

بررسی ویژگی‌های زیستی تریپس پیاز، (*Thrips tabaci* (Thys.: Thripidae)، روی خیار، فلفل و بادمجان در شرایط آزمایشگاهی

حسین مددی^۱، عزیز خرازی پاکدل^۱، احمد عاشوری^۱ و جعفر محقق نیشابوری^۱

۱- گروه گیاه‌پزشکی دانشکده کشاورزی دانشگاه تهران، کرج، ۲- موسسه تحقیقات آفات و بیماری‌های گیاهی، تهران.

Life history parameters of *Thrips tabaci* (Thys.: Thripidae) on cucumber, sweet pepper and eggplant under laboratory conditions

H. Madadi¹, A. Kharazi-Pakdel¹, A. Ashouri¹ and J. Mohaghegh Neyshabouri²

1. Dept. of Plant protection, Faculty of Agriculture, Tehran University, Karaj, Iran, 2. Plant Pest and Disease Research Institute, Tehran, Iran.

چکیده

تریپس پیاز، *Thrips tabaci* Lindeman، از جمله مهمترین آفات سبزیجات و گیاهان زینتی در تمام نقاط دنیا به شمار می‌رود. این آفت همچنین به عنوان ناقل ویروس‌های مختلف گیاهی نیز خسارت می‌زند. در این بررسی شاخص‌های رشدی و پارامترهای جدول زندگی ویژه‌ی سنی این آفت در روی سه گیاه خیار، فلفل و بادمجان در شرایط آزمایشگاهی محاسبه گردید. کلیه‌ی آزمایشات در شرایط دمای $25 \pm 1^\circ\text{C}$ ، رطوبت نسبی $60 \pm 10\%$ و دوره‌ی نوری ۸:۱۶ (تاریکی: روشنایی) ساعت انجام شد. نتایج نشان می‌دهد کیفیت گیاه میزبان اثر معنی‌داری روی شاخص‌های رشد جمعیت تریپس می‌گذارد. نرخ ذاتی رشد (r_m) این آفت در روی سه گیاه خیار، فلفل و بادمجان به ترتیب 0.296 ، 0.158 و 0.234 حشره‌ی ماده به ازای هر فرد ماده در روز بود. همچنین بر اساس نتایج بدست آمده نرخ محدود افزایش جمعیت (λ) به ترتیب برای خیار، فلفل و بادمجان 1.334 ، 1.171 و 1.264 (روز/ماده/ماده) و طول دوره‌ی یک نسل (T) 14.879 ، 19.092 و 16.779 روز بود. همچنین زمان لازم برای دو برابر شدن جمعیت روی این سه گیاه (DT) 2.343 ، 4.384 و 2.956 روز و در نهایت نرخ خلص تولید مثل (R_n) 81.581 ، 20.461 و 51.141 نتاج ماده به ازای هر ماده در یک نسل محاسبه شد. با توجه به اثر کاملاً معنی‌دار گیاه میزبان روی پارامترهای زیستی تریپس پیاز، می‌توان از این ویژگی در جهت کنترل بهتر تریپس پیاز روی فلفل در مقایسه با خیار و بادمجان استفاده کرد.

واژگان کلیدی: تریپس پیاز، جدول زندگی ویژه‌ی سنی، پارامترهای زیستی، گیاه میزبان

Abstract

Onion thrips, *Thrips tabaci* Lindeman, is one of the most important pests of vegetables and ornamentals all over the world. Its role has been proved in the transmission of different viruses to several plants. In this study, life history parameters of *T. tabaci* were calculated on three host plants, cucumber, sweet pepper and eggplant. Experiments were conducted at $25 \pm 1^\circ\text{C}$, $60 \pm 10\%$ R.H. and photoperiod of 16: 8 (L: D) hours. The results showed that host plants affect life history of onion thrips significantly. Intrinsic rate of population increase (r_m) was 0.296, 0.158 and 0.234 female per female per day on cucumber, sweet pepper and eggplant respectively. Other parameters like λ (finite rate of increase) were 1.334, 1.171 and 1.264; T (mean generation time) were 14.879, 19.092 and 16.779; DT (doubling time) were 2.343, 4.384 and 2.956 days. Finally, R_n (net reproductive rate) was 81.581, 20.461 and 51.141 female/female in one generation. With regard to highly significant effect of host plants on life history

parameters of onion thrips, it is probable that this problem could be used for control of onion thrips on sweet pepper more effectively than on cucumber and eggplant.

Key words: *Thrips tabaci*, age specific life table, host plant

مقدمه

تریپس پیاز، *Thrips tabaci* Lindeman، یک گونه‌ی همه‌جایی و پلی‌فاژ است که به بیش از ۳۰۰ گیاه زراعی و گلخانه‌ای حمله می‌کند. خسارت اصلی تریپس پیاز ناشی از پاره کردن سلول‌های پارانشیم برگ و تغذیه از محتویات سلول می‌باشد. این عمل منجر به ایجاد لکه‌های نقره‌ای رنگ روی برگ می‌شود. تغذیه‌ی شدید تریپس از برگ باعث برهم خوردن توازن هورمونی گیاه شده و موجب می‌شود برگ‌ها پیچیده و بد شکل شده و گاهی اوقات از رشد باز بمانند (Capinera, 2001). همچنین تریپس پیاز می‌تواند ویروس‌های بیماری‌زای گیاهی نظیر Tomato Spotted Wilt Virus (TSWV) و ویروس نواری توتون (Tobacco Strip Virus) را به چند گیاه گلخانه‌ای منتقل کند (Capinera, 2001).

در بین عواملی که در خسارت‌زایی تریپس پیاز نقش دارند می‌توان ظرفیت بالای رشد جمعیت تریپس پیاز (Trichilo & Leigh, 1988) و افزایش سریع مقاومت علیه حشره‌کش‌ها (van Rijn *et al.*, 1995) را نام برد. بنابراین با توجه به مقاومت رو به گسترش تریپس پیاز نسبت به حشره‌کش‌های مختلف، محققین ترغیب به توسعه‌ی سایر روش‌های کنترل نظیر کنترل بیولوژیک و استفاده از ارقام مقاوم شده‌اند. شناخت ویژگی‌های زیستی (Life history) تریپس پیاز می‌تواند کارآیی روش‌های کنترل غیر شیمیایی را افزایش دهد (Andrewartha & Birch, 1954). یکی از مهمترین آماره‌هایی (Statistic) که می‌توان از اطلاعات مربوط به جداول زندگی ویژه‌ی سنی (Age specific life table) بدست آورد نرخ ذاتی افزایش طبیعی (Intrinsic rate of natural increase) (r_m) است که عبارت است از نرخ افزایش به ازای هر ماده در شرایط فیزیکی مشخص و در یک محیط نامحدود که اثرات افزایش تراکم قابل توجه نمی‌باشد (Birch, 1948; Carey, 1993). مقدار r_m توسط اکولوژیست‌ها اغلب به‌عنوان یک آماره‌ی مقایسه‌ای برای مشخص کردن اثر تیمارهای مختلف (دما یا کیفیت گیاه میزبان) روی ظرفیت تولید مثلی (Reproductive potential) حشره استفاده می‌شود (Dent & Walton, 1997; Southwood & Henderson, 2000). علاوه براین، ممکن است از این

