نامه‌ی انجمن حشره‌شناسی ایران
۶۱-۵۱ :(۲)۳۱ - ۱۳۹۰

هزینه‌های ترشح مواد کورنیکولی شته‌ی جالیز، *Aphis gossypii* (Hem.: Aphididae)، به‌عنوان یک مکانیسم دفاعی روی قابلیت‌های زیستی آن

حمیدرضا صراف معیری[۱،۲و*]، احمدرضا مهندسی[۳و٤] و احمد عاشوری[۳]

۱- گروه گیاه‌پزشکی، دانشکده‌ی کشاورزی، دانشگاه زنجان، زنجان، ۲- پژوهشکده‌ی فیزیولوژی و بیوتکنولوژی، دانشگاه زنجان، زنجان، ۳- پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشکده‌ی گیاه‌پزشکی و علوم باغبانی،گروه گیاه‌پزشکی، دانشگاه تهران، کرج، ٤- شرکت گیاه بذر الوند، تهران.

*مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: hamidsarrafm@gmail.com

Fitness costs of cornicle secretions as a defense mechanism for cotton aphid, *Aphis gossypii* (Hem.: Aphididae)

H. R. S. Moayeri[1,2&*], A. R. Mohandesi[3,4] and A. Ashouri[3]

1. Department of Plant Protection, Faculty of Agriculture, Zanjan University, Zanjan, Iran, 2. Research Institute of Physiology and Biotechnology, Zanjan University, Zanjan, Iran, 3. Department of Plant Protection, Faculty of Horticulture and Plant Protection, College of Agriculture and Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran, 4. Gyah Bazr Alvand Corporation, Tehran, Iran.

*Corresponding author, E-mail: hamidsarrafm@gmail.com

چکیده

ترشحات کورنیکولی برای هشدار دادن به افراد هم‌گونه، زمانی که با خطر شکار شدن توسط دشمنان طبیعی مواجه می‌شوند، در بسیاری از گونه‌های شته‌ها به‌عنوان یک مکانیسم دفاعی شناخته شده است. مطالعات گسترده‌ای روی منافع این ترشحات و فرمون هشدار دهنده ناشی از آن انجام پذیرفته است ولی هزینه‌های این مکانیسم برای شته‌ها هنوز به‌خوبی شناخته نشده است. در این مطالعه هزینه‌های زیستی مستقیمی که ترشحات کورنیکولی شته‌ی جالیز، *Aphis gossypii* Glover، روی مراحل بالغ و نابالغ شته‌ها دارند مورد بررسی قرار گرفته است. بدین منظور، قسمت پشتی قفسه‌ی سینه‌ی شته‌ها در مراحل مختلف زیستی (پوره‌ی سن دوم، سوم، چهارم و بالغین) به‌وسیله‌ی قلم‌موی نازکی تحریک شد تا قطرات کورنیکولی مترشحه قابل مشاهده باشند. پس از این دست‌کاری، خصوصیات زیستی شته‌ها تا مرگ آخرین شته‌ی بالغ پی‌گیری شد. آزمایش‌ها در شرایط دمایی ۱ ± ۲۵ درجه‌ی سلسیوس، رطوبت نسبی ۵ ± ۵۰ درصد و دوره‌ی نوری ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی در داخل اتاقک رشد انجام شد. نتایج نشان داد که تولید ترشحات کورنیکولی به‌وسیله‌ی پوره‌های سن دوم و سوم شته‌ی جالیز اثری روی زنده‌مانی و پوره‌زایی بالغ‌های آن‌ها ندارد. برعکس، زنده‌مانی و پوره‌زایی پوره‌های سن چهارم و حشرات کاملی که وادار به ترشح قطرات کورنیکولی شده بودند به‌طور معنی‌داری نسبت به افرادی که تولید این ترشحات را نکرده بودند، کاهش یافت. همچنین مشخص شد که ترشحات کورنیکولی هزینه‌هایی را برای آخرین مراحل پورگی و حشرات کامل شته‌ی جالیز در بر دارد.

