Iranian Journal of Plant Protection Science
Vol 48, No 2, Autumn & Winter 2017-2018 (229-241)
DOI: 10.22059/ijpps.2017.232203.1006781

دانش گیاهپزشکی ایران
دورهٔ ۴۸، شمارهٔ ۲، پاییز و زمستان ۱۳۹۶ (ص ۲۴۱-۲۲۹)

اثر گیاهخواری *Tetranychus urticae*، *Trialeurodes vaporariorum* و *Aphis gossypii* روی عملکرد و ترجیح افراد هم‌گونه به‌واسطهٔ میزبان گیاهی

محمود ناظری[۱]، حسین الهیاری[۱*] و سید حسین گلدانساز[۳]
۱، ۲ و ۳. دانشجوی دکتری، استاد و دانشیار، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران، کرج
(تاریخ دریافت: ۱۳۹۶/۲/۹- تاریخ پذیرش: ۱۳۹۶/۱۰/۱۰)

چکیده

پاسخ دفاعی القایی گیاهان به گیاهخواری می‌تواند برهمکنش گیاه را با دیگر موجودات زنده که از آن به‌عنوان غذا استفاده می‌کنند، تحت تأثیر قرار دهد. در این پژوهش آزمایش‌هایی انجام گرفت تا مشخص شود که آیا عملکرد و ترجیح سه آفت *Trialeurodes vaporariorum*، *Tetranychus urticae* و *Aphis gossypii* تحت تأثیر گیاهخواری افراد هم‌گونه روی گیاه خیار قرار می‌گیرد، و اینکه آیا این اثرات به‌صورت موضعی است و یا سیستمیک. طول عمر، زادآوری، و طول دورهٔ رشد و نمو قبل از بلوغ به‌عنوان معیارهای عملکرد بررسی شد. نتایج نشان داد که گیاهخواری این آفات می‌تواند مکانیسم مقاومت القایی گیاه خیار را فعال کرده و عملکرد و ترجیح افراد هم‌گونه را تحت تأثیر قرار دهد. در مورد شتهٔ پنبه طول عمر و زادآوری، در مورد کنهٔ دولکه‌ای زادآوری و طول دورهٔ رشد و نمو، و در مورد سفیدبالک زادآوری به‌طور معنی‌داری تحت تأثیر منفی گیاهخواری افراد هم گونه قرار گرفت. نتایج آزمایش‌های عملکرد بسته به ویژگی زیستی مورد بررسی و سطح بررسی (موضعی و یا سیستمیک) بین خنثی و منفی متغیر بود، هیچ اثر مثبتی در این برهمکنش‌ها مشاهده نشد. بر اساس نتایج می‌توان اشاره کرد که گیاهخواری سفیدبالک گلخانه، کنهٔ دولکه‌ای و شتهٔ پنبه می‌تواند باعث القای مکانیسم مقاومت در گیاه خیار شود و ترجیح افراد هم‌گونه را تحت تأثیر قرار دهد. اما سفیدبالک قادر نبود که آسیب وارده شده به گیاه بر اثر گیاهخواری توسط افراد هم‌گونهٔ خود را تشخیص دهد با اینکه این گیاهان اثر منفی روی عملکرد سفیدبالک داشتند. بر اساس نتایج ترجیح می‌توان نتیجه گرفت که توانایی کنهٔ دولکه‌ای برای تشخیص گیاهان میزبان مناسب به‌طور محسوسی بیشتر از بقیه بود. عملکرد اثر مقاومت القایی روی عملکرد گیاهخوار همیشه با آزمایش‌های ترجیح حشره هم‌راستا نیست. انجام همزمان آزمایش‌های ترجیح و عملکرد گیاهخوار علاوه بر اثر القای مقاومت می‌تواند حساسیت گیاهخوار به تغییر کیفیت میزبان گیاهی را نشان دهد.

واژه‌های کلیدی: برهم‌کنش به‌واسطهٔ گیاه، ترجیح میزبانی، خیار، دفاع سیستمیک، مقاومت القایی.

Effect of pest herbivory on performance and preference of conspecifics mediated by host plant

Mahmood Nazeri[1], Hossein Allahyari[2]* and Hossein Goldansaz[3]
1, 2, 3. Ph. D. Candidate, Professor and Associate Professor, University College of Agriculture and Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran
(Received: Apr. 29, 2017 - Accepted: Dec. 31, 2017)

ABSTRACT

Induced defense responses of a plant to herbivory can influence interactions of that plant with subsequent organisms that use it as a food source. In this study, we conducted several experiments in order to understand whether preference and performance of *Trialeurodes vaporariorum*, *Tetranychus urticae*, and *Aphis gossypii* are affected by the previous herbivory of conspecific on the cucumber plant; and whether these effects are local or systemic. Longevity, fecundity, and pre-imaginal development period were measured as performance criteria. About *A. gossypii;* longevity and fecundity, about of *T. urticae;* fecundity and pre-imaginal development period, and about *T. vaporariorum* fecundity negatively affected by the previous herbivory of conspecifics. Results indicated that herbivory of these pests can induce resistance in cucumber, and can affect preference and performance of conspecifics. Results of performance experiments varied from negative to neutral depending on the performance criteria and the studied level (local or systemic). No positive effect was observed in studied interactions. According to results, all three herbivores tested here were able to induce resistance in cucumber and affect the preference of conspecifics. However, whitefly was unable to detect the previous herbivory of conspecifics, although these plants negatively affected whiteflies. According to results of preference experiments, it can be concluded that *T. urticae* was much more accurate than others at detection of the induced plants. Effect of induced defense on herbivore performance is not always aligned with the preference of the herbivore. Conducting both performance and preference experiments not only revealed the effect of induction of plant defense, but also showed the sensitivity of the herbivore at detection of changes in plant and ability to choose the appropriate host.

Keywords: Cucumber, host preference, induced defense, plant mediated interactions, systemic resistance.

* Corresponding author E-mail: allahyar@ut.ac.ir

www.SID.ir

مقدمه

گیاهان همواره در معرض حملهٔ گیاهخواران مختلف قرار دارند. برای مقابله با گیاهخواران، گیاهان نیز انواع روش‌های دفاع را گسترش داده‌اند، که شامل دو نوع کلی دفاع ساختاری و القایی است. دفاع ساختاری همواره در گیاه فعال است مانند خارها، تریکوم‌ها، موم و کوتین (Karban & Baldwin, 1997; Atkinson & Urwin, 2012). وقتی یک گیاه در معرض یک بیمارگر یا یک آفت قرار می‌گیرد، و پس از یک دورهٔ زمانی دوباره به آن آفت یا بیماری آلوده شود، کاهش علائم آلودگی در مواجههٔ ثانویه دیده می‌شود و یا به عبارتی گیاه با القای مقاومت، نسبت به گیاه عادی مقاومت بیشتری دارد (Edreva, 2004). در واقع دفاع القایی تنها بعد از آسیب به بافت‌ها ایجاد می‌شود. همین امر باعث می‌شود این روش دفاعی هزینهٔ کمتر برای گیاه نسبت به دفاع ساختاری در پی داشته باشد. مقاومت القایی تقریباً در همهٔ گیاهان یافت می‌شود (Karban & Baldwin, 1997). در گیاه، مقاومت القایی محدود به نقطهٔ موردحملهٔ آفات نیست، بلکه در مناطق غیر آسیب‌دیده نیز گسترش دارد (Horsfall & Cowling, 1980; Sequeira, 1983; DeWit, 1985; Kuc, 1987). مقاومت القایی گیاه در برابر گیاهخوار می‌تواند کیفیت گیاه را تغییر داده و به‌طور غیرمستقیم برهمکنش گیاه را با دیگر ارگانیسم‌هایی که با گیاه در ارتباط هستند، مانند گیاهخواران دیگر، گرده‌افشان‌ها، شکارگرها و پارازیتوئیدها، تغییر دهد (Karban & Baldwin, 1997; Ohgushi *et al*., 2005; Dean *et al*., 2014). این مکانیسم می‌تواند باعث تغییر ترجیح، عملکرد و موفقیت تولیدمثلی حشرات گیاهخوار شود (Schaller, 2008).

اثر غیرمستقیم گیاهخواران روی یکدیگر به‌واسطهٔ گیاه شامل سه عنصر اصلی است: یک شروع‌کننده (Initiator)، یک واسطه (Mediator) و یک گیرنده (Receiver). گیاهخوار اول (شروع‌کننده) باعث القای مقاومت در گیاه شده و گیاه (واسطه) به‌نوبهٔ خود باعث اثر منفی یا مثبت روی ترجیح یا عملکرد افراد هم‌گونه و یا افراد گونهٔ دیگر می‌شود (گیرنده) (Inbar *et al*., 1999; Denno *et al*., 2000; Bezemer *et al*., 2003; Van Z&t & Agrawal, 2004 a, 2004 b; Lynch *et al*., 2006; Utsumi & Ohgushi, 2008; Kaplan *et al*., 2009; Soler *et al*., 2012). برهمکنش‌های به‌واسطهٔ گیاه می‌تواند بین گیاهخوارانی که از قسمت‌های مختلف گیاه تغذیه می‌کنند و یا بین گیاهخوارانی که از منابع مختلف گیاه تغذیه می‌کنند (مانند شیرهٔ گیاهی و یا بافت‌ها) و یا بین گیاهخوارانی که در زمان‌های متفاوتی روی گیاه فعالیت می‌کنند به وقوع بپیوندد (Denno *et al*., 1995, 2000; Soler *et al*., 2012).