آماره به‌عنوان ملاکی برای انتخاب دشمنان طبیعی و پیشگویی میزان موفقیت عوامل کنترل بیولوژیک روی میزبان‌های مختلف استفاده کرد (van Rijn *et al.*, 1995). برای مثال Fathipour *et al.* (2004) آماره‌های زیستی بالتوری سبز و سنک قوزه‌ی پنبه را با یکدیگر مقایسه کرده و با توجه به بالاتر بودن آماره‌های زیستی بالتوری سبز نسبت به آفت سنک قوزه‌ی پنبه نتیجه گرفتند با کاهش مصرف سموم، این شکارگر می‌تواند بخش مهمی از جمعیت سنک قوزه‌ی پنبه را کنترل نماید. عوامل مختلفی می‌توانند روی نرخ ذاتی رشد اثر بگذارند. برای نمونه متابولیت‌های ثانویه گیاهان و موادی که باعث مختل شدن گوارش می‌شوند ممکن است روی برهم کنش‌های گیاه‌خوار-دشمنان طبیعی از طریق کاهش دادن میزان بقا، جثه و در نتیجه زادآوری گیاه‌خواران اثر بگذارند (Price *et al.*, 1980). اگر اندازه‌ی کوچکتر حشره منجر به کاهش زادآوری شود، ممکن است نرخ افزایش جمعیت پایین آمده و به مقدار زیادی روی توانایی دشمنان طبیعی برای کنترل یک جمعیت محلی گیاه‌خواران اثر بگذارد (Price *et al.*, 1980; Walde, 1995). همچنین طولانی‌تر شدن زمان رشد و نمو می‌تواند باعث حساس‌تر شدن گیاه‌خواران در مقابل حمله‌ی دشمنان طبیعی شود (Cortesero *et al.*, 2000). برای مثال در ساده‌ترین شکل، یک شکارگر با نرخ شکارگری ثابت قادر به کنترل آفتی که در غیاب شکارگر هرروز ۱/۲ برابر می‌شود نمی‌باشد، درحالی‌که ممکن است اگر روی گیاه دیگری نرخ افزایش جمعیت اندکی کمتر شود و به ۱/۱۵ برسد شکارگر قادر به کنترل آفت باشد (Price *et al.*, 1980). جنبه‌های زیادی از ویژگی‌های شیمیایی و فیزیکی گیاه میزبان می‌تواند روی نرخ‌های رشد جمعیت گیاه‌خواران موثر باشد ولی بدون تردید یکی از مهمترین آنها ویژگی‌های غذایی گیاه است (Walde, 1995). ویژگی‌های شیمیایی گیاهان می‌تواند منجر به تولید گیاه‌خوارانی سمی و یا با کیفیت پایین غذایی و بی‌کیفیت شود. این عمل ممکن است باعث افزایش مرگ و میر، کاهش نرخ‌های رشد و زادآوری دشمنان طبیعی شود (Price *et al.*, 1980; Giles *et al.*, 2002). در این موارد هم کیفیت مواد شیمیایی موجود در گیاه و هم کمیت آنها می‌تواند موثر باشد (Giles *et al.*, 2002). در واقع بسیار محتمل است تنوع غذایی مصرف شده توسط گیاه‌خواران منجر به اختلافات مهمی در ترکیب شیمیایی و حساسیت آنها نسبت به حمله‌ی شکارگران شود (Price *et al.*, 2002). در این رابطه، Walde

(1995) واکنش کنه‌های شکارگر *Typhlodromus pyri* Scheuten و *Zetzellia mali* (Ewing) را نسبت به اثر تغییرات کیفیت غذایی درختان سیب روی کنه‌ی قرمز اروپایی *Panonychus ulmi* (Koch) بررسی کرد.

در ایران تاکنون تحقیقات زیادی روی اثر رژیم‌های غذایی و میزبان‌های مختلف روی شاخص‌های رشد جمعیت و ویژگی‌های زیست‌شناختی تریپس پیاز انجام نشده است. Hemmati & Benedictos (2000) مقاومت توده‌های پیاز بانک ژن گیاهی ملی ایران نسبت به تریپس پیاز را بررسی و در توجیه مقاومت برخی از ارقام پیاز به تریپس بیان داشتند به نظر می‌رسد وجود پوشش مومی در برگ‌های پیاز باعث ایجاد حساسیت نسبت به تریپس پیاز می‌شود. در سایر نقاط دنیا مطالعات مربوط به تعیین پارامترهای زیستی گونه‌های مختلف تریپس روی میزبان‌های مختلف و یا در دماهای متفاوت انجام شده است (Murai (2000), (Trichilo & Leigh, 1988; van Rijn *et al.*, 1995; Murai, 2000, 2001a, 2001b) اثر پنج دمای ۱۵، ۲۰، ۲۳، ۲۵ و ۳۰ درجه را روی تولید مثل و رشد و نمو تریپس پیاز مطالعه و با استفاده از اطلاعات درجه-روز^۱ تعداد بالقوه نسل‌های تریپس پیاز در یک سال را در ژاپن در شرایط صحرائی محاسبه کرده است. همچنین رشد و نمو، ظرفیت تولید مثلی و پتانسیل گونه‌ی *Thrips hawaiiensis* (Morgan) به عنوان یک آفت مهم موز، مرکبات و انجیر در سه دمای ۱۵، ۲۰ و ۲۵ درجه، با استفاده از رژیم غذایی گرده و محلول عسل محاسبه شده است (Murai, 2001b). او بیان می‌کند نرخ رشد و نمو این تریپس به صورت خطی با افزایش دما بالا می‌رود. علاوه بر این، او رشد و نمو، تولید مثل و رشد جمعیت *Thrips setosus* Moulton روی برگ‌های لوبیا در شش دمای مختلف را مطالعه کرد (Murai, 2001a). نرخ‌های رشد و نمو این تریپس به صورت خطی با افزایش دمای محیط پرورش بالا می‌رود و بالاترین نرخ ذاتی افزایش طبیعی (r_m) در دمای ۲۵°C دیده می‌شود (Murai, 2001a). (Trichilo & Leigh (1988) اثر کیفیت منبع غذایی روی قدرت تولید مثلی تریپس گل *Frankliniella occidentalis* (Pergande) را بررسی کردند. در این مطالعه، آنها قدرت تولید مثلی تریپس گل روی واریته‌های مختلف پنبه‌ی مقاوم یا حساس نسبت به کنه‌ی تار عنکبوتی را ارزیابی کرده و نتیجه گرفتند افزودن

۱- Degree-day

تخم کنه‌ی تار عنکبوتی یا گرده به برگ‌های پنبه به صورت معنی‌داری چندین ویژگی زیست‌شناختی تریپس گل را در مقایسه با حالتی که تریپس تنها از برگ‌ها تغذیه کند افزایش می‌دهد (Trichilo & Leigh, 1988). از آنجایی که این گونه در داخل گل‌ها یافت می‌شود، افزودن گرده باعث پایین آمدن طول دوره‌ی رشدی از مرحله‌ی تخم تا بالغ، افزایش زادآوری و طول عمر حشرات کامل در مقایسه با وضعیت تغذیه بدون گرده می‌شود و وقتی گرده وجود داشته باشد این تریپس می‌تواند بر اثرات منفی موجود در برگ‌های وارسته‌های مقاوم غلبه کند (Trichilo & Leigh, 1988).

