دانش گیاهپزشکی ایران
دورهٔ ۴۶، شمارهٔ ۱، بهار و تابستان ۱۳۹۴ (ص ۱۳۹-۱۳۱)

اثر جفت‌گیری و پارازیتیسم قبلی بر واکنش تابعی *Trissolcus djadetshkoe* (Hym.: Scelionidae) پارازیتوییید تخم سن گندم

فرزانه عبدی[۱]، شهزاد ایرانی‌پور[۲*] و میرجلیل حجازی[۳]
۱، ۲ و ۳. دانشجوی سابق کارشناسی ارشد، دانشیار و استاد، دانشکدهٔ کشاورزی، گروه گیاه‌پزشکی، دانشگاه تبریز
(تاریخ دریافت: ۱۳۹۳/۹/۲۴ - تاریخ تصویب: ۱۳۹۴/۴/۱۵)

چکیده

در این بررسی اثر تجربهٔ قبلی پارازیتیسم و آمیزش با نر در زنبور *Trissolcus djadetshkoe* Rjachowsky (Hym. Scelionidae) پارازیتوییید تخم سن گندم در قالب واکنش تابعی بررسی شد. تراکم‌های ۲، ۴، ۷، ۱۴، ۲۸ و ۵۶ تخم میزبان در ۲۰، ۲۰، ۱۵، ۱۵، ۱۰ و ۱۰ تکرار به‌مدت ۲۴ ساعت درون لوله‌های آزمایش ۱۰ × ۱/۵ سانتی‌متر به تک ماده‌های با تجربه‌های مختلف ارائه شد. در دو آزمایش مختلف، ماده‌های تلقیح‌شده با ماده‌های باکره و ماده‌های با تجربهٔ پارازیتیسم قبلی با ماده‌های بی‌تجربه مقایسه شدند. همهٔ آزمایش‌ها در اتاقک رشدی با دمای ۱°C±۲۶، رطوبت نسبی ۱۰±۵۰٪ و دورهٔ نوری ۱۶ ساعت روشنایی در شبانه‌روز انجام گرفت. واکنش همهٔ پارازیتوییدها از نوع سوم بود. ماده‌های باتجربه در همهٔ تراکم‌ها پارازیتیسم کمتری نشان دادند. بیشینهٔ نرخ حملهٔ برآوردشدهٔ ماده‌های باتجربه ۱۴ و ماده‌های بی‌تجربه ۳۴ عدد بود. به نظر می‌رسد تلاش تولید مثلی قبلی ماده‌های گروه اول موجب تخلیهٔ انرژی تولید مثلی بعدی آنها شده است. تفاوت ملایم‌تری بین ماده‌های باکره و بارور نیز دیده شد (۲۵ در برابر ۱۷). این تفاوت احتمالاً به هزینهٔ کمتر تولید فرزندان نر در ماده‌های باکره بر می‌گردد. احتمالاً تغییر در انتخاب جنسیت برای ماده هزینه‌ساز است.

واژه‌های کلیدی: اثر تلقیح، تجربهٔ پارازیتیسم، رفتار کاوشگری.

مقدمه

تجربهٔ قبلی یک پارازیتوییید (شکارگر) در رویارویی با میزبان (شکار) می‌تواند نقش مهمی در رفتار کاوشگری آن داشته باشد. این موضوعی است که در منابع مورد توجه محققان مختلف قرار گرفته است (Vet & Groenewold, 1990; Vet & Dicke,1992; Godfray, 1994; van Alphen & Jervis, 1996; Goubault *et al.*, 2007). گفته می‌شود که تغییر رفتار پارازیتوییید به دنبال یادگیری صورت می‌گیرد و این مسئله منجر به افزایش موفقیت میزبان‌یابی یا در مواردی تقویت ترجیح حشره به سمت یک محرک می‌شود. در هر حال، تصمیمات رفتاری یک حشره تابعی است از ویژگی‌های ذاتی یا ژنتیکی جانور، شرایط فیزیولوژیک جانور در لحظهٔ تصمیم‌گیری (مثلاً نیاز به تغذیه یا تخم‌ریزی در پارازیتوییید) و انعطاف‌پذیری فنوتیپی آن که در نتیجهٔ تجربهٔ قبلی یا یادگیری حاصل می‌شود (van Driesche & Bellows, 1996). بنابراین تجربهٔ قبلی پارازیتیسم در یک پارازیتوییید در رفتار کاوشگری اهمیت دارد.

این تجربیات ممکن است در فیزیولوژی جانور نیز اثر بگذارد؛ مثلاً تغییر زادآوری در حضور نر یا اثری که تخم‌ریزی قبلی در ذخیرهٔ تخم در اواریول‌ها دارد از آن جمله‌اند (Kugimiya *et al.*, 2010)؛ دربارهٔ حشرات

* تلفن ۰۹۱۴۳۱۵۰۳۴۵، ۰۴۱۱-۳۳۹۲۰۳۴
E-mail: shiranipour@tabrizu.ac.ir, shiranipour@yahoo.com

Archive of SID
www.SID.ir

دیپلوییدماننند مگس‌های پارازیتوییدوقتی ماده‌ای تلقیح نمی‌شود، یا اصلاً تخم نمی‌گذارد، یا اینکه تنها چند تخم غیربارور می‌گذارد (Jervis and Copland, 1996). ولی دربارهٔ زنبورهای پارازیتوییدهاپلو-دیپلوییدکه تلقیح ماده توسط نر شرط وقوع زادآوری نیست و افراد غیربارور قادر به گذاشتن تخم‌های نر هستند، انتظار می‌رود جفت‌گیری روی زادآوری ماده‌ها اثری نداشته باشد. با این حال نقض این گفته نیز در منابع به چشم می‌خورد. به عنوان مثال در زنبور *Melittobia acasta* (Walker) از خانوادهٔ Eulophidae کاهش زادآوری و امتناع از تخم‌گذاری در ماده‌های غیربارور دیده می‌شود. این زنبورها فقط از همولنف میزبان به دنبال فروبردن تخم‌ریز تغذیه می‌کنند و بعد از چند روز تنها تعداد کمی پارازیتیسم اتفاق می‌افتد، در حالی که تخمدان‌ها انباشته از تخم‌اند. این ماده‌ها تا زمان خروج یک فرزند نر منتظر می‌مانند و بعد از جفت‌گیری با آن تخم‌گذاری انبوه خود را آغاز می‌کنند (van den Assem, 1996). دربارهٔ *Cotesia glomerata* (Tagawa, 1987) و *Cotesia vestalis* (Holiday) (Kugimiya *et al*., 2010) نیز معلوم شده که ماده‌های تلقیح‌شده دستهٔ تخم‌های بزرگ‌تری تولید می‌کنند.