برای بررسی‌های بیشتر در زمینهٔ اثر مقاومت القایی روی آفات، در تحقیق حاضر، آزمایش‌هایی شامل بررسی حضور دو آفت به‌صورت متوالی و غیر همزمان روی گیاه طراحی شد. گیاه خیار (*Cucumis sativus* L.) به‌عنوان گیاه مدل و آفات مهم گلخانه‌ای آن برای انجام آزمایش‌ها انتخاب شد. آفت‌های مورد بررسی شامل کنهٔ دولکه‌ای (*Tetranychus urticae*)، شتهٔ پنبه (*Aphis gossypii* Glover) و سفیدبالک گلخانه (*Trialeurodes vaporariorum* Westwood) بودند. شته پنبه یک حشرهٔ پلی‌فاژ است که بیش از ۳۲۰ گونهٔ گیاهی از ۴۶ خانوادهٔ گیاهی میزبان این حشرهٔ آفت هستند (van Emden & Harrington, 2007). شتهٔ پنبه به چند صورت به گیاه خسارت میزند، تغذیهٔ مستقیم از شیرهٔ گیاه که می‌تواند باعث ریزش برگ و خشک شدن گیاه شود (van Emden & Harrington, 2007). روش‌های دیگر خسارت شامل انتقال بیش از ۷۶ ویروس گیاهی (Kim, 2007)، و همچنین ترشح عسلک هستند. عسلک، محیط مناسبی برای رشد قارچ‌های دوده‌ای فراهم می‌کند که به‌نوبهٔ خود روی میزان فتوسنتز (نورساخت) و رشد گیاه اثر منفی دارند (van Emden & Harrington, 2007). کنهٔ تارتن دولکه‌ای یکی از آفات مهم گیاهی است که در تمام مناطق کشاورزی وجود دارد و یکی از آفات مهم گیاهان باغی، زراعی و گلخانه‌ای است که به بیش از ۱۱۰۰ گونهٔ گیاهی از ۱۴۰ خانوادهٔ مختلف حمله می‌کند (Grbic *et al*., 2011). کنه‌ها محتویات سلول‌های گیاهی را مکیده و باعث ایجاد لکه‌های زرد تا خاکستری روی گیاه می‌شوند (Kielkiewicz, 1985). در آلودگی‌های شدید برگ‌ها به‌طور کامل

Archive of SID

www.SID.ir

خشک شده و می‌افتند. سفیدبالک گلخانه یک آفت جهانی محصولات کشاورزی و باغی است که به‌وفور در گلخانه‌ها یافت می‌شود. پوره‌ها و حشرات بالغ از برگ‌ها تغذیه می‌کنند و باعث انتقال ویروس نیز می‌شوند. از طرف دیگر با تولید عسلک می‌توانند باعث خسارت شوند. برهم‌کنش بین این آفات می‌تواند مستقیم باشد به‌طوری‌که هنگامی‌که فعالیت یک‌گونه محدود شد فعالیت گونهٔ دیگر آغاز شود. همچنین برهم‌کنش می‌تواند غیرمستقیم باشد به‌طوری‌که ارگانیسم‌های درگیر برهمکنش به‌واسطهٔ یک ارگانیسم دیگر اثر خود را اعمال کنند. به‌عنوان مثال حملهٔ آفات گیاه‌خوار به گیاه می‌تواند کیفیت میزبان گیاهی را تغییر داده و به‌طور غیرمستقیم برهمکنش گیاه را با دیگر ارگانیسم‌هایی که با گیاه در ارتباط هستند نیز تغییر دهد.

در بررسی مقاومت القایی مهم است که پاسخ گیاهان مختلف را در برابر گونه‌های مختلف گیاهخوار را بررسی کرد زیرا عکس‌العمل گیاه در برابر گیاهخواران متفاوت است. عکس‌العمل گیاه در برابر یک‌گونهٔ گیاهخوار نه تنها در گیاهان مختلف بلکه بین رقم‌های متفاوت یک گیاه نیز ممکن است تفاوت نشان دهد (Degen *et al*., 2004; Kollner *et al*., 2008). از طرفی پاسخ ایجاد شده توسط آفت نیز در گیاهان مختلف متفاوت است. شواهد متعددی وجود دارد که بیان می‌کند اغلب مسیرهای بیوشیمیایی درگیر در دفاع گیاه در برابر حمله‌کنندگان مختلف با یکدیگر اثر متقابل دارند و این اثر می‌تواند منفی یا مثبت باشد. و پاسخ نهایی گیاه در برابر یک‌گونه برآیند برهمکنش‌های این مسیرها و سازوکارهای دیگر مانند مسیرهای تداخلی بین مسیرهای دفاعی و یا پیام‌های بیشتر القایی در اثر حملهٔ گیاهخواران است که درنهایت باعث شکل‌گیری پاسخ دفاعی نسبت به نوع حمله‌کننده می‌شود (De Vos *et al*., 2005).

برای بررسی‌های برهم‌کنش حشرات گیاهخوار با یکدیگر و در نتیجه بروز مقاومت القایی، گیاهان زراعی و گلخانه‌ای مانند خیار مدل‌های بسیار مناسبی هستند زیرا تعداد زیادی از حشرات و بیمارگرها روی آن‌ها فعالیت دارند و می‌توانند تراکم‌های بالایی از آفت را روی گیاه ایجاد کنند. علاوه بر این حضور همزمان و متوالی حشرات مختلف روی گیاه در این سیستم اغلب اتفاق می‌افتد. بررسی این برهمکنش‌ها علاوه بر نتایج مورد توجه در کشاورزی و کنترل آفات، می‌تواند نتایج اکولوژیکی جالب‌توجهی برای درک بهتر پدیده‌های طبیعی در اکوسیستم داشته باشد.

اهداف مورد نظر این تحقیق شامل بررسی تأثیر گیاه‌خواری اولیهٔ آفت روی ویژگی‌های زیستی افراد هم‌گونه، بررسی سیستمیک یا موضعی بودن این اثر و بررسی ترجیح گیاهخوار به این گیاهان خسارت‌دیده توسط آفت است.

مواد و روش‌ها

پرورش موجودات زندهٔ مورد آزمایش

پرورش گیاه خیار

برای پرورش خیار از بذر خیار گلخانه‌ای رقم سلطان استفاده شد. گیاهان در گلخانهٔ بخش حشره‌شناسی گروه گیاه‌پزشکی دانشکدهٔ کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران در کرج از اردیبهشت تا بهمن سال ۱۳۹۳ نگهداری شدند. شرایط پرورش در گلخانه شامل دما ۵±۲۵ درجهٔ سلسیوس و رطوبت نسبی ۱۰±۵۰درصد و دورهٔ نوری ۱۶ ساعت روشنایی بود.

پرورش آفات

آفات مورد بررسی شامل کنهٔ دولکه‌ای *T. urticae*، شتهٔ پنبه *A. gossypii* و سفیدبالک گلخانه *T. vaporariorum* بود. آفات مورد بررسی از گلخانه‌های اطراف شهر کرج جمع‌آوری‌شد. برای پرورش سفیدبالک و شتهٔ پنبه از گیاه خیار و برای پرورش کنه از گیاه لوبیا به‌عنوان میزبان استفاده شد. در همهٔ آزمایش‌ها از آفات هم‌سن، استفاده شد.

آزمایش‌های بررسی عملکرد آفات

گیاه خیار تا مرحلهٔ شش برگی پرورش داده شد. در این مرحله شتهٔ پنبه، کنهٔ دولکه‌ای و یا سفید بالک گلخانه برای ایجاد آلودگی اولیه و القای مقاومت در گیاه روی برگ گیاه قرار داده شد. برای این منظور تعداد بیست عدد کنهٔ مادهٔ بالغ هم سن (یک‌روزه)، بیست عدد شتهٔ پنبهٔ مادهٔ بالغ هم سن (یک‌روزه) و یا بیست جفت

