

ОПТИМІЗАЦІЯ КВІТКОВИХ СМУГ ДЛЯ ЗАЛУЧЕННЯ КОМАХ, ЩО НАДАЮТЬ ПОДВІЙНІ ЕКОСИСТЕМНІ ПОСЛУГИ В АГРОЕКОСИСТЕМАХ: АНАЛІТИЧНИЙ ОГЛЯД

М.М. ФЕДОРЯК¹, Д.В. ФЕДОРЯК¹, С.В. РУДЕНКО¹, С.С. РУДЕНКО²

¹Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича вул.
Коцюбинського, 2, Чернівці, 58012
e-mail: m.fedoriak@chnu.edu.ua

²Донецький національний університет імені Василя Стуса,
вул. 600-річчя, 21, Вінниця, Україна, 21021

Комахи-паразитоїди можуть розглядатися як подвійні агенти екосистемних послуг в агроекосистемах, оскільки поєднують дві ключові функції: запилення на імагіальній стадії та біологічний захист рослин на стадії личинок. Три класичні екологічні концепції – «гіпотеза ворогів», «гіпотеза концентрації ресурсів» та «гіпотеза забезпечення нектаром паразитоїдів» – сформулювали теоретичні засади збережувального біологічного контролю, спрямованого на створення сприятливих умов для підтримання життєздатності та ефективності паразитоїдів. Ключовим інструментом такого підходу є підвищення рослинного різноманіття шляхом упровадження квіткових смуг як додаткових нектароносних ресурсів. Водночас ефективність цього заходу обмежується низкою лімітаційних факторів, зокрема: посиленням тиску з боку гіперпаразитоїдів; зниженням ефективності біологічного контролю за умови збіжності нектарної бази квіткових смуг для паразитоїдів і фітофагів; індукцією розселення паразитоїдів у відповідь на збіжність ресурсів. У статті вперше наведено наукове обґрунтування підходу до проектування квіткових смуг в контексті збереження комах, які надають подвійні екосистемні послуги. Наш підхід спрямований на формування автономної трофічної ніші паразитоїдів за рахунок їхніх переваг у способах доступу до нектару, а також у виборі кольору й ароматичних характеристик квітів. На основі аналізу літературних джерел виокремлено специфічні харчові та сенсорні пріоритети паразитоїдів у порівнянні з гіперпаразитоїдами та комахами-шкідниками, що створює передумови для підвищення селективності та стабільності збережувального біологічного контролю в агроекосистемах. Мета дослідження – обґрунтування шляхів посилення збережувального біологічного контролю в агроекосистемах шляхом формування високоспеціалізованої харчової ніші паразитоїдів на стадії імаго на основі оптимізованого за кольором, запахом і нектародайністю добору видів рослин для квіткових смуг.

Ключові слова: збережувальний біологічний контроль, гіпотеза концентрації ресурсів, гіпотеза ворогів, гіпотеза нектарного забезпечення паразитоїдів, квіткові нектарники, позаквіткові нектарники, хімічні сигнали, колір і запах квітки, екосистемні послуги, запилення, біологічний контроль

Дві гіпотези Річарда Б. Рута: гіпотеза концентрації ресурсів і гіпотеза природних ворогів. Ім'я професора екології та еволюційної біології Корнельського університету Річарда Б. Рута практично не згадується у наукових публікаціях та навчальній літературі українських екологів. Між тим цей вчений зробив два важливих відкриття, які мають фундаментальне значення для загальної екології та агроекології. Не випадково, у 2003 р. Річард Б. Рут став Лауреатом премії «Видатний еколог» – найвищої нагороди Екологічного товариства Америки, яка присуджується на знак визнання надзвичайних заслуг або виняткового внеску в розвиток екологічної науки.

Своє перше відкриття Річард Б. Рут або Дік, як він просив його називати, представив на розсуд наукової спільноти у 1967 р. в статті «The

niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher», опублікованій в журналі «*Ecological monographs*», і стосувалося воно введення в науку нового поняття – «екологічна гільдія». З часом це поняття стало настільки основоположною концепцією в екології, що мало хто поза межами США пам'ятав його походження.

Друге відкриття Дік оприлюднив у 1973 році в статті «Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*)», також опублікованій в журналі «*Ecological monographs*». Можна навіть сказати, що це було не одне, а два відкриття. В екологічну науку вони увійшли під назвами «Гіпотеза концентрації ресурсів» та «Гіпотеза ворогів». Зазначена стаття на сьогодні цитована в 4024

джерелах, причому стрімке зростання цитувань цього наукового шедевра відмічене саме в останні роки. На нашу думку, «друге дихання» або новий спалах інтересу до цієї унікальної публікації зумовлений двома подіями в Європейському Союзі – запуском комплексної стратегії Європейського Союзу «Від ферми до виделки» (Farm to Fork) у 2020 році та загальноєвропейського проекту RestPoll у 2023 році. Перш за все, розглянемо і порівняємо дефініції обох гіпотез.

Гіпотеза концентрації ресурсів (Resource Concentration Hypothesis): фітофаги спеціалізованих видів є численнішими та завдають більшої шкоди рослинам у монокультурах або в угрупованнях з високою щільністю кормової рослини, оскільки концентровані ресурси полегшують їх виявлення, заселення та утримання популяції.

Гіпотеза ворогів (Enemies Hypothesis): складніші та різноманітніші рослинні угруповання сприяють зростанню чисельності та ефективності природних ворогів фітофагів (хижаків, паразитоїдів), що призводить до зниження чисельності шкідників і меншого ушкодження культурних рослин порівняно з простими або монодомінантними системами.

Ми здійснили порівняльний аналіз цих гіпотез за дев'ятьма критеріями (табл 1). Гіпотеза концентрації ресурсів демонструє оптимальний напрям зміни біорізноманіття в агроекосистемі з погляду комах-шкідників, а гіпотеза ворогів – з погляду комах-паразитоїдів. Як бачимо, за розглянутими нами критеріями, зазначені гіпотези давали протилежні і навіть взаємовиключні результати.

Таблиця 1.

Порівняльна характеристика гіпотез Р. Б. Рута (1973)

Table 1.

Comparative characteristics of R. B. Root's hypotheses (1973)

Критерій порівняння	Гіпотеза концентрації ресурсів	Гіпотеза ворогів
Автор	Річард Б. Рут (Richard B. Root)	Річард Б. Рут (Richard B. Root)
Основна ідея	Висока концентрація кормових рослин сприяє зростанню чисельності спеціалізованих фітофагів	Різноманітність рослинності підсилює дію природних ворогів фітофагів
Тип угруповань	Монокультури, угруповання з домінуванням одного виду	Полікультури, різноманітні рослинні угруповання
Механізм дії	Полегшене виявлення, заселення та утримання кормового ресурсу фітофагами	Кращі умови для виживання, пошуку жертви та репродукції хижаків і паразитоїдів
Реакція фітофагів	Підвищення чисельності та шкодочинності	Зниження чисельності через біологічний контроль
Роль біорізноманіття	Зменшує ефект концентрації ресурсів	Підсилює трофічний контроль
Очікуваний результат	Вищий рівень пошкодження рослин	Менший рівень пошкодження рослин
Практичне значення	Пояснює вразливість монокультур до спалахів шкідників	Обґрунтовує екологічні методи захисту рослин
Приклад застосування	Інтенсивні агроценози	Агроекосистеми з квітковими смугами, міжряддям, мішаними посівами

У табл. 2 ми спробували адаптувати гіпотези Р.Б. Рута до агроекології та інтегрованого захисту рослин. Видно, що гіпотеза ворогів повністю збігається з орієнтирами ЄС на стале сільське господарство та органічне землеробство. Натомість гіпотеза концентрації ресурсів гальмує обидва сучасних пріоритетети по всім розглянутим критеріям.

Розроблена нами концептуальна схема дії гіпотез Р. Б. Рута в агроекосистемах (рис. 1) наочно демонструє послідовність подій, які розгортаються як ланцюгова реакція залежно від концентрування чи диверсифікації кормових ресурсів. Перший шлях неминуче посилюватиме залежність урожайності сільськогосподарських культур від пестицидів.

Таблиця 2.

Адаптація гіпотез Р.Б.Рута до агроекології та інтегрованого захисту рослин

Table 2.

Adaptation of R.B. Rut's hypotheses to agroecology and integrated plant protection

Критерій	Гіпотеза концентрації ресурсів	Гіпотеза ворогів
Агроекологічний контекст	Монокультури та спрощені агроценози	Полікультурні, структурно різноманітні агроекосистеми
Вплив на шкідників	Сприяє швидкому наростанню чисельності спеціалізованих шкідників	Обмежує чисельність шкідників за рахунок біологічного контролю
Роль рослинного різноманіття	Зниження різноманіття → підвищення ризику спалахів шкідників	Підвищення різноманіття → стабілізація трофічних зв'язків
Роль ентомофагів	Обмежена через нестачу альтернативних ресурсів	Підвищена завдяки наявності нектару, пилку та укриттів
Типові агроприйоми	Суцільні посіви, спрощені сівозміни	Змішані посіви, квіткові смуги, покривні культури
Очікуваний фітосанітарний ефект	Висока потреба в хімічному захисті	Зменшення потреби в пестицидах
Відповідність принципам ІЗР	Обмежена	Висока
Екологічна стійкість	Низька	Висока
Приклад практичної реалізації	Інтенсивне землеробство	Агроекологічні системи, органічне виробництво

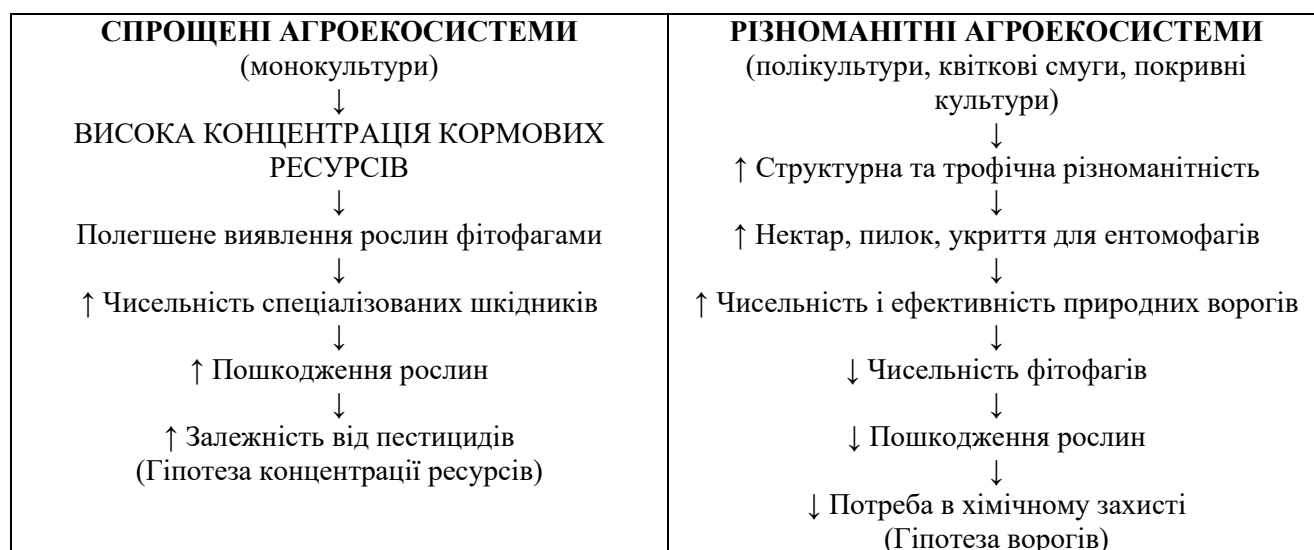


Рис.1. Концептуальна схема дії гіпотез Р. Б. Рута в агроекосистемах
 Fig. 1. Conceptual diagram of R. B. Rut's hypotheses action in agroecosystems

І, нарешті, на рис. 2 ми подаємо об'єднану схему для інтегрованого захисту рослин (ІЗР) залежно від рівня рослинного різноманіття. Ядром кожного з блоків цієї схеми є прийняття

однієї з розглянутих гіпотез. З погляду Концепції сталого розвитку лише орієнтація на гіпотезу ворогів спроможна забезпечити омріяну стійкість агроекосистем.