Janssen et al. (2003) اثر کیفیت پایین گیاه میزبان را روی تریپس گل، *F. occidentalis* بررسی کردند. آنها اثر افزودن گرده‌ی درخت توس *Betula pubescens*، تخم کنه‌های شکارگر *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot و *Iphiseius degenerans* (Berlese) را روی نرخ رشد و نمو تریپس گل مورد مطالعه قرار دادند. برای این منظور آنها از یک گیاه با کیفیت پایین (فلفل) و یک گیاه با کیفیت بالا (خیار) برای تغذیه تریپس گل استفاده کردند (Janssen et al., 2003). Milne & Walter (1998) نیز بیان می‌کنند پنبه گیاهی با کیفیت پایین برای تریپس پیاز به شمار می‌رود زیرا همچنانکه فصل رشد پنبه جلو می‌رود جمعیت‌های تریپس کاهش می‌یابد و در شرایطی که تریپس پیاز میزبان دیگری در اختیار ندارد تخم‌های کنه‌ی تار عنکبوتی که روی پنبه وجود دارند می‌تواند به عنوان یک غذای کمکی عمل کند. آنها اثر چهار رژیم غذایی (لپه‌های پنبه + تخم کنه‌ی تار عنکبوتی، لپه‌ی پنبه به تنهایی، گل علف هرز گل زرد *Rapistrum rugosum* + تخم کنه‌ی تار عنکبوتی و گل علف هرز گل زرد به تنهایی) را روی رشد و نمو و زادآوری تریپس پیاز بررسی کردند (Milne & Walter, 1998).

van Rijn et al. (1995) نیز پارامترهای زیستی دو گونه تریپس پیاز و تریپس غربی گل را روی خیار با یکدیگر مقایسه کرده و نتیجه گرفتند نرخ ذاتی افزایش طبیعی جمعیت تریپس گل پایین‌تر از تریپس پیاز است. آگاهی از آماره‌های زیستی تریپس و اثرات گیاهان میزبان روی تریپس پیاز و به صورت غیرمستقیم روی شکارگرانش کمک زیادی به بکارگیری روش‌ها و زمان‌بندی مناسب برای کنترل تریپس می‌کند. هدف از این تحقیق نیز تعیین اثر سه گیاه میزبان خیار، فلفل دلمه‌ای و بادمجان روی سازگاری تریپس پیاز است که می‌تواند با استفاده از

اطلاعات بدست آمده از جدول زندگی ویژه سنی نظیر زادآوری و بقاء ویژه سنی ارزیابی شود. بر مبنای اطلاعات بدست آمده از این تحقیق و مطالعات تکمیلی روی شاخص‌های جمعیت شکارگران تربیس پیاز، می‌توان با دقت بیشتری در مورد کنترل آن توسط شکارگران در گلخانه‌ها صحبت کرد.

مواد و روش‌ها

الف- پرورش تربیس

برای پرورش تربیس پیاز از گیاه لوییای معمولی، واریته مونتانو به عنوان میزبان استفاده شد. دو برگ اولیه گیاه که کاملاً باز شده بودند (حدوداً سه هفته پس از کاشت) جدا و دم‌برگ آنها داخل ظروف پلاستیکی کوچکی به حجم ۲۰ میلی‌لیتر که پر از آب بود قرار داده شد. سپس این مجموعه داخل ظروف پلاستیکی کوچکی به ابعاد $14 \times 9 \times 1/5$ سانتی‌متر (ارتفاع \times عرض \times طول) قرار داده شد. درپوش ظروف جهت برقراری تهویه با توری ظریفی به ابعاد 10×15 سانتی‌متر مجهز شده بود. تربیس‌های بالغ روی برگ‌های بالغ قرار داده شده و پس از ۲۴ ساعت به برگ‌های جدید منتقل می‌شد. برگ‌های حاوی تخم تا هنگام خروج لاروها نگهداشته شده و یک روز در میان ظرف‌های کوچک پر از آب می‌شدند. در این شرایط برگ‌ها به مدت یک هفته کاملاً تازه و شاداب می‌ماندند و به محض مشاهده پزمردگی، روی برگ‌های تازه قرار داده می‌شدند تا لاروها به برگ‌های جدید منتقل شوند. ظروف پرورش در داخل انکوباتور در دمای 1 ± 25 درجه‌ی سانتی‌گراد، رطوبت نسبی ۶۰ درصد و دوره‌ی نوری ۱۶:۸ (تاریکی: روشنایی) قرار داده شد.

ب- مطالعات آزمایشگاهی:

جهت انجام آزمایش‌ها، ابتدا یک دسته‌ی همزاد از حشره‌ی مورد نظر تهیه شد. از آنجایی که تربیس پیاز تخم‌های خود را داخل بافت‌های گیاهی قرار می‌دهد و جابجایی تخم‌ها به علت ایجاد تلفات زیاد امکان‌پذیر نیست، لذا از لاروهای سن اول تربیس پیاز به عنوان گروه همزاد استفاده شد. حتی‌الامکان سعی شد لاروهای انتخاب شده هم‌سن باشند. برای این منظور