Archive of SID

www.SID.ir

سفیدبالک نر و مادهٔ بالغ هم سن (یک‌روزه) در آزمایش‌های جداگانه درون قفس برگی تهویه دار به مدت ۴۸ ساعت روی برگ چهارم گیاه قرار داده شد. اندازهٔ قفس برگی ۵/۵ سانتی‌متر قطر در ۱/۵ سانتی‌متر ارتفاع برای کنهٔ دولکه‌ای و شتهٔ پنبه و ابعاد ۸ سانتی‌متر قطر در ۱۰ سانتی‌متر ارتفاع برای سفیدبالک بود. یک طرف قفس با تور ظریف و در طرف مقابل با یک حلقه از جنس فوم پوشانده شد. قفس های برگی در سطح برگ با گیره محکم شده و توسط یک پایه نگهداری شدند. بعد از ۴۸ ساعت از آسیب اولیه، آفت و همهٔ نتاج آن از روی گیاه حذف شدند. هفت روز بعد (Kawazu *et al.*, 2012) برگ‌های آسیب‌دیده توسط آفت، در اختیار افراد هم‌گونهٔ آن یعنی کنهٔ دولکه‌ای، شتهٔ پنبه یا سفیدبالک قرار داده شد. تعداد بیست عدد شتهٔ پنبهٔ بالغ هم سن (یک‌روزه) یا بیست عدد کنهٔ دولکه‌ای بالغ مادهٔ هم سن (یک‌روزه) درون قفس‌های برگی تهویه‌دار ساخته‌شده از فوم به قطر ۲ سانتی‌متر قرار داده شدند. در مورد سفیدبالک از قفس‌های برگی به ابعاد ۸×۱۰ سانتی‌متر استفاده شد و تعداد بیست جفت حشرهٔ نر و مادهٔ بالغ هم سن (یک‌روزه) درون قفس‌ها قرار داده شد. علت اندازهٔ بزرگ‌تر قفس برگی در مورد سفید بالک‌ها تحرک بیشتر سفید بالک‌ها و پروازی بودن حشرات بالغ آن‌ها بود. بررسی‌های ویژگی زیستی آفت روی گیاهی که قبلاً یک‌بار توسط افراد همگونه آسیب‌دیده بود انجام شد. ویژگی‌های زیستی شامل طول عمر، زادآوری، و طول دورهٔ رشد و نمو قبل از بلوغ ثبت شد. وضعیت آفت دوم درون قفس برگی تا زمان مرگ، هر روز بررسی و تعداد روزهای زنده بودن آفت به عنوان طول عمر در نظر گرفته شد، تعداد کل نتاج گذاشته‌شده در طول عمر نیز شمرده شده و به‌عنوان زادآوری آفت در نظر گرفته شد. در مورد کنهٔ دولکه‌ای اولین تخم‌های گذاشته شده توسط کنهٔ مادهٔ بالغ، درون قفس برگی (۲ سانتی‌متر قطر) مشابه روی همان برگ قرار داده شد و هرروز مراحل مختلف رشدی آن‌ها بررسی شد تا به بلوغ برسند. زمان سپری‌شده از زمان تخم‌گذاری تا زمان بلوغ به‌عنوان دورهٔ رشد و نمو پیش از بلوغ کنه در نظر گرفته شد. به همین صورت برای شتهٔ پنبه برای بررسی دورهٔ رشد و نمو پیش از بلوغ، اولین پوره‌های گذاشته‌شده توسط شته پنبه درون قفس برگی (۲ سانتی‌متر قطر) مشابه روی همان برگ قرار داده شد و هر روز مراحل مختلف رشدی آن‌ها بررسی شد تا به بلوغ برسند. زمان سپری‌شده از روز اول پورگی تا زمان بلوغ به‌عنوان دورهٔ رشد و نمو پیش از بلوغ شتهٔ پنبه در نظر گرفته شد. ازآنجاکه سفیدبالک‌ها تخم‌ها را به برگ می‌چسبانند و پوره نیز بعد از مستقر شدن روی برگ دیگر تحرکی نداشته و تا زمان بلوغ به حالت متصل به برگ در یک محل به تغذیه ادامه می‌دهد امکان جابجا کردن تخم و یا پوره‌های سفیدبالک بدون آسیب دیدن آن‌ها روی برگ وجود نداشت در نتیجه طول دورهٔ رشد نمو قبل از بلوغ برای سفیدبالک بررسی نشد.

برای بررسی ایجاد مقاومت سیستمیک در کل گیاه، مشابه آزمایش‌های بالا، روی دیگر برگ‌های گیاه که دور از محل آسیب اولیهٔ بودند، آفات مستقر گردید. به این صورت که بعد از ایجاد آسیب اولیه به گیاه خیار و پس از گذشت هفت روز آفت دوم به برگ بالایی (برگ پنجم) گیاه خیار درون قفس برگی مشابه (۲ سانتی‌متر قطر) منتقل شد و بررسی ویژگی‌های زیستی آن به‌عنوان تیمار سیستمیک در نظر گرفته شد. طول عمر، زادآوری و دورهٔ رشد و نمو پیش از بلوغ این کنه‌ها با همان روش‌های ذکرشده بررسی شد. آزمایش‌های عملکرد در سیزده تکرار انجام شد. گیاهان خیار بدون آسیب اولیهٔ آفت درون یک توری قرار داده شدند تا از ایجاد خسارت اتفاقی توسط آفات جلوگیری شود این گیاهان به‌عنوان شاهد در نظر گرفته شد. این گیاهان از نظر مرحلهٔ رشدی تعداد برگ و سن گیاه مشابه گیاهان تیمار و سیستمیک بودند. ویژگی‌های زیستی آفت دوم (کنهٔ دولکه‌ای، شتهٔ پنبه و سفیدبالک گلخانه) پرورش‌یافته روی برگ چهارم این گیاهان مانند آزمایش‌ها قبلی بررسی شد. ویژگی زیستی آفت روی برگ‌هایی که قبلاً در معرض گیاهخواری قرار داشتند (تیمار موضعی)، کنه‌های پرورش‌یافته روی برگ‌های دور از محل آسیب (تیمار سیستمیک) و گیاهان شاهد برای یافتن اختلاف آماری با یکدیگر مقایسه شدند.

آزمایش‌های ترجیح

هدف از آزمایش‌های ترجیح، بررسی اثر آسیب اولیهٔ

Archive of SID

www.SID.ir

گیاه میزبان یعنی خیار روی ترجیح آفت بود. برای بررسی رفتار ترجیح کنهٔ دولکه‌ای و شته پنبه آزمایش دو انتخابی روی دیسک‌های برگی طراحی شد. اما برای ترجیح سفیدبالک به دلیل پرواز کردن حشره بالغ ترجیح حشره به‌کل گیاه بررسی شد.

ترجیح کنه دولکه‌ای و شته پنبه

گیاه خیار رقم سلطان تا مرحلهٔ شش برگی پرورش داده شد. تعداد بیست کنهٔ مادهٔ بالغ هم سن و یا شتهٔ پنبه درون قفس‌های برگی (۵/۵ سانتی‌متر) توری روی سطح بالایی برگ چهارم گیاه خیار به مدت ۴۸ ساعت قرار داده شدند. گیاهان خیار بدون آسیب اولیهٔ آفت درون یک توری قرار داده شدند تا از ایجاد خسارت اتفاقی توسط آفات جلوگیری شود و به عنوان شاهد در نظر گرفته شدند. هفت روز پس از ایجاد خسارت توسط آفت، دیسک‌های برگی از برگ چهارم دو گیاه خسارت‌دیده توسط آفت و گیاه سالم و دست‌نخورده توسط تیغ جدا شد (۲۰ میلی‌متر قطر). هر دیسک برگی به دو نیمه تقسیم شد. هر واحد آزمایش شامل یک نیمه برگ آسیب‌دیده (تیمار موضعی) و یک نیمه برگ سالم (شاهد) بود که پهلوبه‌پهلو در کنار هم قرار داده شد (Rovenska & Zemek, 2006; de Oliveira *et al*., 2016). به‌طوری‌که سطح پشتی برگ به سمت بالا باشد، برگ‌ها روی ژل آگار درون پتری پر آب قرار داده شد. محل قرارگیری برگ آسیب‌دیده و سالم در تکرار مختلف آزمایش متفاوت بود. کنهٔ دولکه‌ای بالغ یک‌روزه و یا شتهٔ بالغ یک‌روزه در آزمایش‌ها جداگانه توسط یک قلم‌موی ظریف به‌صورت انفرادی به محیط آزمایش منتقل شدند و محل قرارگیری آن‌ها پس از ۲۴، ۴۸، ۷۲، ۹۶ و ۱۲۰ ساعت بعد از رهاسازی ثبت شد. افرادی که از دیسک خارج شدند و یا بین مرز دو برگ قرار داشتند یا مرده بودند شمارش نشدند. نتاج گذاشته‌شده در دیسک‌های برگی و محل قرارگیری آفت بالغ روی دیسک‌های برگی در هر بازرسی ثبت و تمام نتاج از دیسک‌های برگی خارج شد. برای بررسی اثر تیمار سیستمیک روی ترجیح آفت، دیسک‌های از برگ پنجم گیاه تحت تیمار و برگ‌های گیاه شاهد تهیه شد و محل قرارگیری شتهٔ پنبه و یا کنهٔ دولکه‌ای بالغ روی برگ و تعداد نتاج گذاشته‌شده در ۵ زمان از ۲۴ تا ۱۲۰ ساعت بررسی و ثبت شد. هر آزمایش ترجیح حداقل با ۳۰ تکرار انجام شد. آزمایش‌ها درون ژرمیناتور در شرایط دما ۱±۲۵ درجهٔ سلسیوس و رطوبت نسبی ۱۰±۷۰ درصد و دورهٔ نوری ۱۶ ساعت روشنایی انجام شد.

