

واکنش تجمعی سن شکارگر *Orius niger* (Hem.: Anthocoridae) نسبت به تراکم‌های مختلف تریپس پیاز *Thrips tabaci* (Thys.: Thripidae) در شرایط آزمایشگاه

فرشته صالحی^{۱*}، ولی‌اله بنی‌عامری^۲، احد صحراگرد^۱ و جلیل حاجی‌زاده^۱

۱- گروه گیاه‌پزشکی، دانشکده‌ی کشاورزی، دانشگاه گیلان، رشت، ۲- بخش تحقیقات حشره‌شناسی کشاورزی، مؤسسه‌ی تحقیقات گیاه‌پزشکی کشور، تهران.

*مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: f_salehi 1356@ yahoo.com

Aggregation response of *Orius niger* (Hem.: Anthocoridae) to different densities of *Thrips tabaci* (Thys.: Thripidae) under laboratory conditions

F. Salehi^{1&*}, V. Baniameri², A. Sahragard¹ and J. Hajizadeh¹

1. Department of Plant Protection, Faculty of Agriculture, University of Guilan, Rasht, Iran, 2. Agricultural Entomology Research Department, Iranian Research Institute of Plant Protection, Tehran, Iran.

*Corresponding author, E-mail: f_salehi 1356@ yahoo.com

چکیده

واکنش تجمعی سن شکارگر *Orius niger* (Wolff) روی لکه‌های میزبانی (patch) به‌صورت دیسک برگ گیاه خیار (قطر ۵ سانتی‌متر) همراه با تراکم‌های مختلف ۵، ۱۰، ۲۰، ۳۰، ۴۰ و ۵۰ پوره‌ی سن دوم تریپس پیاز *Thrips tabaci* Lind. مورد آزمایش قرار گرفت و تعداد سن‌های حاضر در هر لکه‌ی میزبانی و مدت زمان توقف در آن ثبت شد. مقادیر شاخص μ طبق تجزیه و تحلیل رگرسیون غیرخطی Hassell & May در تراکم‌های شکارگر ۱، ۲، ۴، ۸، ۱۶ و ۳۲ بزرگ‌تر از صفر بود که بیانگر تمایل شکارگر به حضور در لکه‌های با تراکم بیشتر طعمه است. درصد زمان صرف‌شده‌ی شکارگر در لکه‌های میزبانی با تراکم‌های مختلف تریپس پیاز نشان داد که سن شکارگر *O. niger* زمان بیشتری را به لکه‌های با تراکم بالاتر طعمه اختصاص می‌دهد.

واژگان کلیدی: واکنش تجمعی، تریپس پیاز، *Orius niger*

Abstract

Aggregation response of the predatory bug *Orius niger* (Wolff) at different densities (5, 10, 20, 30, 40 and 50) of the second instar nymphs of *Thrips tabaci* Lind. was examined on a cucumber leaf disc as a patch. The number of predatory bugs and their allocated time per patch was recorded. The index (μ), in Hassell & May, at all densities of the predator (1, 2, 4, 8, 16 and 32) appeared greater than zero and, was indicative of its tendency to aggregate in the patches where a higher density of prey occurred. The percentage time spent by the predatory bug at different patch densities of *T. tabaci* showed that it allocated more time in patches with higher densities of prey.

