

Træk af insekt-parasitoidernes biologi og værtsrelationer

af MIKAEL MÜNSTER-SWENDSEN

INDLEDNING

Forholdet imellem insekter og insekt-parasitoider er et emne, der har fascineret mange zoologer gennem tiderne. Imidlertid er dette felt, udover at være ren grundforskning, også et meget aktuelt område indenfor den anvendte zoologi. Der eksisterer derfor et behov for mere detaljeret viden om f. eks. værternes forsvarsmekanismer og parasitoidernes adaptation her-til, samt for metoder til en kvantitativ fremstilling af såvel disse forholds-optræden som af det dynamiske samspil, der finder sted imellem værts- og parasitoid-populationerne.

Parasitoiderne, som pr. definition adskiller sig fra de egentlige parasitter ved altid at måtte dræbe deres vært for at overleve, omfatter medlemmer fra mange insektordener, men de fleste og bedst kendte tilhører Hymenoptera Parasitica og familien Tachinidae (Diptera).

En omfattende litteratur findes allerede om insekt-parasitoider, og som systematiske oversigter over biologi og morfologiske forhold bør nævnes publikationer af Clausen (1940) og Askew (1971). Formålet med denne artikel er imidlertid at give en kortfattet gennemgang af en række væsentlige forhold, som alle er af stor betydning ved undersøgelser over samspillet mellem insekter og deres parasitoider, uden dog at give nogen vurdering af de kvantitative aspekter.

Parasitoidernes virksomhed kan betragtes som en særlig højt udviklet form for predation, som er særlig udbredt blandt insekterne, og som her, i særlig høj grad, går ud over de fytofage arter, hvor parasitoiderne ofte bidrager ganske væsentligt til den årlige generationsdødelighed. Til forskel fra de egentlige predatorer er parasitoiderne imidlertid i høj grad specifikke i deres offervalg og dertil er der via den særlige intime kontakt med værten, dennes fysiologi og fænologi normalt et stærkere samspil værts- og parasitoid-populationerne imellem. Denne form for tilhørsforhold synes i særlig høj grad at være udviklet imellem, på den ene side Hymenoptera Parasitica, og på den anden side Lepidoptera, Hymenoptera Symphyta samt

visse dipterer. Dissekerer man en samling larver tilhørende enten Lepidoptera eller Hymenoptera Symphyta, kan man således forvente ganske hyppigt at finde individer med parasitoid-larver i, og hos værtsarter, hvis larver lever beskyttede og er lidet mobile, kan man næsten lige så hyppigt finde parasitoider, der angriber værten fra dennes yderside, de såkaldte ekto-parasitoider.

I de følgende afsnit er der for parasitoidernes vedkommende lagt særlig vægt på forholdene hos de endoparasitære Hymenoptera Parasitica, men de omtalte vært-parasitoid relationer gælder principielt også for parasitoider af ordenen Diptera.

PARASITOID LIVSCYKLUS

Der findes naturligvis store variationer m. h. t. livscyklus alt efter det værtsstadie, der angribes, og det årlige antal generationer hos vært og parasitoid, men af hensyn til de følgende afsnit skitseres hermed kort en særlig udbredt form for parasitoid livscyklus hos univoltine værter: Den voksne parasitoid (her snyltehveps) klækkes een eller to uger efter værtens imagines og hannerne da ofte før end hunnerne. I de følgende uger sker parringen og ofte opsøges bladlushonningdug eller nektarholdige planter som fødeemne. I mellemtiden har værten lagt sine æg, og de heraf klækkede

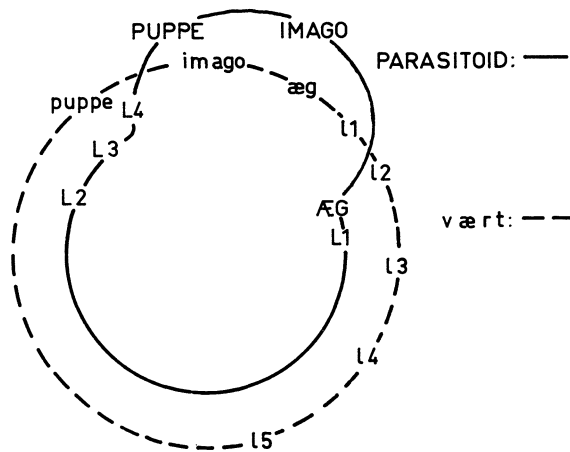


Fig. 1. Eksempel på en livscyklus for en endoparasitoid og dens vært. Det koncentriske forløb symboliserer den periode, hvori endoparasitoiden befinder sig i den endnu levende vært (se teksten).