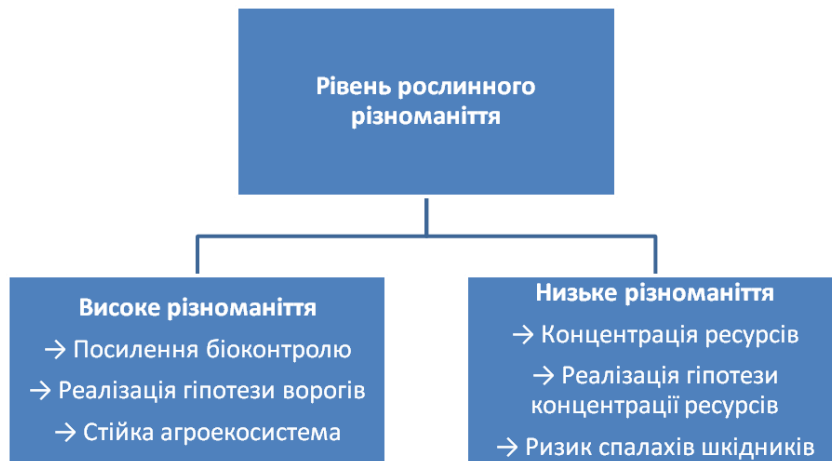


Рис. 2. Об'єднана схема для інтегрованого захисту рослин (ІЗР)
 Fig. 2. Combined scheme for integrated pest management (IPM)

Гіпотеза нектарного забезпечення паразитоїдів. Цю гіпотезу часто називають “parasitoid nectar provision hypothesis” (гіпотеза забезпечення нектаром паразитоїдів) — і вона не має єдиного історичного першовідкривача у класичному сенсі, але її систематичне формулювання та популяризацію у контексті біологічного контролю запропонували Джордж Е. Хеймпель та Марк А. Джервіс (George E. Heimpel & Mark A. Jervis, 2005).

Гіпотеза забезпечення нектаром паразитоїдів стверджує, що наявність доступних джерел нектару та пилку (квіткові смуги, нектароносні рослини, екстрафлоральні нектарники) в агроекосистемах:

- підвищує виживаність, тривалість життя та репродуктивний потенціал паразитоїдів;
- збільшує їх пошукову активність і ефективність паразитування;
- у результаті посилює біологічний контроль фітофагів та знижує чисельність шкідників.

Таким чином, нектар виступає **ключовим ресурсом**, що опосередковано регулює трофічні взаємодії на вищих рівнях харчового ланцюга.

Гіпотеза забезпечення нектаром паразитоїдів є механістичним уточненням і функціональним розвитком гіпотези ворогів Рута:

- гіпотеза Рута пояснює “чому” в різноманітних екосистемах природні вороги ефективніші;

- гіпотеза нектарного забезпечення пояснює “як саме” це відбувається — через доступ до трофічних ресурсів для ентомофагів.

Ключовий логічний ланцюг, що поєднує обидві гіпотези можна подати в такому вигляді : зростання рослинного різноманіття → поява нектароносних ресурсів → підвищення життєздатності паразитоїдів → посилення тиску на фітофагів → ефективніший біологічний контроль.

Отже, гіпотеза ворогів — концептуальна екологічна рамка, а гіпотеза забезпечення нектаром паразитоїдів — її прикладне, агроекологічне та механічне наповнення.

Нами розроблена Концептуальна модель зв'язку гіпотези забезпечення нектаром паразитоїдів з гіпотезою ворогів Річарда Рута (рис.3).

Гіпотеза ворогів Рута охоплює весь верхній і нижній блок схеми (роль різноманіття середовища та посилення біологічного контролю).

Гіпотеза забезпечення нектаром паразитоїдів фокусується на центральному механізмі - ресурсному забезпеченні природних ворогів. Разом вони формують єдину трофічно-екологічну модель, де рослинна різноманітність реалізує свій ефект через функціональні ресурси, а не лише через структуру середовища.

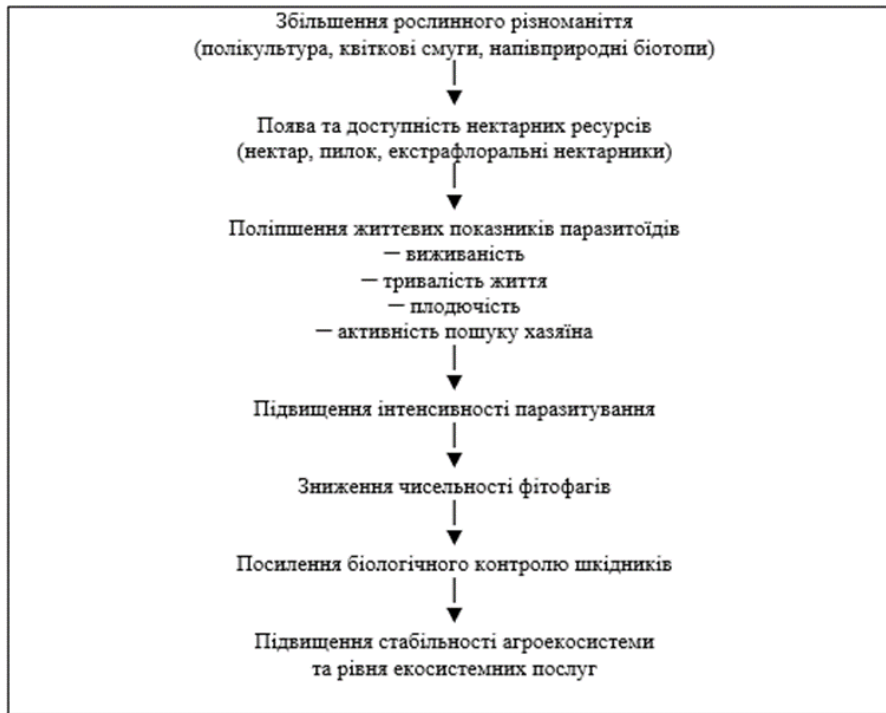


Рис.3. Концептуальна модель зв'язку гіпотези забезпечення нектаром паразитоїдів з гіпотезою ворогів Річарда Рута

Fig. 3. Conceptual model of the connection between the hypothesis of providing nectar to parasitoids and the hypothesis of enemies by Richard Root

Модель на рис. 4. демонструє роль квіткових смуг у забезпеченні нектаром паразитоїдів та в реалізації гіпотези ворогів Рута. Модель умовно можна поділити на три блоки:

- Верхній блок («Запровадження квіткових смуг») → відображає **структурну складність середовища** (Root, 1973).
- Середні блоки («Нектар», «Підтримка паразитоїдів») → **механістичне пояснення ефекту різноманіття**.
- Нижні блоки («Зниження фітофагів») → **екологічний результат**, передбачений гіпотезою ворогів.

Ключові особливості моделі саме для квіткових смуг:

Квіткові смуги виступають як:

- «ресурсні острови» для паразитоїдів;
- коридори розселення між агроценозами;
- буферні зони між оброблюваними площами.

Критично важливі параметри квіткових смуг (можна винести окремими блоками на рисунку):

- видовий склад (морфологічна доступність нектару);
- фенологічна мозаїка цвітіння;

- ширина та протяжність смуг;
- просторове розміщення відносно посівів.

Рис. 5. демонструє Інтегровану концептуальну модель квіткових смуг та «підвійних агентів екосистемних послуг». Екологічна логіка «подвійних агентів» у моделі наступна:

Квіткові смуги виконують подвійну функцію:

- забезпечують **трофічні ресурси** для паразитоїдів (підтримка біологічного контролю);
- забезпечують **критичні ресурси** для **запилювачів** (підтримка репродукції культур і дикоросів).

Паразитоїди та запилювачі:

- використовують **одні й ті самі квіткові ресурси**;
- водночас забезпечують **різні, але комплементарні екосистемні послуги**.

Синергічний ефект:

Квіткові смуги → зростання чисельності корисних комах → одночасне посилення біологічного контролю *та* запилення.

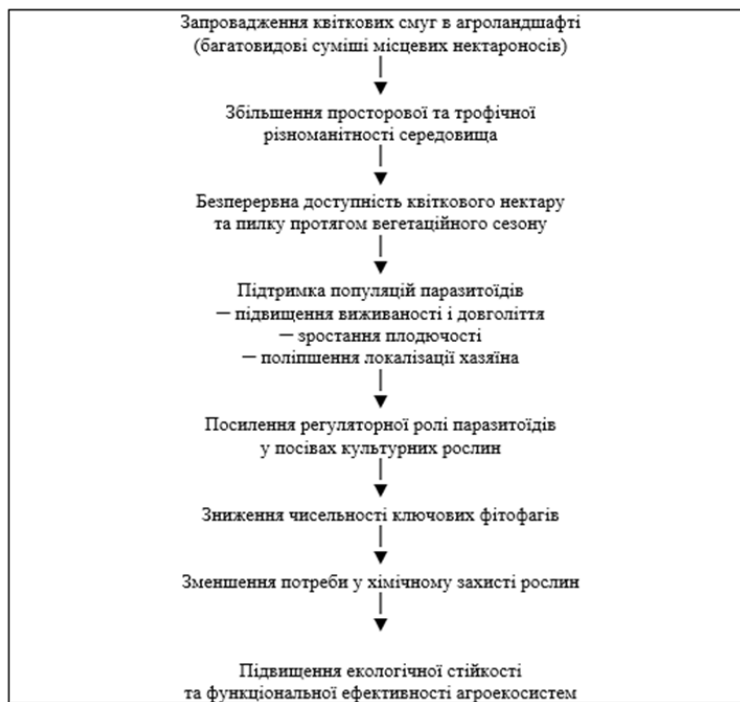


Рис. 4. Концептуальна модель впливу квіткових смуг на ефективність паразитоїдів як агентів біологічного контролю фітофагів у межах гіпотези ворогів Річарда Рута

Fig. 4. Conceptual model of the influence of floral stripes on the effectiveness of parasitoids as agents of biological control of phytophagous plants within the framework of Richard Root's enemy hypothesis

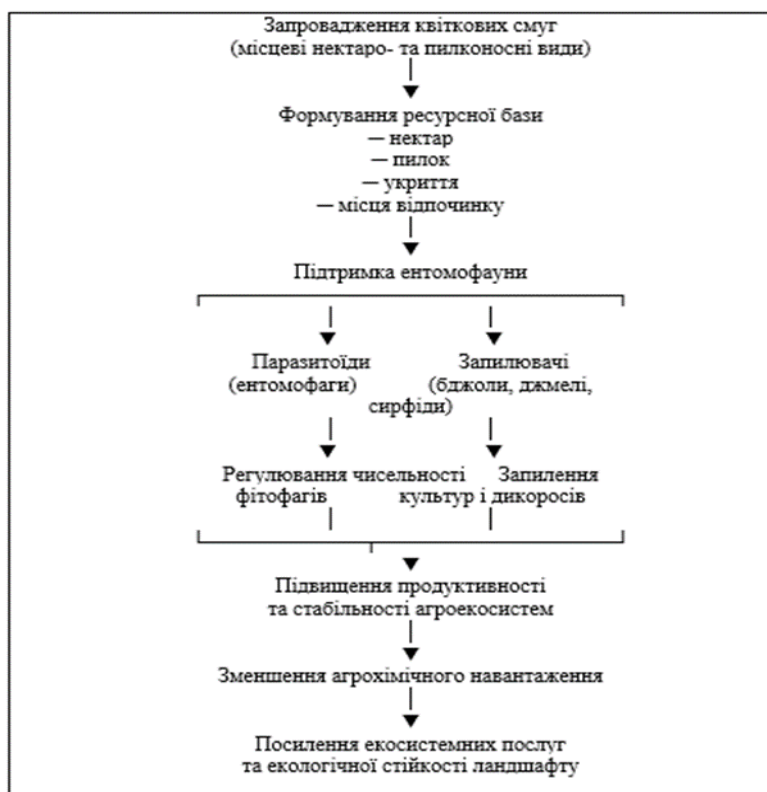


Рис. 5. Інтегрована концептуальна модель квіткових смуг та «двійних агентів екосистемних послуг»

Fig. 5. Integrated conceptual model of flower strips and «dual agents of ecosystem services»

Гіпотези Рута та гіпотеза нектарного забезпечення як концептуальна основа сучасного біологічного контролю. Поняття «біологічний контроль» добре відоме не тільки науковій спільноті, але й широким колам громадськості і означає регулювання популяцій шкідників активністю біологічних ворогів (хижаків, паразитоїдів та патогенів). Натомість Гіпотеза Рута сприяла розвитку нового напрямку біологічного контролю – **збережувального біологічного контролю** (Conservation Biological Control). На відміну від класичного біологічного контролю, збережувальний біологічний контроль (ЗБК), зосереджується не на постійному імпортуванні нових і нових засобів боротьби в агроєкосистеми, а на захисті та посиленні природних ворогів, які вже присутні в сільськогосподарському або природному ландшафті. Його фундаментальне значення полягає в створенні середовищ, де можуть процвітати місцеві паразитоїди та хижаки, тим самим пригнічуючи популяції шкідників через природні взаємодії (Vegg et al., 2017; Shields et al., 2019).