ترجیح سفیدبالک

به دلیل اینکه حشرهٔ کامل سفیدبالک قادر به پرواز است از کل گیاه برای آزمایش ترجیح استفاده شد. گیاهان مورد استفاده شش برگ داشتند. هفت روز پس از ایجاد آسیب اولیه توسط سفیدبالک‌ها (بیست جفت)، ۴۰ جفت سفیدبالک نر و مادهٔ بالغ یک‌روزه درون اتاقک رشد رها و اجازه داده شد که بین گیاهان شاهد و تیمار انتخاب کنند. فاصلهٔ محل رهاسازی و زاویهٔ محل رهاسازی از گیاهان شاهد تیمار یکسان بود. بعد از پنج روز حشرات بالغ جمع آوری و تعداد کل تخم و پوره‌های سنین مختلف سفیدبالک روی کل گیاهان شمارش شد. این آزمایش در دوازده تکرار انجام شد. به دلیل اینکه آزمایش روی کل گیاه انجام شد هیچ تمایزی بین تیمار موضعی و سیستمیک در نظر گرفته نشد. مقایسه تحت نام گیاه تیمار و شاهد انجام شد. آزمایش ترجیح سفیدبالک درون اتاقک رشد در شرایط دما ۱±۲۵ درجهٔ سلسیوس و رطوبت نسبی ۱۰±۷۰ درصد و دورهٔ نوری ۱۶ ساعت روشنایی انجام شد.

تجزیه‌وتحلیل

آزمایش‌های عملکرد در قالب طرح کامل تصادفی انجام گرفت. پیش از تجزیه، نرمال بودن داده‌ها (Kolmogorov–Smirnov test) و همگنی واریانس‌ها (Levene's test) بررسی شد. بعضی از داده‌ها از الگوی پراکنش نرمال تبعیت نمی‌کردند بنابراین داده‌ها تبدیل شدند و اگر بازهم نرمال نبودند از آزمون‌های غیر پارامتری برای آنالیز آن‌ها استفاده شد (Kruskal-Wallis H test). همهٔ داده‌ها توسط نرم‌افزار SigmaPlot نسخهٔ ۱۲ (Systat Software Inc.) تجزیه‌وتحلیل شد، در مواردی که نتیجهٔ آزمون معنی‌دار بود برای مقایسهٔ میانگین بین تیمارها از آزمون توکی استفاده شد. در موارد معنی‌دار بودن آزمون کروسکال والیس، از آزمون

Archive of SID

www.SID.ir

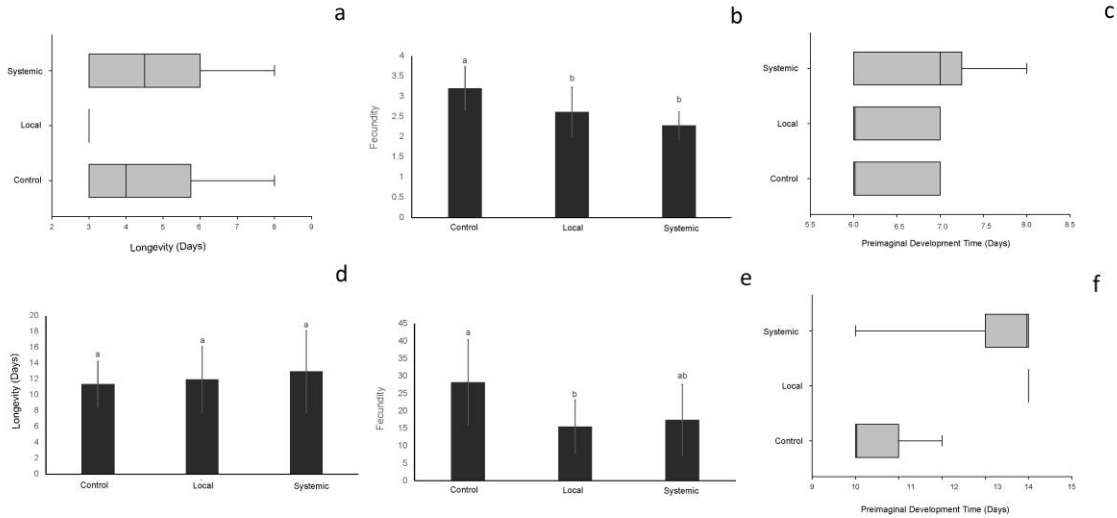
Nemenyi که به اسم آزمون Nemenyi-Damico-Wolfe-Dunn نیز معروف است استفاده شد. برای انجام این آزمون از بستهٔ نرم‌افزاری مربوطه در نرم‌افزار آماری R استفاده شد.

آزمایش‌های ترجیح با استفاده از آزمون دوجمله‌ای (Binomial test) و با استفاده از نرم‌افزار SPSS نسخهٔ ۱۹ تجزیه‌وتحلیل شدند. آزمون دوجمله‌ای یکی از روش‌های آماری است که انحراف از پراکنش مورد انتظار بین دو مشاهده را آزمایش می‌کند. انحراف از نسبت مورد انتظار یعنی ۰/۵ با ۹۵ درصد فاصلهٔ اطمینان برای نسبت‌های مورد انتظار بررسی شد.

نتایج

آزمایش‌ها عملکرد

اثر گیاهخواری شتهٔ پنبه روی گیاه خیار روی طول عمر افراد هم‌گونه معنی‌دار بود (Kruskal-Wallis H Statistic = 16.643, $P < 0.001$, d.f.= 2) (شکل ۱a) و افراد شاهد طول عمر بیشتری از افراد تحت تیمار داشتند. شته‌های پرورش‌یافته روی تیمار شاهد همچنین زادآوری بیشتری نیز داشتند که نشان‌دهندهٔ اثر منفی تیمار روی زادآوری شته‌های بالغ بود (F = 11.799, P <0.001, d.f. = 38) (شکل ۱b). دورهٔ رشد و نمو قبل از بلوغ شته‌ها تحت تأثیر گیاهخواری افراد هم‌گونه قرار نگرفت و در هر دو تیمار موضعی و سیستمیک برابر با شاهد بودند (Kruskal-Wallis H Statistic = 3.201, P = 0.202, d.f.= 2) (شکل ۱c). تغذیهٔ کنهٔ دولکه‌ای از گیاه خیار تأثیری روی طول عمر افراد هم‌گونه نداشت و هیچ اثر معنی‌داری بین طول عمر کنه‌های پرورش‌یافته روی شاهد و تیمارهای موضعی و سیستمیک مشاهده نشد (F = 0.498, P = 0.612, d.f. = 36) (شکل ۱d). اما زادآوری کنه‌ها تحت تأثیر تغذیهٔ افراد هم‌گونه قرار گرفت. کنه‌های پرورش‌یافته روی گیاهان شاهد زادآوری بیشتری از افراد پرورش‌یافته روی تیمار موضعی داشتند، اما تفاوت معنی‌داری بین تیمار سیستمیک و شاهد مشاهده نشد (F = 4.176, P =0.024, d.f. = 35) (شکل ۱e). کنه‌های پرورش‌یافته روی گیاهان شاهد با سرعت بیشتری مرحلهٔ رشد و نمو قبل از بلوغ را طی کردند و تیمارهای سیستمیک و موضعی باعث کاهش سرعت رشد کنه‌ها شد (Kruskal-Wallis H Statistic = 45.715, $P < 0.001$, d.f.= 2) (شکل ۱f).



شکل ۱. میانگین طول عمر (a)، میانگین زادآوری (b)، و میانگین طول دورهٔ رشد و نمو پیش از بلوغ (c) شتهٔ پنبه *Aphis gossypii* روی گیاهان آسیب‌دیده توسط افراد هم‌گونه. میانگین طول عمر (d)، میانگین زادآوری (e)، و میانگین طول دورهٔ رشد و نمو پیش از بلوغ (f) کنهٔ دولکه‌ای *Tetranychus urticae* روی گیاهان آسیب‌دیده توسط افراد هم‌گونه. حروف متفاوت بین ستون‌ها بیانگر تفاوت معنی‌دار آماری بین گروه‌ها است. خطوط در نمودارهای جعبه‌ای بیانگر نبود پراکنش در داده‌ها است.

Figure 1. Means of longevity (a), fecundity (b), and pre-imaginal development time (c) of *Aphis gossypii* on plants previously exposed to the conspecific. Means of longevity (d), fecundity (e), and pre-imaginal development time (f) of *Tetranychus urticae* on plants previously exposed to conspecific. *Different letters* indicate statistically significant differences between the groups. Lines in box plots represent lack of distribution.