larver har netop etableret sig og har påbegyndt deres fødeoptagelse. Snyltehvepse-hunnerne opsøger nu de unge værtslarver og parasiterer disse, d. v. s. lægger deres æg, oftest eet ad gangen, i eller på larverne. Dersom ægget er lagt inden i værtslarven (endoparasitering), klækkes der snart en larve deraf, men denne optager indtil videre ingen, eller næsten ingen, føde, althings værten lever videre, tilsyneladende uforstyrret, indtil den skal forpuppe sig. Dette sker måske først det følgende forår, og først da æder og vokser parasitoid-larven hurtigt på værtens bekostning og gør det af med den. Den fuldvoksne parasitoid-larve bryder da ud igennem værtens tomme integument og spinder evt. en fin kokon, hvorefter den forpupper sig. Fig. 1 illustrerer en sådan livscyklus.

UDVIKLINGSSTADIERNE

Snyltehvepse-arternes æg, og ikke mindst deres første larvestadier, udviser en forbløffende stor formvariation, hvilket iøvrigt gør det muligt at identificere og sortere larver af diverse slægter og arter, der angriber samme vært. Et udvalg af æg og larver er vist på figur 2. Æg tilhørende ektoparasitoider er ofte udstyrede med forskellige former for »anker«-vedhæng, hvormed de fastgøres til værtens integument, men de fleste endoparasitoiders æg er af den typiske aflangt ovale, »hymenopteriforme« type og placeres for langt de fleste arters vedkommende i værtens hæmocoel, altså frit i kropshulen. Sjældnere forekommer ovoposition i hjerne, thoracalganglie eller i spytkirtler.

De nyklækkede endoparasitære larver er hyppigt udstyret med karakteristiske halevedhæng eller udvækster, med hvilke de er i stand til at bevæge sig rundt i værtens hæmocoel, og visse arter menes endog at foretage bestemte vandringer i værten, dels med det formål at opsøge konkurrenter, dels for at sikre sig en tilstrækkelig god iltforsyning. Meget tyder i det hele taget på, at respirationen hos de endoparasitære larver frembyder problemer. Første larvestadium har ganske vist spirakler på prothorax, og de fuldvoksne larver har normalt 9 par ialt, men disse kan ikke fungere, mens larven opholder sig i værten (Fisher, 1963 og 1970). Iltoptagelsen må ske gennem larvernes overflade, og tilsyneladende har kun de parasitoid-larver, der bagest er udstyret med en blære, eller analvescikel, hér udviklet et afsnit med en særlig kraftig iltoptagelse (Thorpe, 1932). Endvidere er respirationen netop så kritisk en faktor, at den medvirker til at afgøre konkurrencen imellem flere endoparasitter i samme vært, samt fra værtens side, til at bekæmpe parasitoid-larven.

