

پاسخ بویایی زنبور انگل‌واره^۱: *Habrobracon hebetor* (Hymenoptera: Braconidae) به دو گیاه میزبان آن

سوده داودی دهکردی^۱، علی اصغر سراج^{۱*} و آرمان آوند فقیه^۲

۱- گروه گیاه‌پزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید چمران اهواز، اهواز، ایران و ۲- موسسه تحقیقات گیاه‌پزشکی کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، تهران، ایران
* مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: seraj.a@scu.ac.ir

چکیده

ترکیبات فرار شیمیایی متصاعد شده از حشرات گیاه‌خوار و گیاهان آسیب دیده توسط آن‌ها نقش بسیار مهمی در رفتار جستجوی زنبورهای انگل‌واره ایفا می‌کنند که منجر به تعیین محل دقیق میزبان توسط آن‌ها می‌شود. در این مطالعه، پاسخ بویایی زنبور انگل‌واره، *Habrobracon hebetor* (Say) به رایحه‌های لارو شب پره، *Helicoverpa armigera* Hünber فضولات لاروی، گیاهان میزبان شامل گوجه فرنگی و سنبله ذرت سالم و آلوده بوسیله بویایی سنج دو طرفه Y در شرایط آزمایشگاهی مورد بررسی قرار گرفت. نتایج نشان داد، زنبورهای انگل‌واره به طور معنی‌داری به ترکیبات فرار آزاد شده از لارو سن پنجم *H. armigera* و فضولات آن جلب شدند. همچنین در مقایسه پاسخ زنبورها به لارو سن پنجم *H. armigera* با گوجه فرنگی آلوده و ذرت آلوده به لارو *H. armigera* به ترتیب ۷۱/۷۴ و ۶۸/۰۹ درصد از زنبورها بازوی منتهی به لاروسن پنجم میزبان را انتخاب کردند. رایحه‌های میوه گوجه فرنگی و سنبله ذرت سالم برای زنبور انگل‌واره *H. hebetor* جلب کننده نبود. همچنین در پاسخ زنبور به رایحه فضولات لارو که با دو گیاه میزبان متفاوت تغذیه شده بودند، اختلاف معنی‌داری مشاهده نشد. نتایج بیانگر این است که رایحه فضولات لاروی و لارو سن پنجم شب پره *H. armigera* مهم‌ترین عامل جلب کننده زنبور انگل‌واره *H. hebetor* می‌باشند.

واژه‌های کلیدی: شب پره میوه خوار گوجه فرنگی، بویایی سنج، ترکیبات فرار القایی، کایرومون

Olfactory response of *Habrobracon hebetor* (Hymenoptera: Braconidae) to *Helicoverpa armigera* and its two host plants

Soudeh Davoudi Dehkordi¹, Ali Asghar Seraj^{1,*} & Arman Avand-Faghih²

1. Department of Plant protection, Faculty of Agriculture, Shahid Chamran University of Ahvaz, Ahvaz, Iran & 2. Iranian Research Institute of Plant Protection, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Tehran, Iran.

* Corresponding author, E-mail: seraj.a@scu.ac.ir

Abstract

The volatiles emitted by herbivorous insects and herbivore-damaged plants play an important role in foraging behaviour of parasitoids that lead to host location of parasitic wasps. The olfactory response of *Habrobracon hebetor* (Say) (Hymenoptera: Braconidae) to volatile compounds of larvae and larval faeces of *Helicoverpa armigera* (Hünber) (Lepidoptera: Noctuidae), corn ear and tomato fruits both infested and un-infested by cotton bollworm was studied using a double sided Y-shaped olfactometer in laboratory conditions. Results showed that parasitoid wasps were significantly more attracted to compounds emitted by larvae and larval faeces of the cotton bollworm. Response of parasitoid wasps to volatiles of larvae in comparison with infested tomato and corn ear indicated that 71.74% and 68.09%

of wasps were attracted to odors of host larvae, respectively. Wasps did not show response to the odors released from un-infested tomato fruit and corn ear. There was no significant difference in attraction of parasitoid wasps to faeces of larvae that fed on tomato and corn ear. Our results indicated that volatile compounds produced by fifth instar larvae and larval faeces of *H. armigera* are important agents for attracting parasitoid wasps.

Key words: Cotton bollworm, Olfactometer, Herbivorous induced plant volatiles, Kairomone

Received: 9 April 2019, Accepted: 24 August 2019.

مقدمه

شب‌پره میوه‌خوار گوجه‌فرنگی، *Helicoverpa armigera* Hünber (Lepidoptera: Noctuidae)، یکی از مهم‌ترین آفات محصولات کشاورزی با پراکنش جهانی است که ضمن کاهش میزان محصول با خسارت مستقیم، باعث خسارت کیفی و کاهش بازار پسندی محصولاتی نظیر پنبه، گوجه فرنگی، ذرت، حبوبات و سبزیجات می‌شود (Mabbett *et al.*, 1980; Malekzadeh & Javadzadeh, 2002; Liu *et al.*, 2004). خسارت مربوط به مرحله لاروی آفت است که از برگ، جوانه، دم میوه و میوه‌های نارس تغذیه و دوران میوه حفره‌هایی مملو از فضولات لاروی ایجاد می‌کند. لاروها میوه را به دیگر اندام‌های گیاهی ترجیح می‌دهند (Sharma, 2001). زنبور *Habrobracon hebetor* (Say) (Hymenoptera: Braconidae) یک انگل‌واره خارجی لارو بوده و همه جازی می‌باشد (Gerling, 1971; Youm & Gilstrap, 1993; Baker *et al.*, 1995; Magro & Parra, 2001; Navaei *et al.*, 2002; Hopper, 2003). این زنبور انگل‌واره به عنوان یک عامل مهار طبیعی شب‌پره *H. armigera* در مزارع گوجه فرنگی فعالیت می‌کند (Khabbaz Saber, 2011).