Archive of SID

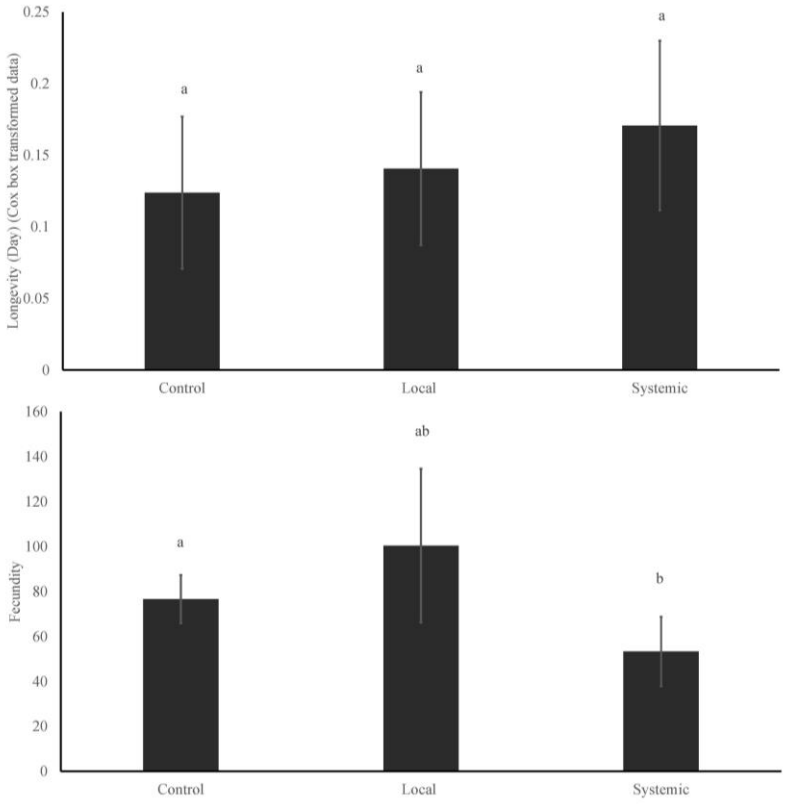
www.SID.ir

گیاهخواری حشرات بالغ سفیدبالک هیچ اثری روی طول عمر افراد هم‌گونهٔ خود نداشت (F = 0.933, P = 0.404, d.f. =32) (شکل ۲a). حشرات سفیدبالک پرورش‌یافته روی تیمار سیستمیک به‌طور معنی‌داری زادآوری کمتری نسبت به حشرات شاهد داشتند اما زادآوری سفیدبالک‌ها روی گیاهان شاهد و تیمار موضعی تفاوت معنی‌داری نشان نداد (F = 3.563, P = 0. 040, d.f. =32) (شکل ۲b).

آزمایش‌های ترجیح

ترجیح کنهٔ دولکه‌ای و شتهٔ پنبه

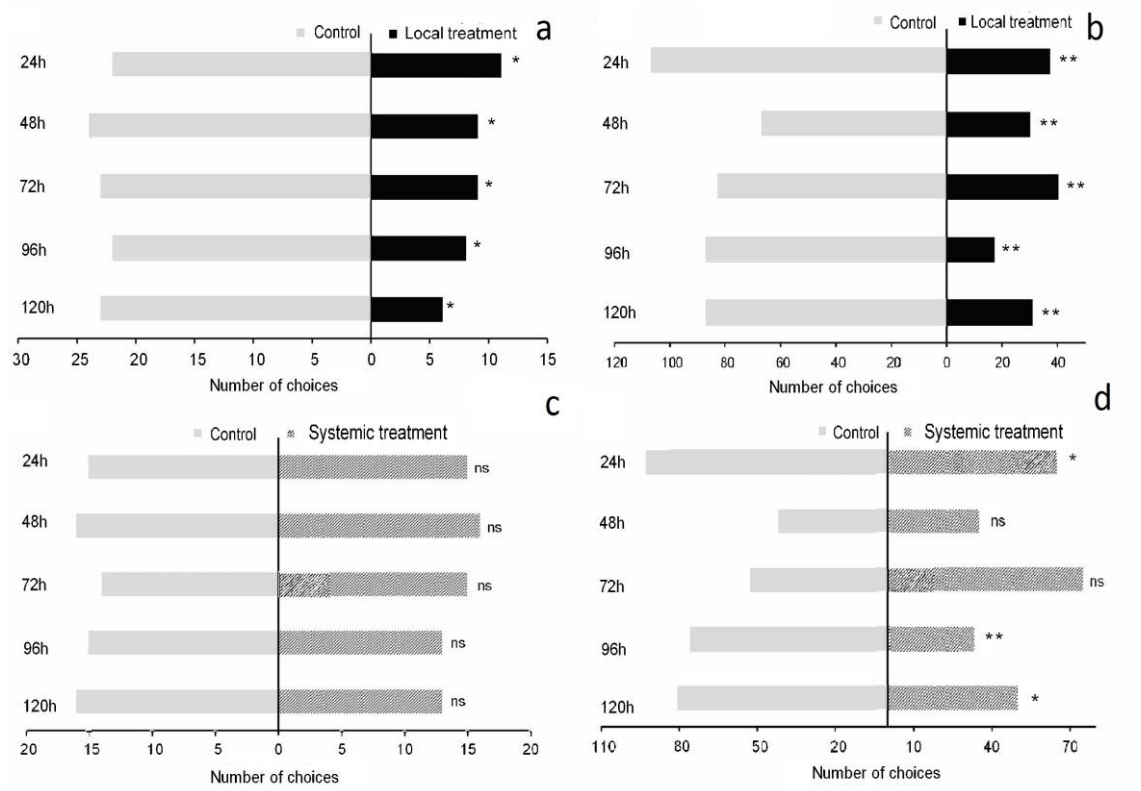
پراکندگی افراد بالغ شتهٔ پنبه در مقایسه بین تیمار شاهد و موضعی از میزان مورد انتظار انحراف داشت به این معنی که پراکندگی به‌طور مساوی نبوده و یکی از دیسک‌های برگی را به‌طور معنی‌داری ترجیح دادند. نتایج نشان‌دهندهٔ ترجیح شته‌ها به دیسک‌های برگی شاهد است (24, 48, 72, 96, 120h: 0.008, 0.014, 0.02, 0.016, 0.002, *P* value two-tailed binomial test) (شکل ۳a). تعداد بیشتری پوره روی دیسک‌های برگی شاهد مشاهده شد که نشان‌دهندهٔ ترجیح شته‌ها به پوره گذاری روی گیاهان سالم شاهد در مقایسه با تیمار موضعی است (24-120h: 0.00 for all time points *P* value two-tailed binomial test) (شکل ۳b). اما ترجیحی بین دیسک‌های برگی شاهد و سیستمیک برای حضور افراد بالغ مشاهده نشد (24-120h: 1.000, 1.000, 1.000, 0.851, 0.711, *P* value two-tailed binomial test) (شکل ۳c). تعداد پوره‌ها روی شاهد در مقایسه با تیمار سیستمیک به‌طور معنی‌داری در اکثر زمان‌ها بیشتر بود به‌جز در دو زمان ۴۸ و ۷۲ ساعت (24-120h: 0.018, 0.494, 0.063, <0.001, 0.009, *P* value two-tailed binomial test) (شکل ۳d).



شکل ۲. میانگین طول عمر (a) (داده‌ها به روش Cox-box تبدیل شده‌اند) و میانگین زادآوری (b) سفیدبالک گلخانه*Trialeurodes vaporariorum* روی گیاهان آسیب‌دیده توسط افراد هم‌گونه. حروف متفاوت بین ستون‌ها بیانگر تفاوت معنی‌دار آماری بین گروه‌ها است.

Figure 2. Means of longevity (Cox box transformed data) (a) and fecundity (b) of *Trialeurodes vaporariorum* on plants previously exposed to the conspecific. *Different letters* indicate statistically significant differences between the groups.

www.SID.ir



شکل ۳. پراکنش افراد بالغ شتهٔ پنبه *Aphis gossypii* در آزمایش ترجیح دو انتخابی بین شاهد و تیمار موضعی (a) و بین شاهد و تیمار سیستمیک (c) روی گیاهان آسیب‌دیده توسط افراد هم‌گونه در بازهٔ زمانی بین ۲۴ تا ۱۲۰ ساعت. پراکنش پوره‌های شتهٔ پنبهٔ *Aphis gossypii* در آزمایش ترجیح دو انتخابی بین شاهد و تیمار موضعی (b) و بین شاهد و تیمار سیستمیک (d) روی گیاهان آسیب‌دیده توسط افراد هم‌گونه. ستاره‌ها بیانگر تفاوت معنی‌دار بین دو گروه است.

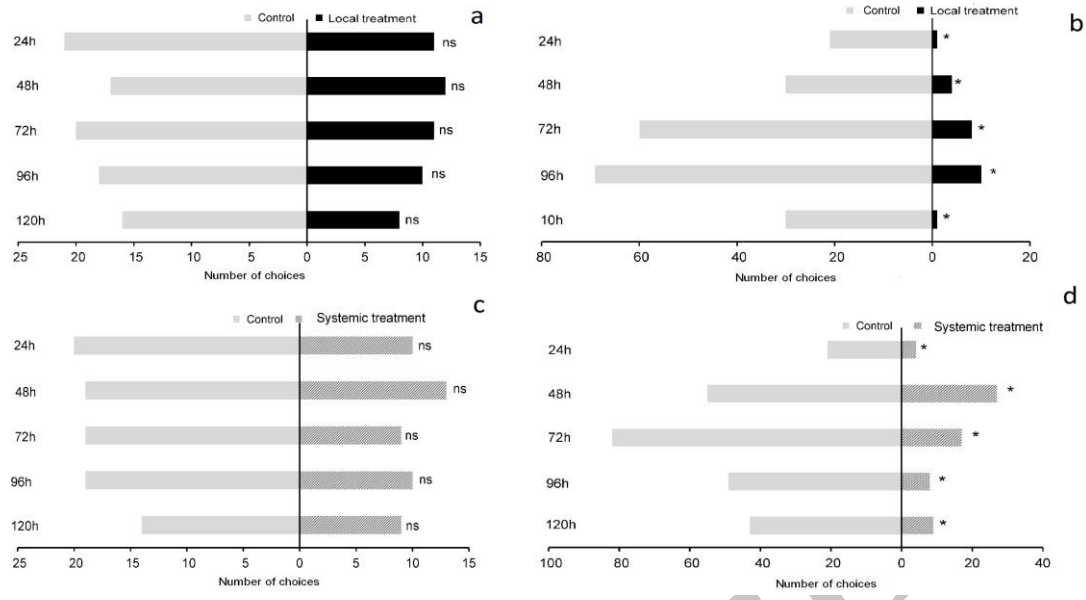
Figure 3. Distribution of *Aphis gossypii* adults in a two-choice test between control-local (a) and control-systemic (c) leaves previously exposed to conspecific herbivory. Distribution of *Aphis gossypii* nymphs in a two-choice test between control and local (b) and control-systemic (d) leaves previously exposed to aphid herbivory. *Asterisks* indicate statistically *significant differences* between the groups.