لاروهای سن اول با عمر حداکثر ۱۸ ساعت، کاملاً سفید رنگ و تازه خارج شده از تخم انتخاب شد. هر واحد آزمایشی شامل یک دیسک برگی دایره‌ای شکل به قطر ۳ سانتی‌متر از برگ‌های خیار (وارسته وایکینگ)، فلفل (وارسته کالیفرنیا و اندر) و بادمجان (وارسته بلاک بیوتی) بود که در روی یک کاغذ صافی اشباع از آب قرار داده شد. سپس در روی هر دیسک برگی یک لارو سن اول قرار داده شد و این مجموعه داخل ظروف پلاستیکی به قطر ۶۷ و ارتفاع ۲۵ میلی‌متر گذاشته شد. روزانه مراحل مختلف رشد و نمو و میزان تلفات لاروها تا زمان تبدیل شدن به حشره کامل ثبت گردید. پس از ظهور حشرات کامل، ماده‌ها جهت تخم‌گذاری به صورت انفرادی روی برگ‌های میزبان قرار داده شد. هر روز دیسک‌ها تعویض و هم‌زمان بقاء ویژه‌ی سنی (l_x) و زادآوری ویژه (m_x) ثبت شد. سپس مقدار دقیق t_m از معادله‌ی $\sum_{L_{t+1}}^{-t} m_x = 1$ و به وسیله‌ی روش آزمون و خطا^۱ محاسبه گردید (Birch, 1948; Andrewartha & Birch, 1954). در این معادله x سن میانی^۲ که نقطه‌ی میانی فواصل سنی (برای مثال روز) بوده و همچنین L_x برابر با $L_x = \frac{L_{x1} + L_{x2}}{2}$ می باشد. آزمایش تا آخرین روز زنده‌مانی تمام ماده‌ها ادامه یافت. تعداد لاروهای سن اول (n) مورد استفاده در تیمار خیار، فلفل و بادمجان به ترتیب ۳۱، ۳۰ و ۳۲ عدد بود و پس از طی شدن دوران پیش از بلوغ، به ترتیب ۳۱، ۲۶ و ۲۷ حشره‌ی ماده ظاهر شدند که آزمایش با این تعداد حشره‌ی ماده ادامه یافت. شایان ذکر است مقدار m_x عبارت است از تعداد حشرات ماده‌ی تولید شده به ازای هر فرد ماده در روز x و چون تریپس پیاز در شرایط آزمایشگاهی ذکر شده دارای تولید مثل ماده‌زایی^۳ است (van Lenteren, 1995; van Rijn *et al.*, 1995) بنابراین تعداد لاروهای تولید شده در هر روز در عدد یک ضرب می‌شود و لذا تغییری نمی‌کند. برای محاسبه‌ی شاخص‌های جدول زندگی ویژه‌ی سنی از فرمول‌های جدول ۱ استفاده شد. آزمون آماری آماره‌های جدول زندگی با استفاده از روش Maia *et al.* (2000) انجام شد. برای آزمون آماری شاخص‌های کمی محاسبه شده نیاز است که میزان عدم قطعیت^۴ آنها محاسبه گردد

۱- Iteration

۲- Pivotal age

۳- Thelytoky

۴- Uncertainty

(Meyer, 1986; Dent & Walton, 1997) برای این منظور از یک کد برنامه‌ی SAS موجود در وب سایت www.cnpma.embrapa.br/servicos.html استفاده شد. این برنامه بر اساس روش جک‌نایف (Jackknife) است و آماره‌های مختلف جدول زندگی را برای تیمارهای مختلف دو به دو با یکدیگر مقایسه می‌کند (Maia et al., 2000).

جدول ۱. پارامترهای جدول زندگی ویژه‌ی سنی و فرمول‌های آن.

Table 1. Stable population parameters and their formulae.

Parameter	Formula
Net reproductive rate	$R_0 = \sum L_x m_x$
Finite rate of increase	$\lambda = e^{r_m}$
Intrinsic rate of natural increase	$1 = \sum L_x m_x e^{-r_m x}$
Generation time	$T = \frac{LnR_0}{r_m}$
Doubling time	$DT = \frac{Ln2}{r_m}$
Gross reproductive rate	$GRR = \sum m_x$
Intrinsic birth rate	$b = \frac{1}{\sum e^{-r_m x} L_x}$
Intrinsic death rate	$d = b - r$
Rate of weekly multiplication	$r_w = (e^r)^7$
Nymphs per female-day	$\frac{\sum L_x m_x}{\sum L_x}$

شایان ذکر است مقادیر ارائه شده در بخش نتایج، مقادیر حقیقی و نه تخمین زده شده توسط روش جک‌نایف می‌باشد. در صورتی که اختلاف زیادی در مقادیر حقیقی بدست آمده برای آماره‌های زیستی با مقادیری که از طریق تخمین‌های روش جک‌نایف بدست آمده وجود

داشته باشد، باید از روش‌های دیگر به‌جای روش جکنایف استفاده کرد (Maia *et al.*, 2000). خوشبختانه در مورد داده‌های مربوط به تریپس پیاز مشاهده می‌شود مقادیر واقعی آماره‌های زیستی با مقادیر تخمین زده شده بر اساس روش جکنایف در اکثر موارد در سطح یک هزارم نیز با یکدیگر اختلاف ندارند و در مواردی نیز مقدار آنها دقیقاً با هم برابر است که نشان دهنده‌ی مناسب بودن روش جکنایف برای انجام مقایسات است.

نتایج و بحث

نرخ ذاتی رشد تریپس پیاز (r_m) روی خیار برابر با ۰/۲۹۶ ماده به ازای هر ماده در روز است که در مقایسه با مقدار r_m تریپس پیاز در روی فلفل و همچنین بادمجان اختلاف معنی‌داری را نشان می‌دهد (جدول ۲) ($P < 0.0001$). البته مقدار نرخ ذاتی رشد تریپس روی گیاهان فلفل و بادمجان نیز اختلاف کاملاً معنی‌داری را با یکدیگر نشان می‌دهد. همچنین نرخ خالص تولید مثل تریپس پیاز (R_0) روی خیار اختلاف معنی‌داری با مقدار این آماره روی فلفل و بادمجان دارد ($P < 0.0001$ برای فلفل و $P < 0.001$ برای بادمجان). به عبارت دیگر می‌توان انتظار داشت که روی خیار جمعیت تریپس پس از گذشت یک نسل ۸۱/۵۸۱ برابر شود. این مقدار در مورد فلفل پس از گذشت یک نسل ۲۰/۴۶۱ برابر و روی بادمجان ۵۱/۱۴۱ برابر است (جدول ۲). مقایسه‌ی نرخ خالص تولید مثل روی گیاهان فلفل و بادمجان با یکدیگر نیز اختلاف کاملاً معنی‌داری نشان می‌دهد ($P < 0.001$). نتایج نشان می‌دهد، گیاه میزبان روی طول دوره‌ی یک نسل (T) نیز اثر معنی‌داری دارد. بر این اساس، میانگین طول دوره‌ی یک نسل تریپس پیاز روی خیار اختلاف کاملاً معنی‌داری با مقادیر متناظر روی فلفل و بادمجان نشان می‌دهد ($P < 0.01$) اما اختلاف مقدار این آماره روی فلفل و بادمجان معنی‌دار نیست ($P = 0.063$). توجه به مقدار DT تریپس پیاز (جدول ۲) نشان می‌دهد جمعیت تریپس در روی خیار پس از ۲/۳۳۴ روز دو برابر می‌شود در حالی که در روی فلفل جمعیت تریپس پیاز پس از گذشت ۴/۱۳۹ روز دو برابر می‌شود. مقادیر این آماره نیز اختلاف بسیار معنی‌داری را در تمام مقایسات روی گیاهان مختلف نشان می‌دهد.