Згідно гіпотези ворогів та гіпотези нектарного забезпечення паразитоїдів чисельність та різноманітність природних ворогів повинна зростати у відповідь на заходи щодо диверсифікації рослин та середовищ існування. В ідеалі, ці квіткові рослини повинні бути за своєю суттю привабливими для природних ворогів, щоб забезпечити їх часте відвідування.

Втручання, що використовуються для досягнення збережувального біологічного контролю, зазвичай базуються на управлінні рослинними структурами на місцевому рівні (наприклад, квітучі смуги, що сприяють розмноженню паразитоїдів, постачаючи нектар) або на ширшому рівні (наприклад, лісові масиви, що слугують донорським середовищем існування для природних ворогів). Незважаючи на привабливі особливості та успіх невеликої кількості стратегій збережувального біологічного контролю, він залишається поки що недостатньо використаним на практиці. Спробуємо розглянути деякі з основних причин обмеження його реалізації і намітити іляхи їх вирішення.

Обмеження реалізації досліджуваних гіпотез, зумовлені інстинктом розселення комах. Хоча деякі експериментальні польові дослідження дали результати, що підтверджують гіпотези про забезпечення нектаром, багато інших не змогли показати, що додатковий нектар може покращити біологічний контроль за допомогою паразитоїдів. Heimpel, G. E. (2019)

припустив, що деякі паразитоїди можуть поширюватися на середні або далекі відстані після живлення нектаром і таким чином не сприяють локальному паразитизму **поблизу** квіткових насаджень. Якщо це правда, це може допомогти пояснити деякі негативні результати експериментів з додаванням нектару. Загальна гіпотеза, яку висунув автор, полягає в тому, що самки деяких видів паразитоїдів можуть бути відібрані для участі в **розселенні** на середні або великі відстані після живлення нектаром, і що ця поведінка може поставити під загрозу успішне використання додаткового нектару для покращення біологічного контролю на локальному рівні.

Автор висловив припущення, що така поведінка при розселенні, ймовірно, варіюватиме між видами залежно від оптимального використання ділянок та поведінки при розселенні передбачуваним чином, який базується на динаміці поведінки при ранньому виході з ділянки. Динаміка, на якій зосередився автор, включала в себе:

(i) здатність уникати **самосуперпаразитизму** (але зауважте, що подібні аргументи можна навести для суперпаразитизму загалом);

(ii) **ризик гіперпаразитизму**, який залежить від щільності популяції;

(iii) перевагу просторового розподілу ризику з погляду відкладання яєць, тобто «**розподілу ризику**» катастрофічної смертності;

(iv) **ризик, пов'язані з інбридингом** серед потомства паразитоїдів.

У кожному випадку очікується ранній вихід з ділянки, якщо зниження пристосованості відбудеться до того, як динаміка виснаження ділянки почне диктувати необхідність виходу з ділянки.

Термін «суперпаразитизм» використовується для опису акту паразитування господарів, які вже містять яйця або личинки того ж виду. Така поведінка може бути адаптивною, якщо раніше паразитованого господаря атакувала інша самка, але вважається дезадаптивною, якщо раніше паразитованого господаря атакувала та сама самка-фуражирка. Ця остання поведінка відома як «самосуперпаразитизм», і якщо паразитоїдні самки не можуть розрізнити господарів, яких вони самі паразитували, та здорових господарів, вони ризикують стати такими, що призводять до таких витрат, пов'язаних з втратою яєць та часу, а також піддають своє потомство конкуренції одне з одним.

Гіперпаразитизм - один з видів паразитизму, що характеризується паразитуванням одного паразита (надпаразит, гіперпаразит) в іншому. У цьому випадку надпаразит називається

паразитом другого порядку, а його хазяїн - паразитом першого порядку. Паразитизм більш високих порядків зустрічається дуже рідко. Наприклад, зараження їдцем *Asecodes albitarsus* надпаразитів *Dibrachys boucheanus*, які, в свою чергу, нерідко вражають їдців *Apanteles glomeratus*, що паразитують на гусеницях метеликів біланів. Надпаразитизм досить широко поширений серед паразитичних комах, зокрема у їдців родин Ichneumonidae, Encyrtidae та деяких інших.

Отже, за умов залучення додаткового нектару (через запровадження квіткових смуг), у паразитоїдів може спрацювати інстинкт розселення - вроджений, складний комплекс поведінкових реакцій (безумовних рефлексів), що забезпечують пошук нових територій для харчування, розмноження та виживання. Цей інстинкт дозволяє уникнути ризиків самосуперпаразитизму, гіперпаразитизму, катастрофічної смертності та інбридингу. І саме він, на думку (Heimpel, 2019) може стати причиною зменшення відсотка справдження гіпотези забезпечення нектаром паразитоїдів.

Обмеження справдження гіпотез унаслідок приваблення квітковим нектаром комах-шкідників. Опрацювавши чимало наукових публікацій, Heimpel, G. E., & Jervis, M. A. (2009) несподівано натрапили на цілу низку протилежних прикладів, коли джерела нектару мали позитивний вплив на популяції шкідників, а не ворогів. Це може статися, наприклад, коли трав'ядні тварини отримують користь від нектару або шляхом прямого годування, або шляхом пов'язаного з нектаром зменшення чисельності хижака. Як ілюстрацію до першого випадку, вони наводять попелицю черемхово-вівсяну, *Rhopalosiphum padi*, яка позитивно реагувала на посадку вівса з бобами, причому щільність попелиці приблизно вдвічі зростала в сумішах вівса та бобів порівняно з монокультурами вівса. Як ілюстрацію другого механізму вони наводять приклад, коли посадки гречки в садах персиків та нектаринів Нової Зеландії збільшують чисельність паразитоїдів коричневої золотоочки, тим самим потенційно зменшуючи щільність агента біологічного контролю. Те, що квітковий нектар приваблює городніх комах-шкідників, демонструє також дослідження (Romeis and Wackers, 2000). Автори протестували самок білана капустяного, *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera: Pieridae), на їхню реакцію на 10 різних цукрів нектару або пади. В експериментах без вибору *P. brassicae*, позбавлені їжі, показали найсильнішу реакцію на сахарозу, а потім на фруктозу. Інші цукри,

включаючи галактозу, глюкозу, мальтозу, манозу, мелезитозу.

Підсумовуючи вище зазначене, можна зробити висновок, що самої лише присутності квіткових смуг в агроecosystemі недостатньо для гарантованого постачання нектару паразитоїдам. Необхідний селективний підхід до добору квіткових рослин, які сприятимуть виживанню та збереженню саме тих комах, які виконують функцію природних ворогів. Мова йде, перш за все, про специфічні особливості квіток, які мають привабити комах-природних ворогів, але бути не затребуваними комахами-шкідниками та гіперпаразитоїдами.

Мета нашого дослідження - обґрунтування шляхів посилення збережувального біологічного контролю в агроценозах шляхом формування високоспеціалізованої харчової ніші імагінальних паразитоїдів на основі оптимізованого за кольором, запахом і нектародайністю добору видів рослин для квіткових смуг.

Функціональна роль квіткових нектарників у трофічній підтримці комах-паразитоїдів. Питанню вибору паразитоїдами певного типу квіткової архітектури рослин залежно від розміщення і відкритості нектарників присвячено дуже мало робіт. Тому, заслуговує на увагу праця авторів (Patt et al., 1997), які дослідили ефективність пошуку їжі паразитоїдами *Edovum puttleri* Grissell та *Pediobius foveolatus* Crawford з використанням справжніх та штучних квітів, що відрізнялися за ступенем доступності нектару. Для порівняльного аналізу автори використали класифікацію квіткових архітектур залежно від ступеня доступності нектарників, яка включала 5 типів (рис. 6). Результати дослідження показали невідповідність у здатності *E. puttleri* та *P. foveolatus* отримувати доступ до нектару з певних типів флористичних архітектур. *E. puttleri* ефективно харчувався лише квітами з відкритими нектарниками, тоді як *P. foveolatus* ефективно харчувався з квітів з відкритими нектарниками або нектарниками, частково закритими пелюстками та тичинками. Жоден з видів ос не міг харчуватися на квітах з віночками чашоподібної або трубчастої форми, оскільки їхні головки ширші за квіткові отвори.

Подібні дослідження мають велике значення для розуміння специфічної функціональної ролі квіткових нектарників у трофічній підтримці комах-паразитоїдів. Визначення особливостей доступу до нектару різних видів імагінальних паразитоїдів – одне з актуальних завдань збережувального біологічного контролю.

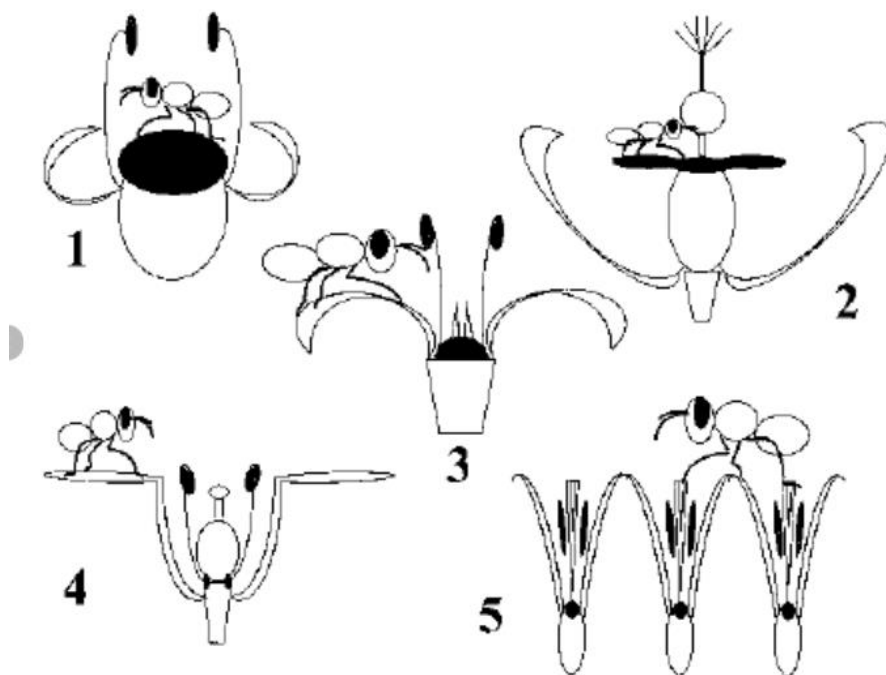


Рис. 6. Схематичне зображення у бічній проекції квіткових архітектур, на яких оцінювали *Edovum puttleri* Grissell та *Pediobius foveolatus* Crawford, що показує положення нектароносних залоз (чорним кольором) відносно інших частин квітки: (1) Парасольки з відкритими нектарниками; (2) Ціантія з відкритими нектарниками; (3) Парасольки з частково прихованими нектарниками; (4) Чашоподібні квіти з частково прихованими нектарниками; (5) Капітула з прихованими нектарниками. Вісі намальовані в масштабі та мають довжину 3 мм (Patt et al., 1997)

Fig. 6. Schematic view in lateral projection of floral architectures on which *Edovum puttleri* Grissell and *Pediobius foveolatus* Crawford were evaluated, showing the position of nectary glands (in black) in relation to other parts of the flower: (1) Parasols with open nectaries; (2) Cyanthi with open nectaries; (3) Parasols with partially hidden nectaries; (4) Cup-shaped flowers with partially hidden nectaries; (5) Capitula with hidden nectaries. Wasps are drawn to scale and are 3 mm long (Patt et al., 1997)

Враховуючи відсутність достатньої інформації про типи локалізації квіткових нектарників і беручи до уваги важливість цього питання, наводимо нижче стислу характеристику кожної з груп квіткових архітектур (Patt et al., 1997). Крім того, нами були ідентифіковані українські назви представників різних груп та підібрані ілюстрації для їх візуалізації (табл. 3-7).