واژگان کلیدی: هزینه‌های زیستی، فرمون هشدار دهنده، رفتار دفاعی

Abstract

The cornicle secretion is a defensive mechanism in many aphid species to warn the related individuals of predation by natural enemies. Many researches have been conducted on the benefits of

دریافت: ۱۳۸۹/۵/۳، پذیرش: ۱۳۹۰/۶/۱۵.

Archive of SID

www.SID.ir

cornicle droplet and alarm pheromone but the cost of this phenomenon is poorly investigated. This study is intended to evaluate the direct fitness cost of cornicle secretion of immature as well as mature cotton aphids, *Aphis gossypii* Glover. Aphids were artificially forced to produce cornicle droplets at different stages of their development (second, third and fourth instars as well as adults). They were lightly stroked on the anterior portion of the thorax with a fine brush, resulting in the secretion of visible cornicle droplets. After this manipulation, life-history parameters of aphids were recorded until the death of the last adult individual. Experiments were conducted in a growth chamber at 25 ± 1°C, 50 ± 5% RH and a photoperiod of 16 L: 8 D hours. The results showed that the secretion of cornicle droplets by second and third instar nymphs of cotton aphid did not affect their survivorship and the number of offspring produced by their adult stage. In contrast, fourth instar nymphs as well as adults that emitted cornicle droplets had significantly lower survivorship and offspring production than non-secretors. The cornicle secretion has also fitness costs on the late instar and adult cotton aphids.
Key words: cost fitness, alarm pheromone, defensive behavior

مقدمه

در تعامل بین شکار و شکارگر مکانیسم‌های دفاعی بسیار گوناگونی که شکار برای رهایی از شکارگر به‌کار می‌برد، تکامل یافته است (Gross, 1993). این مکانیسم‌های دفاعی عمدتاً به دو صورت رفتار کاهش برخورد شکار با شکارگر و یا سازوکارهایی که از خطر کشته شدن شکار، بعد از مواجهه با شکارگر می‌کاهند، مشاهده شده است (Rehfeldt, 1990).

شته‌ی جالیز، *Aphis gosypii* Glover، یک گونه‌ی همه‌جازی و چندخوار است که در مناطق گرمسیر و معتدل به‌عنوان یک آفت خسارت‌زا و اقتصادی محسوب می‌شود (Wool *et al*., 1995). این شته به‌صورت مستقیم و غیرمستقیم به‌واسطه‌ی تغذیه از شیره‌ی نباتی و انتقال ویروس‌های گیاهی به محصولات کشاورزی خسارت وارد می‌سازد. یکی از مهم‌ترین مکانیسم‌های دفاعی چنین گیاه‌خوارانی علیه شکارگران، استفاده از فرمون هشدار دهنده است که با ترشح قطراتی از کورنیکول‌ها آغاز می‌شود (Lucas & Brodeur, 2001). ترشحات کورنیکول شامل مواد پیچیده‌ای از اسیدهای چرب و ترکیبی فرار تحت عنوان E-β-farnesene (EBF) است که با انتشار آن در محیط باعث تحرک شاخک‌ها، قطع تغذیه و فرار از منطقه‌ی خطر در نزد افراد هم‌گونه و در نتیجه کاهش خطر شکار شدن می‌شود (Dixon, 1998). قطرات کورنیکول تنها در صورت مورد حمله قرار گرفتن شته‌ها توسط شکارگرها تولید می‌شود و علاوه‌بر اینکه به‌عنوان علایم شیمیایی هشدار دهنده نقشی دفاعی ایفا می‌کند، به‌شدت خاصیت چسبندگی دارد و در صورت برخورد شکارگر با آن‌ها می‌تواند با چسباندن قطعات دهانی و ایجاد اختلال در حرکت باعث خطرات زیادی برای گونه‌های شکارگر و پارازیتویید شود (Rasekh *et al*., 2010).