جدول ۲. شاخص‌های جدول زندگی ویژه‌ی سنی تریپس پیاز روی میزبان‌های مختلف.

Table 2. Stable population parameters of onion thrips feeding on different host plants.

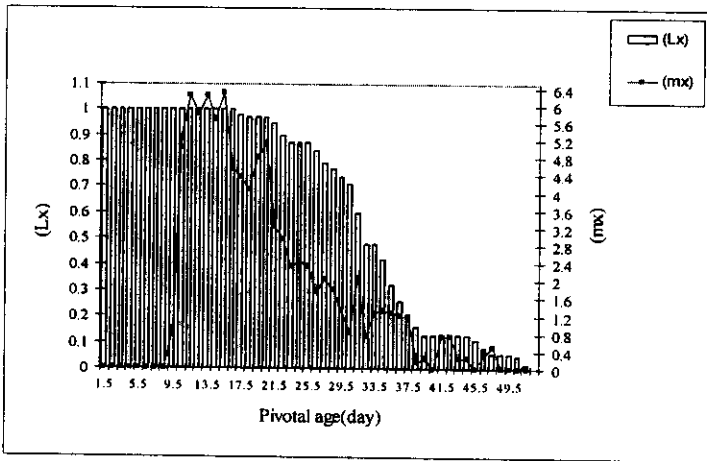
Host plant	Net reproductive rate (R_0)	Intrinsic rate of natural increase (r_m)	Generation time (T)	Doubling time (DT)
Cucumber	81.581	0.296	14.879	2.343
Pepper	20.461	0.167	19.092	4.384
Eggplant	51.141	0.234	16.779	2.956

نرخ ناخالص تولید مثل (GRR) تریپس پیاز روی خیار، فلفل و بادمجان به ترتیب برابر با ۹۲/۵۵، ۴۴/۰۳۲ و ۱۰۲/۱۳۶ (ماده/ماده) بود که نشان دهنده‌ی اثر مشخص گیاه میزبان روی میزان تولید نتاج ماده توسط هر فرد است. محاسبه‌ی سایر آماره‌ها نیز نتیجه‌گیری فوق را تأیید می‌کند. نرخ ذاتی تولد (b) و مرگ روی خیار به ترتیب ۰/۴۰ و ۰/۱۰۴ محاسبه شد که نشان می‌دهد به ازای هر فرد، روزانه ۰/۴ تولد و ۰/۱۰۴ مرگ در جمعیت رخ می‌دهد. مقادیر متناظر برای تریپس‌های روی فلفل عبارت است از ۰/۲۱۵ و ۰/۰۴۸ و برای بادمجان ۰/۳۳۳ و ۰/۰۸۸ بر روز. با استفاده از نسبت b/d، احتمال اینکه هر فرد در جمعیت کوچک یک تولد یا مرگ را تجربه می‌کند (Carey, 1993) می‌توان بیان کرد این میزان برای تریپس‌های روی خیار، فلفل و بادمجان به ترتیب ۳/۸۵، ۴/۴۸ و ۳/۷۸ است. نتایج نشان می‌دهد حداکثر و حداقل تعداد تخم‌هایی که یک حشره‌ی ماده در طول دوره تخم‌گذاری خود روی خیار می‌گذارد ۱۴۳ و ۱۸ عدد است. در حالیکه این مقدار روی فلفل حداکثر ۷۴ و حداقل صفر عدد و برای بادمجان ۱۵۰ و صفر عدد است. تحقیقات Murai (2000) نشان می‌دهد در دمای ۲۵°C مقدار r_m بدست آمده‌ی تریپس پیاز روی گرده و محلول عسل برابر با ۰/۱۷۰ است. van Rijn *et al.* (1995) در تحقیقات خود مقدار r_m تریپس پیاز در روی خیار را ۰/۱۷۶ گزارش کردند. به نظر می‌رسد با توجه به تولید افراد نر در آزمایش‌های آنها یکی از علل اختلاف مقدار محاسبه شده‌ی r_m در این تحقیق با مقدار بدست آمده توسط van Rijn *et al.* (1995) تولید افراد نر باشد که باعث کاهش مقدار m_x و در نهایت کاهش r_m می‌شود. بر اساس van Lenteren *et al.* (1995) جمعیت‌های مختلف تریپس پیاز از نظر تولید افراد نر با یکدیگر اختلاف دارند. مقایسه‌ی سایر آماره‌های زیستی نشان می‌دهد که نرخ خالص تولید مثل (R_0) برای تریپس پیاز روی خیار

توسط آنها کمتر از یک سوم مقدار بدست آمده در این تحقیق است (۲۷/۵ ماده به ازای هر فرد ماده در هر نسل) که دلیل آن نیز می‌تواند تولید افراد نر در مطالعات آنها باشد (van Rijn et al., 1995). نرخ ذاتی رشد دو گونه‌ی دیگر تریپس آفت یعنی *T. setosus* و *T. hawaiiensis* که روی برگ لوبیا و رژیم غذایی گرده به اضافی محلول عسل تغذیه کرده بودند به ترتیب ۰/۱۹۹۷ و ۰/۲۰۷۶ گزارش شده است (Murai, 2001a, 2001b). مقدار R_0 تریپس پیاز با تغذیه از گرده و محلول عسل ۱۶۴/۷ است (Murai, 2000) که در حدود دو برابر مقدار بدست آمده در این تحقیق است و ناشی از تغذیه‌ی تریپس از یک منبع غذایی با کیفیت بالا است. رژیم غذایی گرده و محلول عسل دارای اثر مشابهی روی نرخ خالص تولید مثل گونه دیگر تریپس یعنی *T. hawaiiensis* است (Murai, 2001b). همچنین برای *T. setosus* در دمای ۲۵°C مقدار R_0 برابر با ۷۷/۲ گزارش شده است (Murai, 2001a). بر اساس تحقیقات Milne & Walter (1998)، زادآوری تریپس پیاز روی رژیم غذایی علف هرز گل زرد *R. rugosum* + تخم کهنه‌ی تار عنکبوتی برابر با ۲/۸۹ ± ۳۴/۵ تخم بود که اختلاف معنی‌داری با سایر تیمارها داشت. در حالیکه مقادیر فوق در این تحقیق برای تریپس‌هایی که از خیار تغذیه کرده بودند ۸۱/۵۸ تخم و برای تریپس‌هایی که از فلفل و بادمجان تغذیه کرده بودند به ترتیب ۲۰/۴۶ و ۵۱/۱۴۱ تخم محاسبه شد. (van Rijn et al. (1995) طول دوره‌ی یک نسل (T) تریپس پیاز در روی خیار را در دمای ۲۵°C برابر با ۲۰/۴ روز و (Murai (2000) این مقدار را برای تریپس پیاز که از گرده و عسل تغذیه کرده بود برابر با ۲۹/۹ روز گزارش می‌کنند که نسبت به مقدار محاسبه شده در این تحقیق (۱۴/۸۷۹ روز) بسیار بیشتر است و این مسئله را شاید بتوان ناشی از اثر رژیم غذایی روی میانگین طول دوره‌ی یک نسل دانست. طول دوره‌ی یک نسل در مورد دو گونه‌ی *T. setosus* و *T. hawaiiensis* نیز در دمای ۲۵ درجه‌ی سانتی‌گراد به ترتیب برابر با ۱۸ و ۱۹/۶ روز است (Murai, 2001a, 2001b). (Milne & Walter (1998) نشان دادند لاروهای تریپس پیاز قادرند روی هر چهار رژیم غذایی (لپه‌های پنبه + تخم کهنه‌ی تار عنکبوتی، لپه‌ی پنبه به تنهایی، گل علف هرز گل زرد *R. rugosum* + تخم کهنه‌ی تار عنکبوتی و گل علف هرز گل زرد به تنهایی) رشد کنند، اما لاروها روی تیمارهای تخم کهنه + بافت‌های گیاهی (گل علف هرز و لپه‌های پنبه) به صورت معنی‌داری سریع‌تر از تیمار بافت‌های گیاهی به تنهایی، رشد می‌کنند.