Key words: aggregation response, onion thrips, *Orius niger*

مقدمه

در سال‌های اخیر از گونه‌های مختلف سن‌های شکارگر *Orius* spp. در برنامه‌های کنترل بیولوژیک و مدیریت تلفیقی آفات محصولات گلخانه‌ای و فضای باز علیه آفات مانند تریپس‌ها (Baniameri *et al.*, 2005)، شته‌ها و کنه‌ها (Ramakers, 1978) استفاده شده است. تجمع بیانگر حالتی از توزیع فضایی است که در آن تراکم لکه‌ای بیشتر از حالت تصادفی است (Taylor, 1984). در بررسی رفتار جستجوگری شکارگر از نظریه‌ی تجمع (aggregation) استفاده می‌شود و مبنای این نظریه توزیع لکه‌ای (patch) است، چون دشمنان طبیعی تمایل دارند در لکه‌های میزبانی جستجو نمایند (Waage & Hassell, 1982). لکه‌ی میزبانی عبارت است از محدوده‌ی توزیع فضایی میزبان که دشمنان طبیعی در این محدوده به جستجوی میزبان می‌پردازند (Van Alphen & Jervis, 1996). بسیاری از دشمنان طبیعی تمایل دارند که زمان بیشتری را در لکه‌هایی که تراکم بالایی از میزبان دارند، به جستجو بپردازند (Hassell, 1978). براساس مطالعات (Agarwal & Bardhanroy 1999)، رفتار شکارگری کفشدوزک آسیایی، *Harmonia axyridis* (Pallas) نسبت به توزیع فضایی شته‌ی جالیز، *Aphis gossypii* Glover بیانگر رفتار تجمعی است و این شکارگر به لکه‌های با تراکم بالای شته تمایل بیشتری نشان می‌دهد. همچنین، بررسی رفتار کاوشگری کفشدوزک (*Chilocorus bipustulatus* (L.)) نسبت به تراکم‌های مختلف طعمه‌ی *Unaspis euonymi* (Comstock)، وابسته به تراکم و بیانگر واکنش تجمعی بود (Jaihani *et al.*, 2008). در بررسی واکنش تجمعی *Trissolcus grandis* Thomson و *T. semistriatus* Nees به‌عنوان عوامل پارازیتوئید تخم روی لکه‌های با تراکم‌های مختلف *Eurygaster intergriceps* Put. بود (Amir-Maafi, 2000; Asgari, 2001).

بسیاری از دشمنان طبیعی به‌صورت تصادفی میزبان خود را جستجو نمی‌کنند، بلکه نسبت به پراکندگی موضعی آن‌ها واکنش نشان می‌دهند و در مناطقی که تراکم جمعیت میزبان بیشتر است، تجمع می‌یابند و درصد تلفات میزبان در این مناطق بیشتر از مناطق کم جمعیت است (Varley *et al.*, 1973). براساس بررسی‌های (Hassell & May 1974)، واکنش تجمعی دشمنان طبیعی یکی از مهم‌ترین عوامل موفقیت در برنامه‌ی کنترل بیولوژیک است. اهمیت واکنش

تجمعی در تعیین کارایی دشمنان طبیعی مورد مطالعه و بررسی بوده است (Beddington *et al.*, 1978; Heads & Lawton, 1983; Murdoch *et al.*, 1984; Reeve & Murdoch, 1985; Smith & Maelzer, 1986).

در به‌کارگیری عوامل کنترل بیولوژیک، مشخص‌شدن کارایی دشمن طبیعی در کنترل آفات ضروری می‌باشد. مطالعه‌ی رفتار تجمعی از جمله معیارهای بررسی کارایی یک دشمن طبیعی است و هدف از این تحقیق بررسی واکنش تجمعی سن شکارگر *O. niger* نسبت به تراکم‌های مختلف تریپس پیاز می‌باشد.

مواد و روش‌ها

پرورش سن شکارگر و تریپس پیاز

پرورش سن شکارگر *O. niger* مشابه روش (Baniameri *et al.*, 2005) در ظروف پلاستیکی استوانه‌ای دردار با قطر مقطع ۷ و ارتفاع ۱۰ سانتی‌متر در دمای ۲۵ درجه‌ی سلسیوس، رطوبت نسبی 5 ± 65 درصد و دوره‌ی نوری ۸ ساعت تاریکی و ۱۶ ساعت روشنایی انجام شد. تخم بید آرد، *Ephestia kuehniella* Zeller، و گرده‌ی گل به‌عنوان ماده‌ی تغذیه‌ای و غلاف لوبیا سبز برای تأمین رطوبت محیط پرورش و بستر تخم‌ریزی استفاده شد. برای کاهش میزان هم‌خواری (cannibalism)، بریده‌های کاغذ چین‌خورده در محیط پرورش قرار داده شد. برای پرورش تریپس پیاز از غلاف لوبیا سبز و گرده‌ی گل (*Chrysanthemum frutescens* L. (Asteraceae)) به‌عنوان ماده‌ی غذایی مکمل استفاده گردید. پس از تخم‌گذاری، غلاف‌های حاوی تخم به روی دیسک برگی خیار رقم نگین به قطر ۷ سانتی‌متر منتقل شدند. در این آزمایش لاروهای سن دوم تریپس پیاز مورد استفاده قرار گرفتند. دوره‌ی رشد و نمو تخم تا ظهور لارو سن دوم حدود ۶ روز طول می‌کشد (Van Rijn, 2002)، بنابراین در روزهای هفتم و هشتم پس از تخم‌ریزی تریپس‌ها، لاروها در سن دوم هستند.