Archive of SID

www.SID.ir

فرمون اعلام خطر و سایر مواد مترشحه از کورنیکول در یک مسیر فرعی تولید هورمون جوانی سنتز می‌شود که در بدن حشرات مسئول کنترل بسیاری از مکانیسم‌های موجود در رشد و نمو حشرات است (Gut *et al.*, 1987; Mondor & Roitberg, 2002). اگر چه فواید تولید این علایم در سازگاری و زنده ماندن جانوران مختلف تا به امروز به‌خوبی مطالعه و گزارش شده است (Nault & Phelan, 1984; Bradbury & Vehrencamp, 1998; Chivers & Smith, 1998) ولی هزینه‌های احتمالی انتشار این علایم برای تولیدکننده هنوز به‌خوبی روشن نیست، چرا که کمی کردن اثرات و مکانیسم‌های فیزیولوژیک دخیل در ساخت و رهاسازی آن بسیار پیچیده و مشکل می‌باشد.

پژوهش حاضر در پی پاسخ به این سوال است که آیا خصوصیات زیستی شته‌ی جالیز، پس از تولید ترشحات کورنیکولی و متعاقب آن انتشار فرمون هشدار دهنده تحت تأثیر قرار خواهد گرفت؟ تا با پاسخ به این سوال ابعادی از هزینه‌های احتمالی این مکانیسم دفاعی شته‌ها روی شایستگی (fitness) آن‌ها مورد ارزیابی قرار گیرد.

مواد و روش‌ها

پرورش گیاهان و حشرات

برای پرورش حشرات و انجام آزمایش‌ها از گیاه خیار، *Cucumeris sativus* var. Negeen، که در گلدان‌های دولیتری در خاک استاندارد به نسبت ۱ :۱ :۱ شن، ماسه و رس کاشته شده بود، استفاده گردید. گیاهان خیار در اتاقک‌های رشد در دمای ۱ ± ۲۵ درجه‌ی سلسیوس، رطوبت نسبی ۵ ± ۵۰ درصد و دوره‌ی روشنایی ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی پرورش داده شدند.

شته‌ی جالیز، *A. gossypii*، از گلخانه‌های خیار دانشکده‌ی کشاورزی کرج جمع‌آوری شد. شته‌ها پس از شناسایی و تأیید گونه‌ی مورد نظر روی گیاه خیار و با شرایطی که در پرورش گیاهان ذکر گردید نگه‌داری شدند. برای هم‌سن‌سازی شته‌ها در آزمایش‌ها، تعداد ۵۰ عدد شته بالغ بدون بال روی دیسک‌های برگی گیاه خیار قرار داده شدند. دیسک‌های برگی عبارت بودند از تکه‌ای برگ گیاه خیار به ابعاد تقریبی ۲ × ۲ سانتی‌متر که به صورت واژگون داخل

Archive of SID

www.SID.ir

ظرف‌های شش ضلعی محتوی محلول آب و آگار ۲٪ قرار گرفته بودند، به‌طوری‌که شته‌ها از سطح پشتی برگ قادر به تغذیه باشند. بعد از گذشت ۱۲ ساعت تمام بالغین برداشته شدند و پوره‌های متولد شده در این مدت به‌عنوان افراد هم‌سن (Cohort) در نظر گرفته شدند.

نحوه‌ی انجام آزمایش‌ها و تجزیه و تحلیل آماری داده‌ها

دیسک‌های برگی برای تمام آزمایشات مورد استفاده قرار گرفت. برای تهیه‌ی این دیسک‌های برگی فقط از برگ‌های گیاهان ٦ برگی خیار استفاده گردید و آزمایش‌ها در پتری دیش‌های ۵ سانتی‌متری انجام شد. در هر پتری دیش تعداد یک عدد شته‌ی سالم به‌عنوان شاهد و یا شته‌هایی که قبل از شروع آزمایش برای ترشح مواد از کورنیکول تحریک شده بودند قرار داده شد. برای وادار کردن شته‌ها به تولید مصنوعی ترشحات کورنیکولی بدون اینکه صدمه‌ای ببینند از روش Mondor & Roitberg (2003) استفاده گردید. در این روش چنانچه قسمت پشتی‌ـ میانی قفسه‌ی سینه‌ی اول شته‌ها با یک قلم‌مو تحریک شود، شته‌ها بلافاصله اقدام به تولید موادی مایع‌مانند و قهوه‌ای‌رنگ از کورنیکول‌های خود می‌کنند که پس از گذشت چند ساعت در مجاورت هوا خشک می‌شود. پوره‌های سنین دوم، سوم، و چهارم، و شته‌های بالغ (٢٤ ساعته) مورد آزمایش تنها یک‌بار با روش فوق برای تولید مواد کورنیکولی تحریک شدند و شته‌هایی که قادر به تولید این مواد نبودند و یا در طی ۱۲ ساعت پس از تحریک از بین رفتند، از آزمایش‌ها حذف گردیدند (Mondor & Roitberg, 2003).