Відкриті нектарники на парасольці. Ці рослини мають запашні квіти з блискучими нектарниками, розташованими на верхній поверхні нижніх зав'язей. Пелюстки відхиляються вниз і від нектарника, тоді як тичинки вигинаються над ним, так що комахи, мабуть, не мають перешкод і можуть легко пересуватися по пелюстках і між тичинками, щоб дістатися до нектарника.

Відкриті нектарники на ціатіумі (всі Euphorbiaceae). Ціатіум — спеціалізовані псевдоквітки («помилкові квітки»), що утворюють суцвіття рослин роду *Euphorbia* (Euphorbiaceae). У молочаїв два приквітки підтримують суцвіття, утворюючи відкриту неглибоку чашу, а нектар виділяється оголеним кільцем з п'яти залоз, що виникають з основи

суцвіття. Тичинки та стовпчик квіток молочаю вигинаються над нектарними залозами і, очевидно, не перешкоджають доступу комах до нектару.

Частково приховані нектарники на парасольці (всі Ariaceae). При бічній проекції нектарники цих рослин здаються частково закритими дволопатовими пелюстками, які сильно відхиляються вгору, та закрученими нитками тичинок. Оскільки комахи можуть бачити ці нектарники, вони самі по собі не приховані, але доступ до них ускладнено перешкодами, спричиненими іншими частинами квітки.

Частково приховані нектарники в квітках чашоподібної або мископодібно форми. Ці квіти мають нектарники, які заглиблені нижче отвору віночка та, очевидно, загострені з боків віночком.

Нектарники приховані в капітулі (всі Asteraceae). Капітул є характерною ознакою рослин родини айстрових. Він складається з численних щільно розташованих квіток. Нектарники цих рослин розташовані біля основи вузьких трубчастих віночків дискових квіток.

Таблиця 3.

Відкриті нектарники на парасольці

Table 3.

Open nectaries on an umbel


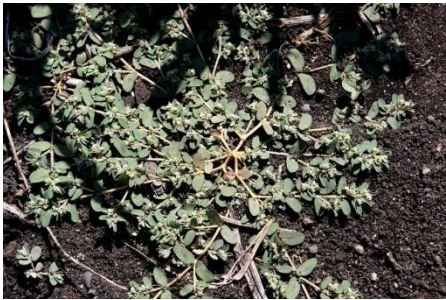


		
<p>Пастернак посівний <i>Pastinica sativa</i> L. (Ariaceae)</p>	<p>Ласкавець круглолистий <i>Bupleurum rotundifolia</i> L. (Ariaceae)</p>	<p>Рута запашна <i>Ruta graveolens</i> L. (Rutaceae)</p>
		
<p>Фенхель звичайний <i>Foeniculum vulgare</i> L. (Ariaceae)</p>	<p>Петрушка <i>Petroselinum crispum</i> L. (Ariaceae)</p>	<p>Морква звичайна <i>Daucus carota</i> L. (Ariaceae)</p>
		
<p>Дягель лікарський <i>Angelica archangelica</i> L. (Ariaceae)</p>	<p>Кріп <i>Anethum graveolens</i> L. (Ariaceae)</p>	

Таблиця 4.

Відкриті нектарники на ціатіумі (всі Euphorbiaceae)

Table 4.

Open nectaries on Cyathium (all Euphorbiaceae)

 <p>Молочай кипарисовий <i>Euphorbia cyparissius</i> L.</p>	 <p>Молочай плямистий <i>Euphorbia maculata</i> L.</p>
 <p>Молочай віночковий <i>Euphorbia corollata</i> L.</p>	 <p>Молочай облямований <i>Euphorbia marginata</i> Pursh</p>

Таблиця 5.

Частково приховані нектарники на парасольці (всі Apiaceae)

Table 5.

Partially hidden nectaries on the umbel (all Apiaceae)





 <p>Амі велика <i>Ammi majus</i> L.</p>	 <p>Коріандр посівний <i>Coriandrum sativum</i> L.</p>	 <p>Миколайчики мексиканські, <i>Eryngium foetidum</i> L.</p>
--	--	--

Таблиця 6.

Частково приховані нектарники в квітках чашиподібної або мископодібної форми

Table 6.

Partially hidden nectaries in cup-shaped or bowl-shaped flowers

 <p>Медівниця приморська або аліссум солодкий, <i>Lobularia maritima</i> (L.) Desv. (Brassicaceae)</p>	 <p>М'ята колосовидна, <i>Mentha spicata</i> L. (Lamiaceae)</p>
 <p>Зірочник середній <i>Stellaria media</i> L. (Caryophyllaceae);</p>	 <p>Грицики звичайні <i>Capsella bursa-pastoris</i> L. (Brassicaceae).</p>

Таблиця 7.

Нектарники приховані в капітулі (всі Asteraceae)

Table 7.

Nectarines hidden in the capitulum (all Asteraceae)

 <p>Довгоцвіт мексиканський <i>Ageratum houstonianum</i> Mill.</p>	 <p>Деревій звичайний <i>Achillea millefolium</i> L.</p>
---	--



Незбутниця дрібноцвіта
Galinsoga parviflora Cav.



Ромашка лікарська
Chamomilla recutita (L.) Rauschert
(*Matricaria chamomilla* L.)

Сподіваємося, що наведені матеріали допоможуть іншим дослідникам визначити пріоритетні типи квіткових нектарників, які оберають комахи-паразитоїди. Такі дослідження дозволили би відібрати для створення квіткових смуг ті рослини, нектарники яких доступні саме для комах-паразитоїдів.

Функціональна роль позаквіткових нектарників у трофічній підтримці комах-паразитоїдів. З погляду гіпотези забезпечення нектаром паразитоїдів, при створенні квіткових смуг важливо дослідити також значення позаквіткових нектарників (ПКН) для різних видів цієї групи комах. На рис. 7 подано розподіл квіткових та позаквіткових нектарників у рослині.

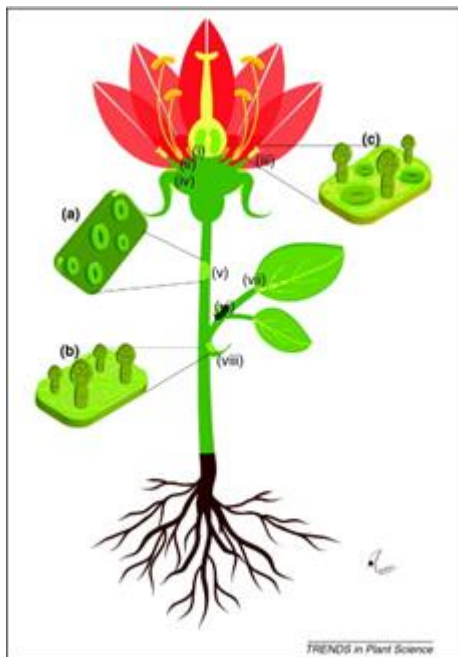


Рис. 7. Розподіл нектарників у рослині. Квіткові нектарники можуть розташовуватися біля основи зав'язі (i), ниток (ii) або пелюсток (iii), тоді як позаквіткові нектарники можуть розташовуватися на внутрішній або зовнішній поверхні чашолистків (iv), на пагоні (v), черешках листя (vi), листових пластинках (vii) або прилистках (viii). Найпоширеніші типи нектарників виділяють через постійно відкриті породи (a), секреторні трихоми (b) або їх комбінацію (c) (Heil, 2011)

Fig. 7. Distribution of nectaries in a plant. Floral nectaries can be located at the base of the ovary (i), filaments (ii) or petals (iii), while extrafloral nectaries can be located on the inner or outer surface of sepals (iv), on the shoot (v), leaf petioles (vi), leaf blades (vii) or stipules (viii). The most common types of nectaries are distinguished by permanently open stomata (a), secretory trichomes (b) or a combination of these (c) (Heil, 2011)

Автори (Geneau C. E. et al., 2013) провели експеримент з Y-подібним ольфактометром, щоб визначити, чи використовує паразитоїд *Microplitis mediator* нюхові сигнали для визначення позаквітового нектару *Centaurea cyanus* (рис. 8). Крім того, вони провели напівпольовий експеримент, щоб дослідити, чи по-різному приваблює *M. mediator* рослина, яка не пропонує квітковий нектар, а лише позаквітковий нектар або позаквітковий та квітковий нектар, і чи це відображається на різних рівнях паразитування капустяної молі, *Mamestra brassicae*, поблизу рослин. Самки *M. mediator* виявляли вроджений потяг до нюхових

сигналів відкритих квіток, але не до позаквітового нектару *C. cyanus*. За експериментальних умов *M. mediator* продемонстрував вищі показники паразитування личинок *M. brassicae* при обробці як квітковим, так і позаквітковим нектаром порівняно з обробкою лише позаквітковим нектаром. Ці результати показують, що *M. mediator* може потребувати квіткових сигналів відкритих квітів, щоб фактично знаходити та використовувати позаквіткові нектарники рослини. Це є актуальним з прикладної точки зору, оскільки демонструє, що доступні (поза)квіткові джерела нектару можуть бути недостатньо використані,

якщо вони не є привабливими для паразитоїдів. Однак, це можна вирішити, коли доступний нектар пов'язаний з привабливими квітковими сигналами.

Основними цілями дослідження (Llandres et al., 2019) було кількісне визначення позаквіткового виробництва нектару листям бавовнику звичайного (*Gossypium hirsutum*), виявлення природних ворогів шкідників сільськогосподарських культур, які відвідують позаквіткові нектарники, та оцінка біологічного контролю та поширеності різних шкідників бавовнику. Для досягнення цих цілей автори провели як тепличні, так і польові експерименти,

в яких порівняли три різновиди диких рослин з ПКН, два сорти культурних рослин з ПКН та два сорти культурних рослин без ПКН. Результати показали, що різновиди диких рослин бавовнику виробляли більшу кількість нектару на листок, ніж сорти культурних рослин (рис. 8). Крім того, різновиди диких рослин збільшили різноманітність природних ворогів, що, своєю чергою, могло б посилити біологічний контроль за певних умов. Показано, що зв'язок між угрупованням комах, що відвідують ПКН, та пригніченням шкідників залежав від виду шкідника.



Рис. 8. Пріоритетні для паразитоїдів позаквіткові нектарники
Fig. 8. Extrafloral nectaries that are a priority for parasitoids

Результати цих досліджень доводять, що позаквітковим нектарникам належить значна функціональна роль у трофічній підтримці комах-паразитоїдів, тому при формуванні квіткових смуг слід звернути увагу на види, які можуть забезпечити імагінальних паразитоїдів позаквітковим нектаром.

Роль хімічних сигналів рослин (квіткових запахів) у привабленні паразитоїдів.