آزمایش رفتار تجمعی

برای مطالعه‌ی رفتار تجمعی سن شکارگر *O. niger* از قفس‌های شفاف از جنس پلاستیک (طلق شفاف) به قطر ۲۵ و ارتفاع ۱۰ سانتی‌متر استفاده شد. برای تهیه‌ی مناسب قفس، در

سقف آن ۵ سوراخ به قطر ۲/۵ سانتی متر ایجاد و با توری ۱۲۰ مش پوشانده شد. یک سوراخ نیز به قطر ۱ سانتی متر در مرکز سقف قفس ایجاد و با پنبه مسدود شد. داخل قفس شش ظرف به قطر ۵ سانتی متر (محتوی دیسک برگ) به فواصل مساوی از هم و از مرکز قفس قرار داده شدند. تراکم‌های مختلف تریپس پیاز به صورت ۵، ۱۰، ۲۰، ۳۰، ۴۰ و ۵۰ در ۵ تکرار مورد آزمون قرار گرفت. سن شکارگر ماده با ۶-۴ روز عمر که به مدت ۲۴ ساعت قبل از زمان رهاسازی در قفس‌ها، گرسنه بودند با تراکم‌های ۱، ۲، ۴، ۸، ۱۶ و ۳۲ از منفذ ۱ سانتی متری ایجادشده در قسمت مرکزی سقف قفس به داخل آن هدایت شدند.

در شش ساعت اول هر تکرار آزمایش، لکه‌های میزبانی در سه نوبت مورد مشاهده قرار گرفت و در هر نوبت به مدت ۱۰ دقیقه تعداد سن‌های حاضر در هر لکه و مدت زمان توقف در هر لکه‌ی میزبانی ثبت شد. برای تجزیه و تحلیل داده‌های به‌دست‌آمده، از مدل

$$B_i \equiv C\alpha_i^\mu$$

(Hassell & May 1974) به شرح زیر استفاده شد:

در این معادله، α_i و B_i به ترتیب نسبت طعمه‌ها و شکارگرهای حاضر در لکه‌ی i ام، μ شاخص تجمع (نشان‌دهنده‌ی درجه‌ی توزیع شکارگر نسبت به طعمه) و C ثابت نرمال‌کننده است. اگر μ برابر صفر باشد، پراکندگی در هر لکه یکنواخت است. اگر μ بزرگتر و یا کوچکتر از صفر باشد، شکارگر به ترتیب در تراکم بالای میزبان و یا در تراکم پایین میزبان در هر لکه تجمع می‌یابد. اگر μ برابر بی‌نهایت باشد، شکارگر در هر لکه که بالاترین تراکم را دارد تجمع می‌یابد و بقیه‌ی لکه‌ها هیچ‌وقت مورد حمله‌ی شکارگر قرار نمی‌گیرند.

داده‌های واکنش تجمعی با نرم‌افزار SAS تجزیه و تحلیل (SAS Institute, 1998)، و رسم نمودارها با نرم‌افزار Excel انجام شد.

