznym stopniu uwarunkowane jest rozeznaniem faktu wcześniejszych jej odwiedzin przez samice *O. obscurator*. Ten układ stosunków między pasożytami a ich wspólnym żywicielem określony jest w literaturze przedmiotu mianem kleptopasożytnictwa [8].

W wyniku pasożytnictwa wielokrotnego, jak i jego szczególnego przypadku kleptopasożytnictwa [4] w porażonych gąsienicach *Rh. buoliana* zachodzą skomplikowane stosunki konkurencyjne pomiędzy różnymi gatunkami endopasożytów. Fakt ulegania lub przeciwnie zwyciężania określonego gatunku pasożyta w wypadkach pasożytnictwa wielokrotnego ma duże znaczenie dla jego roli w ograniczaniu populacji żywiciela. Gatunkami pasożytów bardzo łatwo ulegającymi w konkurencji z innymi są: *O. obscurator* i *C. ramidulus*. Najwyższą zdolność przeżywania w wypadkach pasożytnictwa wielokrotnego zachowują w kolejności następujące gatunki: *S. crassifemur*, *T. interruptor* i *P. orbitalis*.

W wypadku współwystępowania w jamie ciała *Rh. buoliana*, *T. interruptor* i *S. crassifemur* przeżywa z reguły ten gatunek pasożyta, który ma przewagę liczbową:

— analiza 59 gąsienic *Rh. buoliana*, w których liczbą larw przeważał *S. crassifemur* wykazała, że w 46 gąsienicach (co stanowi 78%) przeżył

S. crassifemur, a w 13 (co stanowi 22⁰/o) *T. interruptor*;

— przy przewadze ilościowej *T. interruptor* wartości te układały się następująco: na 51 analizowanych gąsienicach w 32 (co stanowi 62,7⁰/o) przeżywał *T. interruptor*, a *S. crassifemur* w 19 gąsienicach (co stanowi 37,3⁰/o);

— przy równej liczbie larw pasożytów (analiza 97 gąsienic *Rh. buoliana*) w 62⁰/o zwyciężył *S. crassifemur*.

KONKURENCJA WŚRÓD ENDOPASOŻYTÓW GĄSIENIC *EXOTELEIA DODECELLA* L.

Oceny charakteru, stopnia i skutków układu stosunków konkurencyjnych między poszczególnymi gatunkami endopasożytów *Ex. dodecella* dokonywano podczas przeprowadzania sekcji gąsienic. Większość gąsienic porażonych przez pasożyty wykazywała zewnętrzne objawy porażenia, wyrażające się zniekształceniem ciała (opuchnięcia i guzy). Gąsienice te często ginęły przed zakończeniem rozwoju pasożyta. Jedną z ważniejszych przyczyn przedwczesnej śmiertelności gąsienic porażonych jest pasożytnictwo wielokrotne.

Tabela 5

Wielokrotność występowania pasożytów w gąsienicach *Ex. dodecella* porażonych tylko przez jeden gatunek pasożyta

Gatunek pasożyta	Liczba gąsienic spasoży- towanych	Liczba gąsienic, w których stwierdzono występowanie larw pasożyta									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>P. orbitalis</i>	4506	4424	65	11	6	—	—	—	—	—	—
<i>M. buolianae</i>	2690	2545	90	25	18	6	4	2	—	—	—
<i>Parasitylenchus</i> sp.	216	188	20	6	2	—	—	—	—	—	—
<i>C. geniculatum</i>	266	240	10	7	7	2	—	—	—	—	—
<i>C. rufinator</i>	400	382	11	7	—	—	—	—	—	—	—
<i>A. lemariet</i>	780	348	35	45	37	27	25	19	41	15	188

W tabelach 5 i 6 zestawione zostały wyniki dotyczące wielokrotności występowania pasożytów w gąsienicach *Ex. dodecella*. Z tabel tych wynika, że podobnie jak u *Rh. buoliana*, żaden z badanych gatunków pasożytów nie posiada zdolności rozpoznawania wcześniejszej obecności jaj lub larw własnego gatunku w ciele atakowanej przez siebie gąsienicy. Wszystkie te gatunki wykazują w różnym stopniu skłonności do pasożytnictwa wielokrotnego, zarówno w układach monogenicznych, jak

i heterogenicznych. U *P. orbitalis* i *M. buoliana*e, *A. lemariei* i *C. rufinator* przeważają tendencje do występowania samodzielnego, a u *C. geniculatum* i *Parasitylenchus* sp. występują wyraźne skłonności do współwystępowania z innymi gatunkami (tab. 7).