У збережувальному біологічному контролі квіти можуть бути використані для підвищення потенціалу біологічного контролю паразитоїдів, які отримують користь від пропонованих джерел їжі. Окрім демонстрації придатного для використання нектару, бажано, щоб і запах квітів був привабливим, оскільки такі квіти легко знайти, що скорочує час, витрачений на пошук їжі, і, як наслідок, підвищує ефективність пошуку.

У табл. 8 подано назви та стисла характеристика хімічних сполук, види рослин,

які їх продукують, та види комах-паразитоїдів, яких приваблюють відповідні сполуки.

Як видно з представлених даних, квіткові запахи, які приваблюють комах-паразитоїдів належать до трьох хімічних класів летких органічних сполук (ЛОС): кетони, спирти та карбонові кислоти.

Особливе місце серед ЛОС у цій системі займає **ацетофенон** - ароматичний кетон з сильним запахом, який приваблює навіть наївних (недосвідчених) паразитоїдів. Беззаперечним лідером з продукування цієї сполуки вважається медівниця приморська (*Lobularia maritima* L. (Desv.)). Тому висівання або висаджування цієї рослини через розсаду у квіткових смугах може посилити утримування та розмноження паразитоїдів в межах агроєкосистем.

А ось інша, поширена по всій Україні рослина – материнка звичайна (*Origanum vulgare* L.) – приваблює паразитоїдів завдяки **ліналоолу** – природному спирту з квітково-деревним

ароматом. Запах ліналоолу притягує як наївних, так і досвідчених паразитоїдів.

Третім претендентом на збагачення квіткових смуг може стати гречка звичайна (*Fagopyrum esculentum* Moench), збагачена **2-метилбутаною та 3-метилбутаною карбоновими кислотами**, здатними приваблювати наївних паразитоїдів своїм різким запахом. Останній може сприйматися багатьма людьми як неприємний.

Доповнення асортименту квіткових смуг диким тютюном (*Nicotiana attenuata* Torr. ex S. Watson) сприятиме привабленню широкого спектра паразитоїдів та водночас відлякуванню комах-шкідників, завдяки наявному в пелюстках його квітів **цис-3-гексенолу** – листовому спирту із запахом свіжоскошеної трави та зелені,

Отже, сильний запах перелічених вище рослин приваблює навіть наївних паразитоїдів, які ще не навчилися поєднувати зорову

привабливість об'єкта з винагородою (наявністю та доступністю нектару). Але у більшості інших рослин запах не набуває такої інтенсивності, тому паразитоїди змушені вчитися розпізнавати щедрих нектародаїв за їх тонким специфічним запахом. Допомогти їм у цьому можна через асоціативне навчання.

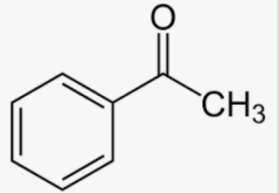
Асоціативне навчання, пов'язане з різними видами стимулів: (i) візуальні сигнали, пов'язані з винагородою, такі як кольори, форми та візерунки пошкоджень; (ii) хімічні сигнали, пов'язані з винагородою, включаючи нюхові сигнали дальньої та ближньої дії; (iii) хімічні сигнали, пов'язані з небезпекою, які можуть викликати поведінку уникнення (Giunti et al., 2015). Асоціативне навчання з візуальними та нюховими стимулами може бути використане для підвищення ефективності агентів біологічного контролю проти певного цільового шкідника.

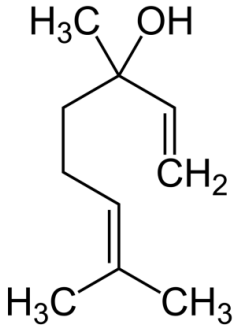
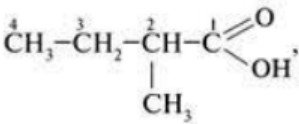
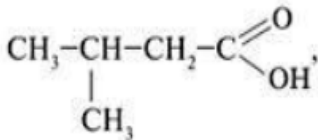
Таблиця 8.

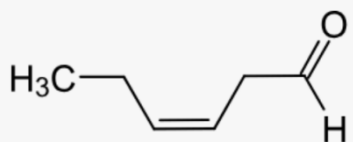
Хімічні сигнали рослин (квіткові запахи) у привабленні паразитоїдів

Table 8.

Chemical signals of plants (floral scents) in attracting parasitoids

ЛОС	Рослина/дія на паразитоїдів	Джерело
<p>Ацетофенон – C₈H₈O: ароматичний кетон, безбарвна масляниста рідина з сильним запахом квітучої черемхи, що використовується в парфумерії як запашна речовина.</p> <p>Кетон – це клас органічних сполук, які мають карбонільну групу (C=O), сполучену з двома вуглеводневими радикалами\</p> 	<p>Рослина <i>Lobularia maritima</i> L. (Desv.) – медівниця приморська Дія: приваблення наївних паразитоїдів Дія: приваблення самок <i>Diachasmimorpha longicaudata</i> (Ashmead)</p>	<p>Chen, Y., Mao, J., Reynolds, O. L., Chen, W., He, W., You, M., & Gurr, G. M. (2020). Alyssum (<i>Lobularia maritima</i>) selectively attracts and enhances the performance of <i>Cotesia vestalis</i>, a parasitoid of <i>Plutella xylostella</i>. <i>Scientific Reports</i>, 10, 6447. https://doi.org/10.1038/s41598-020-62021-y</p> <p>Colazza, S., Peri, E., & Cusumano, A. (2023). Chemical ecology of floral resources in conservation biological control. <i>Annual Review of Entomology</i>, 68(1), 13-29. https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120220-124357</p> <p>Rohrig, E., Sivinski, J., Teal, P., Stuhl, C., & Aluja, M. (2008). A floral-derived compound attractive to the tephritid fruit fly parasitoid <i>Diachasmimorpha longicaudata</i> (Hymenoptera: Braconidae). <i>Journal of Chemical Ecology</i>, 34(4), 549-557. doi: 10.1007/s10886-008-9438-y</p>
<p>Ліналоол – C₁₀H₁₈O: поширена квітова летка речовина, яка становить майже 40% від загальної кількості леткої суміші орегано. Ліналоол – це природний спирт з</p>	<p>Рослина: <i>Origanum vulgare</i> L. – материнка звичайна Дія: приваблення наївних паразитоїдів</p>	<p>Colazza, S., Peri, E., & Cusumano, A. (2023). Chemical ecology of floral resources in conservation biological control. <i>Annual Review of</i></p>

<p>квітково-деревним ароматом, що міститься в ефірних оліях лаванди, бергамоту, коріандру тощо, широко використовується в парфумерії, косметичі</p> <p>Спирт — це клас органічних сполук з групою –ОН (гідроксил),</p> 	<p><i>Cotesia glomerata</i> та <i>Heterospilus prosopidis</i></p> <p>Дія: атрактант для паразитоїда <i>Aphidius ervi</i>, який використовується як біологічний засіб боротьби з попелицею</p>	<p><i>Entomology</i>, 68(1), 13-29. https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120220-124357</p> <p>Du, Y., Poppy, G. M., Powell, W., Pickett, J. A., Wadhams, L. J., & Woodcock, C. M. (1998). Identification of semiochemicals released during aphid feeding that attract parasitoid <i>Aphidius ervi</i>. <i>Journal of Chemical Ecology</i>, 24(8), 1355-1368. https://doi.org/10.1023/A:1021278816970</p>
<p>3-метилбутанова кислота та 2-метилбутанова кислота — це органічні кислоти, які мають здатність легко випаровуватися при кімнатній температурі в повітря. Обидві використовуються в парфумерії як ароматизатори.</p> <p>2-метилбутанова кислота – C₅H₁₀O₂: розгалужена карбонова кислота з метильною групою біля другого атома вуглецю з різким запахом згірлого масла:</p>  <p>3-Метилбутанова кислота – C₅H₁₀O₂: розгалужена карбонова кислота з метильною групою біля третього атома вуглецю з характерним різким та неприємним запахом «брудних шкарпеток» або сиру:</p> 	<p>Рослина: <i>Fagopyrum esculentum</i> Moench – гречка звичайна</p> <p>Дія: приваблення наївних самок <i>Trissolcus basalıs</i></p>	<p>Foti, M. C., Rostás, M., Peri, E., Park, K. C., Slimani, T., Wratten, S. D., & Colazza, S. (2017). Chemical ecology meets conservation biological control: identifying plant volatiles as predictors of floral resource suitability for an egg parasitoid of stink bugs. <i>Journal of Pest Science</i>, 90(1), 299-310. https://doi.org/10.1007/s10340-016-0758-3</p>
<p>(Z)-3-гексенол або цис-3-гексенол – C₆H₁₂O:</p> <p>C6-спирт, синтезований у шляху ліпоксигенази/НРЛ, також відомий як листовий спирт; це ненасичений спирт із різким, свіжим запахом свіжоскошеної трави та зелені, що широко використовується в парфумерії для створення верхніх нот.</p>	<p>Рослина: <i>Nicotiana attenuata</i> Torr. ex S.Watson (відома як «тютюн койота» або «дикий тютюн»)</p> <p>Дія: приваблює широкий спектр наївних та досвідчених паразитоїдів, а також відіграє важливу роль у відлякуванні комах-шкідників.</p>	<p>Wei, J., & Kang, L. (2011). Roles of (Z)-3-hexenol in plant-insect interactions. <i>Plant signaling & behavior</i>, 6(3), 369-371. https://doi.org/10.4161/psb.6.3.14452?urlappend=%3Futm_source%3Dresearchgate.net%26utm_medium%3Darticle</p>



Пріоритетні для паразитоїдів види рослин та роль забарвлення квіток у їх привабленні.

Ще одним фактором більшої привабливості тих чи інших видів квіткових рослин для імагінальних паразитоїдів, може бути колір квітів. У табл. 9 ми спробували систематизувати інформацію щодо видів та родин квіткових рослин, які за даними авторів найчастіше відвідувалися імагінальними паразитоїдами, при цьому надавши від себе паралельну оцінку кольору їх квітів.

Серед затребуваних імагінальними паразитоїдами видів рослин найчастіше згадується гречка звичайна (*Fagopyrum esculentum* Moench) – у 17% публікацій та коляндр сійна (*Coriandrum sativum* L.) – у 10% публікацій. Переважна більшість видів, яким надали перевагу паразитоїди, належать до родин Brassicaceae, Ariaceae та Polygonaceae. А ось оцінка розподілу пріоритетів за кольором дала

несподіваний результат. 62% видів, згадуваних різними дослідниками, як пріоритетна харчова база імагінальних паразитоїдів, характеризуються білим забарвленням квіток. На другому місці за популярністю опинився жовтий колір (24%). Інші кольори дали доволі низькі відсотки (3,5-7%). Цей феномен білого кольору, очевидно, можна пояснити тим, що він належить до ахроматичних кольорів, які комахи можуть бачити із значно більшої відстані, ніж квіти із хроматичним забарвленням. Проте це припущення потребує перевірки.

У будь-якому випадку, результати досліджень в рамках цього напрямку дозволяють оптимізувати структуру квіткових смуг для імагінальних паразитоїдів, надавши перевагу рослинам з білими та жовтими квітками, а також вводячи гречку посівну та коляндр сійну у структуру їх фітоценозів.

Таблиця 9.

Пріоритетні для паразитоїдів види рослин та роль забарвлення квіток у їх привабленні

Table 9.