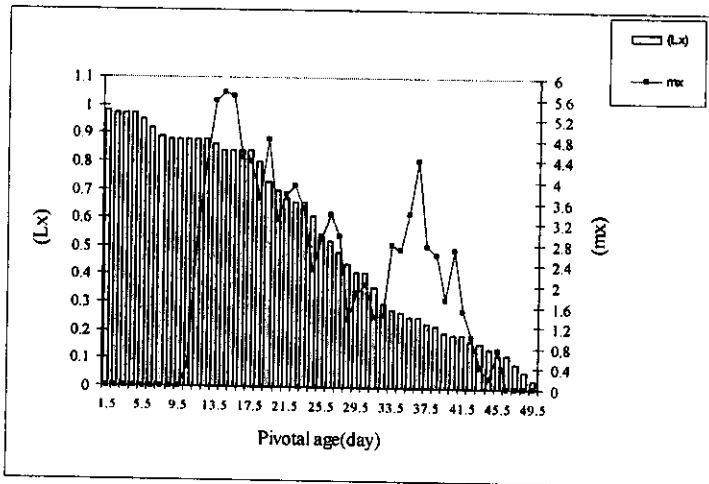
شکل‌های ۱، ۲ و ۳ اثر گیاه روی نرخ بقاء و زادآوری ویژه‌ی سنی را به خوبی نشان می‌دهند. مقادیر I_x یا همان نرخ بقاء برای تریپس‌هایی که روی خیار تغذیه می‌کنند در اوایل دوران زندگی شیب کمتری دارد و در واقع پس از ۱۶ روز از شروع آزمایش تلفات این تریپس‌ها برابر با صفر است. درحالی‌که بقاء ویژه‌ی سنی برای تریپس‌های روی بادمجان و فلفل تا این روز به ترتیب $0/867$ و $0/843$ است. همین‌طور منحنی m_x این شکل‌ها نشان می‌دهد حداکثر میزان تخم‌گذاری برای تریپس‌های روی خیار در اوایل دوران تخم‌گذاری در فاصله‌ی روزهای ۱۱ تا ۱۵ دوره‌ی زندگی اتفاق می‌افتد که در روز ۱۵ زندگی (روز هفتم تخم‌گذاری) به حداکثر مقدار خود برابر با میانگین $6/29$ نتاج ماده به ازای هر ماده می‌رسد. این مسئله با نتایج *van Rijn et al., (1995)* که بیان کردند اوج تخم‌گذاری تریپس روی خیار در ۵-۴ روز اول دوران تخم‌گذاری است مطابقت دارد. پس از آن میزان تخم‌گذاری علی‌رغم نوسانات اندک، تقریباً با روند یکنواختی رو به کاهش می‌گذارد تا در روز ۴۸ به صفر می‌رسد (شکل ۱). درمورد تریپس‌هایی که روی بادمجان بسر می‌برند، مقدار m_x همانند گیاه میزبان خیار، در اوایل دوران تخم‌گذاری (حداکثر روزهای ۴ تا ۶) به حداکثر مقدار خود (میانگین $0/7$ ماده به ازای هر ماده در روز پنجم) می‌رسد ولی پس از آن برخلاف تریپس‌های روی خیار که مقدار m_x دارای روند نزولی منفی یکنواخت و با نوسانات کم دامنه‌ای است، نوسانات شدیدی را نشان می‌دهد و دو بار در روزهای ۱۹ و ۳۶ دوره‌ی زندگی به اوج می‌رسد، هرچند که این مقادیر کمتر از حداکثر مقدار مشاهده شده است (شکل ۲).

زادآوری ویژه‌ی سنی تریپس پیاز روی فلفل تفاوت‌های زیادی با منحنی مشابه روی گیاهان خیار و بادمجان نشان می‌دهد. حداکثر نتاج ماده‌ی تولید شده به ازای هر ماده روی فلفل ($2/89$) بسیار کمتر از مقادیر آن روی خیار و بادمجان است و برخلاف دو میزبان قبلی تقریباً در اوسط دوران تخم‌گذاری (روز ۳۵ دوره‌ی زندگی) دیده می‌شود. به جز اوج‌هایی که در روزهای ۱۶ و ۳۲ دیده می‌شود، میزان m_x از ابتدای دوران تخم‌گذاری تا روز ۳۵ تقریباً روند ثابت و کم‌نوسانی را نشان می‌دهد اما بعد از آن با شیب تندی رو به کاهش می‌گذارد به طوری که در روزهای ۴۴ تا ۴۶ دوره‌ی زندگی به صفر رسیده ولی مجدداً افزایش می‌یابد تا در روز ۴۹ به صفر برسد (شکل ۳).



شکل ۱. احتمال بقاء و زادآوری ویژه‌ی سنی تریپس پیاز، *T. tabaci*، روی خیار.