نتایج و بحث

شکل‌های ۱ و ۲ حضور شکارگر در لکه‌ی میزبانی و زمان صرف‌شده در لکه‌های با تراکم‌های مختلف طعمه را نشان می‌دهند. براساس این شکل‌ها، با وجود شباهت‌ها و تفاوت‌هایی در شکل منحنی‌ها در تراکم‌های مختلف، الگوی کلی نسبت حضور شکارگر در لکه‌ی میزبانی و درصد زمان صرف‌شده در هر لکه نشانگر تمایل به تجمع در لکه‌های با

تراکم‌های بالاتر طعمه می‌باشد. مقادیر شاخص تجمع μ در جدول ۱ طبق تجزیه و تحلیل رگرسیون غیرخطی مدل Hassell & May (1974) در تراکم‌های ۱، ۲، ۴، ۸، ۱۶ و ۳۲ سن شکارگر بین صفر و یک بود و از ۰/۱۹ در تراکم یک شکارگر تا ۰/۵۳ در تراکم ۳۲ شکارگر افزایش یافت. با توجه به اینکه این شاخص بالاتر از صفر بود، نشانگر تمایل شکارگر به حضور در لکه‌های با تراکم بیشتر میزبان است.

در شکل ۱، در تراکم‌های ۱۶ و ۳۲ شکارگر، منحنی با شیب تندشونده به سمت تراکم‌های بالاتر طعمه حرکت می‌کند. در تراکم‌های ۲، ۴ و ۸ شکارگر، شیب منحنی ملایم است و در تراکم یک شکارگر منحنی با شیب کند حرکت می‌کند، و در نهایت به صورت خطی ثابت می‌شود. Moran & Harrison (1997) در مطالعه‌ای روی توزیع فضایی در یک سیستم حشره-پارازیتوئید نشان دادند که پارازیتوئیدها جمعیت شب‌پره‌ی *Orgyia vetusta* Boisduval را در حالت طغیان کنترل می‌کنند. نتایج مشابهی در مورد الگوهای وابسته به تراکم طعمه و سرکوب طغیان آفت توسط Murdoch *et al.*, (2005) ارائه شده است. Murdoch (1990) تجمع در پاسخ به تراکم میزبان را سبب افزایش موفقیت در کنترل بیولوژیک می‌داند. اغلب دشمنان طبیعی در لکه‌هایی که تراکم بالایی از میزبان دارند، به جستجو می‌پردازند (Hassell, 1978).

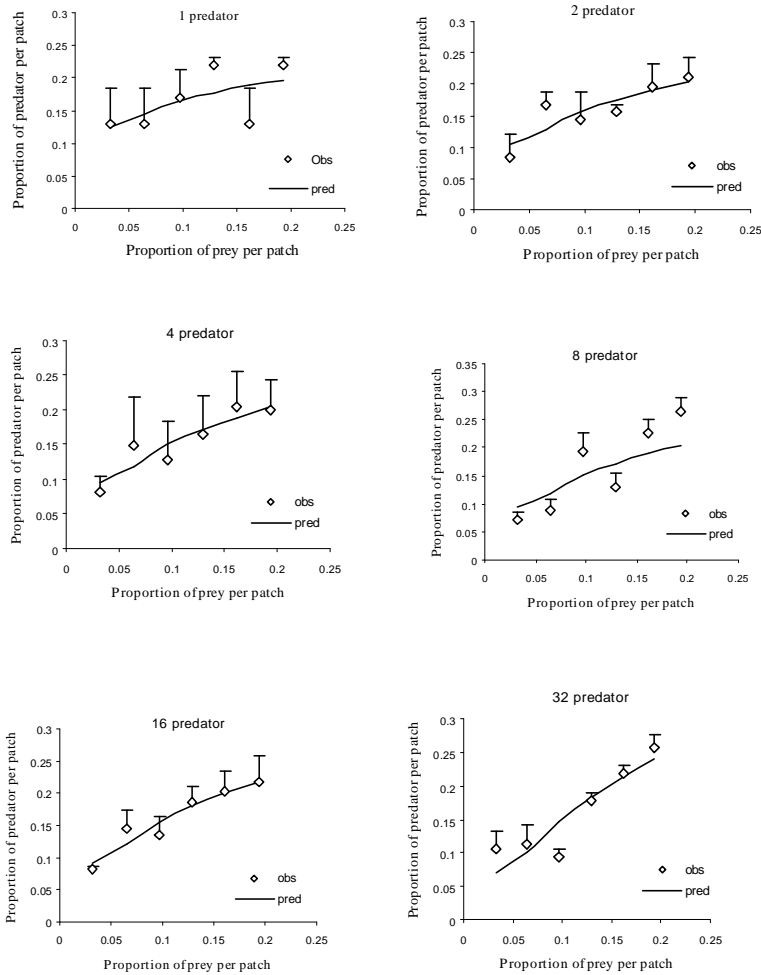
جدول ۱. برآورد پارامترهای مدل Hassell & May در تراکم‌های مختلف سن شکارگر *O. niger* روی تریپس پیاز.