زنبور *Trissolcus djadetshkoe* Rjachowsky یکی از گونه‌های جنس *Trissolcus* در ایران است که اکولوژی آن کمتر مطالعه شده است و به همین دلیل برای این بررسی انتخاب شد. تاکنون مطالعات متعددی در زمینهٔ واکنش تابعی زنبورهای جنس *Trissolcus* یا دیگر گونه‌های پارازیتوییدتخم سن گندم انجام گرفته است، ولی تاکنون هیچ بررسی روی این گونه صورت نگرفته است. در مطالعات قبلی، فتحی‌پور و همکاران واکنش تابعی زنبور انگل‌وارهٔ *T. grandis* را با تراکم‌های مختلف تخم سن گندم در شرایط آزمایشگاهی بررسی کردند (Fathipour *et al*., 2000). امیرمعافی نوع و فراسنجه‌های واکنش تابعی زنبور *T. grandis* را در شرایط آزمایشگاهی تعیین کرد (Amir Maafi, 2000). Asgari *et al*. (2001) واکنش تابعی زنبور*T. semistriatus* را نسبت به تراکم‌های مختلف تخم سن گندم و سن گرافوزوما، در تراکم‌های ۲، ۴، ۷، ۱۴، ۲۸، ۴۲، ۵۶ و ۷۰ تخم میزبان، هر کدام در نه تکرار به مدت هشت ساعت بررسی کردند. Allahyari *et al*. (2004) تأثیر میزبان را روی واکنش تابعی دو جمعیت از *T. grandis* بررسی کردند. در این بررسی از تخم دو میزبان یکی سن گندم که میزبان اصلی این انگل‌واره است و دیگری سن شکاری *Podisus maculiventris* Say به عنوان میزبان آزمایشگاهی استفاده شد. BenaMolaei (2014) نیز واکنش تابعی دو جمعیت *T. vassilievi* روی دو جمعیت میزبان و تلاقی‌های بین آنها را بررسی کرد. Ahmadpour (2013) اثر سوپرپارازیتیسم را بر ظرفیت تولید مثلی و رفتار کاوشگری *O. fecundus*، و فراسنجه‌های واکنش تابعی‌زادگان تک‌قلو، دوقلو، سه‌قلو و چهارقلو بررسی کرد. Laumann *et al*. (2008) واکنش تابعی چهار گونه زنبور انگل‌وارهٔ *Trissolcus* spp. را روی *Echistus hero* Fabricius (Hemiptera: pentatomidae) در تراکم‌های ۱، ۲، ۴، ۸، ۱۶، ۳۲، ۴۵ و ۶۴ بررسی کردند.

تاکنون اثر جفت‌گیری قبلی و تجربهٔ پارازیتیسم بر پارامترهای واکنش تابعی زنبورهای جنس *Trissolcus* بررسی نشده است. بر اساس شواهد ذکرشده، می‌توان اثرات مشابهی را در زنبورهای جنس *Trissolcus* نیز انتظار داشت، هرچند تاکنون مطالعه نشده است. تا زمانی که چنین فرضی آزمون نشده باشد، این فرض به قوت خود باقی است که ممکن است تفاوتی در رفتار و میزان بهره‌برداری ماده‌های بارور و باکرهٔ جنس *Trissolcus* نیز از میزبان وجود داشته باشد. بنابراین در بررسی حاضر، دو فرضیهٔ مذکور مبنی بر اثر احتمالی باروری و اثر تجربهٔ پارازیتیسم قبلی در میزان بهره‌برداری زنبور *T. djadetshkoe* از تخم سن گندم در قالب یک آزمایش واکنش تابعی ارزیابی شد.

مواد و روش‌ها

جمع‌آوری و پرورش حشرات

برای تأمین تخم میزبان، حشرات کامل سن گندم در اوایل بهار ۱۳۹۳ از مزارع اطراف اصفهان جمع‌آوری گردید. سن‌های جمع‌آوری‌شده در گروه‌های کوچک ۳۰ تایی در ظروف مکعب مستطیلی ۷×۱۷×۲۵ سانتی‌متری نگهداری شدند. برای تغذیهٔ سن‌ها دانه‌های گندم رسیده و برای تأمین آب، تکه‌ای پنبهٔ خیس در

Archive of SID

www.SID.ir

یک پتری درون ظروف پرورش قرار داده شد. همچنین چند تکه کاغذ بادبزنی برای تخم‌ریزی سن‌ها گذاشته شد که روزانه برداشت شدند.

برای جمع‌آوری و تکثیر زنبور *T. djadetshkoe* از تله‌های تخم میزبان استفاده شد. برای این منظور، چند دسته تخم روی مقواهای زرد رنگ به ابعاد ۵×۱۰ سانتی‌متر چسبانده شد و مقواها به‌صورت مثلثی تا شدند و در فواصل ۱۰ متری روی بوته‌های گندم مزارع اطراف تبریز نصب شدند. تله‌ها پس از یک هفته جمع‌آوری و هر دسته تخم انگلی‌شده در یک لولهٔ آزمایش مجزا نگهداری شد. زنبورهای خارج‌شده شناسایی و گونهٔ مورد نظر جدا گردید. شرایط پرورش سن‌ها و زنبورها مشابه (۳±۲۵ درجهٔ سلسیوس، رطوبت نسبی ۱۰±۵۰٪ و دورهٔ نوری ۱۶:۸ ساعت روشنایی: تاریکی) بود. تغذیهٔ زنبورها با عسل روی یک نوار کاغذی انجام گرفت. نسل چهارم این زنبورها در آزمایش‌های اصلی به‌کار رفت.