پوره‌های سنین مختلف و بالغینی که مبادرت به تولید ترشحات کورنیکولی کردند با در نظر گرفتن افراد شاهد هم‌سن برای هر تیمار تا زمان مرگ مورد بررسی و ارزیابی قرار گرفتند و اطلاعات مربوط به میزان مرگ و میر، طول عمر و تعداد پوره‌هایی که به‌طور روزانه تولید کردند، ثبت شد. هر ۲ روز یک‌بار محیط زندگی شته‌ها با برگ جدید تعویض شد تا کیفیت غذایی برگ تغییر چندانی نداشته باشد و همچنین شته‌های تازه‌متولدشده به‌طور روزانه شمارش و از دیسک‌های برگی کنار گذاشته شدند. آزمایش‌ها در در قالب طرح کاملاً تصادفی با ۳۰ تکرار و در شرایط دمایی ۱ ± ۲۵ درجه‌ی سلسیوس، رطوبت نسبی ۵ ± ۵۰ درصد و دوره‌ی نوری ١٦ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی داخل اتاقک‌های رشد انجام شد.

Archive of SID

www.SID.ir

ثبت داده‌ها و تهیه‌ی گراف و اشکال با نرم‌افزار Microsoft Excel و مقایسه‌ی آماری شاهد و تیمار با آزمون t-test به کمک نرم‌افزار SAS 8.1 انجام گردید.

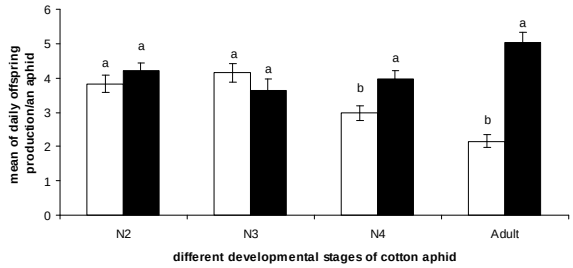
نتایج و بحث

نتایج نشان می‌دهد ویژگی‌های زیستی شته‌ی جالیز، *A. gossypii*، به‌شدت تحت تأثیر تولید ترشحات کورنیکولی قرار می‌گیرد. تجزیه و تحلیل حاصل از داده‌ها نشان می‌دهد که در پوره‌های سنین دوم و سوم این شته که تولید ترشحات کورنیکولی می‌کنند، میزان پوره‌زایی روزانه (P = ۰/۱۵۱، df = ۲۱، t = ۱/۷۲؛ P = ۰/۷۰۸، df = ۲۳، t = ۱/۱۵) و طول عمر باقی‌ماندشان (P = ۰/۳٤٥، df = ۲۷، t = ۱/٤٥؛ P = ۰/۰۵۵، df = ۲۹، t = ۲/۰۹) نسبت به افراد شاهد تغییری نکرده است (شکل‌های ۱ و ۲). ولی پوره‌های سن چهارم و شته‌های بالغی که وادار به ترشح مواد کورنیکولی شده بودند، نسبت به افراد شاهد، میانگین پوره‌زایی روزانه (P = ۰/۰۰۱، df = ۲۷، t = ٥/٦٦؛ P = ۰/۰۱٦، df = ۲۷، t = ۲/٦) و طول عمر باقی‌ماندشان (P = ۰/۰۰۱، df = ۲٦، t = ٥/٤۳؛ P = ۰/۰۰۱٥، df = ۲٦، t = ٤/۱۱) به‌طور معنی‌داری تحت تأثیر قرار گرفته است (شکل‌های ۱ و ۲). میانگین (± SE) طول عمر باقی‌مانده برای پوره‌های سن چهارم تیمارشده و شاهد به‌ترتیب ۰/۷٤ ± ۲۱ و ۱/۲ ± ۲۷/۳٦ روز (شکل ۲) و میانگین پوره‌زایی روزانه‌ی هر شته در تیمارهایی که وادار به ترشح مواد کورنیکولی شده بودند نسبت به شته‌های شاهد به‌ترتیب۰/۲۱ ± ۲/۹۸ و ۰/۲۷ ± ۳/۹۵ پوره در هر روز به دست آمد (شکل ۱). در شته‌های بالغ *A. gossypii* تولید ترشحات کورنیکولی به‌عنوان یک مکانیسم دفاعی، به نظر می‌رسد هزینه‌های بیشتری را برای شته به دنبال داشته باشد، چرا که میزان پوره‌زایی روزانه و طول عمر باقی‌مانده‌ی شته‌های تیمارشده نسبت به افراد شاهد تا حدود نصف تقلیل پیدا کرد. پوره‌زایی روزانه‌ی افراد تیمارشده در مقایسه با شته‌های شاهد به‌ترتیب ۱/۵۱ ± ۲/۱٦ و ۰/۳ ± ۵/۰۳ و طول عمر باقی‌مانده‌ی شته‌های بالغ تولیدکننده‌ی ترشحات کورنیکولی نسبت به شته‌های شاهد به‌ترتیب ۰/۸٦ ± ۱۱/٦۳ و ۱/۲ ± ۲۳/۱۵ روز محاسبه گردید (شکل‌های ۱ و ۲). همچنین نمودار ترسیم شده از نسبت زنده‌مانی افراد تولیدکننده‌ی ترشحات کورنیکولی در مقایسه با افراد شاهد نشان داد که افراد بالغ تیمارشده با شیب تندتری در شروع آزمایش نسبت