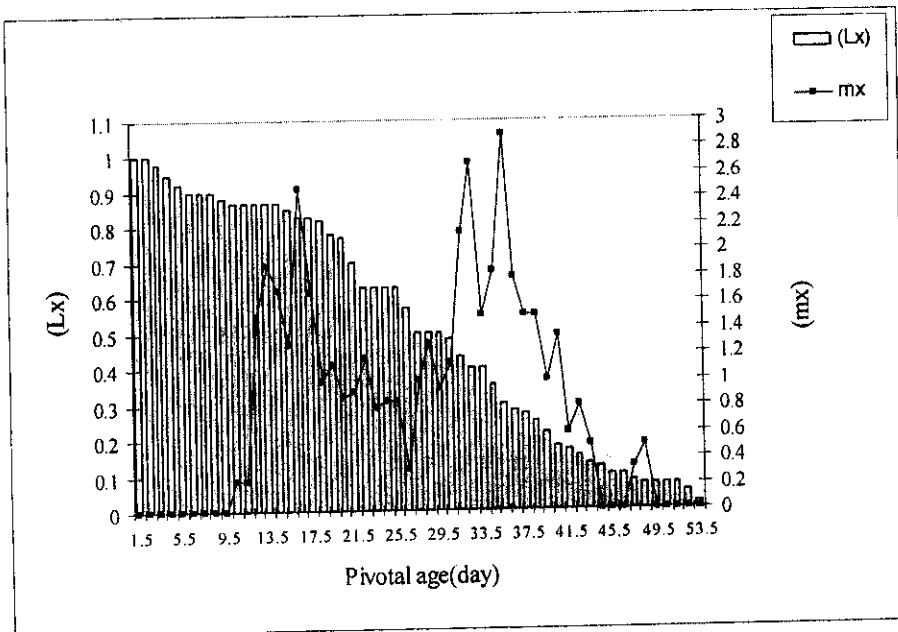
Figure 1. Age-specific survival rate (l_x) and fecundity (m_x) of onion thrips, *T. tabaci*, reared on cucumber.



شکل ۲. احتمال بقاء و زادآوری ویژه‌ی سنی تریپس پیاز، *T. tabaci*، روی بادمجان.

Figure 2. Age-specific survival rate (l_x) and fecundity (m_x) of onion thrips, *T. tabaci*, reared on eggplant.

van Rijn *et al.* (1995) حداکثر نرخ تخم‌گذاری تریپس پیاز در دمای ۲۵ درجه‌ی سانتی‌گراد روی خیار را ۵/۵ تخم در روز گزارش کردند که اندکی کمتر از مقدار بدست آمده در این تحقیق است. در همین دما، Murai (2000, 2001a) این مقدار را برای تریپس پیاز روی محلول‌عسل و گرده بیشتر از هشت تخم در روز و برای *T. setosus* روی برگ لوبیا ۶/۵-۴/۵ عدد در روز گزارش می‌کند. تحقیقات Janssen *et al.* (2003) نشان داد تریپس گل، *F. occidentalis* روی گیاه آلوده به کنه‌ی تار عنکبوتی می‌تواند از تخم کنه تغذیه کند. این مسئله وقتی تریپس گل از بافت‌های فلفل که ارزش غذایی کمتری نسبت به بافت‌های خیار دارد تغذیه می‌کند بیشتر دیده می‌شود (Janssen *et al.* 2003; Mound, 2005). آنها بیان کردند نرخ



شکل ۳. احتمال بقاء و زادآوری ویژه‌ی سنی تریپس پیاز، *T. tabaci*، روی فلفل.

Figure 3. Age-specific survival rate (l_x) and fecundity (m_x) of onion thrips, *T. tabaci*, reared on pepper.

بقاء و رشد و نمو لاروها وقتی که به بافت‌های با کیفیت غذایی پایین (فلفل) تخم‌کنه‌های شکارگر *P. persimilis* و *I. degenerans* و یا گرده‌ی درخت توس (غان) که یک ماده غذایی با

کیفیت بالا است اضافه می‌شود افزایش می‌یابد. درحالی‌که افزودن همین مواد غذایی به غذای با کیفیت بالا (برگ‌های خیار) منجر به افزایش نرخ‌های بقاء و رشد و نمو تریپس گل نمی‌شود. این مسئله در مورد تریپس پیاز نیز دیده شده و وقتی تریپس پیاز از تخم کنه‌ی دونقطه‌ای تغذیه می‌کند طول دوره رشد و نمو آن کاهش و زادآوری‌اش افزایش می‌یابد (Milen & Walter, 1998). Janssen et al. (2003) گزارش کردند وقتی تریپس *F. occidentalis* روی دیسک‌های برگ‌های فلفل بدون افزودن گرده به عنوان غذای کمکی رشد می‌کند ۴۴ درصد افراد تا مرحله‌ی شفیرگی زنده می‌مانند در حالی که میزان بقاء روی دیسک‌های برگ خیار بدون افزودن غذاهای کمکی ۸۸ تا ۱۰۰ درصد است. بخشی از این اختلاف به این علت است که این تریپس به میزان زیادی نیازمند گرده برای تکامل رشد و نمو خویش است و این مسئله در صورتی که از یک میزبان با ارزش غذایی پایین تغذیه کند تشدید می‌شود. در تحقیق حاضر، این مقدار برای تریپس پیاز به ترتیب روی خیار، فلفل و بادمجان ۱۰۰، ۸۶ و ۸۴ درصد محاسبه شد (شکل‌های ۱، ۲ و ۳). همچنین نشان داده شده است که زمان مورد نیاز برای رسیدن به مرحله‌ی شفیرگی برای *F. occidentalis* با تغذیه از برگ‌های خیار کوتاه‌تر می‌شود (Janssen et al., 2003). این مسئله نیز می‌تواند دلیلی بر پایین‌تر بودن نرخ ذاتی افزایش طبیعی جمعیت تریپس پیاز روی فلفل در مقایسه با خیار و بادمجان باشد.

در توجیه علت این تفاوت‌ها و نتایج بدست آمده در این تحقیق باید گفت ترکیب شیمیایی و متابولیت‌های ثانویه‌ی گیاهان مذکور می‌تواند روی ویژگی‌های زیستی تریپس پیاز موثر باشد. به‌ویژه چون این گیاهان از خانواده‌های متفاوتی هستند این مسئله غیرمنتظره نیست. برای مثال اشاره شده که در خانواده‌ی Solanaceae که فلفل نیز از اعضای این خانواده به شمار می‌رود، برخی از گیاهان آلکالوئیدهایی مانند هیوسیامین و آتروپین ترشح می‌کنند (Ghahreman, 1990). عامل دیگری که ممکن است باعث کاهش نرخ رشد و نمو و بقاء تریپس پیاز در روی فلفل در مقایسه با خیار شود، وجود پدیده کشش تماسی^۱ در گونه‌های متعددی از بال‌ریشکداران است. پدیده‌ی فوق در تریپس پیاز نیز وجود دارد و در موارد متعددی تریپس‌های بالغ در محل اتصال رگی‌ها به یکدیگر که حداکثر تماس با سطح برگ را ایجاد