مواد شیمیایی متصاعد شده از گیاهان نقش مهمی را در رفتار جستجوگری گیاه‌خواران و دشمنان طبیعی آن‌ها ایفا می‌کنند و تنها زمانی روابط متقابل بین گیاه-گیاه‌خواران-دشمنان طبیعی قابل درک خواهد بود که به طور همزمان روابط سه سطحی زنجیره غذایی در کنار هم مورد بررسی قرار گیرد (Dick & Van Loon, 2000; Vet & Dick, 1992). موفقیت زنبورهای انگل‌واره در کاهش جمعیت آفت به توانایی آن‌ها در پیدا کردن محل دقیق میزبان بستگی دارد (Gardner *et al.*, 2007). عموماً انگل‌واره‌ها در رفتار جستجوگری خود از مواد فرار رهاسازی شده از حشره گیاه‌خوار میزبان، گیاه میزبان و یا سایر مواد تولید شده توسط حشرات گیاه‌خوار تاثیر می‌پذیرند (Godfray, 1994; Rutledge, 1996; Colazza *et al.*, 2004). به طور کلی علائم شیمیایی متصاعد شده از گیاهان میزبان حشرات گیاه‌خوار از فواصل دور و رایحه حشره گیاه‌خوار میزبان در فواصل نزدیک به روند میزبان‌یابی دشمنان طبیعی کمک می‌کنند (Weseloh, 1981). به طور معمول حشرات گیاه‌خوار علائم بویایی را در حجم بسیار کم تولید می‌کنند. بر این اساس اغلب شناسایی این علائم از فواصل دور برای دشمنان طبیعی مشکل است. از دیدگاه تکاملی نیز آن‌ها به دلیل انتخاب طبیعی به سمتی سازگار می‌شوند که با کاهش تولید این مواد، وجود خود را از دشمنان طبیعی پنهان کنند (Turlings *et al.*, 1990). ترکیبات آلی فراری که از گیاهان آسیب دیده توسط گیاه‌خواران متصاعد می‌شوند (ترکیبات فرار القایی = HIPV = Herbivore-induced plant volatiles) از جمله موادی هستند که می‌توانند انگل‌واره‌ها را به سمت حشره گیاه‌خوار میزبان هدایت کنند (Tumlinson *et al.*, 1993; Godfray, 1994; Ode, 2006; Morawo & Fatouros, 2014; Hilker & Fadamiro, 2015). از طرف دیگر، بسیاری از انگل‌واره‌ها از طیف وسیعی از علائم شیمیایی که مرتبط با حشره گیاه‌خوار میزبان هستند، برای یافتن میزبان خود در محیط استفاده می‌کنند (Godfray, 1994). ترکیبات آزاد شده از گیاهان آسیب دیده توسط حشرات گیاه-خوار (سینومون‌ها) و همچنین ترکیبات فرار شیمیایی مرتبط با حشرات گیاه‌خوار (کایرومون‌ها) که هر دو سبب جلب دشمنان طبیعی می‌شوند، از عوامل بهبود دهنده در برنامه‌های رهاسازی و تولید انبوه دشمنان طبیعی می‌باشند (Vet *et al.*, 1995). بر اساس تحقیق پژوهشگران فضولات میزبان نیز یک عامل جلب کننده قوی دشمنان طبیعی

می‌باشند (Mandour, 2014; Tang, 2016; Shafaghi et al., 2018). در این پژوهش نقش محرک‌های شیمیایی متصاعد شده از دو گیاه میزبان گوجه فرنگی و سنبله ذرت سالم و آلوده به شب پره میوه خوار گوجه فرنگی و نیز نقش ترکیبات فرار شیمیایی لارو و فضولات شب پره *H. armigera* در جلب زنبور انگل‌واره *H. hebetor* بررسی شد. هدف از این پژوهش پاسخ به سوالات زیر بود: (۱) آیا ترکیبات فرار شیمیایی که در حالت معمول از گیاه میزبان متصاعد می‌شوند در رفتار میزبان‌یابی زنبور انگل‌واره موثر است؟ (۲) آیا ترکیبات فراری که حشره گیاه‌خوار *H. armigera* آزاد می‌کند باعث جلب زنبور انگل‌واره به سمت زیست‌گاه میزبان خود می‌شود؟ (۳) از بین محرک‌های شیمیایی آزاد شده از حشره گیاه‌خوار *H. armigera* و گیاهان آسیب دیده توسط حشره گیاه‌خوار *H. armigera* کدام یک بر رفتار جستجوگری زنبور انگل‌واره بیشتر تاثیر می‌گذارد؟ (۴) آیا تغذیه حشره گیاه‌خوار *H. armigera* از دو گیاه میزبان متفاوت تاثیری در رفتار جستجوگری زنبور انگل‌واره دارد؟

مواد و روش‌ها

پرورش گیاهان

بذر گوجه فرنگی رقم ریوگراند درون گلدان‌های پلاستیکی به ابعاد ۱۸×۳۰ سانتی‌متر حاوی ترکیب خاک گلدان، ماسه، کود دامی به نسبت ۱:۱:۲ کاشته شد. گلدان‌ها هر دو روز یک بار آبیاری شد و هر دو هفته یک‌بار کود دهی با کود کامل یک در هزار انجام شد. بذر ذرت رقم ۷۰۴، در یک قطعه زمین به ابعاد ۶×۴ متر مربع کشت شد. ابتدا بذور ذرت روی بستر مذکور قرار داده شد و سپس روی بذور با دو سانتی‌متر خاک پوشانده شد. زمین هر سه روز یک‌بار آبیاری و هر دو هفته یک بار کود دهی با کود کامل یک در هزار انجام شد.

جمع‌آوری و پرورش حشرات

گوجه فرنگی‌های آلوده به لارو *H. armigera*، از مزارع شهرستان حمیدیه استان خوزستان در ماه‌های فروردین و اردیبهشت سال ۱۳۹۶ جمع‌آوری و به آزمایشگاه حشره‌شناسی دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید چمران اهواز منتقل شدند. در آزمایشگاه گوجه فرنگی‌ها به دقت بررسی شده و لاروها جدا شدند. هر لارو به طور جداگانه به ظروف پلاستیکی شفاف به ابعاد ۴×۶×۷ سانتی‌متر منتقل شد. تغذیه و پرورش لاروها با استفاده از غذای نیمه مصنوعی به روش Twine (1971) و در شرایط دمای ۲۷±۱ درجه سلسیوس، رطوبت نسبی ۶۵±۵ درصد و دوره نوری ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی انجام شد.