Archive of SID

www.SID.ir

به شته‌های بالغ شاهد از بین رفته‌اند، به‌طوری‌که ۵۰ درصد از افراد مورد آزمایش کـه وادار بـه تولید ترشحات کورنیکولی شده بودند تا سن ۱۲ روزگی آزمایش از بین رفته‌اند در صورتی که برای جمعیت شته‌های شاهد مورد آزمون این نسبت مرگ و میر در سن ۲۵ روزگـی آزمـایش اتفاق افتاده است (شکل ۳).



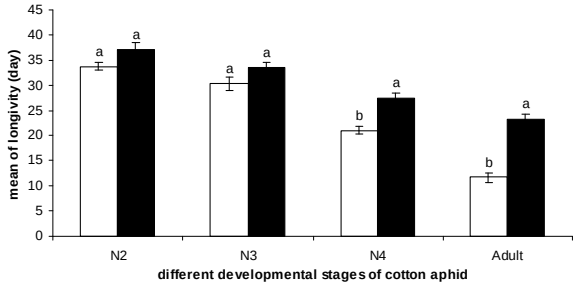
شکل ۱. میانگین (± SE) پوره‌زایی روزانه‌ی شته‌های جالیز بالغی (تعـداد = ۳۰) کـه در سـنین پوره‌گی دوم (N2)، سوم (N3)، و چهارم (N4)، و شته‌ی بالغ (Adult) به‌طور مصـنوعی وادار به تولید ترشحات کورنیکولی شده‌اند (ستون‌هـای سـفید رنـگ) در مقایسـه بـا شته‌های شاهد (ستون‌های سیاه رنگ). حروف مختلف نشان دهنده‌ی معنـی‌دار بـودن تفاوت میانگین بین شاهد و تیمار است.

Fig. 1. Mean (± SE) of daily offspring production by cotton aphid matures (n = 30) that were artificially induced to secrete cornicle droplets (white columns) in second instar (N2), third instar (N3), fourth instar (N4) nymphs and adult stage in comparison to control aphids (black columns). Columns with different letters are significantly different.