۱- Thigmotaxis

می‌کرد، دیده شد (مشاهدات شخصی). این پدیده باعث می‌شود تماس با سطوح جانبی در رفتار تریپس‌ها اهمیت داشته باشد. کرک‌ها و پرزهای سطح گیاه امکان برآورده شدن این گرایش را به حشره می‌دهد و در مواردی که فاصله بین کرک‌ها مناسب باشد و حشره بتواند لابلای آنها نفوذ کند (نظیر برگ‌های خیار و بادمجان) تکثیر و ازدیاد تریپس‌ها بالا می‌رود درحالی‌که روی برگ‌های صاف فلفل نوعی حالت بی‌قراری به تریپس‌ها دست می‌دهد (Boumier, 1995). این مسئله برای توجیه کاهش میزان تخم‌گذاری کنه‌های شکارگر *Phytoseius plumifer* (C. & F.) روی برگ‌های صاف لیمو ترش نیز بیان شده است (Rasmy & El-Banhawy, 1974). در نهایت می‌توان نتیجه‌گیری نمود به دلیل اثرات نامطلوب فلفل روی زادآوری و بقاء تریپس پیاز، حساسیت تریپس‌هایی که در روی فلفل رشد می‌کنند در مقایسه با خیار در مقابل روش‌های کنترل بسیار بیشتر است و این مسئله می‌تواند باعث کنترل بهتر تریپس پیاز روی فلفل در مقایسه با خیار گردد. در این مورد انجام تحقیقات بیشتر در مورد علت بروز این اثرات و همچنین امکان بهره‌برداری از آن در کنترل تریپس پیاز پیشنهاد می‌شود.

سپاسگزاری

این تحقیق با استفاده از امکانات پژوهشی گروه گیاه‌پزشکی دانشکده‌ی کشاورزی دانشگاه تهران انجام شد. از آقای وحید حسینی نوه به جهت ارائه‌ی پیشنهادهای ارزشمند در مورد مطالب مقاله صمیمانه قدردانی می‌گردد. همچنین از زحمات سرکارخانم مهندس بنفشه احمدی و آقای مهندس آرمن بارویان برای مساعدت‌هایشان در اجرای این تحقیق سپاسگزاری می‌شود.

منابع

- Andrewartha, H. G. & Birch, L. C. (1954) *The distribution and abundance of animals*. 1st ed. 782 pp. University of Chicago press.
- Birch, L. C. (1948) The intrinsic rate of natural increase of an insect population. *Journal of Animal Ecology* 17(1), 15-26.

- Capinera, J. L. (2001) *Handbook of vegetable pests*. 1st ed. 729 pp. Academic press.
- Carey, J. R. (1993) *Applied demography for biologists, with special emphasis on insects*. 1st ed. 206 pp. Oxford University press.
- Cortesero, A. M., Stapel J. O. & Lewis, W. J. (2000) Understanding and manipulating plant attributes to enhance biological control. *Biological control* 17, 35-49.
- Dent, D. R. & Walton, M. R. (1997) *Methods in ecological and agricultural entomology*. 387 pp. CAB International, Walford.
- Fathipour, Y., Jafari, A. & Hosseini, S. M. (2004) Population Growth statistics of *Creontiades pallidus* (Het.: Miridae) and associated predators *Nabis capsiformis* (Het.: Nabidae) and *Chrysoperla carnea* (Neu.: Chrysopidae). *Journal of Entomological Society of Iran* 23(2), 15-31. [In Persian with English summary].
- Ghahreman, A. (1994) *Plant systematics, cormophytes of Iran*. Vol. 3, 1th ed. 768 pp. Iran University Press. [In Persian].
- Giles, K. L., Madden, R. D., Stockland, R., Payton M. E. & Dilwith, J. W. (2002) Host plant affect predator fitness via the nutritional value of herbivore prey: investigation of a plant-aphid-ladybeetle system. *Biocontrol* 47, 1-21.
- Bournier, A. (1995) *Les thrips: biologie, importance agronomique*. 183 pp. Tabriz University Press. [Translated in Persian by M. Hassanzadeh].
- Hemmati, F. & Benedictos, P. (2000) Screening of NPGBI Iranian accession of onion for resistance to onion thrips (*Thrips tabaci*). *Proceedings of the 14th Iranian Plant Protection Congress*, Vol. 1, Pests, 71.
- Janssen, A., Willemse, E. & van der Hammen, T. (2003) Poor host plant quality causes omnivore to consume predator eggs. *Journal of Animal Ecology* 72, 478-483.
- van Lenteren, J. C. & Loomans, A. J. M. (1995) Introduction. pp. 1-35 in van Lenteren, J. C. & Loomans A. J. M. (Eds) *Biological control of thrips pests*. 201 pp. Wageningen Agricultural University.
- Maia, A. H. N., Luiz, A. J. B. & Campanhola, C. (2000) Statistical inference on associated fertility life table parameters using Jackknife technique: computational aspects. *Journal of Economic Entomology* 93(2), 511-518.
- Meyer, J. S., Ingresoll, C. G., McDonald, L. L. & Boyce, M. S. (1986) Estimating uncertainty in population growth rates: Jackknife vs. Bootstrap techniques. *Ecology* 67(5), 1156-1166.

- Milne, M. & Walter. G.** (1998) Significance of mite prey in the diet of the onion thrips *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae). *Australian Journal of Entomology* 37, 120-124.
- Mound, L. A.** (2005) Thysanoptera: diversity and interactions. *Annual Review of Entomology* 50, 247-269.
- Murai, T.** (2000) Effect of temperature on development and reproduction of the onion thrips, *Thrips tabaci* Lindeman (Thysanoptera: Thripidae) on pollen and honey solution. *Applied Entomology and Zoology* 35(4), 499-504.
- Murai, T.** (2001a) Life history study of *Thrips setosus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 100, 245- 251.
- Murai, T.** (2001b) Development and reproductive capacity of *Thrips hawaiiensis* (Thysanoptera: Thripidae) and its potential as a major pest. *Bulletin of Entomological Research* 91, 193-198.
- Price, W. P., Bouton, C. E., Gross, P., Mc Pheron, B. A, Thompson . J. N. & Weis, A. E.** (1980) Interactions among three throphic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Entomology* 11, 41-65.
- van Rijn, P. C., Mollema, J. C. & Stenhuis-Broers, G. M.** (1995) Comparative life history studies of *Frankliniella occidentalis* and *Thrips tabaci* (Thysanoptera: Thripidae) on cucumber. *Bulletin of Entomological Research* 85, 285-297.
- Rasmy, A. H. & El-Banhawy E. M.** (1974) Behaviour and bionomics of the predatory mite, *Phytoseius plumifer* (C. & F.) [Acarina: Phytoseiidae] as affected by physical surface features of host plants. *Entomophaga* 19(3), 255-257.
- Southwood, T. R. E. & Henderson P. A.** (2000) *Ecological Methods*. 3rd ed. 575 pp. Blackwell science.
- Trichilo, P. J. & Leigh T. F.** (1988) Influence of resource quality on the reproductive fitness of flower thrips (Thysanoptera: Thripidae). *Annals of Entomological Society of America* 81(1), 64-70.
- Walde, S.** (1995) How quality of host plant affects a predator-prey interaction in biological control. *Ecology* 76(4), 1206-1219.