همچنین برای جمع‌آوری زنبور انگل‌واره *H. hebetor*، لاروهای فلج شده شب پره *H. armigera* که حاوی تخم و لارو زنبور انگل‌واره بودند، درون ظروف پلاستیکی شفاف به ابعاد ۴×۶×۷ سانتی‌متر قرار داده شدند و روی ظروف تا زمان ظهور حشرات کامل زنبور انگل‌واره توسط توری با مش ظریف پوشانده شد. برای پرورش زنبورها در شرایط آزمایشگاه، از لاروهای سن آخر شب‌پره مدیترانه‌ای آرد، *Ephestia kuehniella* (Zeller)، به عنوان میزبان آزمایشگاهی استفاده شد. کلنی اولیه شب‌پره مدیترانه‌ای آرد از حشره‌خانه (انسکتاریوم) پرورش زنبور *H. hebetor* اهواز به دست آمد. زنبورها در شرایط ثابت دمای ۲۷±۱ درجه سلسیوس، رطوبت نسبی ۶۰±۱۰ درصد و دوره نوری ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی نگهداری شدند. غذای مورد استفاده برای پرورش شب‌پره مدیترانه‌ای آرد شامل یک کیلوگرم آرد کامل گندم و ۳ گرم مخمر آبجو (فریمان، ساخت ایران) برای ۰/۴ گرم تخم بود (Attaran, 1996). به منظور پرورش زنبورهای انگل‌واره ۵۰ عدد لارو سن آخر شب پره مدیترانه‌ای آرد به همراه ۴ جفت زنبور نر و ماده یک روزه، داخل ظروف شفاف استوانه‌ای به قطر ۷ و ارتفاع ۵

سانتی‌متر منتقل شدند و دهانه ظروف با پارچه‌های توری مسدود شد. تغذیه حشرات کامل زنبور با پنبه آغشته به آب و عسل ۲۰ درصد انجام شد.

بررسی‌های رفتارشناسی با استفاده از بویایی سنج

برای بررسی‌های رفتاری از دستگاه بویایی سنج استفاده شد که شامل یک لوله Y شکل از جنس شیشه پیرکس به قطر داخلی ۲۸ میلی‌متر بود. بازوی اصلی ۱۶ سانتی‌متر و هر یک از بازوهای فرعی ۲۱ سانتی‌متر طول داشتند. هر یک از بازوهای فرعی به طور مستقل به منبع رایحه مورد نظر یا هوای پاک متصل شدند. جریان هوا توسط پمپ هوا ایجاد و معادل ۳۰۰ میلی‌لیتر بر دقیقه بود (Dweck *et al.*, 2010) که پس از تصفیه توسط گرانول ذغال فعال، با آب اسمز مرطوب شده و در هر دو بازوی بویایی سنج جریان یافت. آزمایش‌های بویایی سنجی در شرایط آزمایشگاهی در دمای 25 ± 1 درجه سلسیوس و رطوبت نسبی 60 ± 10 درصد و با یک لامپ ۱۰۰ وات قرمز رنگ که در ۵۰ سانتی‌متری بالای بویایی سنج نصب شده بود، انجام شدند.

آزمایش‌ها با قرار دادن یک عدد زنبور انگل‌واره ماده در بازوی اصلی آغاز شد. زنبورهایی که پس از ورود به بویایی سنج، ۸ دقیقه در بازوی اصلی می‌ماندند و هیچ کدام از بازوهای اصلی را انتخاب نمی‌کردند به عنوان عدم پاسخ (no-choice) محسوب شده و در محاسبات منظور نمی‌شدند. پس از ارزیابی هر ۱۵ زنبور انگل‌واره لوله بویایی سنج با الکل ۷۰ درصد شسته و محفظه نگهداری رایحه‌ها بین دو بازو تعویض می‌شدند تا از احتمال هر گونه خطای ناشی از عدم تقارن کاسته شود. به منظور خوگرفتن حشرات مورد آزمایش با اتاق بویایی سنج، یک ساعت قبل از انجام آزمایش‌ها، میوه‌های آلوده به اتاق زیست سنجی منتقل شدند.

به منظور دستیابی به میوه گوجه فرنگی و سنبله ذرت آلوده یک روز قبل از انجام آزمایش یک لارو سن پنجم *H. armigera* روی میوه گوجه فرنگی یا سنبله ذرت که درون قفس‌های توری قرار داشتند، رهاسازی شد. همچنین برای سالم نگه داشتن میوه گوجه فرنگی و سنبله ذرت، گیاهان کاشته شده در طول پرورش از تغذیه هر گونه آفتی حفظ شدند. در طول پرورش هیچ‌گونه آفت‌کشی روی گیاهان استفاده نشد. آزمایش‌های بویایی سنجی به شرح زیر بودند:

بررسی پاسخ بویایی زنبور انگل‌واره *H. hebetor* به لارو *H. armigera*، فضولات لاروی، میوه

گوجه فرنگی و سنبله ذرت در مقایسه با هوای پاک در بویایی سنج

هر آزمایش با ۵۰ عدد زنبور ماده جفت‌گیری کرده با متوسط طول عمر بین ۲۴ تا ۴۸ ساعت که لارو میزبان برای تخم‌ریزی در اختیار آن‌ها قرار داده نشده بود و با آب و عسل ۲۰ درصد تغذیه می‌شدند، انجام شد. زوج‌های مورد آزمایش در بازوهای بویایی سنج عبارت بودند از:

- ۱- یک عدد لارو سن پنجم *H. armigera* و هوای پاک، ۲- دو عدد لارو سن سوم *H. armigera* و هوای پاک،
- ۳- ۳ گرم فضولات لارو که از گوجه فرنگی نارس تغذیه نموده بود و هوای پاک، ۴- ۳ گرم فضولات لارو که از سنبله ذرت تغذیه نموده بود و هوای پاک، ۵- گوجه فرنگی نارس و هوای پاک، ۶- گوجه فرنگی رسیده سالم و هوای پاک، ۷- سنبله ذرت سالم و هوای پاک، ۸- گوجه فرنگی نارس آلوده به لارو سن پنجم *H. armigera* و هوای پاک، ۹- گوجه فرنگی رسیده آلوده به لارو سن پنجم و هوای پاک، ۱۰- سنبله ذرت آلوده به لارو و هوای پاک

بررسی پاسخ بویایی زنبور انگل‌واره *H. hebetor* به رایحه‌های لارو *H. armigera* فضولات لاروی