در آزمایش روی ترجیح کنهٔ دولکه‌ای پراکنش افراد بالغ کنه روی دیسک‌های برگی تحت تأثیر گیاهخواری افراد هم‌گونهٔ خود قرار نگرفت و هیچ انحرافی از میزان مورد انتظار آزمون دوجمله‌ای که احتمال حضور افراد در هر دو دیسک را به یک اندازه در نظر می‌گیرد در هیچ‌یک از زمان‌ها نداشت (24-120h: 0.110, 0.458, 0.150, 0.185, 0.152, *P* value two-tailed binomial test) (شکل ۴a) و همچنین بین سیستمیک و شاهد تفاوتی معنی‌داری در هیچ‌یک از زمان‌ها مشاهده نشد (24-120h: 0.099, 0.377, 0.020, 0.136, 0.405, *P* value two-tailed binomial test) (شکل ۴c). اما حشرات بالغ کنهٔ دولکه‌ای ترجیح بالایی به تخم‌گذاری روی دیسک‌های برگی شاهد در مقایسه با تیمار موضعی و سیستمیک از خود نشان دادند (24-120h: 0.00 for all time points, *P* value two-tailed binomial test) (شکل ۴b)، (24-120h: 0.001, 0.003, < 0.001, < 0.001, < 0.001, *P* value two-tailed binomial test) (شکل ۴d) به ترتیب موضعی و سیستمیک).

ترجیح سفیدبالک

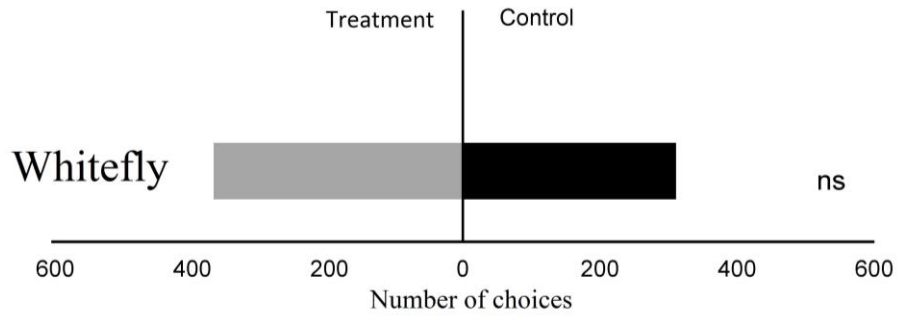
نتایج نشان‌دهندهٔ این بود که گیاهخواری سفیدبالک روی ترجیح افراد هم‌گونه تأثیری نداشت و هر دو گیاه تیمار و شاهد توسط سفیدبالک‌ها به‌طور مساوی انتخاب شدند (t = -0.377, P = 0.710, d.f. =22) (شکل ۵).

www.SID.ir



شکل ۴. پراکنش افراد بالغ کنهٔ دولکه‌ای *Tetranychus urticae* در آزمایش ترجیح دو انتخابی بین شاهد و تیمار موضعی (a) و بین شاهد و تیمار سیستمیک (c) روی گیاهان آسیب‌دیده توسط افراد هم‌گونه. پراکنش تخم‌های کنهٔ دولکه‌ای *Tetranychus urticae* در آزمایش ترجیح دو انتخابی بین شاهد و تیمار موضعی (b) و بین شاهد و تیمار سیستمیک (d) روی گیاهان آسیب‌دیده توسط افراد هم‌گونه. ستاره‌ها بیانگر تفاوت معنی‌دار بین دو گروه است.

Figure 4. Distribution of *Tetranychus urticae* in a two-choice test between control-local (a) and control-systemic (c) leaves previously exposed to conspecific herbivory. Distribution of *Tetranychus urticae* eggs in a two-choice test between control and local (b) and control-systemic (d) leaves previously exposed to aphid herbivory. *Asterisks* indicate statistically *significant differences* between the groups.



شکل ۵. پراکنش نتاج سفیدبالک گلخانه *Trialeurodes vaporariorum* در آزمایش ترجیح دو انتخابی بین شاهد و تیمار گیاهان آسیب‌دیده توسط افراد هم‌گونه.

Figure 5. Distribution of *Trialeurodes vaporariorum* in a two-choice test between control and treatment plants previously exposed to conspecific herbivory.

بحث و نتیجه‌گیری

مقاومت القایی گیاهان به گیاهخواری می‌تواند عملکرد و ترجیح گیاهخوار را تغییر دهد و همچنین می‌توانند مناسب بودن گیاه برای گیاهخواران دیگر را از طریق برهمکنش‌هایی به‌واسطهٔ گیاه تغییر دهد. مقاومت القایی می‌تواند حتی بین گیاهخوارانی که در زمان متفاوت و یا در مکان های متفاوت روی گیاه فعالیت دارند اثرگذار باشد (Denno *et al*., 1995; Ohgushi, 2005; Ohgushi, 2008). تأثیر پاسخ القایی گیاه که به‌وسیلهٔ گیاهخواری ایجاد می‌شود روی گیاهخواران دیگر می‌تواند مثبت، منفی و یا خنثی باشد (Kaplan & Denno, 2007; Sarmento *et al*., 2011).

در این بررسی اثر گیاهخواری شتهٔ پنبه، کنهٔ دولکه‌ای و سفیدبالک گلخانه روی عملکرد و ترجیح افراد

www.SID.ir

هم‌گونه به‌واسطه گیاه خیار بررسی شد. نتیجهٔ آزمایش‌های عملکرد بسته به ویژگی زیستی مورد بررسی و سطح بررسی (موضعی و یا سیستمیک) بین خنثی و منفی متغیر بود. هیچ اثر مثبتی در این برهمکنش‌ها مشاهده نشد. گیاهخواری شتهٔ پنبه اثر منفی روی طول عمر و زادآوری افراد هم‌گونه در هر دو سطح موضعی و سیستمیک داشت، اما اثر گیاهخواری افراد هم‌گونه روی دورهٔ رشد و نمو پیش از بلوغ شتهٔ پنبه معنی‌دار نبود. تغذیهٔ کنهٔ دولکه‌ای هم اثری روی طول عمر افراد هم‌گونه نداشت اما زادآوری در سطح موضعی و دورهٔ رشد و نمو پیش از بلوغ در هر دو سطح موضعی و سیستمیک تحت تأثیر منفی تغذیهٔ افراد هم‌گونه از گیاه خیار قرار گرفت. کنه‌های پرورش‌یافته روی گیاهان شاهد با سرعت بیشتری مرحلهٔ رشد و نمو قبل از بلوغ را طی کردند و تیمارهای سیستمیک و موضعی باعث کاهش سرعت رشد کنه‌ها شد. عملکرد سفیدبالک تحت تأثیر منفی تغذیهٔ افراد هم‌گونه از گیاه خیار قرار گرفت. سفیدبالک‌های پرورش‌یافته روی برگ‌های سیستمیک زادآوری کمتری از افراد پرورش‌یافته روی گیاهان شاهد داشتند.