Table 1. Estimation the parameters of different densities of *O. niger* on *T. tabaci* described by the model of Hassell & May.

Density of <i>O. niger</i>	<i>C</i>	μ
1	9.9 ± 4.07	0.19 ± 0.14
2	7.3 ± 2.5	0.29 ± 0.11
4	6.6 ± 3.68	0.33 ± 0.19
8	3.42 ± 1.27	0.57 ± 0.12
16	6.01 ± 1.9	0.37 ± 0.1
32	3.76 ± 1.1	0.53 ± 0.09

مدت زمان‌های سپری‌شده توسط شکارگر در لکه‌های با تراکم‌های مختلف طعمه مورد مشاهده‌ی مستقیم قرار گرفت. درصد زمان صرف‌شده‌ی شکارگر در لکه‌های با تراکم‌های

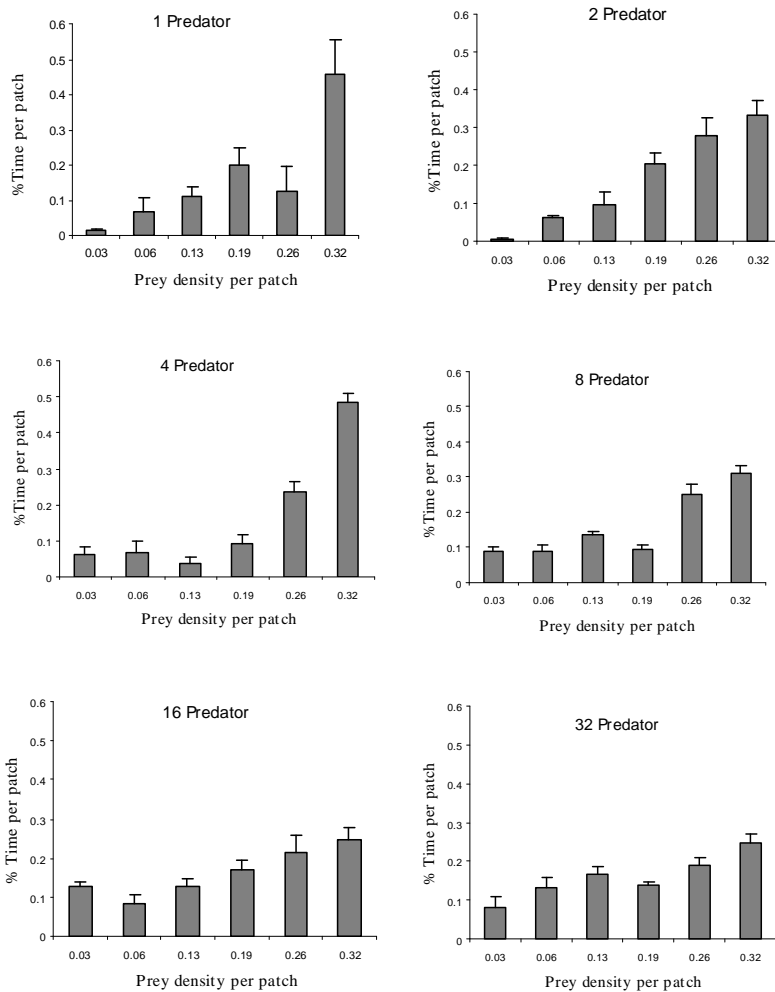
مختلف ۵، ۱۰، ۲۰، ۳۰، ۴۰ و ۵۰ طعمه‌ی ارجح (تریپس پیاز)، در شکل ۲ بررسی شده است. در تراکم‌های ۲، ۴ و ۱۶ شکارگر، درصد زمان صرف‌شده در لکه‌های با تراکم طعمه‌ی بیشتر، به‌طور چشم‌گیر بالاتر است و نتایج بررسی زمان صرف‌شده‌ی شکارگر در لکه‌های با تراکم‌های متفاوت طعمه‌ی تریپس پیاز (به جز تراکم یک شکارگر که در لکه‌ی میزبانی با ۴۰ طعمه نسبت به لکه‌ی میزبانی با ۳۰ طعمه افت زمانی داشته است) نشانگر این است که شکارگر زمان بیشتری را به لکه‌های با تراکم بالاتر طعمه اختصاص داده است. در مطالعه‌ای مشابه، کفشدوزک *Stethorus chengi* Sasaji زمان بیشتری را به لکه‌های با تراکم بالاتر مشابه، کفشدوزک *Panonychus citri* McGregor اختصاص می‌دهد (Cheng et al., 1993). Waage (1977) (نقل از Asgari (2001) چهار مکانیزم اختصاص زمان به لکه‌ی میزبانی را ذکر می‌کند که منجر به واکنش‌های تجمعی مختلف می‌شوند: (۱) مکانیزم‌های تعداد ثابت (fixed number) که شکارگر بعد از صید تعداد ثابتی از افراد میزبان لکه را ترک می‌کند (فرضیه‌ی شکار مورد انتظار (Gibb, 1962)); (۲) مکانیزم‌های