و میوه گوجه فرنگی و سنبله ذرت در مقابل یکدیگر در بویایی‌سنج

هر آزمایش با ۵۰ عدد زنبور ماده جفت‌گیری کرده با متوسط طول عمر بین ۲۴ تا ۴۸ ساعت که لارو میزبان برای تخم ریزی در اختیار آن‌ها قرار داده نشده بود و با آب و عسل ۲۰ درصد تغذیه می‌شدند، انجام شد. زوج‌های مورد آزمایش در بازوهای بویایی‌سنج عبارت بودند از: ۱- لارو سن پنجم *H. armigera* در یک بازو و ۰/۳ گرم فضولات لارو *H. armigera* که با گوجه فرنگی نارس تغذیه شده بود در بازوی دیگر بویایی‌سنج، ۲- لارو سن پنجم *H. armigera* در یک بازو و یک گوجه فرنگی نارس آلوده به لارو در یک بازو، ۳- لارو سن پنجم *H. armigera* در یک بازو و یک گوجه فرنگی رسیده آلوده به لارو در بازوی دیگر بویایی‌سنج، ۴- ۰/۳ گرم فضولات لارو *H. armigera* که با گوجه فرنگی نارس تغذیه شده بود در یک بازو و یک گوجه فرنگی رسیده آلوده به لارو در یک بازو و یک گوجه فرنگی نارس آلوده در بازوی دیگر بویایی‌سنج، ۵- ۰/۳ گرم فضولات لارو *H. armigera* که با گوجه فرنگی نارس تغذیه شده بود در یک بازو و یک گوجه فرنگی رسیده آلوده به لارو در بازوی دیگر بویایی‌سنج، ۶- یک گوجه گوجه فرنگی نارس آلوده به لارو در یک بازو و یک گوجه فرنگی رسیده آلوده به لارو در یک بازو، ۷- یک عدد لارو سن پنجم *H. armigera* در یک بازو و ۰/۳ گرم فضولات لارو *H. armigera* که از سنبله ذرت تغذیه کرده بود در بازوی دیگر بویایی‌سنج، ۸- یک عدد لارو سن پنجم *H. armigera* در یک بازو و یک سنبله ذرت آلوده در بازوی دیگر بویایی‌سنج، ۹- ۰/۳ گرم فضولات لارو *H. armigera* که از سنبله ذرت تغذیه کرده بود در یک بازو و یک سنبله ذرت آلوده در بازوی دیگر بویایی‌سنج، ۱۰- ۰/۳ گرم فضولات لارو *H. armigera* که از سنبله ذرت تغذیه نموده بود در یک بازو و ۰/۳ گرم فضولات لارو *H. armigera* که از گوجه فرنگی نارس تغذیه نموده بود در بازوی دیگر بویایی‌سنج.

تجزیه و تحلیل آماری داده‌ها

داده‌های حاصل از آزمایش‌های بویایی‌سنجی به کمک آزمون کای اسکویر (2) مورد تجزیه و تحلیل قرار گرفت. نرم افزار SAS Ver. 9.4 برای تجزیه و تحلیل آماری داده‌ها استفاده شد (SAS Institute, 2001).

نتایج و بحث

پاسخ بویایی زنبور انگل‌واره *H. hebetor* به لارو *H. armigera* فضولات لاروی، میوه گوجه فرنگی

و سنبله ذرت

بررسی پاسخ بویایی زنبور انگل‌واره به لارو سن پنجم *H. armigera* در مقابل هوا نشان داد که ۶۹/۰۵ درصد از زنبورها به رایحه لارو و ۳۰/۹۵ درصد به هوای پاک جلب شدند و اختلاف معنی‌داری در سطح احتمال ۵ درصد مشاهده شد (جدول ۱، آزمایش اول).

مقایسه پاسخ بویایی زنبور انگل‌واره به لارو سن سوم شب پره *H. armigera* در مقابل هوا نشان داد که ۴۳/۱۸ درصد از زنبورها بازوی حاوی لارو سن سوم و ۵۶/۸۲ درصد هوای پاک را انتخاب کردند و تفاوت معنی‌داری بین دو گزینه مشاهده نشد (جدول ۱، آزمایش دوم).

مقایسه پاسخ بویایی زنبور انگل‌واره به فضولات لارو *H. armigera* که با گوجه فرنگی نارس تغذیه شده بود در مقابل هوا نشان داد که ۶۶/۶۶ درصد از زنبورها به فضولات لاروی و ۳۳/۳۴ درصد به هوای پاک جلب شدند

و تفاوت معنی‌داری در میزان جلب زنبور بین دو گزینه در سطح احتمال ۵ درصد مشاهده شد (جدول ۱، آزمایش سوم).

بررسی پاسخ بویایی زنبور انگل‌واره به مواد فرار فضولات لارو *H. armigera* که با سنبله ذرت تغذیه شده بود در مقابل هوا نشان داد که این فضولات لاروی نیز برای زنبور جلب‌کننده است. ۷۲/۷۳ درصد از زنبورها به فضولات لارو و ۲۷/۲۷ درصد به هوای پاک جلب شدند و تفاوت معنی‌داری در میزان جلب زنبور بین دو گزینه در سطح احتمال یک درصد مشاهده شد (جدول ۱، آزمایش چهارم).

مقایسه پاسخ بویایی زنبور به گوجه فرنگی نارس سالم در مقابل هوای پاک نشان داد که ۶۷/۸۱ درصد از زنبورها گزینه گوجه فرنگی نارس سالم را انتخاب کردند و ۵۳/۱۹ درصد از زنبورها به هوای پاک جلب شدند و تفاوت معنی‌داری بین دو گزینه مشاهده نشد (جدول ۱، آزمایش پنجم).

مقایسه پاسخ بویایی زنبور انگل‌واره به مواد فرار گوجه فرنگی رسیده سالم در مقابل هوا نشان داد که ۵۶/۸۲ درصد از زنبورها بازوی حاوی گوجه فرنگی رسیده سالم را انتخاب کردند و ۴۳/۱۸ درصد از زنبورها به هوای پاک جلب شدند که از نظر آماری تفاوت معنی‌داری بین دو گزینه نبود (جدول ۱، آزمایش ششم).

بررسی پاسخ بویایی زنبور به سنبله ذرت سالم در مقابل هوای پاک نیز نشان داد که رایحه سنبله ذرت سالم برای زنبور جلب‌کننده نیست. ۶۷/۵۱ درصد از زنبورها گزینه حاوی سنبله ذرت سالم را انتخاب کردند و ۵۳/۴۹ درصد از زنبورها به هوای پاک جلب شدند و از نظر آماری تفاوت معنی‌داری بین دو گزینه مشاهده نشد (جدول ۱، آزمایش هفتم).

مقایسه پاسخ بویایی زنبور انگل‌واره به مواد فرار گوجه فرنگی نارس آلوده به لارو سن پنجم در مقابل هوا نشان داد که ۶۹/۵۷ درصد از زنبورها بازوی حاوی گوجه فرنگی نارس آلوده به آفت را انتخاب کردند و ۳۰/۴۳ درصد از زنبورها گزینه هوای پاک را انتخاب کردند و در سطح احتمال یک درصد تفاوت معنی‌داری در میزان جلب زنبورها بین دو گزینه مشاهده شد (جدول ۱، آزمایش هشتم).

هنگامی که زنبورهای انگل‌واره از یک سمت با مواد فرار حاصل از گوجه فرنگی رسیده آلوده به لارو سن پنجم و از سمت دیگر با هوای پاک مواجه شدند، ۷۲/۵ درصد از زنبورها بازوی حاوی رایحه گوجه فرنگی رسیده آلوده به آفت را انتخاب کردند و ۲۷/۵ درصد از زنبورها گزینه هوای پاک را انتخاب کردند که در سطح احتمال یک درصد تفاوت معنی‌داری در میزان جلب بین دو گزینه وجود داشت (جدول ۱، آزمایش نهم).