Przeciętna liczba jaj, larw lub jaj i larw poszczególnych gatunków pasożytów stwierdzonych w jamie ciała gąsienic *Ex. dodecella* w przeliczeniu na 100 gąsienic wynosiła dla:

<i>P. orbitalis</i>	— 105 sztuk
<i>C. rufinator</i>	— 107 „
<i>M. buoliana</i> e	— 110 „
<i>Parasitylenchus</i> sp.	— 114 „
<i>C. geniculatum</i>	— 118 „
<i>A. lemariei</i>	— 525 „

Z zestawienia tego wynika, że najbardziej „przepasożytowane” są gąsienice porażone przez *A. lemariei*. W pojedynczych wypadkach stwier-

Tabela 6

Wielokrotność występowania pasożytów w gąsienicach *Ex. dodecella* porażonych przez dwa lub więcej gatunków pasożytów

Gatunek pasożyta	Liczba gąsienic spasożytowanych	Liczba gąsienic, w których stwierdzono występowanie larw pasożyta									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>P. orbitalis</i>	808	728	65	7	2	5	1	—	—	—	—
<i>M. buoliana</i> e	489	420	51	12	2	2	2	—	—	—	—
<i>Parasitylenchus</i> sp.	1547	1411	82	36	12	1	1	4	—	—	—
<i>C. geniculatum</i>	1383	1244	76	28	22	11	2	—	—	—	—
<i>C. rufinator</i>	197	180	15	1	1	—	—	—	—	—	—
<i>A. lemariei</i>	309	80	26	41	24	26	9	14	19	14	56

Tabela 7

Zestawienie procentów występowania samodzielnego i współwystępowania endopasożytów w 9624 gąsienicach

Gatunki pasożytów	<i>P. orbitalis</i>	<i>M. buoliana</i> e	<i>Parasitylenchus</i> sp.	<i>C. geniculatum</i>	<i>C. rufinator</i>	<i>A. lemariei</i>
<i>P. orbitalis</i>	92,98	4,58	6,96	8,00	4,93	3,71
<i>M. buoliana</i> e	6,08	80,81	8,47	8,55	3,62	5,00
<i>Parasitylenchus</i> sp.	15,81	14,49	11,98	87,61	1,58	3,16
<i>C. geniculatum</i>	18,27	14,70	88,07	7,15	2,64	3,31
<i>C. rufinator</i>	23,54	13,01	3,32	5,54	62,04	2,49
<i>A. lemariei</i>	22,77	23,13	8,54	8,89	3,20	67,97

dzono w jamie ciała gąsienic *Ex. dodecella* ponad 50 jaj tego gatunku.

Niezależnie od liczby jaj złożonych do ciała gąsienicy zwykle wylęga się tylko jedna larwa pasożyta. Pozostałe jaja dalej się nie rozwijają. Omawiana skłonność *A. lemariei* do składania w ciele *E. dodecella* nadmiernej liczby jaj w poważnym stopniu rzutuje na efektywność tego pasożyta. Wśród badanych endopasożytów *E. dodecella* — gatunek ten pod względem efektywności zajmuje ostatnią pozycję. Najoszczędniej dysponują swoim potencjałem rozrodczym: *P. orbitalis*, *C. rufinator* i *M. buoliana*.