Priority plant species for parasitoids and the role of flower color in their attraction

Вид рослини (лат.)	Колір квітів	Вид паразитоїда, особливості	Джерело
<i>Daucus carota</i> L. – морква звичайна, Окружкові (Ariaceae)	Білий	<i>Diadegma insulare</i> (Cresson, 1865) (Hymenoptera: Ichneumonidae) – паразитоїд капустної молі (Lepidoptera: Yponomeutidae).	Idris, A. B., & Grafius, E. (1995). Wildflowers as nectar sources for <i>Diadegma insulare</i> (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of diamondback moth (Lepidoptera: Yponomeutidae). <i>Environmental Entomology</i> , 24(6), 1726-1735. https://doi.org/10.1093/ee/24.6.1726
<i>Brassica kaber</i> (DC.) Wheeler (syn. <i>B. rapa</i>) – гірчиця польова, Капустяні (Brassicaceae)	Жовтий	Квіти кількох видів, включаючи <i>Brassica kaber</i> (DC) Wheeler, <i>Barbarea vulgaris</i> R. Br. та <i>Daucus carota</i> L., постачали нектар, що призвело до того, що тривалість життя та плодючість <i>D. insulare</i> були такими ж, як і при використанні медово-водного корму.	
<i>Barbarea vulgaris</i> R.Br. – сурпиця звичайна, Капустяні (Brassicaceae)	Жовтий		
<i>Fagopyrum esculentum</i> Moench – гречка звичайна, Гречкові (Polygonaceae)	Білий	<i>Ascogaster quadridentata</i> (Wesmael, 1835) (Hymenoptera: Braconidae) – паразитоїд яблуневої плодожерки. Найбільше придатні для Braconidae відкриті квітки з нектаром.	Matray, S., & Herz, A. (2022). Flowering plants serve nutritional needs of <i>Ascogaster quadridentata</i> (Hymenoptera: Braconidae), a key parasitoid of codling moth. <i>Biological Control</i> , 171, 104950.
<i>Daucus carota</i> L.	Білий		

– морква звичайна, Окружкові (Ariaceae)		Квіти рослин гречки, дикої моркви, коляндри та пастернаку мають відкриті нектарники та пропонують відповідний нектар. Бракониди можуть виживати на квітковій дієті та успішно розмножуватися. При цьому користь квіткової дієти більша для паразитоїда, ніж для хазяїна.	https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2022.104950
<i>Coriandrum sativum</i> L. – коляндр сійна, Окружкові (Ariaceae)	Білий	Обмеження цукру цим паразитоїдом у полі можна подолати, пропонуючи відповідні рослини в наземній рослинності в саду.	
<i>Pastinaca sativa</i> L. – пастернак звичайний, Окружкові (Ariaceae)	Жовтий		
<i>Origanum vulgare</i> L. – материнка звичайна, Глухокропівові (Lamiaceae)	Рожевий або темно-рожевий, рідше білуватий	<i>Heterospilus prosopidis</i> Viereck, 1910 (Hymenoptera: Braconidae) <i>Pimpla turionellae</i> (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Ichneumonidae). <i>Cotesia glomerata</i> (Linnaeus, 1758) (Hymenoptera: Braconidae).	Wäckers, F. L. (2004). Assessing the suitability of flowering herbs as parasitoid food sources: flower attractiveness and nectar accessibility. <i>Biological control</i> , 29(3), 307-314. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2003.08.005
<i>Aegopodium podagraria</i> L. – Яглиця звичайна, Окружкові (Ariaceae)	Білий	Обидва види рослин оптимально підходять як джерело їжі для зазначених паразитоїдів, оскільки поєднують нюхову привабливість з доступним нектаром.	
<i>Fagopyrum esculentum</i> Moench – гречка звичайна, Гречкові (Polygonaceae)	Білий	<i>Anasa tristis</i> (De Geer, 1773) (Hymenoptera: Coreidae). Мета дослідження – з'ясувати, чи приваблюють квіти гречки корисних комах, які збільшують паразитизм та хижацтво гарбузових клопів. Рівень паразитизму дорослих особин клопа <i>Anasa tristis</i> (De Geer, 1773) був вищим на ділянках, розташованих на краю гарбузових полів, порівняно з ділянками, розташованими в центрі гарбузових полів. Однак, квітучі рослини могли приваблювати і трав'яних шкідників.	Cornelius, M. L., Vinyard, B. T., & Gates, M. W. (2019). Use of flowering plants to enhance parasitism and predation rates on two squash bug species <i>Anasa tristis</i> and <i>Anasa armigera</i> (Hemiptera: Coreidae). <i>Insects</i> , 10(10), 318. https://doi.org/10.3390/insects10100318
<i>Eruca vesicaria</i> (L.) Cav – рокет-салат городній, Капустяні (Brassicaceae)	Спочатку жовтуватий, потім майже білий	Оцінено потенціал видів квіткових рослин, що зустрічаються на північному сході Іспанії, головному регіоні виробництва фруктів у Європі, для виявлення потенційних природних ворогів, присутніх на кожному виді рослин. Виявлено 36 шість видів рослин, які цвіли з початку березня до кінця травня та могли забезпечити харчові ресурси для природних ворогів. Серед них наведені шість видів рослин із чотирьох родин мали високу різноманітність потенційних природних ворогів попелиці та трипсів у яблуневих та персикових садах.	Denis, C., Riudavets, J., Gabarra, R., Molina, P., & Arnó, J. (2021). Selection of insectary plants for the conservation of biological control agents of aphids and thrips in fruit orchards– corrigendum. <i>Bulletin of Entomological Research</i> , 111(6), 768-768. https://doi.org/10.1017/S0007485321000183
<i>Cardaria draba</i> (L.) Desv. – кашка звичайна Капустяні (Brassicaceae)	Білий		
<i>Euphorbia serrulata</i> Thuill. – молочай пильчастий, Молочайні (Euphorbiaceae)	Зеленувато-жовтий		

<i>Malva sylvestris</i> L. – калачики лісові, Мальвові (Malvales)	Ясно-рожевий, з малиново-червоними жилками		
<i>Anacyclus clavatus</i> (Desf.) Pers. – німецька ромашка булавоподібна Айстрові (Asteraceae)	Білий		
<i>Diplotaxis eruroides</i> (L.) DC. – дворядник ерукоподібний Капустяні (Brassicaceae)	Білий		
<i>Fagopyrum esculentum</i> Moench – гречка звичайна, Гречкові (Polygonaceae)	Білий	<i>Necremnus tutaе</i> (Hymenoptera: Eulophidae) <i>Stenomesus japonicus</i> (Ashmead) (Hymenoptera: Eulophidae) <i>Bracon nr. nigricans</i> (Hymenoptera: Braconidae). Автори дослідили як вибір квітучих рослин-інсектаріїв може підвищити ефективність біологічного контролю шкідника <i>Tuta absoluta</i> (томатної молі) за рахунок підтримки паразитоїдів – природних ворогів цього шкідника.	Arno, J., Oveja, M. F., & Gabarra, R. (2018). Selection of flowering plants to enhance the biological control of <i>Tuta absoluta</i> using parasitoids. <i>Biological Control</i> , 122, 41-50. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.03.016
<i>Lobularia maritima</i> (L.) Desv. – медівниця приморська, відома також як Аліссум Капустяні (Brassicaceae) Капустяні (Brassicaceae)	Білий, рідше рожевий	Квіти <i>F. esculentum</i> та <i>L. maritima</i> були тими, що найбільше сприяли виживанню як самців, так і самок трьох паразитоїдів <i>T. absoluta</i> . Присутність квітів <i>F. esculentum</i> збільшила кількість яєць <i>N. tutaе</i> та <i>S. nr. japonicus</i> , а квіти <i>L. maritima</i> мали такий самий вплив на <i>N. tutaе</i> і <i>B. nr. nigricans</i> .	Arno, J., Oveja, M. F., & Gabarra, R. (2018). Selection of flowering plants to enhance the biological control of <i>Tuta absoluta</i> using parasitoids. <i>Biological Control</i> , 122, 41-50. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.03.016
<i>Fagopyrum esculentum</i> Moench – гречка звичайна, Гречкові (Polygonaceae)	Білий	Паразитичні оси були переважно активними на рослинах з відкритим типом квітки та оголеними нектарниками та квітками (пастернак, гречка).	Herz, A. (2017). Alternative flowering crops as potential food sources for beneficial arthropods. <i>Journal of Cultivated Plants/Journal für Kulturpflanzen</i> , 69(3).
<i>Pastinaca sativa</i> L. – пастернак звичайний, Окружкові (Apiaceae)	Жовтий		

<i>Lobularia maritima</i> (L.) Desv. – медівниця приморська, відома також як Аліссум Капустяні (Brassicaceae) Капустяні (Brassicaceae)	Білий	<i>Cotesia vestalis</i> (Haliday, 1834) Родина: Braconidae. Леткі речовини аліссуму (<i>Lobularia maritima</i> (L.) Desv) (Brassicaceae) були привабливими для паразитоїда, а доступ до квітучих пагонів збільшував тривалість життя дорослих особин та забезпечував плодючість <i>C. vestalis</i> .	Chen, Y., Mao, J., Reynolds, O. L., Chen, W., He, W., You, M., & Gurr, G. M. (2020). Alyssum (<i>Lobularia maritima</i>) selectively attracts and enhances the performance of <i>Cotesia vestalis</i> , a parasitoid of <i>Plutella xylostella</i> . Scientific Reports, 10, 6447. https://doi.org/10.1038/s41598-020-62021-y
<i>Fagopyrum esculentum</i> Moench – гречка звичайна, Гречкові (Polygonaceae)	Білий	У лабораторії було встановлено вплив семи видів квіток на тривалість життя <i>Microctonus hyperodae</i> (Hymenoptera: Braconidae). Результати дослідження показали, що <i>M. hyperodae</i> не міг досягти нектару конюшини лучної, конюшини білої, аліссуму та фацелії, але зміг отримати доступ до нектару трьох інших видів. Однак, лише гречка та коляндра збільшили тривалість його життя. Апертура та глибина віночка квітки, ймовірно, визначали доступ паразитоїда до нектару.	Vattala, H. D., Wratten, S. D., Phillips, C. B., & Wäckers, F. L. (2006). The influence of flower morphology and nectar quality on the longevity of a parasitoid biological control agent. Biological Control, 39(2), 179–185. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2006.06.003 research.lancaster-university.uk
<i>Coriandrum sativum</i> L. – коляндра сійна, Окружкові (Ariaceae)	Білий	<i>Cotesia rubecula</i> (Marshall, 1885) (Hymenoptera: Braconidae). За допомогою Y-подібного ольфактометра автори виявили, що <i>C. cyanus</i> і меншою мірою <i>V. sativa</i> успішно приваблюють <i>C. rubecula</i> . Також <i>F. esculentum</i> приваблює <i>C. rubecula</i> , але лише після корисного досвіду годування. Усі три протестовані квіти, здається, придатні для використання в програмах збережувального біологічного контролю для боротьби з <i>P. rapae</i> на полях хрестоцвітних. <i>C. cyanus</i> і меншою мірою <i>V. sativa</i> успішно приваблюють <i>C. rubecula</i> .	Fataar, S., Kahmen, A., & Luka, H. (2019). Innate and learned olfactory attraction to flowering plants by the parasitoid <i>Cotesia rubecula</i> (Marshall, 1885) (Hymenoptera: Braconidae): Potential impacts on conservation biological control. Biological Control, 132, 16–22. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.03.002
<i>Fagopyrum esculentum</i> Moench – гречка звичайна, Гречкові (Polygonaceae)	Білий	<i>Cotesia rubecula</i> (Marshall, 1885) (Hymenoptera: Braconidae). За допомогою Y-подібного ольфактометра автори виявили, що <i>C. cyanus</i> і меншою мірою <i>V. sativa</i> успішно приваблюють <i>C. rubecula</i> . Також <i>F. esculentum</i> приваблює <i>C. rubecula</i> , але лише після корисного досвіду годування. Усі три протестовані квіти, здається, придатні для використання в програмах збережувального біологічного контролю для боротьби з <i>P. rapae</i> на полях хрестоцвітних. <i>C. cyanus</i> і меншою мірою <i>V. sativa</i> успішно приваблюють <i>C. rubecula</i> .	Fataar, S., Kahmen, A., & Luka, H. (2019). Innate and learned olfactory attraction to flowering plants by the parasitoid <i>Cotesia rubecula</i> (Marshall, 1885) (Hymenoptera: Braconidae): Potential impacts on conservation biological control. Biological Control, 132, 16–22. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.03.002
<i>Centaurea cyanus</i> L. – волошка синя, Айстрові (Asteraceae)	Синій	<i>Cotesia rubecula</i> (Marshall, 1885) (Hymenoptera: Braconidae). За допомогою Y-подібного ольфактометра автори виявили, що <i>C. cyanus</i> і меншою мірою <i>V. sativa</i> успішно приваблюють <i>C. rubecula</i> . Також <i>F. esculentum</i> приваблює <i>C. rubecula</i> , але лише після корисного досвіду годування. Усі три протестовані квіти, здається, придатні для використання в програмах збережувального біологічного контролю для боротьби з <i>P. rapae</i> на полях хрестоцвітних. <i>C. cyanus</i> і меншою мірою <i>V. sativa</i> успішно приваблюють <i>C. rubecula</i> .	Fataar, S., Kahmen, A., & Luka, H. (2019). Innate and learned olfactory attraction to flowering plants by the parasitoid <i>Cotesia rubecula</i> (Marshall, 1885) (Hymenoptera: Braconidae): Potential impacts on conservation biological control. Biological Control, 132, 16–22. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.03.002
<i>Vicia sativa</i> L. – вика звичайна, Бобові (Fabaceae)	Світло-фіолетовий	<i>Cotesia rubecula</i> (Marshall, 1885) (Hymenoptera: Braconidae). За допомогою Y-подібного ольфактометра автори виявили, що <i>C. cyanus</i> і меншою мірою <i>V. sativa</i> успішно приваблюють <i>C. rubecula</i> . Також <i>F. esculentum</i> приваблює <i>C. rubecula</i> , але лише після корисного досвіду годування. Усі три протестовані квіти, здається, придатні для використання в програмах збережувального біологічного контролю для боротьби з <i>P. rapae</i> на полях хрестоцвітних. <i>C. cyanus</i> і меншою мірою <i>V. sativa</i> успішно приваблюють <i>C. rubecula</i> .	Fataar, S., Kahmen, A., & Luka, H. (2019). Innate and learned olfactory attraction to flowering plants by the parasitoid <i>Cotesia rubecula</i> (Marshall, 1885) (Hymenoptera: Braconidae): Potential impacts on conservation biological control. Biological Control, 132, 16–22. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.03.002
<i>Coriandrum sativum</i> L. – коляндра сійна, Окружкові (Ariaceae)	Білий	<i>Eupeodes fumipennis</i> (Thomson). Відносну привабливість чотирьох видів рослин, привабливих для корисних та шкідливих комах, оцінювали шляхом спостереження за відотною частотою відвідування на полях броколі в Орегоні. Чотирма тестованими видами рослин були аліссум (<i>Lobularia maritima</i> L. Desv.), коріандр (<i>Coriandrum sativa</i> L.), гречка (<i>Fagopyrum esculentum</i> Moench) та фацелія (<i>Phacelia tanacetifolia</i> Benth.). Syrphidae відвідували переважно коріандр, але на цю «перевагу», ймовірно, вплинула конкуренція з боку інших збирачів. Джмелі та три види шкідників відвідували переважно фацелію, а інші групи видів були менш послідовними у виборі квітів.	Ambrosino, M. D., & Luna, J. M. (2006). Relative frequencies of visits to selected insectary plants by predatory hoverflies (Diptera: Syrphidae), other beneficial insects, and herbivores. Environmental Entomology, 35(2), 394–402. https://doi.org/10.1603/0046-225X(2006)35[394:RFOVTS]2.CO;2
<i>Vicia hybrida</i> L. –	Жовтий	Паразитоїд: <i>Meteorus autographae</i>	Olson, D. M., & Wäckers, F. L.