Insekt-parasitoidernes biologi

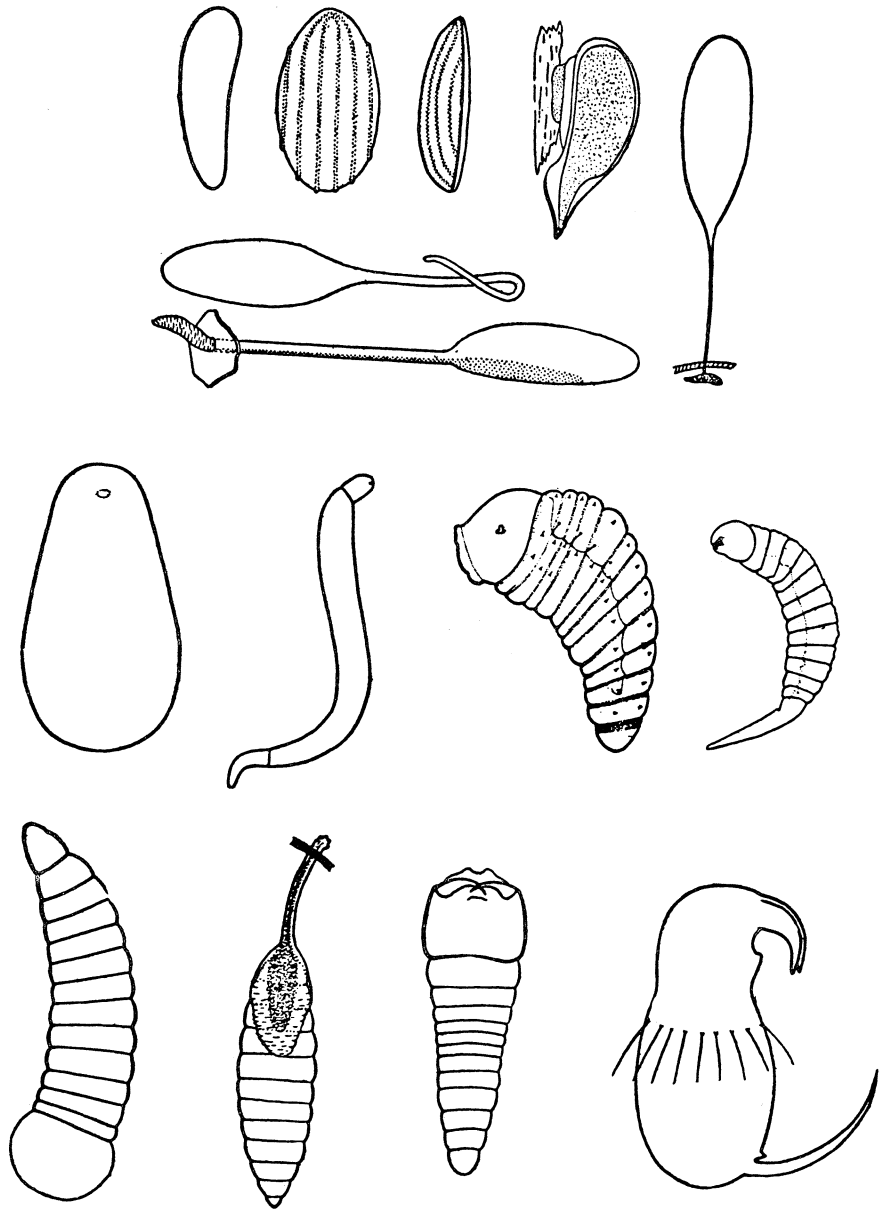


Fig. 2. Forskellige typer på æg (øverst) og første larvestadier (nederst) hos en række parasitoider (fra Clausen, 1940).

M. h. t. den endoparasitære larves øvrige livsytringer bør det nævnes, at den, som en adaptation til det endoparasitære liv, selvfølgelig ikke afgiver ekskretter eller tarmindehold inden i værten, men oplagrer disse i sin midt-tarm, der er lukket med en membran under larvens vækst. Først når parasitoid-larven forlader sin vært, afgiver den de oplagrede ekskrementer, det såkaldte meconium.

PÅVIRKNING AF VÆRTEN

At den unge endoparasitære larve, i den tid hvori den ikke selv vokser, ikke påvirker sin vært og altså lever som en egentlig parasit, gælder kun for en overfladisk betragtning. Hvadenten det nu skyldes en påvirkning fra larven selv eller fra den æglæggende hun, så viser det sig, at f. eks. testes-anlæg, vingeanlæg og fedtlegemer ikke udvikles normalt i værtslarven (Führer, 1970). Endvidere har samme forfatter påvist en stigning i glycogendholdet hos *Pieris brassicae* L. som følge af parasitering og, for grannålevikleren, *Epinotia tedella* Cl., at værter, der er parasiterede, ændrer fysiologi, således at den temperatur- og fugtighedsbetingede vintermortalitet herved afviger fra de raske værters (Führer, 1971a). (Da testesanlæg normalt kan ses udefra på nøgne Lepidopterlarve-hanner, kan et materiale bestående af uparasiterede hanner altid let udsorteres til brug ved eksperimenter). En påvirkning, der hæmmer eller fremmer værtsens vækst, er ikke sjælden, men fænomener af den art kan dog være vanskelige at påvise med sikkerhed, idet påvirkningen kan være tilsyneladende, hvis det f. eks. er værtspopulationens ældste larver, der hovedsageligt er parasiterede (Syme & Green, 1972).

En mere speciel påvirkning, der først gør sig gældende, når værtslarven er ved at dø, finder man hos vor hjemlige *Macaria liturata* Cl. (Geometridae), når den er parasiteret af *Rogas tristis* (Braconidae). Her kan man om efteråret eller vinteren finde nogle cigarformede, lysebrune »kokoner« på nåle af rødgran eller fyr, som ved nærmere eftersyn viser sig at være de indtørrede og oppustede integumenter af værten, der hver danner en variabel kokon for snyltehvepsen. *R. tristis* har endog formået sin vært til, som en sidste ydelse, at bide sig fast i og klamre sig til en grannål, så »kokonen« herved er særdeles godt fastgjort.