بررسی پاسخ بویایی زنبور انگل‌واره به مواد فرار سنبله ذرت آلوده به لارو سن پنجم در مقابل هوا نشان داد که ۶۹/۳۹ درصد از زنبورها به بازوی حاوی سنبله ذرت آلوده و ۳۰/۶۱ درصد به هوای پاک جلب شدند و تفاوت معنی‌داری در میزان جلب زنبور بین دو گزینه در سطح احتمال یک درصد مشاهده شد (جدول ۱، آزمایش دهم).

بر اساس آزمایش‌های بویایی‌سنجی، رایحه ناشی از لارو سن پنجم، فضولات لاروهای که از دو گیاه گوجه فرنگی و سنبله ذرت تغذیه نموده بودند و میوه‌های آلوده به آفت برای زنبور انگل‌واره *H. hebetor* جلب‌کننده بودند، اما سنبله ذرت سالم و میوه گوجه فرنگی نارس و رسیده سالم برای زنبور انگل‌واره جلب‌کننده نبودند. به نظر می‌آید در تیمارهای حاوی میوه آلوده، وجود لارو و فضولات لاروی موجب جلب زنبور شده است. در واقع زنبور انگل‌واره *H. hebetor* قادر به تشخیص ترکیبات آزاد شده از لارو *H. armigera* و فضولات لاروی بود. نتایج مطالعات (Tang (2016 نیز نشان داد مواد فرار فضولات لارو و حشرات بالغ سرخرطومی *Sitophilus zeamais* Motsch. (Col.: Curculionidae می‌تواند زنبور انگل‌واره *Thecolax elegans* (Westwood) را در مقایسه با دانه‌های برنج آلوده به سرخرطومی جلب کند. (Hym.: Pteromalidae)

مطالعه دیگری نشان داد که زنبور (*Spintherus dubius* Ashm. (Hym.: Pteromalidae) به رایحه فضولات سوسک (*Apion fulvipes* Geoff. (Col.: Apionidae) و گیاه شبدر آلوده به آفت جلب می‌شود. همچنین طبق نتایج آن‌ها تفاوت معنی‌داری در میزان جلب زنبور به رایحه فضولات لارو در مقایسه با گیاهان شبدر آلوده به آفت وجود داشت ولی رایحه لارو سوسک *A. fulvipes* نتوانست زنبور را جلب کند (Faraone et al., 2017) که با نتایج حاصل از این تحقیق مغایرت دارد و این تفاوت می‌تواند به این دلیل باشد که زنبورها دو گونه زنبور متفاوت با ویژگی‌های رفتاری و شرایط اکولوژیک متفاوت هستند. در مطالعه دیگر زنبور انگل‌واره (*Psytalia concolor* (Szépligeti) (Hym.: Braconidae) که انگل داخلی مگس‌های خانواده Tephritidae می‌باشد، به مواد فرار متصاعد شده از میوه‌های هلو و سیب آلوده به مگس *Ceratitis capitata* (Wiedemann) جلب شدند (Benelli et al., 2013).

محققان زیادی بیان کردند که ترکیبات مربوط به حشره گیاه‌خوار از جمله فضولات، پوسته کوتیکولی، فرومون‌ها و ترشحات غدد بزاقی حشره میزبان می‌تواند به عنوان یک نشانه برای دشمنان طبیعی باشد و اغلب زنبورهای انگل‌واره به نشانه‌های مربوط به میزبان خود پاسخ می‌دهند (Lewis et al., 1990).

جدول ۱- پاسخ بویایی زنبور *Habrobracon hebetor* به لارو *Helicoverpa armigera* فضولات لاروی، میوه‌های آلوده و سالم گوجه‌فرنگی و ذرت

Table 1. Olfactory response of *Habrobracon hebetor* to *Helicoverpa armigera* larvae, larval faeces and infested and un-infested corn ear and tomato fruit

	No. of Non-responded wasps	Choices	No. of responded wasps	P
Experiment 1	8	5th instar larvae	29*	<0.05
		Clean air	13	
Experiment 2	6	3th instar larvae	19 ^{ns}	=0.365
		Clean air	25	
Experiment 3	7	Faeces (tomato)	29*	<0.05
		Clean air	14	
Experiment 4	6	Faeces (corn)	32**	<0.01
		Clean air	12	
Experiment 5	3	un-infested unripe tomato	22 ^{ns}	=0.661
		Clean air	25	
Experiment 6	5	un-infested ripe tomato	25 ^{ns}	=0.365
		Clean air	20	
Experiment 7	7	un-infested corn ear	20 ^{ns}	=0.647
		Clean air	23	
Experiment 8	4	infested unripe tomato	32**	<0.01
		Clean air	14	
Experiment 9	9	infested ripe tomato	29**	<0.01
		Clean air	12	
Experiment 10	1	infested corn ear	34**	<0.01
		Clean air	15	

**significant at 1% probability level, * significant at 5% probability level, ns: none significant

مقایسه ترجیح پاسخ بویایی زنبور انگل‌واره *H. hebetor* به رایحه‌های لارو *H. armigera* فضولات لاروی و میوه‌های آلوده

مقایسه پاسخ بویایی زنبور انگل‌واره به لارو سن پنجم *H. armigera* و فضولات لارو سن پنج که با گوجه فرنگی نارس تغذیه شده بودند، نشان داد تفاوت معنی‌داری در میزان جلب زنبور بین دو رایحه یاد شده وجود