آزمایش‌های واکنش تابعی

دو آزمایش مختلف با چهار گروه از زنبورها طراحی و اجرا گردید. در آزمایش اول زنبورهای با تجربهٔ تخم‌ریزی قبلی با زنبورهای بی‌تجربه در دو گروه آزمایش شدند. در آزمایش دوم نیز ماده‌های باکره (بدون حضور نر) با ماده‌های تلقیح‌شده (یک جفت نر و ماده) دو گروه آزمایش دوم را تشکیل دادند. برای انجام هر دوی این آزمایش‌ها تعدادی تخم میزبان در اختیار ماده‌های جفت‌گیری‌کرده قرار داده شد تا انگلی شوند. پس از خروج حشرات کامل و قبل از وقوع جفت‌گیری در دو مرحله ابتدا نرها و سپس ماده‌ها برای آزمایش انتخاب شدند. گفتنی است که نرها زودتر از ماده‌ها خارج می‌شوند و بدین ترتیب ابتدا ۲۷۰ حشرهٔ نر و به دنبال آن، ۳۶۰ حشرهٔ ماده به‌طور تصادفی انتخاب شدند و در ۳۶۰ لولهٔ آزمایش به طول ۱۰ و قطر ۱/۵ سانتی‌متر طوری توزیع شدند که در هر لوله یک ماده و در ۲۷۰ عدد از آنها یک نر وجود داشته باشد. بدین ترتیب در ۹۰ لوله فقط ماده وجود داشت که این لوله‌ها برای تیمار ماده‌های باکره در نظر گرفته شدند. هر ۹۰ لولهٔ آزمایشی به یک گروه از چهار گروه زنبور فوق اختصاص داده شد. در همهٔ لوله‌ها عسل رقیق‌شده برای تغذیهٔ زنبورها از قبل تدارک دیده شده بود. برای ۹۰ لولهٔ تیمار با تجربه هر کدام یک دستهٔ ۱۴ تایی تخم تازهٔ سن گندم ۰- ۲۴ ساعته نیز در لوله‌ها گذاشته و قبل از شروع آزمایش حذف شد. بعد از ۴۸ ساعت، با ارائهٔ تخم‌های تازهٔ سن گندم با عمر کمتر از ۲۴ ساعت آزمایش شروع شد. از ۹۰ واحد آزمایشی هر تیمار، به‌ترتیب ۲۰، ۲۰، ۱۵، ۱۵، ۱۰ و ۱۰ تکرار به تراکم‌های ۲، ۴، ۷، ۱۴، ۲۸ و ۵۶ تخم میزبان اختصاص داده شد که پس از جداسازی از ظروف پرورش و شمارش، در اختیار افراد هم‌سن دو گروه هر آزمایش قرار داده شد. پس از ۲۴ ساعت زنبورها از لوله‌های آزمایش حذف گردیدند و لوله‌ها به اتاقک رشد با دمای ۱±۲۶ درجهٔ سلسیوس، رطوبت نسبی ۱۰±۵۰ درصد و دورهٔ نوری ۱۶:۸ ساعت تا زمان خروج نتاج منتقل شدند. پس از خروج، نسبت جنسی و روز تولدشان ثبت گردید.

تجزیهٔ داده‌ها

تجزیهٔ داده‌های واکنش تابعی با استفاده از روش جولیانو که شامل دو مرحلهٔ انتخاب مدل و آزمون فرض است، انجام گرفت (Juliano, 1993). انتخاب مدل با استفاده از رگرسیون لجستیک برای تعیین نوع واکنش تابعی انجام گرفت. رابطهٔ زیر مدل لجستیکی چندجمله‌ای برای تعیین نوع واکنش تابعی است که آن را بر داده‌های واکنش تابعی برازش دادیم.

$$\frac{N_e}{N_0} = \frac{exp(P_0+P_1N_0+P_2N_0^2+P_3N_0^3)}{1+exp(P_0+P_1N_0+P_2N_0^2+P_3N_0^3)} \qquad (۱)$$

در این معادله N_e تعداد میزبان‌های انگلی‌شده و N_0 تراکم اولیهٔ میزبان را نشان می‌دهد و P_0، P_1، P_2 و P_3 با استفاده از رویهٔ CATMOD در نرم‌افزار SAS تعیین می‌شوند. این رویه امکان آزمون فرض مدل، توسط روش آزمون نسبت درست‌نمایی را به‌وجود می‌آورد. اگر آزمون معنادار بود، فرض مدل یعنی فرض صفر بودن فراسنجه‌ها رد می‌گردد، بنابراین می‌توان بسته به علامت مثبت یا منفی قسمت خطی نمودار N_e / N_0 نوع مدل واکنش تابعی را تعیین کرد. در صورتی که جملهٔ درجهٔ سوم معنادار نباشد (مانند افراد باتجربه در

Archive of SID

www.SID.ir

آزمایش اول)، حتی در صورت معنادار بودن جملات درجات قبلی، تعیین نوع واکنش با معادلهٔ ۱ اشکال خواهد داشت و با حذف بالاترین درجه (N_0^3)، با مدل ساده‌ترشده تجزیهٔ داده‌ها تکرار می‌گردد (Juliano, 1993). برای واکنش تابعی نوع دوم چون قسمت ابتدایی این منحنی دارای شیب منفی است و وابسته به عکس تراکم میزبان است، عدد برآوردشده برای قسمت خطی نمودار منفی خواهد بود، ولی برای واکنش تابعی نوع سوم این عدد مثبت خواهد بود، زیرا قسمت خطی منحنی دارای شیب مثبت است.

در مرحلهٔ دوم و پس از تعیین نوع واکنش تابعی، فراسنجه‌های قدرت جست‌وجو یا نرخ حمله (a یا b) و زمان دستیابی (T_h) با استفاده از رگرسیون غیرخطی (روش کمترین مربعات) با مدل واکنش تابعی تعیین‌شده، با استفاده از رویهٔ NLIN در نرم‌افزار SAS تخمین زده شد. در واکنش تابعی نوع سوم:

$$a = \frac{d+bN_0}{1+cN_0} \qquad (۲)$$

اگر آزمون معنادار نبودن فراسنجه‌های c و d را نشان دهد در دو نوبت این فراسنجه‌ها از فرمول حذف می‌شوند (معادله‌های ۳ و ۴ زیر) تا مدل به شکل ساده‌تر خطی درآید و سپس آزمون مجدداً تکرار می‌شود.

$$a = d + bN_0 \qquad (۳)$$

$$a = bN_0 \qquad (۴)$$

نتایج

رگرسیون لجستیک با درجهٔ سوم، نوع واکنش تابعی را برای همهٔ تیمارها بجز افراد باتجربهٔ تخم‌ریزی قبلی از نوع سوم و برای افراد باتجربه از نوع دوم تعیین کرد. با این حال، با توجه به معنادار نبودن پارامترهای این مدل، حذف بالاترین درجه و تکرار تجزیه با درجهٔ دوم نشان داد که واکنش تابعی در این تیمار نیز از نوع سوم است (جدول ۱). ملاحظهٔ نمودار درصد پارازیتیسم کل افراد باتجربه نیز مؤید واکنش تابعی نوع سوم است (شکل ۱)، لذا داده‌ها برای این تیمار با هر دو نوع مدل برازش داده شدند. با توجه به مجموع مربعات کمتر برای مدل سوم (۲۳۱۵/۱ برای مدل دوم و ۲۱۹۶/۵ برای مدل سوم)، این مدل انتخاب شد و قدرت جست‌وجو و زمان دستیابی بر اساس این مدل محاسبه شد (جدول ۲).