SYNKRONISERING

Hos værtsspecifikke parasitoider kan man forvente en ret god synkronisering med værtsens livscyklus. Præcisionen heri bestemmes af omgivende,

Insekt-parasitoidernes biologi

abiotiske faktorer såsom lys og temperatur, og/eller et fysiologisk samspil mellem vært og parasitoid. Ofte følger parasitoid-larven sin værts diapause, også hvis de begge har flere generationer om året, men der kendes i det mindste et eksempel på en parasitoid-art, hvor en del af en generation går i diapause, mens resten ikke gør det (Führer, 1971b). Da parasitoidens udviklingstid, fra værtens død til den selv klækkes, er direkte påvirket af klimafaktorer, gives der mulighed for nogen variation m. h. t. synkroniseringens præcision og den deraf betingede parasiteringssucces. Iøvrigt er det ifølge Zwölfer (1962–63) typisk for den godt synkroniserede og specifikke parasitoid, at den angriber værten i dennes første larvestadium, og at den overvintrer som larve eller puppe ligesom sin vært.

VÆRTSSØGNING

Parasitoiderne må kunne orientere sig imod og kunne identificere deres rette værter, f. eks. via dufte af værten selv eller via resultater af dennes aktiviteter såsom gnav, spind eller ekskrementer, og endvidere må de kunne orientere sig imod værtens fødeplante. Tobak-knopormen, *Heliothis virescens*, afgiver et sekret fra mandibularkirtlerne, mens den æder, og dette sekret tiltrækker søgende hunner af dens parasitoid, *Cardiochiles nigriceps* (Vinson, 1967). Som et andet eksempel kan nævnes hunner af *Agathis pumila*, der opsøger larver af lærkesækmøllet, *Coleophora laricella*, (se figur 3). *A. pumila* accepterer kun mindre miner og parasiterer kun 1. og 2. larvestadium. Når den finder en mine, omfavner den lærkenålen med sine antenner og registrerer hermed værtens eventuelle tilstedeværelse gennem dennes bevægelser i minen. Først derefter stikker den sin læggebrod ned i minen, indtil værten rammes og parasiteres (Quednau, 1970). Orientering ved hjælp af såvel kemotaxi som vibrotaxi kan således være virksomme forud for den endelig ovoposition.

Mange parasitoid-arter kan tillige skelne imellem raske og allerede parasiterede værtsindivider, en evne der er af betydning, dersom enten hunnens æglager er relativt lille, eller hvis flere afkom i samme værtsindivid betyder døden for dem alle. I visse tilfælde menes den æglæggende parasitoid-hun at efterlade et duftspor, man taler da om en spor-effekt, og sansorganer, som kunne tænkes at registrere et sådant spor, findes faktisk i mange tilfælde på læggebroden. Men måske er det snarere et kompleks, bestående af f. eks. dufte, ændret overflade, tilstedeværelse af gift i værten, værtstilstand etc., der får parasitoiden til at afvise en allerede parasiteret vært. Interessant er det i denne forbindelse, at *Venturia (Nemeritis) canes-*

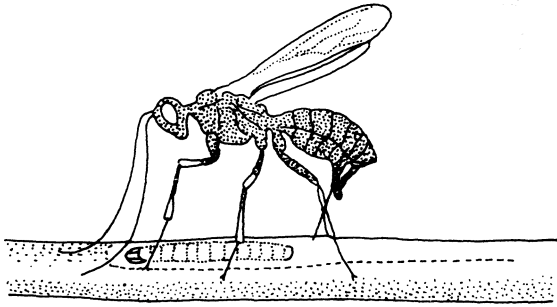
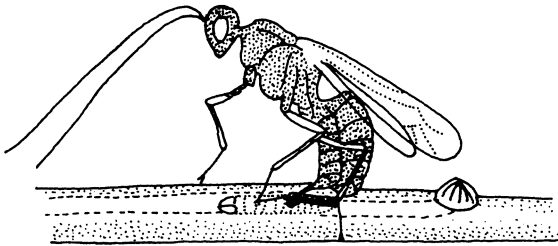


Fig. 3. Hun af *Agathis pumila*, der angriber en larve af værten *Coleophora laricella* (se teksten). Øverst: Undersøgelse af minen og larvens bevægelser. Nederst: Den følgende parasitering. (Fra Quednau, 1970).



cens, der parasiterer melmøllet, *Ephestia kühniella*, ikke kan erkende, at en vært allerede er parasiteret, før end ca. 15 min. efter, at parasiteringen fandt sted, hvilket tyder på, at en ændring af værtens fysiologi er en afgørende faktor (Rogers, 1972).