بر این اساس می‌توان نتیجه گرفت که گیاهخواری سفیدبالک، کنهٔ دولکه‌ای و شتهٔ پنبه قادر به فعال کردن مکانیسم القای مقاومت در گیاه خیار است که نتیجهٔ آن متضرر شدن افراد هم‌گونه در گیاهخواری ثانویه است. مشابه با نتایج به‌دست‌آمده در این آزمایش‌ها، بسیاری از بررسی‌هایی که روی پاسخ القایی گیاه به گیاهخواری و اثر آن روی افراد هم‌گونه و غیر هم‌گونه کارکرده‌اند اثر منفی این برهمکنش‌ها را گزارش کرده‌اند. برای نمونه می‌توان مثال‌های زیادی را ذکر کرد به‌عنوان مثال گیاهخواری اولیه *Tetranychus turkestani* روی گیاه پنبه می‌تواند باعث القای مقاومت گیاه علیه افراد کنهٔ هم‌گونه و سفیدبالک شود، جمعیت این دو آفت به‌طور منفی تحت تأثیر القای مقاومت بود (Agrawal *et al*., 2000). خسارت اولیه *Psylliodes affinis* (Col: Chrysomelidae) باعث کم شدن حضور افراد هم‌گونه روی گیاه *Solanum dulcamara* می‌شد (Viswanathan *et al*., 2005). در یک بررسی دیگر سفیدبالک گلخانه *T. vaporariorum* (Hem: Aleyrodidae) تحت تأثیر منفی گیاهخواری اولیه افراد هم‌گونهٔ خود قرار می‌گرفت، وقتی گیاه توسط افراد هم‌گونه از قبل خسارت‌دیده بود بقای پوره‌های *T. vaporariorum* به‌طور معنی‌داری کمتر بود (Zhang *et al*. 2013). این اثر منفی را می‌توان به‌نوعی رقابت غیرمستقیم به‌حساب آورد که برخلاف تعاریف اولیهٔ رقابت وجود همزمان دو گونه تحت رقابت در برهمکنش‌های به‌واسطهٔ میزبان وجود ندارد و دو گونه بدون اینکه با همدیگر تماسی داشته باشند با اثر روی منابع و میزبان اثر خود را در مکان و زمان منتقل می‌کنند. طبق فرضیهٔ عملکرد-ترجیح (preference-performance hypothesis)، ماده‌ها برای تخم‌گذاری مکانی را انتخاب می‌کنند که شایستگی نتاج را افزایش دهد به عبارت دقیق‌تر جایی را انتخاب می‌کنند که رقابت حداقل باشد و عملکرد نتاج حداکثر باشد (Thompson & Pellmyr, 1991). به همین دلیل و با توجه به اثر منفی گیاهخواری اولیهٔ گیاه میزبان، گیاهخوار علاوه بر یافتن میزبان باید قادر به تشخیص گیاهخواری اولیه روی گیاه میزبان نیز باشد. با انجام آزمایش‌ها ترجیح میزبانی می‌توان به این امر پی برد که آیا حشره قادر به تشخیص میزبان مناسب برای دوری از اثر منفی است یا خیر. این انتخاب میزبان مناسب وقتی مهم‌تر می‌شود که حشره و یا نتاج آن قدرت تحرک کمتری برای پراکنش داشته باشند و یا نتاج برای پراکندگی به والدین وابسته باشند (Bernays & Graham, 1988; Ohsaki & Sato, 1994; Lill *et al*., 2002).

نتایج آزمایش‌های ترجیح نشان‌دهندهٔ این است که شتهٔ پنبه قادر به تشخیص برگ گیاهان شاهد از برگ گیاهان تیمار می‌باشند که قبلاً توسط افراد هم‌گونه تغذیه شده‌اند. افراد بالغ ترجیح می‌دهند که روی برگ گیاهان شاهد قرار بگیرند اما بین برگ گیاهان شاهد و تیمار سیستمیک تمایزی قائل نبودند. پراکنش نتاج شته‌ها روی دیسک‌های برگی نشان‌دهندهٔ این بود که شته‌های بالغ به‌راحتی قادر به تشخیص گیاهانی هستند که قبلاً در معرض شته‌ها قرارگرفته‌اند و ترجیح می‌دهند که روی گیاهان شاهد پوره‌زایی کنند تا از اثر منفی گیاهخواری میزبان دوری کنند.

Archive of SID

www.SID.ir

بااین‌وجود این رفتار روی گیاهان تیمار سیستمیک دقت کمتری داشته اما بازهم بیشتر پوره‌ها در بیشتر زمان‌ها روی برگ‌های شاهد قرار داده شدند.

در مورد کنهٔ دولکه‌ای بر اساس نتایج به نظر می‌رسد که توانایی کنهٔ دولکه‌ای برای تشخیص گیاهان میزبان مناسب به‌طور محسوسی بیشتر از شتهٔ پنبه و سفیدبالک است. به‌طوری‌که تعداد بیشتری کنه روی برگ‌های شاهد در هر دو تیمار موضعی و سیستمیک در همهٔ زمان‌ها وجود داشت. همچنین نشان داده شد که کنه‌ها ترجیح بالایی برای تخم‌گذاری روی برگ‌های گیاهان شاهد در هر دو تیمار موضعی و سیستمیک در همهٔ زمان‌ها داشتند. بدون استثناء در تمام موارد کنه‌ها قادر به تشخیص گیاهان مناسب یعنی شاهد برای تخم‌گذاری بودند.

در مورد سفیدبالک آزمایش‌های ترجیح نیز نشان دادند که سفیدبالک‌ها قادر به تشخیص گیاهانی که قبلاً توسط افراد هم‌گونه آسیب دیده‌اند، نیستند و روی هر دو گیاه تیمار و شاهد باوجود اثر منفی روی عملکرد سفیدبالک به یک اندازه تخم‌گذاری می‌کنند.

مشابه با نتایج به‌دست‌آمدهٔ در این بررسی، محققان دیگر نیز نشان داده‌اند که القای مقاومت در گیاه باعث تغییر ترجیح افراد هم‌گونه می‌شود (Delphia *et al.*, 2007). گیاهخواری *Myzus persicae* Sulzer (Hem: Aphididae) روی گیاه هلو مقاوم رقم 'Rubira' باعث عدم انتخاب گیاه به‌عنوان میزبان مناسب توسط افراد هم‌گونه می‌شود و تعداد کمتری پوره روی این گیاهان گذاشته شد (Sauge *et al.*, 2002). Mehrparvar *et al.* (2014) نیز با انجام آزمایش‌های مختلف در گلخانه و مزرعه روی *Tanacetum vulgare* (Asterales: Asteraceae) به این نتیجه رسیدند که تغذیهٔ اولیه از گیاه می‌تواند ایجاد کلنی روی گیاه توسط شته‌های بالدار را تحت تأثیر قرار دهد و شته‌ها گیاهی را انتخاب می‌کنند که احتمال رقابت در آینده روی آن کمتر باشد.

همان‌طور که ما نیز انتظار داشتیم، در بیشتر موارد نتایج آزمایش‌های ترجیح در هر دو بخش پراکنش افراد بالغ و پراکنش نتاج با نتایج آزمایش‌ها عملکرد هم‌راستا بود. به‌عبارت‌دیگر این دو سری آزمایش یعنی آزمایش‌های عملکرد و آزمایش‌های ترجیح به‌نوعی مؤید یکدیگر هستند.

نتیجه‌گیری کلی

با توجه به نتایج به دست آمده، پیشنهاد می‌شود که در آزمایش‌های مقاومت القایی، اظهارنظر در مورد موضعی و سیستمیک بودن اثر گیاهخواری یک آفت روی آفت دیگر با توجه به ویژگی زیستی مورد بررسی گیاهخوار (معیارهای عملکرد گیاهخوار) ارزیابی شود. زیرا القای مقاومت بسته به معیار موردنظر عملکرد گیاهخوار و بسته به سطح مورد بررسی (موضعی و یا سیستمیک) می‌تواند اثر متفاوتی داشته باشد. همچنین پیشنهاد می‌شود در بررسی مقاومت القایی و اثر آن روی گیاهخواران آزمایش‌های ترجیح و عملکرد هر دو سری آزمایش‌های عملکرد و ترجیح انجام پذیرد زیرا اثر مقاومت القایی روی عملکرد گیاهخوار به‌طور صد درصد با آزمایش‌های رفتار ترجیح حشره یکسان نیست و از طرف دیگر انجام این دو سری آزمایش‌ها می‌تواند به‌نوعی حساسیت گیاهخوار به تغییر کیفیت میزبان گیاهی در اثر گیاهخواری را نشان دهد.

دفاع القایی گیاه در برابر بیماری‌ها و حشرات به‌عنوان یک راهبرد مطلوب در حفاظت گیاهان محسوب می‌شود زیرا هیچ‌گونه اثر منفی بر محیط‌زیست و سلامت انسان ندارد. یکی از مهم‌ترین کاربردهای آن تلفیق مقاومت القایی با دیگر روش‌های حفاظت گیاه است. از طرفی تحقیقات روی جنبه‌های بنیادین مقاومت گیاهی می‌تواند در تشخیص القاکننده‌های گیاهی جدید و رقم‌های جدید که دارای پتانسیل بالاتری درزمینهٔ مقاومت القایی هستند نقش داشته باشد و یا کاربرد عملی آن‌ها را آسان‌تر کند. رواج مقاومت القایی و برهمکنش‌های غیرمستقیم در گیاهان نشان از اهمیت تحقیق در این زمینه دارد، تحقیقات بیشتر درزمینهٔ برهمکنش‌های به‌واسطهٔ گیاه و اثر آن روی سطوح بالاتر غذایی و تحقیقات مولکولی و بیوشیمیایی این برهمکنش‌ها می‌تواند جنبه‌های جدیدی از اثر مقاومت القایی را روشن کند.

نتایج بررسی حاضر می‌تواند در پیشبرد دانش ما در مورد برهمکنش گیاهخواران با یکدیگر به‌واسطهٔ

Archive of SID

www.SID.ir

گیاه نقش داشته باشد و از آن مهم‌تر در مورد رفتار انتخاب میزبان آفات به ما اطلاعات بیشتری می‌دهد. امید می‌رود نتایج این بررسی در گسترش روش‌های پایدار و بدون ضرر برای محیط‌زیست و انسان برای مدیریت این آفات مهم نقش داشته باشد.

سپاسگزاری

از حمایت گروه گیاه‌پزشکی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی دانشگاه تهران از انجام این پژوهش و همچنین از داوران و نظرات مفید ایشان برای این مقاله، تشکر و قدردانی می‌گردد.