Pomiędzy pasożytami porażającymi często tego samego żywiciela pozostają różnego rodzaju związki i zależności. Na podstawie analizy wyników sekcji 9624 gąsienic *Ex. dodecella*, pozyskanych do badań w fenofazie jesiennej i wczesnej wiosny ze stałych powierzchni doświadczalnych dokonano określenia prawdopodobieństwa równoczesnego współwystępowania endopasożytów w jamie ciała żywiciela. W badanej populacji liczba gąsienic spasożytowanych przez poszczególne gatunki endopasożytów kształtowała się następująco:

<i>P. orbitalis</i>	—	1724	sztuk
<i>M. buoliana</i>	—	1298	„
<i>Parasitylenchus</i> sp.	—	759	„
<i>C. geniculatum</i>	—	755	„
<i>C. rufinator</i>	—	361	„
<i>A. lemariei</i>	—	281	„

Tabela 8

Występowanie samodzielne i współwystępowanie endopasożytów w 9624 gąsienicach *Ex. dodecella*

Gatunki pasożytów	<i>P. orbitalis</i>	<i>M. buoliana</i>	<i>Parasitylenchus</i> sp.	<i>C. geniculatum</i>	<i>C. rufinator</i>	<i>A. lemariei</i>
<i>P. orbitalis</i>	1603	79	120	138	85	64
<i>M. buoliana</i>	79	1049	110	111	47	65
<i>Parasitylenchus</i> sp.	120	110	91	665	12	24
<i>C. geniculatum</i>	138	111	665	54	20	25
<i>C. rufinator</i>	85	47	12	20	224	9
<i>A. lemariei</i>	64	65	24	25	9	191

Dla każdego z wymienionych wyżej gatunków pasożytów w tabelach: 7 i 8 zestawiono liczbę i procent występowania samodzielnego (na przekątnej) z innymi gatunkami (w pozostałych rubrykach tabeli). Z analizy poszczególnych gatunków w tabeli 8 (dokonanej według metody opisanej w rozdziale dotyczącym konkurencji pasożytów *Rh. buoliana* wynika, że:

a) *P. orbitalis* nie preferuje żadnego z pozostałych gatunków endopasożytów;

b) *M. buoliana*, podobnie jak *P. orbitalis*, unika gąsienic porażonych przez pozostałe gatunki pasożytów;

c) *Parasitylenchus* sp. poraża przede wszystkim gąsienice, w których jest *C. geniculatum* i odwrotnie *C. geniculatum* poraża chętnie gąsienice, w których jest *Parasitylenchus* sp.;

d) *C. rufinator* i *A. lemariei* preferują gąsienice spasożytowane przez *P. orbitalis* i *M. buoliana*;

e) najsilniejszy związek istnieje między *C. geniculatum* i *Parasitylenchus* sp.

Obserwacje rozwoju ostatnio wymienionych gatunków wykazywały, że istniejący związek między *C. geniculatum* i *Parasitylenchus* sp. ma charakter mutualistyczny. Nie polega on tylko na tym, że obecność jednego gatunku uwarunkowana jest obecnością drugiego, ale związek ten ma szersze podłoże biologiczne. Żaden z tych gatunków nie może samodzielnie rozwijać się w żywicielu. Zarówno larwy nicienia jak i jaja *C. geniculatum*, nie rozwijają się samodzielnie, dopiero współwystępowanie tych gatunków umożliwia ich prawidłowy rozwój. Mimo usilnych starań nie udało mi się ustalić u nicienia (*Parasitylenchus* sp.) sposobu wyszukiwania żywiciela w przyrodzie i wnikania do jego jamy ciała. U *C. geniculatum* nie stwierdzono żadnych przystosowań do przenoszenia jakiegokolwiek formy rozwojowej czy inwazyjnej nicienia. Ustalono tylko, że już w świeżo wylęgających się gąsienicach *Ex. dodecella* (1 stadium) pojawiają się formy pasożytnicze nicienia. Są to samice o silnie uwstecznionej budowie ciała. Przed śmiercią żywiciela i w ostatnim stadium rozwojowym *C. geniculatum* następuje u nich proces odkładania jaj. Dalszego losu potomstwa samic nie udało się ustalić. Samice po złożeniu jaj giną w żywicielu.

Cykl rozwojowy pasożytniczej bleskotki *C. geniculatum* i nicienia *Parasitylenchus* sp. jest zsynchronizowany z cyklem rozwojowym *Ex. dodecella*. U pozostałych gatunków endopasożytów *Ex. dodecella* istniejące związki mają charakter antagonistyczny.