VÆRTSRESISTENS

Insekternes forsvar imod indtrængende organismer er mindre specifikt end hos hvirveldyr og involverer ikke dannelsen af antistof. Derimod synes cellulære reaktioner imod alle slags fremmedlegemer i hæmocoetet at være udbredt hos alle insekter. De cellulære reaktioner inddeles og defineres af Salt (1970) som følger: 1) *Fagocytose*. Fagocyterende celler i hæmocoetet optager og tilintetgør herved på amøbeagtig vis småorganismer, såsom bakterier og vira. 2) *Indkapsling*. Hæmocyter omgiver og fæster sig her til større fremmedlegemer, såsom parasitoid metazoer, og i sidste instans dræbes parasitoiden herved. Se figur 4. 3) »*Nodule*«-dannelse. En kombination af fagocytose og indkapsling, som f. eks. optræder i forbindelse med klumper af bakterier. Herved trænger nogle hæmocyter ind i klumpen, mens andre

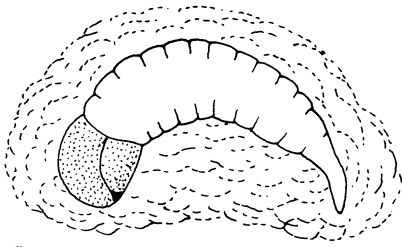
omgiver denne. 4) *Bortskaffelse af toxiner*. Den cellulære forsvarsreaktion overfor toxiner omfatter dels detoxication, dels ekskretion af toxiner eller produkter af disse eller i visse tilfælde blot en oplagring deraf.

For en given insektart gælder det imidlertid, at forsvarsmekanismerne er nytteløse overfor visse organismer, nemlig en mindre samling af patogener og parasitoider, som er adapterede netop til arten. Indkapsling ses alligevel som et almindeligt fænomen, når en insektpopulations parasiteringsforhold undersøges, idet mekanisk skadede parasitoid-æg eller -larver, samt larver, der som følge af super- eller multiparasitering er svækkede eller sårede, almindeligvis indkapsles af værtens hæmocyter.

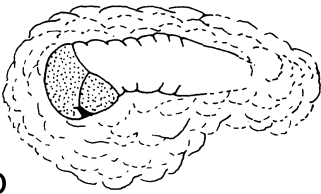
I forbindelse med den cellulære indkapsling bør det bemærkes, at reaktionen hos de første larvestadier er svag, hvilket måske forklarer, hvorfor så mange insekt-parasitoider angriber netop disse stadier. Desuden er denne forsvarsreaktion svagere i forbindelse med hudskifter og metamorfose, og kapsler dannet i værtens abdomen kraftigere og mere effektive end de, der dannes i forenden (Kilincer, 1972).

En fuldstændig indkapsling er fatal for de fleste parasitoider, der herved synes at blive dræbt ved iltmangel. Ikke desto mindre bliver Tachinide-larver normalt delvis indkapslede, men de dræbes ikke herved. Tværtimod omformer Tachinide-larven en begyndende indkapsling til en såkaldt respiratorisk kappe, hvor den ene ende, forenden, holdes åben ved larvens konstante fødeoptagelse, mens den bageste ende er fæstet til en åbning i værtens kutikula. (Salt, 1967). Det, der fra værtens side er ment som et angreb på en fremmed organisme, udnyttes altså her som en fast regel i dennes favør ved at sikre den en mere effektiv iltoptagelse.

En værts normalt tilknyttede parasitoider må faktisk være i besiddelse af særlige beskyttende mekanismer overfor værtens cellulære angreb på æg og larver, og blandt disse kan følgende nævnes: 1) Ægget er ved ovopositionen dækket af et beskyttende, mucopolysaccharid-lag uden på chorion, pålejret ægget ved passagen af en udvidelse, calyx, imellem ovarioler og ovidukt. Dette lag forhindrer værtens hæmocyter i at reagere på ægget. 2) Den af ægget nyklækkede larve synes i mange tilfælde at være dækket af et lignende lag med samme funktion. 3) Sammen med den nyklækkede larve frigøres fra ægget nogle løse celler, teratocyter, stammende fra den cellulære membran, som omgav embryonet i ægget. Disse teratocyter ernærer sig af værtens hæmolymfe og vokser betydeligt i størrelse. Herved svækkes værten, og en svækket vært har ringere evne til at indkapsle en fremmed organisme. Sådanne teratocyter kan muligvis direkte nedkæmpe eller aflede et hæmocytangreb. 4) Ovopositionen sker for visse arter i organer, hvor hæmocyter



a



b

Fig. 4. Hæmocyter indkapsling af første larvestadium af snyltehvepsen *Devorgilla canescens* i dennes vært. (a) 24 timer efter, at parasitoiden som æg blev lagt i værten. (b) 48 timer efter æglægningen. (Fra Salt, 1963).