REFERENCES

1. Agrawal, A. A. (1999). Induced responses to herbivory in wild radish: effects on several herbivores and plant fitness. *Ecology*, 80, 1713-1723.
2. Agrawal, A. A., Karban, R. & Colfer, R. G. (2000). How leaf domatia and induced plant resistance affect herbivores, natural enemies and plant performance. *Oikos*, 89, 70-80.
3. Atkinson, N. J. & Urwin, P. E. (2012). The interaction of plant biotic and abiotic stresses: from genes to the field. *Journal of Experimental Botany*, 63, 3523-43.
4. Bernays, E. & Graham, M. (1988). On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology*, 69, 886-892.
5. Bezemer, T. M., Wagenaar, R., Van Dam, N. M. & Wäckers, F. L. (2003). Interactions between above and below ground insect herbivores as mediated by the defense system. *Oikos*, 101, 555-562.
6. de Oliveira, E. F., Pallini, A. & Janssen, A. (2016). Herbivores with similar feeding modes interact through the induction of different plant responses. *Oecologia*, 180, 1-10.
7. De Vos, M., Van Oosten, V. R., Van Poecke, R. M. P., Van Pelt, J. A., Pozo, M. J., Mueller, M. J., Buchala, A. J., Metraux, J. P., Van Loon, L. C., Dicke, M. & Pieterse, C. M. J. (2005) Signal signature and transcriptome changes of Arabidopsis during pathogen and insect attack. *Molecular Plant-Microbe Interactions Journal*, 18, 923-937.
8. De Wit, J. G. M. (1985). Induced resistance to fungal and bacterial diseases. In: R.S.S. Fraser (Ed), *Mechanisms of induced resistance to plant diseases*. (pp. 405-424.) Springer Netherlands.
9. Dean, M. J., Mescher, M. C. & De Moraes, C. M. (2014). Plant dependence on rhizobia for nitrogen influences induced plant defenses and herbivore performance. *International Journal of Molecular Sciences*, 15, 1466-1480.
10. Degen, T., Dillmann, C., Marion-Poll, F. & Turlings, T. C. J. (2004). High genetic variability of herbivore-induced volatile emission within a broad range of maize inbred lines. *Plant Physiology*, 135, 1928-1938.
11. Delphia, C. M., Mescher, M. C. & De Moraes, C. M. (2007). Induction of plant volatiles by herbivores with different feeding habits and the effects of induced defenses on host-plant selection by thrips. *Journal of Chemical Ecology*, 33, 997-1012.
12. Denno, R. F., Gratton, C., Peterson, M. A., Gratton, C., Cheng, J., Langelloto, G. A., Huberty, A. F. & Finke, D. L. (2000). Feeding-induced changes in plant quality mediate interspecific competition between sap-feeding herbivores. *Ecology*, 81, 1814-1827.
13. Denno, R. F., McClure, M. S. & Ott, J. R. (1995). Interspecific interactions in phytophagous insect's competition reexamined and resurrected. *Annual Review of Entomology*, 40, 297-331.
14. Edreva, A. (2004). A novel strategy for plant protection : Induced resistance. *Journal of Cell and Molecular Biology*, 3, 61-69.
15. Grbic, M., Van Leeuwen, T., Clark, R. M., Rombauts, S., Rouze, P., Grbic, V. *et al*. (2011). The genome of *Tetranychus urticae* reveals herbivorous pest adaptations. *Nature*, 479, 487-492.
16. Horsfall, J. G. & Cowling, E. B. (1980). *Plant disease: An advanced treatise. Vol. 5. How plants defend themselves.* Academic Press, New York.
17. Inbar, M., Doostdar, H. & Mayer, R. T. (1999). Effects of sessile whitefly nymphs (Homoptera: Aleyrodidae) on leaf-chewing larvae (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental Entomology*, 28, 353-357
18. Kaplan, I. & Denno, R. F. (2007). Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory. *Ecology Letters*, 10, 977-994.
19. Kaplan, I., Srdanelli, S. & Denno, R. F. (2009). Field evidence for indirect interactions between foliar-feeding insect and root-feeding nematode communities on *Nicotiana tabacum*. *Environmental Entomology*, 34, 262-270.
20. Karban, R. & Baldwin, I. T. (1997). *Induced responses to herbivory*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, 330 p.
21. Kawazu, K., Mochizuki, A. & Sato, Y. (2012). Different expression profiles of jasmonic acid and salicylic acid inducible genes in the tomato plant against herbivores with various feeding modes, *Arthropod-Plant Interactions*, 6, 221-230.

Archive of SID

www.SID.ir

22. Kielkiewicz, M. (1985). Ultrastructural changes in strawberry leaves infested by two-spotted spider mites. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 37, 49-54.
23. Kim, J. J. (2007). Influence of *Lecanicillium attenuatum* on the development and reproduction of the cotton aphid, *Aphis gossypii*. *BioControl*, 52, 789-799.
24. Kollner, T. G., Held, M., Lenk, C., Hiltpold, I., Turlings, T. C. J., Gershenzon, J. & Degenhardta, J. (2008) A maize E.-beta-caryophyllene synthase implicated in indirect defense responses against herbivores is not expressed in most American maize varieties. *The Plant Cell*, 20, 482-494.
25. Kuc, J. (1987). Plant immunization and its applicability for disease control. In: I. Chet (Ed), *Innovative approaches to plant disease control*. (pp. 255–274.) New York: John Wiley & Sons.
26. Lill, J. T., Marquis, R. J. & Ricklefs, R. E. (2002). Host plants influence parasitism of forest caterpillars. *Nature*, 417, 170-173.
27. Lynch, M. E., Kaplan, I., Dively, G. P. & Denno, R. F. (2006). Host-plant-mediated competition via induced resistance: interactions between pest herbivores on potatoes. *Ecological Applications*, 16, 855-864.
28. Mehrparvar, M., Mansour, S. M. & Weisser, W. W. (2014). Mechanisms of species-sorting: effect of habitat occupancy on aphids' host plant selection. *Ecological Entomology*, 39, 281-289.
29. Ohgushi, T. (2005). Indirect interaction webs: herbivore-induced effects through trait change in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 81-105.
30. Ohgushi, T. (2008). Herbivore-induced indirect interaction webs on terrestrial plants: the importance of non-trophic, indirect, and facilitative interactions. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 128, 217-229.
31. Ohsaki, N. & Sato, Y. (1994). Food plant choice of *Pieris* butterflies as a trade-off between parasitoid avoidance and quality of plants. *Ecology*, 75, 59-68.
32. Rovenska, Z. & Zemek, R. (2006). Host plant preference of aphids, thrips and spider mites on GNA-expressing and control potatoes. *Phytoparasitica*, 34, 139-48.
33. Sarmento, R. A., Lemos, F., Bleeker, P. M., Schuurink, R. C., Pallini, A., Oliveira, M. G. A., Lima, E. R., Kant, M., Sabelis, M. W. & Janssen, A. (2011). A herbivore that manipulates plant defense. *Ecology Letters*, 14, 229-236.
34. Sauge, M. H., Lacroze, J. P., Poëssel, J. L., Pascal, T. & Kervella, J. (2002). Induced resistance by *Myzus persicae* in the peach cultivar 'Rubira'. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 102, 29-37
35. Schaller, A. (2008). *Induced plant resistance to herbivory*. Springer, Berlin, 480p.
36. Sequeira, L. (1983). Mechanisms of induced resistance in plants. *Annual Review of Microbiology*, 37, 51-79.
37. Soler, R., Erb, M. & Kaplan, I. (2012a). Long distance root-shoot signaling in plant-insect community interactions. *Trends in Plant Science*, 18, 149-156.
38. Soler, R., Van der Putten, W. H., Harvey, J. A., Vet, L. E. M., Dicke, M. & Bezemer, T. M. (2012b). Root herbivore effects on aboveground multitrophic interactions: patterns, processes and mechanisms. *Journal of Chemical Ecology*, 38, 755-767.
39. Thompson, J. N. (1991). O. Pellmyr, Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera, - *Annual Review of Entomology*, 36, 65-89.
40. Utsumi, S. & Ohgushi, T. (2008). Host plant variation in plant-mediated indirect effects: moth boring-induced susceptibility of willows to a specialist leaf beetle. *Ecological Entomology*, 33, 250-260.
41. Van Emden, H. F. & Harrington, R. (2007). *Aphids as crop pests*. CABI, Wallingford.
42. Van Zandt, P. A. & Agrawal, A. A. (2004a). Community-wide impacts of herbivore-induced plant responses in milkweed (*Asclepias syriaca*). *Ecology*, 85, 2616-2629.
43. Van Zandt, P. A. & Agrawal, A. A. (2004b) Specificity of induced plant responses to specialist herbivores of the common milkweed *Asclepias syriaca*. *Oikos*, 104, 401-409.
44. Viswanathan, D. V., Narwani, A. J. T. & Thaler, J. S. (2005). Specificity in induced plant responses shapes patterns of herbivore occurrence on *solanum dulcamara*, *Ecology*, 86, 886-896.
45. Zhang, G. F., Lövei, G. L., Hu, M. & Wan, F. H. (2013). Asymmetric consequences of host plant occupation on the competition between the whiteflies *Bemisia tabaci* cryptic species MEAM1 and *Trialeurodes vaporariorum* (Hemiptera: Aleyrodidae). *Pest Management Science*, 70, 1797-807.

Archive of SID

www.SID.ir