نداشت. ۵۴/۷۶ درصد از زنبورها لارو سن پنجم *H. armigera* و ۴۵/۲۴ درصد از زنبورها فضولات لارو سن پنج که با گوجه فرنگی نارس تغذیه شده بودند را انتخاب کردند (جدول ۲، آزمایش اول). مقایسه پاسخ بویایی زنبور به رایحه لارو سن پنجم *H. armigera* و گوجه فرنگی نارس آلوده به لارو سن پنج نشان داد اختلاف معنی‌داری بین دو منبع بویایی مذکور در سطح احتمال یک درصد وجود داشت. در این بررسی ۷۱/۷۴ درصد از زنبورها بازوی منتهی به لارو سن پنج و ۲۸/۲۶ درصد از زنبورها بازوی حاوی گوجه فرنگی نارس آلوده به لارو را انتخاب کردند (جدول ۲، آزمایش دوم). پاسخ بویایی زنبور انگل‌واره به لارو سن پنجم *H. armigera* و گوجه فرنگی رسیده آلوده به لارو سن پنج نشان داد که ۶۹/۵۷ درصد از زنبورها گزینه منتهی به لارو را انتخاب کردند و ۳۰/۴۳ درصد از زنبورها بازوی منتهی به گوجه فرنگی رسیده آلوده را انتخاب نمودند و در سطح احتمال یک درصد تفاوت معنی‌داری در میزان جلب زنبور بین دو گزینه مشاهده شد (جدول ۲، آزمایش سوم). بررسی پاسخ بویایی زنبور به رایحه حاصل از فضولات لارو *H. armigera* که با گوجه فرنگی نارس تغذیه شده بود و گوجه فرنگی نارس آلوده به لارو سن پنج نشان داد که ۶۷/۳۹ درصد از زنبورها به گزینه فضولات را جلب شدند و ۳۲/۶۱ درصد از زنبورها گزینه حاوی گوجه فرنگی نارس آلوده را انتخاب کردند و تفاوت معنی‌داری در سطح احتمال پنج درصد بین انتخاب دو گزینه برای زنبورها وجود داشت (جدول ۲، آزمایش چهارم). مقایسه بین فضولات لارو که با گوجه فرنگی نارس تغذیه شده بود و گوجه فرنگی رسیده آلوده به لارو سن پنج نشان داد که رایحه فضولات لارو *H. armigera* توانست ۷۱/۱۱ درصد از زنبورها را جلب کند و ۲۸/۸۹ درصد از زنبورها گزینه حاوی گوجه فرنگی رسیده آلوده به لارو را انتخاب کردند و در سطح احتمال یک درصد تفاوت معنی‌داری در انتخاب زنبورها بین دو گزینه وجود داشت (جدول ۲، آزمایش پنجم). مقایسه پاسخ‌های بویایی زنبور به گوجه فرنگی نارس آلوده به لارو و گوجه فرنگی رسیده آلوده به لارو میزبان نشان داد که اختلاف معنی‌داری بین این دو گزینه برای زنبورها وجود نداشت. در این بررسی ۵۹/۵۷ درصد از زنبورها گزینه حاوی گوجه فرنگی نارس آلوده به لارو را انتخاب کردند و ۴۰/۴۳ درصد از زنبورها گزینه حاوی گوجه فرنگی رسیده آلوده به لارو را انتخاب کردند (جدول ۲، آزمایش ششم).

جدول ۲- پاسخ زنبور انگل‌واره *Habrobracon hebetor* به محرک‌های شیمیایی ترکیبات فرار القایی میوه گوجه-

فرنگی و محرک‌های شیمیایی لارو و فضولات لاروی *Helicoverpa armigera*

Table 2. Response of parasitoid wasp *Habrobracon hebetor* to volatile and chemical cue of tomato fruit, larvae and faeces of *Helicoverpa armigera*

	No. of Non-responded wasps	Choices	No. of responded wasps	P
Experiment 1	8	Larvae faeces (tomato)	23 ^{ns} 19	=0.537
Experiment 2	4	Larvae infested unripe tomato	33** 13	<0.01
Experiment 3	4	Larvae infested ripe tomato	32** 14	<0.01
Experiment 4	4	faeces (tomato) infested unripe tomato	31* 15	<0.05
Experiment 5	5	faeces (tomato) infested ripe tomato	32** 13	<0.01
Experiment 6	7	infested unripe tomato infested ripe tomato	28 ^{ns} 19	=0.189

*Significant at 1% probability level, * significant at 5% probability level, ns: none significant

مقایسه پاسخ زنبور به فضولات لارو که از سنبله ذرت تغذیه نموده بود و سنبله ذرت آلوده به لارو سن پنج نشان داد که ۶۷/۳۹ درصد از زنبورها رایحه فضولات لارو *H. armigera* را انتخاب کردند و ۳۲/۶۱ درصد از زنبورها گزینه حاوی ذرت آلوده را انتخاب کردند و تفاوت معنی‌داری در سطح پنج درصد در انتخاب زنبورها بین دو گزینه وجود داشت (جدول ۳، آزمایش اول).

بررسی پاسخی بویایی زنبور به لارو سن پنجم *H. armigera* و سنبله ذرت آلوده به لارو سن پنج نشان داد که ۶۷/۰۹ درصد از زنبورها گزینه لارو را انتخاب کردند و ۳۲/۹۱ درصد از زنبورها به گزینه حاوی ذرت آلوده جلب شدند و اختلاف معنی‌داری در سطح احتمال پنج درصد بین دو گزینه مشاهده شد (جدول ۳، آزمایش دوم). زمانی که زنبور انگل‌واره در بویایی سنج با رایحه لارو سن پنجم و فضولات لارو سن پنجم که با سنبله ذرت تغذیه شده بودند مواجه شد، ۵۴/۱۷ درصد از زنبورها بازوی حاوی لارو را انتخاب کردند و ۴۵/۸۳ درصد از زنبورها به بازوی حاوی فضولات ذرت جلب شدند. نتایج نشان داد که تفاوت معنی‌داری در انتخاب زنبور بین دو گزینه وجود نداشت (جدول ۳، آزمایش سوم).

طبق نتایج به دست آمده رایحه لارو میزبان، فضولات، سنبله ذرت و میوه‌ی گوجه‌فرنگی نارس و رسیده آلوده به *H. armigera* برای زنبور *H. hebetor* جلب‌کننده است. اما زنبور *H. hebetor* رایحه‌های لارو میزبان و فضولات را به سایر مواد فرار که شامل گیاهان میزبان نیز می‌باشد، ترجیح می‌دهد. در رایحه‌های حاوی میوه آلوده با توجه به وجود همزمان رایحه لارو، فضولات و میوه احتمالاً به نظر می‌رسد مواد فرار رها سازی شده از میوه حالت پوشاندگی روی رایحه فضولات و لارو داشته است. همچنین در بویایی سنج، پاسخ زنبور به منابع مواد فرار از فاصله کوتاه بررسی می‌شود و در شرایط انجام آزمایش زنبور *H. hebetor* تنها قادر به تشخیص رایحه‌های مرتبط با حشره میزبان می‌باشد و به طور معمول مواد فرار گیاه از فاصله دورتری برای زنبور انگل‌واره قابل تشخیص است.

نتایج مطالعه Aleosfoor et al. (2014) نیز نشان داد که ترکیبات فرار فضولات لارو یکی از علائم بویایی است که زنبور انگل‌واره *Goniozus legneri* Gordh (Hym.: Bethyridae) به منظور پیدا کردن میزبان از آن استفاده می‌کند مواد فرار لارو سن آخر و فضولات لاروی پروانه *Ectomyelois ceratoniae* Zeller (Lep.: Pyralidae) برای زنبور انگل‌واره *H. hebetor* جلب‌کننده بودند (Shafaghi et al., 2018). محققان دیگری نیز گزارش کردند که فضولات لاروی (Chuche et al., 2006) و فضولات حشره بالغ (Meiners & Hilker, 1997) یکی از نشانه‌های هستند که زنبورهای انگل‌واره در روند جستجوی میزبان از آن‌ها استفاده می‌کنند.