ikke når ægget. 5) Ovositionen sker, som det oftest er tilfældet, i de svagt reagerende værtsstadier, såsom i det første eller andet larvestadium (Salt, 1967).

KONKURRENCE IMELLEM PARASITOIDER

Da mange parasitoid-arter ikke er i stand til at skelne imellem parasiterede og raske værter, sker det tit, at der er flere parasitoid-æg eller -larver i samme værtsindivid, selvom det ikke kan levere føde til mere end een parasitoid-larve. Er der tale om flere individer af samme art, kaldes det superparasitering, mens de tilfælde, hvor flere forskellige arter befinder sig i samme vært, betegnes som multiparasitering. I begge tilfælde udkonkurrerer parasitoid-larverne tidligt hinanden, så der normalt kun er een, der overlever og færdigudvikles på værtens bekostning.

Konkurrencen afgøres gerne straks, når parasitoid-larverne klækkes, og det kan foregå rent mekanisk, idet f. eks. mange snyltehvepse af familien Braconidae i 1. larvestadium er udstyret med store, spidse mandibler, hvorved de gennemborer og for nogen tid fastholder den påtrufne konkurrent. Den sårede og inaktiverede larve vil da hurtigt blive omgivet af værtens hæmocyter og død derved. Imidlertid synes en anden »kampmetode« at være ret udbredt: Det drejer sig her om en fysiologisk undertrykkelse, hvis me-

kanisme ikke kendes (Fisher, 1970). Uden fysisk kontakt undertrykker den ældste, først ankomne, parasitoid-larve den eller de yngre, idet deres vækst og aktivitet hæmmes, hvorefter de i skrumpen tilstand omgives med værtens hæmocyter og dør. Hvad enten undertrykkelsen skyldes afgivelse af en toksisk substans, et cytolytisk sekret eller ved at skabe iltmangel for de yngre larver, så synes denne især at finde sted over for artsfæller eller nærtbeslægtede arter. Fisher (1963) har vist, at iltforholdene i værtens hæmocoel har en effekt på resultatet af konkurrencen, og at respirationen virkelig var hæmmet hos unge larver, der befandt sig i værter, hvori der allerede var en ældre larve, og endvidere viste det sig, at undertrykte larver, der overførtes til uparasiterede værter, genoptog normal aktivitet.

Superparasitering er et meget udbredt fænomen, og repræsenteres også af mange arter, hvis erkendelse af de allerede parasiterede værter blot er mangelfuld.

Der er i princippet ingen forskel imellem søgesuccesen hos den parasitoid-art, der undgår superparasitering, og den der ikke formår dette. Såfremt den sidstnævnte har tilstrækkeligt ægforråd, kan dens superparasitering meget vel tænkes at være fordelagtig, idet det har vist sig, at værtens resistens nedsættes, jo flere parasitoid-æg den indeholder, og at chancen for, at en parasitoid-larve overlever, derfor er større ved superparasitering end ved enkeltparasitering.

Multiparasitering. Når to eller flere parasitoid-arter befinder sig i samme værtsindivid, overlades det som nævnt til larverne at afgøre konkurrencen. Multiparasitering kan være et resultat af tilfældighed, men er det ikke altid. Hvis en bestemt parasitoid-art altid går sejrende ud af konkurrencen, kan det være særdeles hensigtsmæssig for den specielt at parasitere de i forvejen parasiterede arter. Hermed lever denne art nemlig på bekostning af allerede dødsdømte værter og forøger derfor ikke værtspopulationens mortalitet. Arter, der benytter sig af dette etologiske og økologiske trick, kaldes ofte *kleptoparasitoider*, og disse kommer, rent populationsdynamisk set, til at fungere som hyperparasitoider (se nedenfor).