вика гібридна, Бобові (Fabaceae)		Muesebeck (родина: Braconidae). Вика біла Кахаба легко пересівається та є притулком для багатьох корисних видів на початку року, і виявилася добрим джерелом їжі для <i>Meteorus autographae</i> , головним чином завдяки квітковим та позаквітковим нектарникам, а також завдяки наявності паді горохової попелиці.	(2007). Management of field margins to maximize multiple ecological services. <i>Journal of Applied Ecology</i> , 44(1), 13–21. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01266.x
<i>Vicia hybrida</i> L. – вика гібридна, Бобові (Fabaceae)	Жовтий	Різні види родини Braconidae.	Sivinski, J., Wahl, D., Holler, T., Al Dobai, S., & Sivinski, R. (2011). Conserving natural enemies with flowering plants: Estimating floral attractiveness to parasitic Hymenoptera and attraction's relationship to flower and plant morphology. <i>Biological Control</i> , 58(3), 208-214. https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.05.002

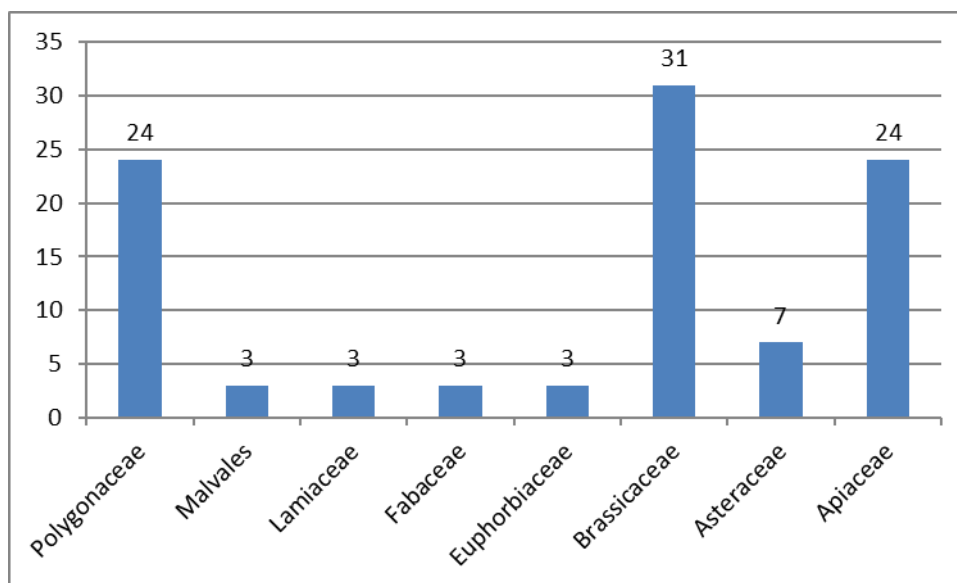


Рис. 9. Розподіл пріоритетних для паразитоїдів видів квіткових рослин за ботанічними родинами (на основі узагальнення публікацій, наведених у табл. 9), %

Fig. 9. Distribution of priority species of flowering plants for parasitoids by botanical families (based on a summary of publications given in Table 9), %

На рис. 9 подано розподіл видів квіткових рослин за ботанічними родинами на основі узагальнення проаналізованих вище публікацій (табл. 9).

Висновки:

1. Аналіз літературних джерел показав, що імагінальні стадії комах-паразитоїдів переважно живляться на квітах з відкритими нектарниками або з нектарниками, частково прикритими пелюстками й тичинками. Водночас, у доступних публікаціях не зафіксовано випадків їх живлення на квітах з нектарниками, прихованими в капітулі.

2. Встановлено, що основними групами летких органічних сполук квіткових рослин, запах яких приваблює паразитоїдів, є кетони, спирти та карбонові кислоти. До найзначущіших із них належать ацетофенон, ліналоол, цис-3-гексенол, а також 3-метилбутанова та 2-метилбутанова кислоти. На основі літературних даних сформовано перелік видів дикорослих рослин, які можуть слугувати джерелом цих ароматичних сполук у складі квіткових композицій або приманок.

3. Пріоритетні кольори квітів, які найчастіше відвідують паразитоїди, формують

такий спадний ряд: білий (62 %) > жовтий (24 %) > рожевий (7 %) > світло-фіолетовий (3,5 %) = синій (3,5 %). Отримані дані свідчать про виражену візуальну селективність паразитоїдів на стадії імаго.

4. Показано, що імагінальні особини паразитоїдів в агроценозах надають перевагу видам дикорослих квіткових рослин, які належать до трьох родин: Brassicaceae, Ariaceae та Polygonaceae. Загалом, за даними різних авторів, зафіксовано взаємодію паразитоїдів з рослинами, що представляють вісім ботанічних родин.

Список літератури / References:

- Arno, J., Oveja, M. F., & Gabarra, R. (2018). Selection of flowering plants to enhance the biological control of *Tuta absoluta* using parasitoids. *Biological Control*, 122, 41-50. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.03.016>
- Begg, G. S., Cook, S. M., Dye, R., Ferrante, M., Franck, P., Lavigne, C., ... & Birch, A. N. E. (2017). A functional overview of conservation biological control. *Crop Protection*, 97, 145-158. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2016.11.008>
- Berndt, L. A. (2002). The effect of floral resources on the leafroller (Lepidoptera: Tortricidae) parasitoid *Dolichogenideatasmanica* (Cameron) (Hymenoptera: Braconidae) in selected New Zealand vineyards (Doctoral dissertation, Lincoln University). Lincoln University Research Archive. <https://hdl.handle.net/10182/3281>
- Blubaugh, C. K., Asplund, J. S., Smith, O. M., & Snyder, W. E. (2021). Does the "Enemies Hypothesis" operate by enhancing natural enemy evenness? *Biological Control*, 152, 104464. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104464>
- Brown, P. E., Frank, C. P., Groves, H. L., & Anderson, M. (1998). Spectral sensitivity and visual conditioning in the parasitoid wasp *Trybliographarapae* (Hymenoptera: Cynipidae). *Bulletin of Entomological Research*, 88(3), 239-245. <https://doi.org/10.1017/S0007485300025864>
- Cahenzli, F., Sigsgaard, L., Daniel, C., Herz, A., Jamar, L., Kelderer, M., ... & Pfiffner, L. (2019). Perennial flower strips for pest control in organic apple orchards: A pan-European study. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 278, 43-53. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.03.011>
- Castillo, A., & Rojas, J. C. (2020). Color preference of three parasitoids imported to the Americas for the biological control of the coffee berry borer (Curculionidae: Scolytinae). *Journal of Insect Science*, 20(3), 3. <https://doi.org/10.1093/jisesa/ieaa031>
- Chen, Y., Mao, J., Reynolds, O. L., Chen, W., He, W., You, M., & Gurr, G. M. (2020). *Alyssum* (*Lobularia maritima*) selectively attracts and enhances the performance of *Cotesia vestalis*, a parasitoid of *Plutella xylostella*. *Scientific Reports*, 10, 6447. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-62021-y>
- Cornelius, M. L., Vinyard, B. T., & Gates, M. W. (2019). Use of flowering plants to enhance parasitism and predation rates on two squash bug species *Anasa tristis* and *Anasa armigera* (Hemiptera: Coreidae). *Insects*, 10(10), 318. <https://doi.org/10.3390/insects10100318>
- Colazza, S., Peri, E., & Cusumano, A. (2023). Chemical ecology of floral resources in conservation biological control. *Annual Review of Entomology*, 68(1), 13-29. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120220-124357>
- Denis, C., Riudavets, J., Gabarra, R., Molina, P., & Arnó, J. (2021). Selection of insectary plants for the conservation of biological control agents of aphids and thrips in fruit orchards—corrigendum. *Bulletin of Entomological Research*, 111(6), 768-768. <https://doi.org/10.1017/S0007485321000183>
- El-Kareim, A. I., El-Naggar, M. E., & Marouf, A. E. (2007). Is *Matricaria chamomilla* a beneficial insectary plant? *Journal of Plant Protection and Pathology*, 32(8), 6777-6786. <https://doi.org/10.21608/jppp.2007.220161>
- El-Wakeil, N., Saleh, M. M. E., Gaafar, N., & Elbeheri, H. (2017). Conservation biological control practices. In *Biological control of pest and vector insects* (pp. 41-69). IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/66312>
- Fataar, S., Kahmen, A., & Luka, H. (2019). Innate and learned olfactory attraction to flowering plants by the parasitoid *Cotesia rubecula* (Marshall, 1885) (Hymenoptera: Braconidae): Potential impacts on conservation biological control. *Biological Control*, 132, 16-22. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.03.002>
- Foti, M. C., Rostás, M., Peri, E., Park, K. C., Slimani, T., Wratten, S. D., & Colazza, S. (2017). Chemical ecology meets conservation biological control: identifying plant volatiles as predictors of floral resource suitability for an egg parasitoid of stink bugs. *Journal of Pest Science*, 90(1), 299-310. <https://doi.org/10.1007/s10340-016-0758-3>
- Geneau, C. E., Wäckers, F. L., Luka, H., & Balmer, O. (2013). Effects of extrafloral and floral nectar of *Centaurea cyanus* on the parasitoid wasp *Microplitis mediator*: olfactory attractiveness and parasitization rates. *Biological Control*, 66(1), 16-20. <https://doi.org/10.1016/j.baec.2019.05.001>