پاسخ بویایی زنبور انگل‌واره *Tamarixia radiata* (Waterston) (Hym.: Eulophidae) به ترکیبات فرار چهار رقم مرکبات سالم و آلوده به پسیل *Diaphorina citri* Kuwayama (Hemiptera: Psyllidae) نشان داد که این زنبور به ترکیبات فرار متصاعد شده از پوره‌های پسیل و ترکیبات فرار القایی گیاه که در اثر تغذیه پوره و حشرات بالغ پسیل آسیایی مرکبات آزاد می‌شود، جلب می‌شود (Moghbeli Gharaeid et al., 2013). این نتایج تا حدی با نتایج حاصل از این تحقیق مغایرت دارد، می‌توان این تفاوت را اینگونه توجیه کرد که زنبورهای انگل‌واره با دامنه میزبانی محدود از مواد فرار گیاهان میزبان و ترکیبات فرار القایی برای ردیابی میزبان استفاده می‌کنند، در حالی که انگل‌واره‌هایی با دامنه میزبانی وسیع مانند *H. hebetor* از علائم شیمیایی مرتبط با حشره میزبان برای پیدا کردن میزبان خود استفاده می‌کنند.

جدول ۳- پاسخ زنبور انگل‌واره *Habrobracon hebetor* به ترکیبات فرار القایی سنبله ذرت و محرک‌های شیمیایی لارو و فضولات لاروی *Helicoverpa armigera*

Table 3. Response of parasitoid wasp *Habrobracon hebetor* to volatile and chemical cue of corn ear, larvae and faeces of *Helicoverpa armigera*

	No. of Non-responded wasps	Choices	No. of responded wasps	P
Experiment 1	4	(corn) faeces infested corn ear	31* 15	<0.05
Experiment 2	3	larvae infested corn ear	32* 15	<0.05
Experiment 3	2	larvae (corn) faeces	26 ^{ns} 22	=0.5637

*significant at the 5% probability level, ns: none significant

مقایسه پاسخ بویایی زنبور انگل‌واره *H. hebetor* به رایحه فضولات لارو *H. armigera* بر روی دو گیاه میزبان مختلف

مقایسه فضولات لارو *H. armigera* که با دو میزبان گوجه فرنگی نارس و سنبله ذرت تغذیه شده بود نشان داد که ۵۶/۸۲ درصد از زنبورها به بازوی حاوی فضولات لارو که با گوجه فرنگی نارس تغذیه شده بود جلب شدند و ۴۳/۱۸ درصد از زنبورها بازوی حاوی فضولات لارو که از سنبله ذرت تغذیه نموده بود را انتخاب کردند که تفاوت معنی‌داری در انتخاب زنبور بین دو رایحه وجود نداشت (جدول ۴). بنابراین تغییر در نوع گیاه میزبان تاثیری در میزان جلب زنبور انگل‌واره *H. hebetor* به فضولات لاروی حشره گیاه‌خوار ندارد.

مطالعه دیگری نشان داد که فضولات لاروی پروانه (*Lobesia botrana* (Den. & Schiff.)(Lep.: Tortricidae) یک عامل جلب‌کننده قوی برای زنبور انگل‌واره *Dibrachys cavus* (Walker)(Hym.: Pteromalidae) می‌باشد، با این حال تفاوت معنی‌داری در میزان جلب زنبور *D. cavus* به فضولات لاروی *L. botrana* که از گیاهان انگور، دافنه، رزماری و دکمه‌طلایی تغذیه کرده بودند، مشاهده نشد (Chuche et al., 2006).

جدول ۴- پاسخ زنبور انگل‌واره *Habrobracon hebetor* به فضولات لارو *Helicoverpa armigera* تغذیه شده با دو گیاه میزبان متفاوت

Table 4. Response of *Habrobracon hebetor* to chemical cue of *Helicoverpa armigera* larval faeces feed by two different host plants

	No. of Non-responded wasps	Choices	No. of responded wasps	P
Experiment	6	faeces (tomato) faeces (corn)	25 ^{ns} 19	0.365

^{ns}, means none significant

اگرچه ترکیبات فرار القایی، می‌توانند انگل‌واره‌ها را به سمت میزبان‌شان هدایت کنند، اما تغذیه سایر گونه‌های حشرات از همان گیاه ممکن است باعث آسیب مشابه به گیاه شود که منجر به رهاسازی ترکیبات آلی فرار مشابه می‌شود (De Rijk et al., 2016). استفاده از فضولات به عنوان یک نشانه جهت پیدا کردن میزبان در انگل‌واره‌ها غیر معمول نیست. در بعضی موارد علائم بویایی گیاهان آلوده به آفت اطلاعات کافی جهت برهمکنش میزبان و انگل‌واره فراهم نمی‌کنند و احتمالاً انگل‌واره‌ها باید از سایر علائم قابل اطمینان محیط مانند ترکیبات فراری که به طور مستقیم از بدن میزبان رها می‌شوند، استفاده کنند. به این دلیل فضولات یک نشانه قابل اطمینان در محیط می‌باشند که می‌توانند به انگل‌واره‌ها در یافتن میزبان مناسب کمک کنند (Sullivan et al., 2000; De Rijk et al.,)

2016). شناسایی ترکیبات فرار القایی جلب‌کننده زنبورهای انگل‌واره، می‌تواند نقش کلیدی در درک روابط سه سطحی گیاه میزبان، گیاه‌خوار و انگل‌واره داشته باشد. به علاوه ترکیب شدن مواد فرار آزاد شده از حشره و گیاه میزبانی که از آن تغذیه می‌کند، گاهی به عنوان یک مخلوط سینرژست در طبیعت عمل کرده و به انگل‌واره در پیدا کردن میزبان کمک کند (Guerra et al., 1994).

نتایج این تحقیق نشان داد که رایحه‌های حاصل از فضولات لاروی و لارو سن پنجم شب پره *H. armigera* باعث جلب زنبور انگل‌واره *H. hebetor* می‌شوند. یکی از مشکلات کاربرد عوامل بیولوژیک در طبیعت ناکارایی آن‌ها در جستجوی موفق آمیز طعمه می‌باشد. با توجه به این موضوع که علائم بویایی یک نشانه موثر برای انگل‌وارها جهت پیدا کردن میزبان می‌باشند. می‌توان با انجام آزمایشات تکمیلی و شناسایی این ترکیب (ترکیبات) فعال و در نهایت سنتز و کاربرد آن‌ها منجر به افزایش کارایی انگل‌واره‌ها در برنامه‌های کنترل بیولوژیک شد.