Mange har undret sig over, at flere parasitoid-arter gennem længere tid overhovedet kan sameksistere på en og samme værtspopulation, altså med temmelig ens nicher. Det gør de ikke desto mindre i stor udstrækning, og herpå gives f. eks. forklaringer, såsom at den ene art har mindre søgeeffekt, men til gengæld vinder i konkurrence med den anden, eller at den ene art er særlig effektiv ved lave værtstætheder og den anden ved høje tætheder (Flanders, 1971).

Almindeligvis danner en værtsarts konkurrerende parasitoider et såkaldt

parasitoid-kompleks, hvor samspillet imellem værten og parasitoiderne må opfattes som én helhed, hvori både tidsmæssige og rummæssige aspekter må medtages. Hyppigt synes mindst een og højst tre af en værts parasitoid-arter at være godt synkroniserede, og dersom der er to eller tre af disse, tilhører de normalt forskellige familier eller underfamilier. Et omfattende parasitoid-kompleks med mange arter medfører ikke de højeste samlede parasiteringsprocenter. Mere effektivt virker snarere et kompleks bestående af kun een godt synkroniseret art samt nogle få øvrige arter (Zwölfer, 1962–63), og dette er et af de problemer, man i stigende grad overvejer i forbindelse med introduktion af parasitoider til biologisk bekæmpelse.

Hyperparasitering. De parasitoider, der obligatorisk eller fakultativt parasiterer andre parasitoider, normalt disses larvestadier, betegnes hyperparasitoider. F. eks. består slægten *Mesochorus* (Ichneumonidae) udelukkende af hyperparasitoider, der anbringer deres æg i nyklækkede endoparasitære snyltehvepse-larver inden i disses værter. Hyperparasitoiderne må altså være i stand til, ikke blot at finde værtens vært, men også til at afgøre, om denne er parasiteret. Hyperparasitoidens æg eller larve møder i parasitoid-værten resistensmekanismer som de allerede nævnte, og findes ikke sjældent omgivet af hæmocyt-kapsel.

Betragter man en minerende lepidopter-larve, der indeholder en parasitoid, som er hyperparasiteret, står man overfor et interessant eksempel på en fødekæde, hvis fire levende led her, akkurat som en kinesisk æske, er indbygget i hinanden.

UNDERSØGELSESMETODER

Dersom man ønsker et kvantitativt mål for parasiteringen af en insektart, bør man ved prøvetagningen først undersøge, om der er fordelingsmæssige forskelle i parasiteringsgraden, f. eks. fordi parasitoiderne i deres søgning måske ikke fordeler sig svarende til værtens fordeling. Men derudover melder der sig også andre muligheder for fejltagelser. Valget af indsamlingstidspunktet er af betydning, bl. a. fordi parasiterede værters fænologi kan være forrykket i forhold til den raske del af populationen, og i mange tilfælde måles ikke den virkelige parasiteringsprocent, der skulle afspejle parasitoid-artens faktiske indsats eller dens potentielle effekt, men i stedet den såkaldte tilsyneladende parasitering, som er resultatet, efter at konkurrencen imellem parasitoid-larver af samme eller forskellige arter er afgjort. Kort sagt, hvis man måler parasiteringen lang tid efter, at den har fundet sted, så negligerer man parasitoid-larve mortalitet, og dette gælder især,

når målet opnås ved klækning af værter og parasitoider. Sådanne laboratorieklækninger er iøvrigt af tvivlsom kvantitativ værdi, idet de sjældent foregår ved så gunstige betingelser, at alle værter og parasitoider klækkes, og da henholdsvis parasiterede og uparasiterede værters følsomhed overfor temperatur og fugtighed kan være ret forskellige (Führer, 1971a), vil de resulterende klækninger kunne være meget misvisende.

Det bedste udtryk for den virkelige parasitering fås derfor ved dissektion af værtsmateriale. Hvis f. eks. der er tale om parasitering af værten i dennes 1. eller 2. larvestadium, kan det dog lade sig gøre at måle parasiteringen i et senere larvestadium ved dissektion, idet udkonkurrerede og døde parasitoid-larver endnu kan findes i værten.

Da de fleste parasitoid-larver og -æg befinder sig i værtens hæmoceol, finder man dem ganske let ved at klippe eller skære værten over og presse hæmolymfen ud. Denne »dissektion« kan med fordel ske i en passende insekt-Ringer og under binokulær lup, hvorved de fremkomne parasitoider i reglen let kan iagttages og identificeres. For opbevarelse i en kortere årrække af parasitoid-larver anbefales det som en simpel løsning at anbringe dem direkte i Faure's vædske evt. tilsat lidt Clorazol Black, og det vil være hensigtsmæssigt til sammenligninger og identifikation på denne måde at fremstille en præparatsamling af de forskellige larvetyper.