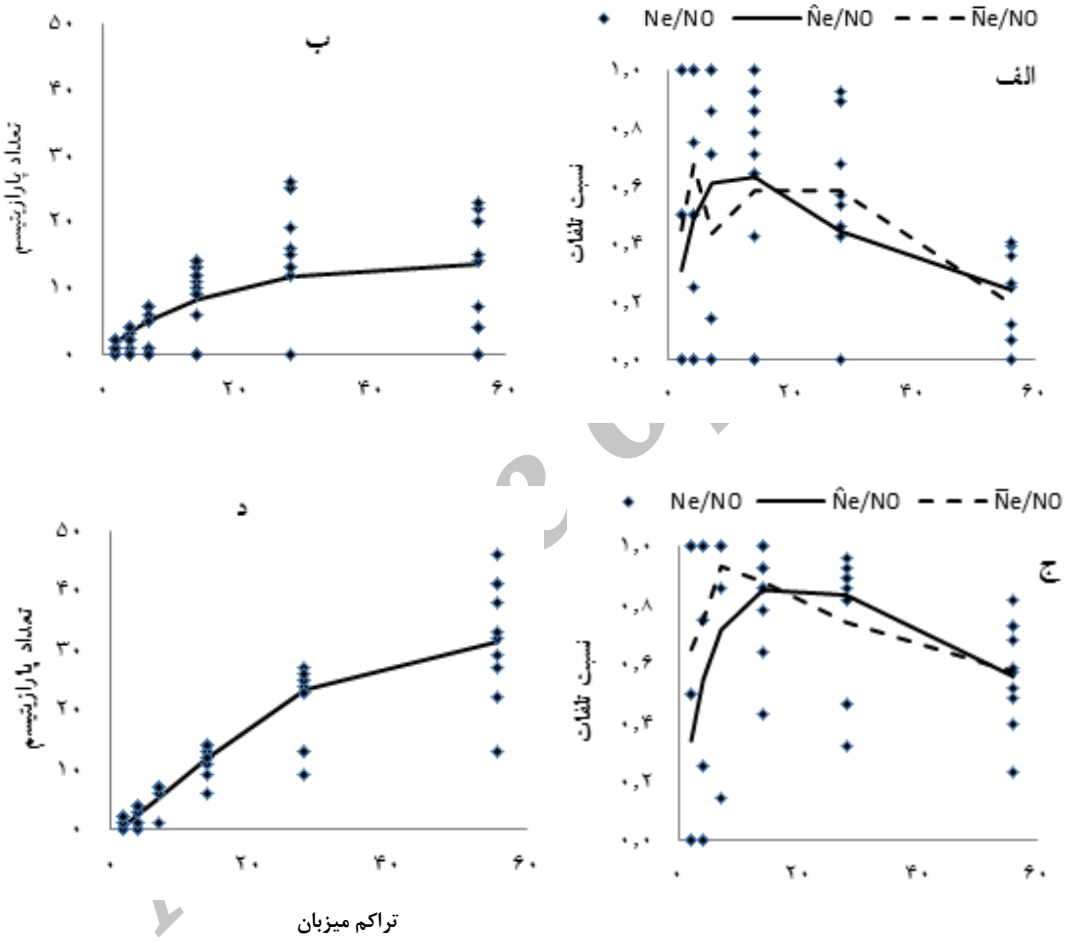
جدول ۱. آماره‌های رگرسیون لجستیک برای تعیین نوع واکنش تابعی ماده‌های باتجربه و بی‌تجربهٔ تخم‌ریزی قبلی و ماده‌های بارور و باکرهٔ زنبور *T. djadetshko*

تیمار		فراسنجه	تخمین	خطای معیار	X^2	p
بی‌تجربه		عرض از مبدأ	۰/۱۸۷۵	۰/۳۶۵۸	۰/۲۶	۰/۶۰۸۴
		No (خطی)	۰/۳۳۱۳	۰/۰۷۵۸	۱۹/۱۲	<۰/۰۰۰۱
به		No^2 (درجه ۲)	-۰/۰۱۵۶	۰/۰۰۳۴۲	۲۰/۷۹	<۰/۰۰۰۱
		No^3 (درجه ۳)	۰/۰۰۰۱۷۴	۰/۰۰۰۰۳۹	۱۹/۷۳	<۰/۰۰۰۱
باتجربه	مدل اصلی	عرض از مبدأ	۰/۱۳۷۸	۰/۲۹۶۸	۰/۲۲	۰/۶۴۳۴
		No (خطی)	-۰/۰۰۰۸۸	۰/۰۵۴۶	۰/۰۰	۰/۹۸۷۲
		No^2 (درجه ۲)	۰/۰۰۱۱۰	۰/۰۰۲۴۳	۰/۲۱	۰/۶۴۹۶
		No^3 (درجه ۳)	-۰/۰۰۰۰۳	۰/۰۰۰۰۲۸	۱/۰۳	۰/۳۰۹۲
	مدل ساده‌شده	عرض از مبدأ	-۰/۱۰۳۶	۰/۱۷۷۶	۰/۳۴	۰/۵۵۹۷
		No (خطی)	۰/۰۵۲۵	۰/۰۱۴۸	۱۲/۶۱	۰/۰۰۰۴
		No^2 (درجه ۲)	-۰/۰۰۱۳۶	۰/۰۰۰۲۲۵	۳۶/۳۹	<۰/۰۰۰۱
باکره		عرض از مبدأ	۰/۱۸۴۳	۰/۳۲۴۱	۰/۳۲	۰/۵۶۹۷
		No (خطی)	۰/۱۸۰۲	۰/۰۶۲۸	۸/۲۵	۰/۰۰۴۱
		No^2 (درجه ۲)	-۰/۰۰۷۶۰	۰/۰۰۲۸۲	۷/۲۷	۰/۰۰۷۰
		No^3 (درجه ۳)	۰/۰۰۰۰۷۵	۰/۰۰۰۰۳۲	۵/۴۷	۰/۰۱۹۴
بارور		عرض از مبدأ	-۱/۸۷۹۷	۰/۳۵۰۰	۲۸/۸۴	<۰/۰۰۰۱
		No (خطی)	۰/۶۱۵۹	۰/۰۷۵۴	۶۶/۷۲	<۰/۰۰۰۱
		No^2 (درجهٔ ۲)	-۰/۰۲۶۳	۰/۰۰۳۴۱	۵۹/۵۲	<۰/۰۰۰۱
		No^3 (درجهٔ ۳)	۰/۰۰۰۲۷۸	۰/۰۰۰۰۳۹	۵۰/۷۸	<۰/۰۰۰۱