زمان ثابت (fixed time) که شکارگر پس از سپری کردن مدت زمان ثابتی در لکه آن را ترک می‌کند (فرضیه‌ی شکار در زمان مورد انتظار (Krebs, 1973)); (۳) مکانیزم‌های زمان جستجوی ثابت (fixed searching time) که شکارگر بعد از مدت زمان ثابتی جستجو در لکه، آن را ترک می‌کند؛ و (۴) مکانیزم‌های نرخ ثابت (fixed rate) که شکارگر زمانی که نرخ صید طعمه به زیر یک نرخ آستانه‌ی ثابت نزول کرد، لکه را ترک می‌کند. نتایج حاصل از آزمایش حاضر مطابق با مکانیزم نرخ ثابت است. به نظر می‌رسد که مکانیزم نرخ ثابت طعمه کارآمدتر از سایر مکانیزم‌ها باشد (Hassell, 1978). این مکانیزم توسط Murdoch & Oaten (1975) به صورت مدل درآمدی است و نتایج تحقیق حاضر فرضیات مربوط به این مدل را در مورد تجمع شکارگر در تراکم‌های بالای طعمه تأیید می‌کند. واکنش تجمعی نسبت به تراکم‌های بالای میزبان یکی از عوامل پایداری جمعیت و جلوگیری از طغیان آفات است (Reeve et al., 1994; Maron & Harrison, 1997; Murdoch et al., 2005). رفتار تجمعی سن شکارگر *Orius laevigatus* (Fieber) که رژیم غذایی مکمل تغذیه از گرده‌ی گل دارد، در مورد تریپس غربی گل، *Frankliniella occidentalis* (Pergande) که تجمع بیشتری روی گل گیاهان دارد، مشاهده شده است (Venzon et al., 2000).



شکل ۱. رابطه‌ی نسبت حضور *O. niger* در هر لکه به نسبت حضور طعمه (تریپس پیاز) در

هر لکه براساس مدل غیرخطی پیشنهاد شده توسط Hassell & May.

Fig. 1. The relationship between the proportion of *O. niger* per patch and the proportion of *T. tabaci* in each patch using the model proposed by Hassell & May involving a non-linear technique.