Zjawisko konkurencji między poszczególnymi gatunkami endopasożytów nasila się wraz ze wzrostem zagęszczenia ich populacji. W konkurencji międzygatunkowej jedne endopasożyty przeżywają inne w następującej kolejności: *P. orbitalis*, *M. buoliana*, *C. rufinator*, *A. lemariei*, *C. geniculatum* i *Parasitylenchus* sp.

Analiza 131 gąsienic *Ex. dodecella*, w których stwierdzono współwystępowanie *P. orbitalis* i *M. buoliana*, wykazała, że w 87 gąsienicach (co stanowi 66,4%) przeżył *P. orbitalis*, a w 44 (co stanowi 33,6%) *M. buoliana*.

W wypadku współwystępowania *P. orbitalis* z pozostałymi gatunkami przeżywalność tego gatunku wahała się w granicach od 93,8 do 98,8%.

W 40 gąsienicach porażonych przez *M. buoliana* i *C. rufinator* pierwszy z wymienionych gatunków zwyciężył w 28 wypadkach (co stanowi 70%), a drugi w 12 (co stanowi 30%). Współwystępowanie *M. buoliana* z pozostałymi gatunkami (oprócz *P. orbitalis* i *C. rufinator*) z reguły kończyło się zwycięstwem tego gatunku.

WNIOSKI

1. Efektywność endopasożytów gąsienic zwójki sosnóweczki jest wyższa od efektywności endopasożytów gąsienic skośnika tuzinka. Przeciętne spasożytowanie gąsienic zwójki wyniosło 55,5, a skośnika 31%.

2. W ograniczaniu efektywności endopasożytów gąsienic zwójki i skośnika znaczną rolę odgrywa zjawisko konkurencji wewnątrzgatunkowej i międzygatunkowej, które zaobserwowano u wszystkich badanych gatunków pasożytów.

3. Zjawisko konkurencji między poszczególnymi gatunkami endopasożytów nasila się wraz ze wzrostem zagęszczenia ich populacji.

4. Wszystkie badane gatunki endopasożytów zwójki i skośnika wykazują w różnym stopniu skłonności do pasożytnictwa wielokrotnego, zarówno w układach monogenicznych jak i heterogenicznych.

5. Gatunki pasożytów, zwyciężające w konkurencji, wykazują większe skłonności do pasożytnictwa wielokrotnego od gatunków im ulegających.

6. Wśród endopasożytów zwójki sosnóweczki w konkurencji międzygatunkowej jedne gatunki przeżywają inne w następującej kolejności: *S. crassifemur*, *T. interruptor*, *P. orbitalis*, *C. ramidulus* i *O. obscurator*. Wśród endopasożytów skośnika kolejność ta kształtuje się następująco: *P. orbitalis*, *M. buoliana*, *C. rufinator*, *A. lemariei*, *C. geniculatum* i *Parasitylenchus* sp.

7. W toku prowadzonych badań, oprócz związków mających charakter antagonistyczny, stwierdzony został związek mutualistyczny pomiędzy poliembrioniczną bleskotką *Copidosoma geniculatum* a gatunkiem nicienia z rodziny *Allantonematidae* — *Parasitylenchus* sp.

LITERATURA

1. Karczewski J.: Przyczynek do znajomości pasożytów *Gelechia (Teleia) dodecella* L. (*Lepidoptera, Gelechiidae*). *Pols. Pismo ent.* 27, 1958, 37-38.
2. Koehler W. i inni: Z badań nad zwójką sosnóweczką (*Rhyacionia buoliana* Schiff.). *Prace IBL, Warszawa* 3337, 1967, 1-154.