نتایج به‌دست آمده در این تحقیق به وضوح نشان می‌دهد که شته‌ی جالیز برای استفاده از تولید ترشحات کورنیکولی به‌عنوان یک مکانیسم دفاعی می‌بایستی هزینه‌های زیستی بالایی را، به‌ویژه در دوره‌ی سنی حشره‌ی کامل و پوره‌ی سن چهارم، بپردازد و ظاهراً پورهای سنین دوم و سوم توانایی و زمان کافی برای جبران این هزینه‌ها را خواهنـد داشـت، چـرا کـه اگـر ایـن ترشحات در مراحل ابتدایی دوره‌ی نابالغ (سنین دوم و سوم) تولید شود شته‌هایی که بـه سـن بلوغ می‌رسند مانند افراد شاهد به‌طور طبیعی عمر کرده و پوره‌زایی می‌نمایند. ولی در سن آخر

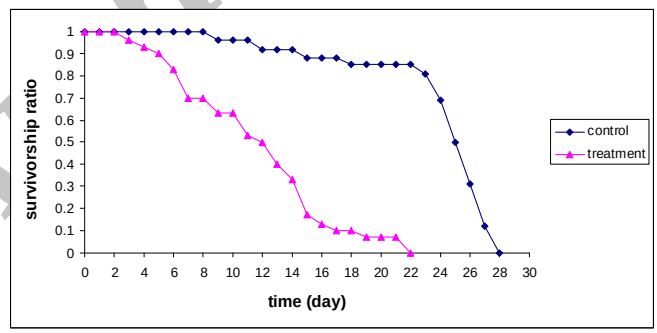
Archive of SID

www.SID.ir



شکل ۲. میانگین (± SE) طول عمر پوره‌های سنین دوم (N2)، سوم (N3) و چهارم (N4)، و شته‌های بالغی (Adult) (تعداد = ۳۰) که به‌طور مصنوعی وادار به تولید ترشحات کورنیکولی شده‌اند (ستون‌های سفید رنگ) در مقایسه با میانگین طول عمر شته‌های شاهد (ستون‌های سیاه رنگ). حروف مختلف نشان‌دهنده‌ی معنی‌دار بودن تفاوت میانگین بین شاهد و تیمار است.

Fig. 2. Mean (± SE) of longevity for second (N2), third (N3), fourth (N4) instar nymphs and adult cotton aphids (n = 30) that were artificially induced to secrete cornicle droplets (white columns) in comparison to control aphids (black columns). Columns with different letters are significantly different.



شکل ۳. نسبت زنده‌مانی شته‌های بالغ *A. gossypii* که به‌طور مصنوعی وادار به تولید ترشحات کورنیکولی شده‌اند (تیمار) در مقایسه با شته‌های شاهد.

Fig. 3. The Survivorship ratio of *A. gossypi* adults that were artificially induced to secrete cornicle droplets (treatment) in comparison to control aphids.

Archive of SID

www.SID.ir

پورگی و مرحله‌ی بلوغ به نظر می‌رسد شته‌ها زمان کافی برای جبران این هزینه‌ها را نخواهند داشت و اختلالات فیزیولوژیک ناشی از تولید این ترشحات ویژگی‌های زیستی آن‌ها را به‌شدت تحت تأثیر قرار خواهد داد. این نتایج با تحقیقات گذشته مطابقت دارد که نشان می‌دهد ترشح مواد کورنیکولی در دوران بلوغ شته‌های نخود فرنگی، *Acyrhtosiphon pisum* (Harris)، باعث کاهش طول عمر آن‌ها می‌شود (Mondor & Roitberg, 2003) اما در همین تحقیق برخلاف نتایج پژوهش ما تعداد پوره‌های تولیدشده توسط شته‌های نخود فرنگی که به‌طور مصنوعی وادار به ترشح مواد کورنیکولی شده بودند، تغییر معنی‌داری نمی‌یابد. همچنین، در این رابطه Byers (2005) نشان داده است که کمیت تولید فرمون هشدار دهنده با اندازه، سن و وزن شته‌ی جالیز، *A. gossypii*، رابطه‌ی مثبت و معنی‌داری دارد، به‌طوری‌که شته‌های نابالغ میزان کمتری از فرمون هشدار دهنده نسبت به بالغین خود تولید می‌کنند. احتمالاً شته‌های نابالغ ترجیح می‌دهند به جای اینکه توانایی خود را صرف تولید فرمون بکنند، برای رشد و رسیدن به مرحله بلوغ این انرژی را صرف نمایند (Mondor & Roitberg, 2002).