Archive of SID

www.SID.ir

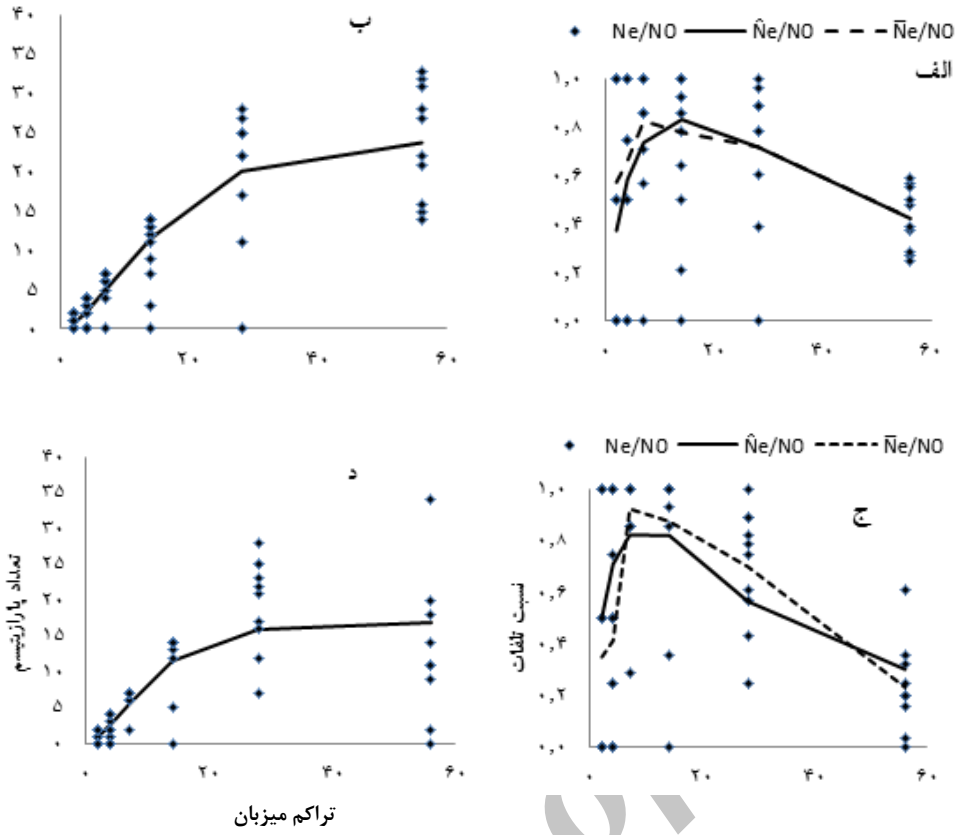
در شکل ۱ درصد و تعداد تلفات مورد انتظار و مشاهده‌شدهٔ افراد باتجربه و بی‌تجربه آورده شده است. در شکل ۲ نیز همان نمودارها برای ماده‌های باکره و بارور نمایش داده شده است. به‌طوری که ملاحظه می‌شود، نوسانات مشاهدات در اطراف خط رگرسیون قابل توجه است. ارتفاع منحنی تعداد پارازیتیسم افراد باتجربه کوتاه‌تر از افراد بی‌تجربه به نظر می‌رسد. این موضوع بدین معنا است که تعداد تخم انگلی میزبان در تراکم‌های مختلف در افراد بی‌تجربه بیشتر بوده است (شکل ۱- د). برآورد حداکثر نرخ حملهٔ یک شبانه‌روز نیز این موضوع را تأیید می‌کند، به‌طوری که این فراسنجه برای افراد بی‌تجربه ۲/۴ برابر افراد باتجربه بود. فراسنجه‌های واکنش تابعی در جدول ۲ نشان داده شده است.



شکل ۱. نسبت و تعداد تلفات مورد انتظار و مشاهده‌شدهٔ میزبان توسط زنبور *T. djadetshko* با تجربه‌های متفاوت پارازیتیسم در سطوح مختلف تراکم میزبان. الف) نسبت تلفات میزبان توسط افراد باتجربه؛ ب) تعداد تلفات میزبان توسط افراد باتجربه؛ ج) نسبت تلفات میزبان توسط افراد بی‌تجربه؛ د) تعداد تلفات میزبان توسط افراد بی‌تجربه. N_e/N_0 نسبت مشاهده‌شده، $\hat{N}_e/N_0$ نسبت مورد انتظار و $\bar{N}_e/N_0$ میانگین مشاهده‌ها است.

واکنش تابعی ماده‌های باکره و بارور، بر اساس نتایج رگرسیون لجستیک از نوع سوم تعیین گردید (جدول ۱). در شکل ۲ منحنی‌های درصد و تعداد تلفات مورد انتظار و مشاهده‌شدهٔ ماده‌های بارور و باکره دیده می‌شود. بر اساس شکل ۲ ارتفاع منحنی پارازیتیسم ماده‌های باکره حدود ۴۴ درصد بیش از ماده‌های بارور بود که حداکثر نرخ حمله (جدول ۲) نیز این موضوع را تأیید می‌کند.

www.SID.ir



شکل ۲. نسبت و تعداد تلفات مورد انتظار و مشاهده‌شدهٔ میزبان توسط زنبور *T. djadetshko* با تجربه‌های مختلف آمیزشی در سطوح مختلف تراکم میزبان الف) نسبت تلفات میزبان توسط ماده‌های باکره؛ ب) تعداد تلفات میزبان توسط ماده‌های باکره؛ ج) نسبت تلفات میزبان توسط ماده‌های بارور؛ د) تعداد تلفات میزبان توسط ماده‌های بارور. N_e/N_0 میزان مشاهده‌ها، $\hat{N}_e/N_0$ میزان مورد انتظار و $\bar{N}_e/N_0$ میانگین مشاهده‌ها است.