Direkte artsbestemmelse af parasitoid-larver er nærmest umulig og må som regel finde sted i forbindelse med klækning af et materiale fra samme værtspopulation. Kun for nogle få slægter indenfor Ichneumonider og Braconider findes der nøgler til bestemmelse af det sidste larvestadium, baseret på karakterer såsom hovedkapslernes sklerotiserede lister. Men heldigvis har de forskellige slægters larver, specielt de tidlige stadier, ret forskelligt udseende, og normalt vil man derfor let kunne adskille diverse parasitoid-arter indenfor en enkelt værtsart. For en endelig artsbestemmelse af voksne Hymenoptera Parasitica bør man kontakte specialister, men det forhindrer jo ikke, at man kan fremstille sin egen »type«-samling med nr.-angivelser, mens en undersøgelse står på. Indenfor en enkelt værtsart er det nemlig sædvanligvis let at separere de tilhørende parasitoid-arter, således at identifikationsproblemet i første instans ikke er nogen hindring for at arbejde med parasitoiders økologi.

LITTERATUR

- Askew, R. R., 1971: Parasitic insects. London.
- Clausen, C. P., 1940: Entomophagous insects. New York.
- Fisher, R. C., 1963: Oxygen requirements and the physiological suppression of supernumerary insect parasitoids. *J. exp. Biol.*, 40: 531-540.
- 1970: Aspects of the physiology of endoparasitic Hymenoptera. *Biol. Rev.*, 46: 243-278.
- Flanders, S. E., 1971: Multiple parasitism of armoured coccids (Homoptera) by host-regulative aphelinids (Hymenoptera); ectoparasites versus endoparasites. *Can. Ent.*, 103: 857-872.
- Führer, E., 1970: Studien über ökologische Auswirkungen der physiologischen Beeinflussung von *Epiblema tedella* Cl. durch entomophage Endoparasiten. Habilitationsschrift. Göttingen.
- 1971a: Über parasitär bedingte, differenzierte Mortalität bei überwinternen Larven von *Epiblema tedella* Cl. (Lep., Tortricidae). *Z. angew. Ent.*, 69: 368-397.
- 1971b: Zur Synchronisation der Entwicklung von *Epiblema tedella* Cl. (Lep., Tortricidae) und ihres Parasiten *Lissonota dubia* Hgn. (Hym., Ichneumonidae). *Anz. Schädlingsk.*, 44: 165-171.
- Kilincer, N., 1972: Untersuchungen über die Ursachen des Ausbleibens einer hämocyitären Abwehrreaktion der Puppen von *Galleria mellonella* L. gegen den Puppenparasiten *Pimpla turionellae* L. Dissertation. Göttingen.
- Quednau, F. W., 1970: Notes on the life-history, fecundity, longevity and attack pattern of *Agathis pumila* (Hym., Braconidae), a parasite of the larch casebearer. *Can. Ent.*, 102: 736-745.
- Rogers, D., 1972: The ichneumon wasp *Venturia canescens*: Oviposition and avoidance of superparasitism. *Entomologia exp. appl.*, 15: 190-194.
- Salt, G., 1967: The resistance of insect parasitoids to the defence reactions of their hosts. *Biol. Rev.*, 43: 200-232.
- 1970: The cellular defence reactions of insects. Cambridge.
- Syme, P. D. and G. W. Green, 1972: The effect of *Orgilus obscurator* (Hym., Braconidae) on the development of the European pine shoot moth (Lep., Olethreutidae). *Can. Ent.*, 104: 523-530.
- Thorpe, W. H., 1932: Experiments upon respiration in the larvae of certain parasitic Hymenoptera. *Proc. R. ent. Soc.*, B, 109: 450-471.
- Vinson, S. B., 1967: Source of a substance in *Heliothis virescens* (Lep., Noctuidae) that elicits a searching response in its habitual parasite *Cardiochiles nigriceps* (Hym., Braconidae). *Ann. ent. Soc. Am.*, 61: 8-10.
- Zwölfer, H., 1962-63: Untersuchungen über die Struktur von Parasitenkomplexen bei einigen Lepidopteren. *Z. angew. Ent.*, 51: 346-357.

Forfatterens adresse:

Zoologisk Institut,
Den kgl. Veterinær- og Landbohøjskole,
Bülowsvej 13, 1870 København V, Danmark.