احتمال بروز اختلالات فیزیولوژیک و متعاقب آن هزینه‌هایی که این شته صرف تولید فرمون هشدار دهنده می‌کند، شاید به‌دلیل استفاده‌ی شته‌ها از مسیر فرعی تولید هورمون جوانی برای تولید این ترشحات باشد. همان‌طور که نشان داده شده است، شته‌ها برای تولید فرمون‌های اعلام خطر و سایر ترشحات کورنیکولی از این مسیر سنتتیک استفاده می‌نمایند (Romoser, 1981). هورمون جوانی یکی از مهم‌ترین هورمون‌ها در حشرات است که اعمال مهمی مانند پوست‌اندازی، تکامل پوره‌ها و باروری افراد بالغ را در اختیار دارد. بنابراین کاهش تعداد پوره‌های تولیدشده توسط شته‌هایی که قبلاً برای تولید ترشحات کورنیکول تحریک شده بودند، نشان می‌دهد که احتمالاً این شته‌ها انرژی زیادی برای تولید این ترشحات صرف کرده‌اند و اختلالات اساسی در مسیر تولید هورمون جوانی ایجاد شده می‌تواند نقش مهمی در بروز این هزینه‌های زیستی داشته باشد، به‌طوری‌که شته‌ی جالیز نمی‌تواند انرژی خود را برای تولید پوره‌های بیشتر صرف نماید (Mondor *et al*., 2000; Mondor & Roitberg, 2002; Mondor *et al*., 2002).

از طرف دیگر به نظر می‌رسد که برای انتخاب مکانیسم‌های مختلف دفاعی نزد حشرات مختلف، به‌ویژه شته‌ها، میزان هزینه‌ها و منفعت‌های احتمالی ناشی از آن‌ها می‌تواند در

Archive of SID

www.SID.ir

رتبه‌بندی استفاده از مکانیسم‌های مختلف نیز دخیل باشد (Mondor & Roitberg, 2003). طبق مشاهدات، شته‌ی جالیز تنها در صورت حمله‌ی مستقیم سن شکارگر *Orius laevigatus* (Fibber) و فرو بردن استایلت‌هایش درون بدن شته، تولید ترشحات کورنیکولی می‌کند. شته‌ی جالیز با مشاهده‌ی این سن شکارگر و یا در مجاورت قرار گرفتن با آن، از این مکانیسم دفاعی خود استفاده نمی‌کند که با توجه به نتایج به‌دست آمده در این پژوهش به نظر می‌رسد استفاده از ترشحات کورنیکولی در شته‌ها به‌علت هزینه‌های مستقیمی که روی ویژگی‌های زیستی آن‌ها دارد تنها به‌عنوان آخرین مکانیسم دفاعی استفاده می‌شود. این یافته می‌تواند توجیهی بر عملکرد و انتخاب این مکانیسم دفاعی شته‌ها در برخورد با شکارگران باشد. افزون بر این، در برخی از مطالعات دیگر نشان داده شده است که برخی شکارگران مانند کفشدوزک‌ها از مواد فرار فرمون هشدار دهنده‌ی شته‌ها به‌عنوان علایمی شیمیایی در ردیابی و پیدا کردن طعمه‌ی خود استفاده می‌کنند (Dixon, 1998) که این هزینه‌ی غیرمستقیمی است که از آن می‌توان به‌عنوان دلیلی افزون بر تحلیل ما در خصوص استفاده از این رفتار به‌عنوان آخرین مکانیسم دفاعی نزد شته‌ها در برخورد با شکارگران استنباط کرد.