3. Koehler W., Kolk A.: Studies on the significance of multiple parasitism in *Rhyacionia buoliana* Schiff. population dynamics. Prace IBL, Warszawa 374, 1969, 63-85.
4. Koehler W., Kolk A.: Badania nad zjawiskiem kleptopasożytyzmu wśród endopasożytów larw *Rhyacionia buoliana* Schiff. Prace IBL, Warszawa 409, 1972, 64-83.
5. Kolk A.: Rola *Tetrastichus turionum* (Htg.) (Hymenoptera, Chalcidoidea) jako bioregulatora populacji *Rhyacionia buoliana* Schiff. (Lepidoptera: Olethreutidae), *Exoteleia dodecella* L. (Lepidoptera: Gelechiinae) i innych owadów leśnych. Biul. IBL, 1, 1968, 155-176.
6. Kościelska M. K.: Zjawisko konkurencji wśród owadów pasożytniczych. Prz. zool. XI, 3, 1967, 275-278.
7. Michajłow W.: Układ „pasożyt—żywiciel”: specyfika—ekologia, ewolucja. Kosmos A, 1/114, 1972, 19-30.
8. Ohnesorge B.: Studies on the parasites of the European pine shoot moth. in 1961. Interim., Can. Dep. For., Enr. and Pathol. Br., For. Ins. Lab. Sault Ste Marie. 61, 1961.
9. Sierpiński Z.: Skośnik tuzinek (*Exoteleia dodecella* L.) groźny szkodnik sosny w Polsce. Prace IBL, Warszawa, 247, 1962, 93-210.
10. Sierpiński Z.: *Copidosoma geniculatum* (Dalm.) (Hymenoptera, Chalcidoidea) — pasożyt skośnika tuzinka — *Exoteleia dodecella* L. (Lepidoptera, Gelechiidae). Pol. Pism. ent. 5, 1963, 73-78.
11. Sierpiński Z.: Materiały do poznania pasożytów niektórych szkodliwych owadów leśnych. Pol. Pis. ent. 2, 1968, 429-439.

A. Кольк

ЯВЛЕНИЕ КОНКУРЕНЦИИ СРЕДИ ЭНДОПАРАЗИТОВ ГУСЕНИЦ
СОСНОВОГО ПОБЕГОВЬЮНА (*RHYACIONIA BUOLIANA* SCHIFF.)
И СОСНОВОЙ ВЫЕМЧАТОКРЫЛОЙ МОЛИ (*EXOTELEIA DODECELLA* L.)

Резюме

На основании вскрытия гусениц *Rhyacionia buoliana* Schiff. и *Exoteleia dodecella* L., а также многократного лабораторного выращивания их констатировано, что общая эффективность эндопаразитов гусениц *Rh. buoliana* является выше около 25% от эффективности эндопаразитов гусениц *Ex. dodecella*. Из всех эндопаразитов *Rh. buoliana* самые большие потенциальные возможности сокращения популяции хозяина имеет *Orgilus obscurator* Nees., а у *Ex. dodecella* — *Pristomerus orbitalis* Hlmgr.

Одним из наиболее главных факторов ограничивающих эффективность эндопаразитов гусениц этих вредителей являются внутривидовая и межвидовая конкуренции, которые происходят в связи со склонностью большинства исследованных паразитов к многократному паразитизму, а также его специфичной формы определенной как клептопаразитизм. Установлено, что у девяти исследованных паразитов существующие связи имеют антагонистический характер. Только между хальцидидом *Copidosoma geniculatum* Dalm. а неизвестным до сих пор видом нематоды из семейства *Allantonematidae* — *Parasitylenchus* sp. была констатирована мутуализматическая связь.

A. Kolk

COMPETITION AMONG ENDOPARASITES OF LARVAE OF THE EUROPEAN
PINE SHOOT MOTH (*RHYACIONIA BUOLIANA* SCHIFF.) AND OF
THE PINE BUD MOTH (*EXOTELEIA DODECELLA* L.)

S u m m a r y

The materials obtained from dissected larvae and numerous laboratory rearing indicate that the general effectiveness of endoparasites of larval *Rh. buoliana* was about 25% higher than the effectiveness of endoparasites of larval *Ex. dodecella*. Among the *Rh. buoliana* endoparasites, *Orgilus obscurator* Ness. showed the greatest potential possibilities of the reduction of host population and among the endoparasites of *Ex. dodecella* — *Pristomerus orbitalis* Hlmgr.

The intraspecific and interspecific competition is one of the most important factors limiting the effectiveness of endoparasites of larvae of these pests. This competition is a result of disposition of the majority of these parasites to multiple parasitism and to its special form called cleptoparasitism. Interactions among nine from the eleven parasites are of antagonistic character. Only between *Copisodoma geniculatum* Dalm. and an unidentified nematode *Parasitylenchus* sp. of the family (Allantone-matidae) are mutualism was observed.