جدول ۲. فراسنجه‌های واکنش تابعی افراد بی‌تجربه و باتجربهٔ قبلی تخم‌ریزی و باکره و بارور زنبور *T. djadetshko* با استفاده از مدل‌های واکنش تابعی نوع سوم. فراسنجه‌های b قدرت جست‌وجو، T_h زمان دستیابی، CL حدود اطمینان فراسنجهٔ محاسبه‌شده، SSE مجموع مربعات خطای مدل برازش‌یافته و T/T_h حداکثر میزان حمله است.

فراسنجه	باتجربه	بی‌تجربه
B	۰/۰۰۸۱±۰/۰۰۳۱	۰/۰۰۸۹±۰/۰۰۱۹
CL 95%	۰/۰۰۱۹-۰/۰۱۴۳	۰/۰۰۵۱-۰/۰۱۲۶
T_h	۱/۷۱۴۷±۰/۱۷۱۲	۰/۷۱۳۹±۰/۰۳۷۴
CL 95%	۱/۳۷۴۴-۲/۰۵۴۹	۰/۶۳۹۵-۰/۷۸۸۲
SSE	۲۱۹۶/۵	۱۵۷۳/۵
T/T_h	۱۴/۰	۳۳/۶۲
	باکره	بارور
B	۰/۰۱۰۱±۰/۰۰۲۵	۰/۰۱۵۵±۰/۰۰۵۷
CL 95%	۰/۰۰۵۱-۰/۰۱۵۱	۰/۰۰۴۱-۰/۰۲۶۸
T_h	۰/۹۶۶۹±۰/۰۵۵۸	۱/۳۹۳۳±۰/۱۰۴۷
CL 95%	۰/۸۵۶-۱/۰۷۷۸	۱/۱۸۵۲-۱/۶۰۱۴
SSE	۱۵۶۸/۴	۱۸۸۸/۲
T/T_h	۲۴/۸۲	۱۷/۲۳

Archive of SID

www.SID.ir

بحث

بر اساس مطالعهٔ حاضر و اغلب مطالعات قبلی به نظر می‌رسد واکنش تابعی نوع سوم در میان انگل‌واره‌های تخم سن گندم متداول‌تر از نوع دوم است. در واقع در تعداد معدودی از تیمارهای بررسی‌های مختلف، واکنش تابعی نوع دوم مشاهده شده است. برای مثال، واکنش تابعی *T. grandis* (Amir Maafi, 2000) و *O. telenomicida* (Iranipour *et al*., 2013) از نوع دوم تعیین شد. Asgari *et al*. (2001) واکنش تابعی *T. semistriatus* را روی دو گونه میزبان سن گندم و سن نواری چتریان *Graphosoma lineatum* (L.) (Hemiptera: Scutelleridae) با تراکم‌های دو تا ۷۰ میزبان به‌مدت ۸ ساعت بررسی کردند و واکنش تابعی زنبورها روی سن گندم و سن نواری چتریان به‌ترتیب از نوع دوم و سوم تعیین شد. در بررسی‌های Ahmadpour (2013) نیز تنها در یک تیمار از مجموع چهار تیمار، واکنش تابعی نوع دوم مشاهده شد. BenaMolaei (2014) در *T. vassilievi*، Allahyari *et al*. (2004) در دو جمعیت از *T. grandis* روی دو میزبان یکی سن گندم *E. integriceps* و دیگری سن شکاری *Podisus maculiventris* Say و Laumann *et al*. (2008) در چهار گونه زنبور انگل‌وارهٔ *Trissolcus* spp. روی *Echistus hero* Fabricius (Hemiptera: pentatomidae) واکنش نوع سوم گزارش کردند.

برای اینکه بتوان مقایسهٔ درستی از فراسنجه‌های واکنش‌های تابعی در تحقیقات مختلف به‌دست آورد، لازم است زمان آزمایش در این بررسی‌ها مشابه باشد. مثلاً در بررسی‌های Asgari *et al*. (2001) و Ahmadpour (2013) به‌ترتیب ۸ و ۵ ساعت در نظر گرفته شده است که با بررسی حاضر قابل مقایسه نیست. ولی در بررسی‌های ایرانی‌پور و همکاران مانند این تحقیق ۲۴ ساعت در نظر گرفته شده است (Iranipour *et al*., 2013). بنامولایی نیز دو زمان ۶ و ۲۴ ساعت را برای آزمایش‌های واکنش تابعی در نظر گرفت (BenaMolaei, 2014). تنها فراسنجه‌ای که می‌تواند در همهٔ بررسی‌ها مقایسه شود، حداکثر نرخ حمله است، مشروط بر آنکه در آزمایش‌های با زمان متفاوت همگی بر مبنای روزانه حساب شده باشند. در این صورت، حداکثر نرخ حمله با ذخیرهٔ تخم ۲۴ ساعتهٔ انگل‌واره برابر است و خود می‌تواند مقایسه‌ای از زمان دستیابی را بر مبنای ۲۴ ساعت ارائه کند. بر این مبنا به نظر می‌رسد ظرفیت پارازیتیسم روزانهٔ *T. djadetshko* با دامنهٔ ۳۴-۱۴در تیمارهای مختلف، کمتر از *T. grandis* (AmirMaafi, 2000)، *T. semistriatus* (Asgari *et al*., 2001) و *T. vassilievi* (BenaMolaei, 2014) است و قابل مقایسه با دو گونهٔ *O. telenomicida* (Iranipour *et al*., 2013) و *O. fecundus* (Ahmadpour, 2013) است که البته در برخی تیمارهای بررسی حاضر تخم‌ریزی روزانهٔ *T. djadetshko* بیش از دو گونهٔ مذکور بوده است. این بدان معنا است که تخم‌ریزی گونهٔ اخیر با سرعت بیشتری نسبت به دو گونهٔ مذکور محقق می‌شود، هرچند که زادآوری کل آن از هر دو گونه کمتر است. مقدار فراسنجهٔ b در این تحقیق در مقایسه با *T. vassilievi* در کارهای بنامولایی کمتر است که دلالت بر وابستگی به تراکم ضعیف‌تر این گونه دارد. با توجه به زمان و نوع واکنش تابعی، این مقدار با دیگر بررسی‌ها قابل مقایسه نیست. با توجه به واکنش تابعی نوع دوم *T. grandis* و *O. telenomicida* به‌ترتیب در بررسی‌های امیرمعافی (AmirMaafi, 2000) و Iranipour *et al*. (2013) با نرخ حملهٔ ثابت ۰/۰۵۴ و ۰/۰۶۵۴ برای دو گونه (فراسنجهٔ a) در مقایسه با مقادیر ۰/۰۱۵۵- ۰/۰۰۸۱ در تیمارهای مختلف این تحقیق برای b، می‌توان اظهار داشت که در تراکم‌های ۸-۴ تخم سن گندم، نرخ حمله در *T. djadetshko* ضعیف‌تر از این دو گونه و در تراکم‌های بالاتر بیشتر است که به مزیت واکنش تابعی نوع سوم در تراکم‌های بالاتر طعمه می‌رساند.