با توجه به نتایج به‌دست آمده در تحقیق حاضر می‌توان نتیجه گرفت که هر چند به لحاظ فردی استفاده از مکانیسم دفاعی فوق نزد شته‌ها می‌تواند هزینه‌های زیادی برای شته‌ی جالیز در پی داشته باشد، اما در تعامل‌های شیمیایی که در یک کلنی بین شته‌های هم‌گونه برقرار می‌باشد استفاده از علائم بویایی هشدار دهنده نسبت به افراد هم‌گونه، تقبل هزینه‌ای است که منفعت آن را باید در ساختار جمعیتی شته‌ها جستجو کرد و نقش علائم شیمیایی هشدار دهنده در حفظ، سازگاری و بقای کلنی شته‌ها می‌تواند توجیه‌بخش قبول این هزینه‌ها باشد. بنابراین، تولید ترشحات کورنیکول با وجود هزینه‌های فردی زیاد برای شته‌ها، از نظر اجتماعی می‌تواند ابزار دفاع قدرتمندی در سازگاری هرچه بیشتر شته‌ها در برخورد با خطر باشد. آزمایشات تکمیلی، ازجمله بررسی همبستگی تولید ترشحات کورنیکولی و EBF با استفاده از تکنیک گازکروماتوگرافی- طیف سنجی جرمی (GC-MS) و ارتباط آن با نرخ ذاتی رشد (r_m)، و همچنین اندازه‌گیری وزن تر و خشک و سایر خصوصیات زیستی شته‌ها می‌تواند ابعاد بیشتری را از لحاظ روشن‌تر و کمی‌تر کردن هزینه‌های تولید ترشحات کورنیکولی آشکار نماید.

Archive of SID

www.SID.ir

منابع

Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L. (1998) *Principles of animal communication*. 917 pp. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Mass.

Byers, J. A. (2005) A cost of alarm pheromone production in cotton aphids, *Aphis gossypii*. *Naturwissenschaften* 92, 69-72.

Chivers, D. P. & Smith, R. J. F. (1998) Chemical alarm signaling in aquatic predator-prey systems: a review and prospectus. *Ecoscience* 5, 338-352.

Dixon, A. F. G. (1998) *Aphid ecology*. 300 pp. Chapman & Hall, London, UK.

Gross, P. (1993) Insect behavioral and morphological defenses against parasitoids. *Annual Review of Entomology* 38, 251-73.

Gut, J., Harrewijn, P., van Oosten, A. M. & van Rheenen, B. (1987) Additional functions of alarm pheromones in development processes of aphids. *Mededelingen van de Faculteit Landbouwwetenschappen, Universiteit Gent* 52, 371-378.

Lucas, E. & Brodeur, J. (2001) A fox in sheep's clothing: furtive predators benefit from the communal defense of their prey. *Ecology* 82, 3246-3250.

Mondor, E. B., Baird, D. S., Slessor, K. N. & Roitberg, B. D. (2000) Ontogeny of alarm pheromone secretion in pea aphid, *Acyrthosiphon pisum. Journal of Chemical Ecology* 26, 2875-2882.

Mondor, E. B. & Roitberg, B. D. (2002) Pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*, cornicle ontogeny as an adaptation to differential predation risk. *Canadian Journal of Zoology* 80, 2131-2136.

Mondor, E. B., Roitberg, B. D. & Stadler, B. (2002) Cornicle length in Macrosiphini aphids: a comparison of ecological traits. *Ecological Entomology* 27, 758-762.

Mondor, E. B. & Roitberg, B. D. (2003) Age-dependent fitness costs of alarm signaling in aphids. *Canadian Journal of Zoology* 81, 757-762.

Nault, L. R. & Phelan, P. L. (1984) Alarm pheromones and sociality in pre-social insects. pp. 238-256 in Bell, W. J. & Carde, R. T. (Eds) *Chemical ecology of insects*. 450 pp. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Mass.

Rasekh, A., Michaud J. P., Kharazi-Pakdel, A. & Allahyari, H. (2010) Ant mimicry by an aphid parasitoid, *Lysiphelebus fabarum* (Marshall) (Hymenoptera: Aphidiidae). *Journal of Insect Science* 10, 1-14.

Rehfeldt, G. E. (1990) Antipredator strategies in oviposition site selection of *Pyrrhosoma nymphula* (Zygoptera, Odonata). *Oecologia* 85(2), 233-237.

Archive of SID

www.SID.ir

Romoser, W. S. (1981) *The science of Entomology*. 2nd ed. 575 pp. Macmillan Publishers, New York.

Wool, D., Hales D. & Sunnucks P. (1995) Host plant relationships of *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera, Aphididae) in Australia. *Journal of the Australian Entomological Society* 34, 265-271.

Archive of SID

www.SID.ir