شکل ۲. درصد زمان صرف شده توسط تراکم‌های مختلف سن *O. niger* در لکه‌های با تراکم‌های مختلف تریپس پیاز.

Fig. 2. Percentage time spent by different number of *O. niger* females and different prey *T. tabaci* patches.

رفتار تجمعی سن شکارگر *O. niger* در تراکم‌های مختلف شکارگر در برخورد با لکه‌های میزبان با تراکم‌های متفاوت تریپس پیاز، بیشتر یک الگوی رفتاری ثابتی را نشان داد و در لکه‌های میزبانی با تراکم بالاتر طعمه، نسبت حضور شکارگر فراوان‌تر بود که با بهره‌گیری از این نتایج می‌توان در جهت به‌کارگیری مؤثرتر این عوامل کنترل بیولوژیک برنامه‌ریزی نمود. الگوی شکارگری وابسته به تراکم باعث کنترل جمعیت آفت و پایداری جمعیت شکارگر می‌شود (Hassel, 1985; Reeve *et al.*, 1994; Murdoch *et al.*, 2005).

سپاسگزاری

بدین‌وسیله مراتب تشکر و قدردانی خود را از دکتر مهران غزوی، بخش تحقیقات حشره‌شناسی کشاورزی مؤسسه‌ی تحقیقات گیاه‌پزشکی کشور، جهت همکاری در انجام آزمایش‌ها ابراز می‌داریم. از دکتر شهریار عسگری، مرکز تحقیقات کشاورزی استان تهران، که در تجزیه و تحلیل قسمتی از این تحقیق مساعدت نمودند، تشکر و سپاسگزاری می‌شود.

منابع

- Agarwala, B. K. & Bardhanroy, P.** (1999) Numerical response of ladybird beetles (Col., Coccinellidae) to aphid prey (Hom., Aphididae) in a field bean in north east India. *Journal of Applied Entomology* 123(7), 401-405.
- Amir-Maafi, M.** (2000) An investigation on the host parasitoid system between *Trissolcus grandis* Thomson (Hym., Scelionidae) and sunn pest, *Eurygaster intergriceps* Put. (Het.: Scutelleridae) eggs. Ph. D. Thesis. College of Agriculture, Tehran University, Iran.
- Asgari, S.** (2001) Comparative fitness of eggs of *Graphosoma lineatum* (L.) (Het.: Pentatomidae) and *Eurygaster intergriceps* Put. (Het.: Scutelleridae). Ph. D. Thesis. Tarbiat Modares University, Tehran, Iran.
- Baniameri, V., Soleiman-Nejadian, E. & Mohaghegh, J.** (2005) Life table and age-dependent reproduction of the predatory bug *Orius niger* Wolff (Heteroptera: Anthocoridae) at three constant temperatures: a demographic analysis. *Applied Entomology and Zoology* 40(4), 545-550