یک نکتهٔ قابل تأمل در این بررسی تفاوتی است که در ماده‌های باتجربه و بی‌تجربه وجود داشت. ماده‌های بی‌تجربه ظرفیت پارازیتیسم به مراتب بیشتری (۲ برابر) نشان داده‌اند. این احتمالاً بدان دلیل است که تجربهٔ تخم‌ریزی قبلی موجب تخلیهٔ اواریول‌ها و کاهش زادآوری روز بعد شده است. گفتنی است زنبورهای با تجربه در ۴۸ ساعت اول ظهور خود، یک دسته تخم ۱۴ تایی در اختیار داشتند و در ۲۴ ساعت بعدی آزمایش شدند. بررسی‌های جدول زندگی در بررسی‌های مختلف (از جمله BenaMolaei, 2014) نشان می‌دهد که تخم‌ریزی این زنبورها در ۲۴ ساعت نخست حداکثر است و با افزایش طول عمر سریعاً کاهش می‌یابد. بنابراین می‌توان درک

Archive of SID

www.SID.ir

کرد که تجربهٔ قبلی به منزلهٔ سنجش زادآوری این زنبورها در روز سوم تخم‌ریزی به‌جای روز اول است که طبق انتظار باید کاهش نشان دهد. تفاوت چشمگیری در سرعت میزبان‌یابی دو گروه مشاهده نمی‌شود. بررسی‌های Li *et al.* (1997) نشان می‌دهد ماده‌های با تجربهٔ *Aphelinus asychis* Walker زمان کمتری را در مقایسه با افراد بی‌تجربه در لکه‌های میزبانی سپری می‌کنند که نتیجه‌ای مشابه این تحقیق در بر خواهد داشت. نتایج روزنهایم و روزن نیز در توافق کامل با نتایج این تحقیق است که ذخیرهٔ تخم کمتر و تجربهٔ قبلی موجب کاهش بهره‌برداری و افزایش زمان دستیابی می‌شود (Rosenheim & Rosen, 1991). Goubault *et al.* (2007) هیچ تفاوتی از نظر نتیجهٔ نهایی رقابت بر سر دستیابی شفیره‌های مگس *Delia radicum* L. بین ماده‌های با تجربه و بی‌تجربهٔ *Pachycrepoideus vindemmiae* Rondani (Hymenoptera: Pteromalidae) ملاحظه نکردند، هر چند تجربهٔ قبلی موجب کاهش ذخیرهٔ تخم افراد باتجربه شده بود.

تفاوت ماده‌های باکره و بارور نیز نیاز به مطالعات تکمیلی آینده دارد. شاید بتوان گفت عملکرد ضعیف‌تر ماده‌های بارور مربوط به صرف بخشی از توان تولید مثلی آنها در جفت‌گیری با نرها است. ممکن است بخش دیگری از آن نیز مربوط به تولید فرزندان نر باشد که احتمالاً هزینهٔ کمتری برای مادران در مقایسه با فرزندان ماده دارند. البته از نظر گادفری در زنبورهای پارازیتویید نباید هزینهٔ نر و ماده برای مادرها چندان متفاوت باشد (Godfray, 1994)، ولی به نظر می‌رسد دربارهٔ این گونه این مطلب چندان صادق نیست. در واقع برخلاف این تحقیق، در مشاهدات قبلی ماده‌های باکره برخی پارازیتوییدها توان تولیدمثلی ضعیف‌تری نشان داده‌اند (Tagawa, 1987; Kugimiya *et al.*, 2010). آنها بر این باورند که ماده‌های باکره ممکن است، شانس خود را برای تولید هر دو جنس پس از آمیزش احتمالی بیازمایند، بنابراین از بهره‌برداری بیشتر از میزبان‌های در دسترس امتناع می‌کنند. البته اگر شانس جفت‌یابی زنبورهای نر پایین باشد، ممکن است افزایش تعداد نتاج ماده‌های باکره پاسخی به این محدودیت باشد تا از این طریق، شانس انتقال ژن خود را افزایش دهند. در واقع تفاوت اساسی بین بررسی حاضر با بررسی‌های کوجیمیا و همکاران در این است که پارازیتویید تحت بررسی آنها *Cotesia vestalis* (Holiday) انگل‌وارهٔ لاروهای شب‌پرهٔ پشت الماسی است که برخلاف زنبورهای Scelionidae دربارهٔ تخصیص نر و ماده بر اساس تئوری همیلتون (Hamilton, 1967) عمل نمی‌کند. بنابراین شانس جفت‌یابی آنها برای باکره و بارور نباید تفاوت اساسی داشته باشد، حال آنکه در زنبورهای Scelionidae نرهایی که درکنار ماده‌ها متولد می‌شوند (فرزندان ماده‌های بارور)، شانس جفت‌گیری تضمین‌شده دارند (Krebs & Davies, 2012)، حال آنکه برای فرزندان نر ماده‌های باکره شانس ضعیفی برای جفت‌گیری با ماده‌هایی که بیشتر آنها قبلاً توسط برادرانشان بارور شده‌اند وجود دارد. بنابراین افزایش تعداد نتاج نر می‌تواند شانس انتقال ژن‌های این مادرها را افزایش دهد.