17. Giunti, G., Canale, A., Messing, R. H., Donati, E., Stefanini, C., Michaud, J. P., & Benelli, G. (2015). Parasitoid learning: current knowledge and implications for biological control. *Biological control*, 90, 208-219. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.06.007> [Get rights and content](#)
18. Giurfa, M., Vorobyev, M., Kevan, P., & Menzel, R. (1996). Detection of coloured stimuli by honeybees: minimum visual angles and receptor specific contrasts. *Journal of Comparative Physiology A*, 178(5), 699-709. <https://doi.org/10.1007/BF00227381>
19. Gurr, G. M., Wratten, S. D., & Barbosa, P. (2000). Success in conservation biological control of arthropods. In *Biological control: Measures of success* (pp. 105-132). Kluwer Academic Publishers. https://doi.org/10.1007/978-94-011-4014-0_4
20. Hassan, E., (1967). Untersuchungen über die bedeutung der krant- und strauchschicht als nahrungsquelle für imagines entomophager Hymenopteren. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 60, 238-265. (No DOI found).
21. Heil, M. (2011). Nectar: generation, regulation and ecological functions. *Trends in plant science*, 16(4), 191-200. (No DOI found).
22. Heimpel, G. E. (2019). Linking parasitoid nectar feeding and dispersal in conservation biological control. *Biological Control*, 132, 36-41. S1049964418307448. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.01.012>
23. Heimpel, G. E., & Jervis, M. A. (2005). Does floral nectar improve biological control by parasitoids? Plant-provided food for carnivorous insects: a protective mutualism and its applications, 267-304. (No DOI found)
24. Herz, A. (2017). Alternative flowering crops as potential food sources for beneficial arthropods. *Journal of Cultivated Plants / Journal für Kulturpflanzen*, 69(3). (No DOI found)
25. Howard, C., Fountain, M. T., Brittain, C., Burgess, P. J., & Garratt, M. P. (2025). Flower margins support natural enemies adjacent to apple orchards but evidence of spill-over is mixed. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 379, 109327. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2024.109327>
26. Idris, A. B., & Grafius, E. (1995). Wildflowers as nectar sources for *Diadegmainsulare* (Hymenoptera: Ichneumonidae), a parasitoid of diamondback moth (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Environmental Entomology*, 24(6), 1726-1735. <https://doi.org/10.1093/ee/24.6.1726>
27. Jachowicz, N., & Sigsgaard, L. (2025). Highly diverse flower strips promote natural enemies more in annual field crops: A review and meta-analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 381, 109412. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2025.109412>
28. Kobiv, Y. (2004). Dictionary of Ukrainian scientific and folk names of vascular plants. Kyiv, Ukraine: Naukova Dumka, 800 pp. (In Ukrainian) (No DOI found)
29. Kugimiya, S., Shimoda, T., & Takabayashi, J. (2024). Reinforced colour preference of parasitoid wasps in the presence of floral scent: A case study of a cross-modal effect. *Animal Cognition*, 27(1), 50. <https://doi.org/10.1007/s10071-024-01890-6>
30. Llandres, A. L., Verdeny-Vilalta, O., Jean, J., Goebel, F. R., Seydi, O., & Brévault, T. (2019). Cotton extrafloral nectaries as indirect defence against insect pests. *Basic and Applied Ecology*, 37, 24-34. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2019.05.001>
31. Matray, S., & Herz, A. (2022). Flowering plants serve nutritional needs of *Ascogaster quadridentata* (Hymenoptera: Braconidae), a key parasitoid of codling moth. *Biological Control*, 171, 104950. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2022.104950>
32. Michereff, M. F. F., Magalhães, D. M., do Nascimento, I. N., Laumann, R. A., Borges, M., Withall, D. M., ... & Blassioli-Moraes, M. C. (2024). Attracting Scelionidae egg parasitoids to enhance stink bug egg parasitisation in soybean crops using methyl salicylate and (E, E)- α -farnesene. *Pest Management Science*, 80(10), 5452-5464. <https://doi.org/10.1002/ps.8274>
33. Ne'eman, G., & Kevan, P. G. (2001). The effect of shape parameters on maximal detection distance of model targets by honeybee workers. *Journal of Comparative Physiology A*, 187(8), 653-660. <https://doi.org/10.1007/s003590100237>
34. Oliai, S. E., & King, B. H. (2000). Associative learning in response to color in the parasitoid wasp *Nasoniavtripennis* (Hymenoptera: Pteromalidae). *Journal of Insect Behavior*, 13(1), 55-69. <https://doi.org/10.1023/A:1007763525685>
35. Olson, D. M., & Wäckers, F. L. (2007). Management of field margins to maximize multiple ecological services. *Journal of Applied Ecology*, 44(1), 13-21. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01266.x>
36. Petit, C., Ahuya, P., Le Ru, B., Kaiser-Arnauld, L., Harry, M., & Calatayud, P. A. (2018). Influence of prolonged dietary experience during the larval stage on novel odour preferences in adults of noctuid stem borer moths (Lepidoptera: Noctuidae). *European Journal of Entomology*, 115, 112-116. <https://doi.org/10.14411/eje.2018.014>
37. Rohrig, E., Sivinski, J., & Wharton, R. (2008). Comparison of parasitic Hymenoptera captured in Malaise traps baited with two flowering plants, *Lobularia maritima* (Brassicales: Brassicaceae) and *Spermacoceverticillata* (Gentianales: Rubiaceae). *Florida Entomologist*, 91(4), 621-627. <https://doi.org/10.1653/0015-4040-91.4.621>
38. Romeis, J. and F. L. Wäckers. 2000. Feeding responses by female *Pieris brassicae* butterflies to carbohydrates and amino acids. *Physiological Entomology* 25: 247-253. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3032.2000.00188.x>
39. Root, R. B. (1967). The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological monographs*, 37(4), 317-350. <https://doi.org/10.2307/1942327>
40. Root, R. B. (1973). Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological monographs*, 43(1), 95-124. <https://doi.org/10.2307/1942161>

41. Shrestha, B., Finke, D. L., & Piñero, J. C. (2019). The 'Botanical Triad': The presence of insectary plants enhances natural enemy abundance on trap crop plants in an organic cabbage agro-ecosystem. *Insects*, 10(6), 181. <https://doi.org/10.3390/insects10060181>
42. Shields, M. W., Johnson, A. C., Pandey, S., Cullen, R., González-Chang, M., Wratten, S. D., & Gurr, G. M. (2019). History, current situation and challenges for conservation biological control. *Biological control*, 131, 25-35. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2018.12.010>
43. Sigsgaard, L., Betzer, C., Naulin, C., Eilenberg, J., Enkegaard, A., & Kristensen, K. (2013). The effect of floral resources on parasitoid and host longevity: Prospects for conservation biological control in strawberries. *Journal of Insect Science*, 13(1), Article 104. <https://doi.org/10.1673/031.013.10401>
44. Sivinski, J., Wahl, D., Holler, T., Al Dobai, S., & Sivinski, R. (2011). Conserving natural enemies with flowering plants: Estimating floral attractiveness to parasitic Hymenoptera and attraction's relationship to flower and plant morphology. *Biological Control*, 58(3), 208-214. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2011.05.002>
45. Spitteller, D. (2008). Plant defense strategies. *Encyclopedia of Ecology*. <https://doi.org/10.1016/B978-008045405-4.00904-6>
46. Thurman, J. H., & Furlong, M. J. (2024). Buckwheat (*Fagopyrum esculentum*) floral strips support natural enemies and maintain yields in organic green bean (*Phaseolus vulgaris*) crops. *Biological Control*, 191, 105476. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2024.105476>
47. Thompson, M. N., Russavage, E. M., & Bernauer, O. M. (2025). Making "scents" of how plant volatiles influence agriculturally important insects: A review. *Environmental Entomology*, nvaf108, 1-14. <https://doi.org/10.1093/ee/nvaf108>
48. Vattala, H. D., Wratten, S. D., Phillips, C. B., & Wäckers, F. L. (2006). The influence of flower morphology and nectar quality on the longevity of a parasitoid biological control agent. *Biological Control*, 39(2), 179-185. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2006.06.003> research.lancaster-university.uk
49. Wäckers, F. L. (2004). Assessing the suitability of flowering herbs as parasitoid food sources: flower attractiveness and nectar accessibility. *Biological control*, 29(3), 307-314. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2003.08.005>
50. Wei, J., & Kang, L. (2011). Roles of (Z)-3-hexenol in plant-insect interactions. *Plant signaling & behavior*, 6(3), 369-371. https://doi.org/10.4161/psb.6.3.14452?urlappend=%3Futm_source%3Dresearchgate.net%26utm_medium%3Darticle

OPTIMIZATION OF FLOWER STRIPS FOR ATTRACTING INSECTS PROVIDING DUAL ECOSYSTEM SERVICES IN AGROECOSYSTEMS: AN ANALYTICAL REVIEW

M. M. Fedoriak^{1*}, D. V. Fedoriak¹, S. V. Rudenko¹, S. S. Rudenko²

¹Yuriy Fedkovych Chernivtsi National University, Institute of Biology, Chemistry and Bioresources, Department of Ecology and Biomonitoring, str. Lesia Ukrainka, 25, Chernivtsi, Ukraine, 58012, e-mail: m.fedoriak@chnu.edu.ua

²Vasyl Stus Donetsk National University, Department of Botany and Ecology, 600-richchia St., 21, Vinnytsia, Ukraine, 21021

Parasitoid insects can be regarded as dual ecosystem service providers in agroecosystems, as they combine two key functions: pollination at the adult stage and biological pest control at the larval stage. Three classical ecological concepts – the enemy hypothesis, the resource concentration hypothesis, and the parasitoid nectar provision hypothesis – have formed the theoretical basis of conservation biological control aimed at creating favorable conditions for maintaining parasitoid viability and effectiveness. A key tool of this approach involves increasing plant diversity by establishing flower strips that serve as additional nectar resources for beneficial insects. However, the effectiveness of this measure is constrained by several limiting factors, including increased pressure from hyperparasitoids; reduced biological control efficiency when nectar resources in flower strips overlap for parasitoids and phytophagous insects; and the induction of parasitoid dispersal in response to resource convergence.

This article presents, for the first time, a scientific rationale for an approach to designing flower strips for conserving insects that provide dual ecosystem services. Our approach is focused on creating an autonomous trophic niche for parasitoids based on their preferences in nectar accessibility, as well as flower color and aromatic characteristics. Based on an analysis of the literature, specific nutritional and sensory priorities of parasitoids are identified in comparison with hyperparasitoids and pest insects, creating prerequisites for increasing the selectivity and stability of conservation biological control in agroecosystems.

The aim of this study is to identify and substantiate strategies for strengthening conservation biological control in agroecosystems by forming a highly specialized trophic niche for adult parasitoids through optimized plant species selection for flower strips, based on flower color, scent, and nectar productivity.

Keywords: conservation biological control, resource concentration hypothesis, enemy hypothesis, parasitoid nectar provision hypothesis, floral nectaries, extrafloral nectaries, chemical signals, flower color, scent, ecosystem services, pollination, biological control

Отримано редколегією 22.11.2025 р.

ORCID ID

Марія Федоряк: <https://orcid.org/0000-0002-6200-1012>

Данило Федоряк: <https://orcid.org/0009-0004-1606-062X>

Степан Руденко: <https://orcid.org/0009-0003-8072-2862>

Світлана Руденко: <https://orcid.org/0009-0004-7248-016X>