- Beddington, J. R., Free, C. A. & Lawton, J. H.** (1978) Characteristics of successful natural enemies in models of biological control of insect pests. *Nature* 273, 513-519.
- Cheng, W. L., Zai, Z. M., Zhu, W. B. & Li, L. S.** (1993) Predation behavior of *Stethorus chengi Sasaji* on patchily distributed prey. *Journal of Shanghai Agricultural College* 11(3), 209-213.
- Gibb, J. A.** (1962) L. Tinbergen's hypothesis of the role of specific search images. *Ibis* 104, 106-111.
- Hassell, M. P.** (1978) *The dynamics of arthropod predator prey system*. 237 PP. New Jersey: Princeton University Press.
- Hassell, M. P.** (1985) Insect natural enemies as regulating factors. *Journal of Animal Ecology* 54, 323-334.
- Hassell, M. P. & May, R. M.** (1974) Aggregation of predators and insect parasites and its effect on stability. *Journal of Animal Ecology* 43, 567-594.
- Heads, P. A. & Lawton, J. H.** (1983) Studies on the natural enemy complex of the holly leaf-miner: the effects of scale on the detection of aggregative responses and the implications for biological control. *Oikos* 40, 267-276.
- Jaihoni, M. Sahragard, A. & Salehi, L.** (2008) Behavioral response of *Chilocorus bipustulatus* (Coleoptera: Coccinellidae) to variation in *Unaspis euonymi* (Homoptera: Diaspididae) density at spatial scales. *Munis Entomology and Zoology* 3(2), 749-760.
- Krebs, J. R.** (1973) Behavioral aspects of predation. pp. 73-111 in Bateson, P. P. G. & Klopfer, P. H. (Eds) *Perspectives in ethology*. 336 pp. Plenum Press, London and New York.
- Maron, J. L. & Harrison, S.** (1997) Spatial pattern formation in an insect host-parasitoid system. *Science* 278(5343), 1619-1625.
- Murdoch, W. W.** (1990) The relevance of pest enemy models to biological control. pp. 1-24 in Mackauer, M., Ehler, L. E. & Roland, J. (Eds) *Critical issues biological control*. 330 pp. Intercept, Andover, Hants.
- Murdoch, W. W. & Oaten, A. A.** (1975) Predation and population stability. *Advances in Ecological Research* 9, 1-131.
- Murdoch, W. W., Reeve, J. D., Huffaker, C. B. & Kennett, C. E.** (1984) Biological control of olive scale and its relevance to ecological theory. *American Naturalist* 123, 371-392.

- Murdoch, W., Briggs, C. J. & Swarbrick, S.** (2005) Host suppression and stability in a parasitoid-host system: experimental demonstration. *Science* 309(5734), 610-613.
- Ramakers, P. M. J.** (1978) Possibilities for biological control of *Thrips tabaci* Lind. (Thysanoptera: Thripidae) in glasshouses. *Mededelingen Faculteit Landbouwwetenschappen, Rijksuniversiteit Gent* 43, 463-469.
- Reeve, J. D. Cronin, J. T. & Strong, D. R.** (1994) Parasitoid aggregation and the stabilization of a salt marsh host-parasitoid system. *Ecology* 75(2), 288-295.
- Reeve, J. D. & Murdoch, W. W.** (1985) Aggregation by parasitoids in the successful control of the California red scale: a test of theory. *Journal of Animal Ecology* 54, 797-816.
- SAS Institute** (1998) *SAS/STAT user's guide*. SAS Institute Inc., Cary, NC Inc.
- Smith, A. D. M. & Maelzer, D. A.** (1986) Aggregation of parasitoids and density-independence of parasitism in field populations of the wasp *Aphytis melinus* and its host, the red scale *Aonidiella aurantii*. *Ecological Entomology* 11, 425-434.
- Taylor, L. R.** (1984) Assessing and interpreting the spatial distributions of insect populations. *Animal Review of Entomology* 29, 321-357.
- Van Alphen, J. J. M. & Jervis, M. A.** (1996) Foraging behaviour. pp. 1-62 in Jervis, M. & Kidd, N. (Eds) *Insect natural enemies, practical approaches to their study and evaluation*. 491 pp. Chapman & Hall, London.
- Van Rijn, P. C. J.** (2002) The impact of supplementary food on a prey-predator interaction. Ph. D. Thesis. University of Amsterdam, The Netherlands, 251 pp.
- Varley, G. C., Gradwell G. R. & Hassell. M. P.** (1973) *Insect population ecology: an analytical approach*. 212 pp. Blackwell Scientific publications, Oxford.
- Venzon, M., Janssen, A., Pallini, A. & Sabelis, M. W.** (2000) Diet of a polyphagous arthropod predator affects refuge seeking of its thrips prey. *Animal Behaviour* 60(3), 369-375.
- Waage, J. K.** (1977) Behavioral aspects of foraging in the parasitoid, *nemeritis canescens* (Grav.). Unpublished Ph. D. Thesis. University of London.
- Waage, J. K. & Hassell. M. P.** (1982) Parasitoids as biological control agents: a fundamental approach. *Parasitology* 84, 241-268.