REFERENCES

1. Ahmadpour, S. (2013). *Effect of superparasitism on reproductive potential and foraging behavior of Ooencyrtus fecundus (Hymenoptera: Encyrtidae), egg parasitoid of sunn pest*. M. Sc. Thesis in Agricultural Entomology, University of Tabriz, 99 pp. (in Farsi)
2. Allahyari, H., Fard, P.A. & Nozari, J. (2004). Effect of host on functional response of offspring in two populations of Trissolcus grandis on the sunn pest. *Journal of Applied Entomology*, 128, 39-43.
3. Amir Maafi, M. (2000). *An investigation on the host-parasitoid system between Trissolcus grandis Thomson (Hym.: Scelionidae) and sunn pest eggs*. Ph.D. dissertation on Agricultural Entomology, Faculty of Agriculture, University of Tehran, Karaj, Iran. 220 pp. (in Farsi)
4. Asgari, S., Sahragard, A., Kamali, K., Soleymannezhadian, E. & Fathipour, Y. (2001). Functional and numerical responses of sunn pest egg parasitoid, Trissolcus semistriatus, reared on Eurygaster integriceps and Graphosoma lineatum. *Applied Entomology & Phytopathology*, 69(2), 97-110.
5. Bazavar, A. (2013). *Effect of host unavailability durations on parasitism behavior of Trissolcus grandis (Hymenoptera: Scelionidae) and Ooencyrtus fecundus Ferriere & Voegele (Hym.: Encyrtidae) egg parasitoids of sunn pest*. M.Sc. Thesis in Agricultural Entomology, Faculty of Agriculture, University of Tabriz, 68 pp. (in Farsi)

Archive of SID

www.SID.ir

6. BenaMolaei, P. (2014). *Comparison of biological, demographic and behavioral characteristics of two populations of Trissolcus vassilievi Mayr (Hym., Scelionidae), egg parasitoid of sunn pest on two populations of the host*. Ph.D. dissertation in Agricultural Entomology, Faculty of Agriculture, The University of Tabriz, 222 pp. (in Farsi)
7. Fathipour, Y., Kamali, K., Khalgani, J. & Abdollahi, G. (2000). Functional response of Trissolcus grandis (Hym., Scelionidae) to different egg densities of Eurygaster integriceps (Het., Scutelleridae) and effects of different wheat genotypes on it. *Applied Entomology & Phytopathology*, 68, 123-136. (in Farsi)
8. Godfray, H. C. J. (1994). *Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
9. Goubalt, M., Cortesero, A. M., Poinsot, D., Wajnberg, E. & Boivin, G. (2007). Does Host Value Influence Female Aggressiveness, Contest Outcome and Fitness Gain in Parasitoids? *Ethology*, 113, 334-343.
10. Hamilton, W. D. (1967). Extraordinary sex ratios. *Science*, 156, 477-488.
11. Iranipour, S., Rafat, A. & Safavi, S. A. (2013). Functional and numerical response of Ooencyrtus telenomicida (Hym.: Encyrtidae) against sunn pest Eurygaster integriceps (Hem.: Scutelleridae) eggs. *2nd Global Conference on Entomology*, 8-12 Nov., Kuching Malaysia, Abstract No. 0103, P. 127.
12. Jervis, M. A. & Copland, M. J. W. (1996). The life cycle. In M. A. Jervis & N. A. C. Kidd (Eds.), *Insect natural enemies, practical approaches to their study and evaluation*. (pp. 63-161). Chapmann & Hall, London.
13. Juliano, S. A. (1993). Non-linear curve-fitting: predation and functional response curves. In S. M. Scheives & J. Gurevitch (Eds.), Design and Analysis of Ecological Experiments. (Pp. 159-182). Chapman & Hall, New York.
14. Krebs, J. R. & Davies, N. B. (2012). An introduction to behavioral ecology. Wiley-Blackwell, UK.
15. Kugimiya, S., Shimoda, T., Wajnberg, E., Uefune, M. & Takabayashi, J. (2010) Host-searching responses to herbivory-associated chemical information and patch use depend on mating status of female solitary parasitoid wasps. *Ecological Entomology*, 35, 279-286.
16. Laumann, R. A., Moraes, M. C. B., Pareja, M., Alarca˜o, G. C., Botelho, A. C., Maia, A. H. N., Leonardecz, E. & Borges, M. (2008). Comparative biology and functional response of Trissolcus spp. (Hymenoptera: Scelionidae) and implications for stink bugs (Hemiptera: Pentatomidae) biological control. *Biological Control*, 44, 32-41.
17. Li, C., Roitberg, B. D. & Mackauer, M. (1997). Effect of contact kairomone and experience on initial giving-up time. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 84, 101-104.
18. Rosenheim, J. A. & Rosen, D. (1991). Foraging and oviposition decision in the parasitoid Aphytis linganensis: distinguishing the influences of egg load and experience. *Journal of Animal Ecology*, 60, 873-893.
19. SAS Institute. (2009). SAS 9.2 for windows, SAS Institute Inc, Cary, NC.
20. Tagawa, J. (1987). Post-mating changes in the oviposition tactics of the parasitic wasp, *Apanteles glomeratus* L. (Hym. Braconidae). *Applied Entomology and Zoology*, 22, 537-542.
21. van Alphen, J. J. M., Jervis, M. A. (1996). Foraging behavior. In M. A. Jervis & N. A. C. Kidd (Eds.), *Insect natural enemies, practical approaches to their study and evaluation*. (pp. 1-62). Chapmann & Hall, London.
22. van den Assem, J. (1996). Mating behavior. In M. A. Jervis & N. A. C. Kidd (Eds.), *Insect natural enemies, practical approaches to their study and evaluation*. (pp. 163-221). Chapmann & Hall, London.
23. van Driesche, R. G. & Bellows, J. T. S. (1996). *Biological control*. Chapman and Hall Pub., New York, USA.
24. Vet, L. E. M. & Groenewold, A. W. (1990). Semiochemicals and learning in parasitoids. *Journal of Chemical Ecology*, 16, 3119-3135.
25. Vet, L. E. M. & Dicke, M. (1992). Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Annual Review of Entomology*, 37, 141-172.

Archive of SID

www.SID.ir