سپاسگزاری

این پژوهش با استفاده از امکانات گروه گیاه‌پزشکی دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید چمران اهواز و همچنین بخش تحقیقات حشره‌شناسی کشاورزی موسسه تحقیقات گیاه‌پزشکی کشور انجام شد. از سرکار خانم مهندس فاطمه شفق برای مساعدت‌هایشان در انجام این پژوهش سپاسگزاری می‌نماید.

Reference

- Aleosfoor, M., Ehteshami, F. & Fekrat, L.** (2014) A six-arm olfactometer for analysing olfactory responses of *Goniozus legneri* Gordh (Hymenoptera: Bethyidae), the larval ectoparasitoid of carob moth. *Journal of Entomological and Acarological Research* 46, 119-122.
- Attaran, M. R.** (1996) Effect of laboratory hosts on biological attributes of parasitoid wasp *Bracon hebetor* Say. M. Sc. Thesis of Tarbiat Modares University, Tehran. 77 pp. (In Persian with English summary).
- Baker, J. E., Weaver, D. K., Throne, J. E. & Zettler, J. L.** (1995) Resistance to protectant insecticides in two field strains of the stored products insect parasitoid, *Bracon hebetor* (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Economic Entomology* 88, 512-519.
- Benelli, G., Revadi, B. S., Carpita, C., Giunti, G., Raspi, A., Anforam, G. & Canale, C.** (2013) Behavioral and electrophysiological responses of the parasitic wasp *Psytalia concolor* (Szépligeti) (Hymenoptera: Braconidae) to *Ceratitis capitata* induced fruit volatiles. *Biological Control* 64, 116-124.
- Chuche, J., Xuéreb, A. & Thiéry, D.** (2006) Attraction of *Dibrachys cavus* (Hymenoptera: Pteromalidae) to its host frass volatiles. *Journal of Chemical Ecology* 32, 2721-2731.
- Colazza, S., Mcelfresh, G. P. & Millar, J. G.** (2004) Identification of volatile synomones, induced by *Nezara viridula* feeding and ovipositing on *bean* spp. that attracts the egg parasitoid *Trissolucius basalis*. *Journal of Chemical Ecology* 30, 945-964.

- Dweck, H. K. M., Svensson, G. P., Gunduz, E. A. & Anderbrant, O.** (2010) Kairomonal response of the parasitoid, *Bracon hebetor* Say, to the male produced sex pheromone of its host, the greater wax moth, *Galleria mellonella* (L.). *Journal of Chemical Ecology* 36, 171-178.
- Dick, M. & Van Loon, J. J. A.** (2000) Multitrophic effect of herbivore induced plant volatiles in an evolutionary context. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 17, 237-249.
- De Rijk, M., Krijn, M., Jenniskens, W., Engel, B., Dicke, M. & Poelman, E. H.** (2016) Flexible parasitoid behavior overcomes constraint resulting from position of host and non-host herbivores. *Animal Behaviour* 113, 125-135.
- Faraone, N., Svensson G. P. & Anderbrant, O.** (2017) Attraction of the larval parasitoid *Spintherus dubius* (Hymenoptera: Pteromalidae) to feces volatiles from the adult *Apion* weevil host. *Journal of Insect Behavior* 30, 119-129.
- Gardner, A., Hardy, I. C. W., Taylor, P. D. & West, S. A.** (2007) Spiteful soldiers and sex ratio conflict in polyembryonic parasitoid wasps. *The American Naturalist* 169, 520-533.
- Gerling, D.** (1971) Occurrence, abundance and efficiency of some local parasitoids attacking *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera: Noctuidae) in selected cotton fields in Israel. *Annals of the Entomological Society of America* 64, 492-499.
- Godfray, H. C. J.** (1994) Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology. 488 pp. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Guerra, A., Martinez, S. & Del Rio, H. S.** (1994) Natural and synthetic oviposition stimulants for *Catolaccus grandis* (Burks) females. *Journal of Chemical Ecology* 20, 1583-1594.
- Hilker, M. & Fatouros, N. E.** (2015) Plant responses to insect egg deposition. *Annual Review of Entomology* 60, 493-515.
- Hopper, K. R.** (2003) United States Department of Agriculture-agricultural research service research on biological control of arthropods. *Pest Management Science* 59, 643-653.
- Khabbaz Saber, H.** (2011) Effects of sugar concentration and feeding frequency on some biological characteristics of the parasitoid wasp, *Habrobracon hebetor* (Hym: Braconidae) in laboratory condition. 76 pp. M. Sc. Thesis. Gorgan University of Agricultural Sciences and Natural Resources. (In Persian with English summary).
- Lewis, W. J., Vet, L. E. M., Tumlinson, J. H., Van Lenteren, J. C. & Papaj, R. P.** (1990) Variations in parasitoid foraging behavior: Essential elements of a sound biological control theory. *Environmental Entomology* 19, 41-48.
- Mabbett, T., Dareepat, P. & Nachapong, M.** (1980) Behaviour studies on *Heliothis armigera* and their application to scouting techniques for cotton in Thailand. *Tropical Pest Management* 26, 268-273.

- Magro, S. R. & Parra, J. R. P.** (2001) Biology of the ectoparasitoid *Bracon hebetor* Say, 1857 (Hymenoptera: Braconidae) on seven lepidopteran species. *Scientia Agricola* 58 (4), 693-698.
- Mandour, N. S.** (2014) Effect of host frass on searching behavior and parasitization of *Cotesia kariyai* Watanab. *Egyptian Journal of Pest Control* 24 (1), 183-189.
- Malekzadeh, M. & Javadzadeh, M.** (2002). Evaluation of the impact of toxins and biologic materials of tomato fruit borer, *Helicoverpa armigera* (Hubner.). Proceedings of 15th Iranian plant protection Congress. Razi University of Kermanshah, Iran.
- Meiners, T. & Hilker, M.** (1997) Host location in *Oomyzus gallerucae* (Hymenoptera: Eulophidae), an egg parasitoid of the elm leaf beetle *Xanthogaleruca luteola* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Oecologia* 112, 87-93.
- Moghbeli Gharaei, A., Ziaaddini, M. & Jalali, M. A.** (2013) Role of volatile compounds emitted from the first and second trophic levels in host finding behavior of *Tamarixia radiata* (Hym.: Eulophidae). *Journal of Entomological Society of Iran* 33(3), 45-56. [In Persian with English summary].
- Morawo, T. & Fadamiro, H.** (2014) Duration of plant damage by host larvae affects attraction of two parasitoid species (*Microplitis croceipes* and *Cotesia marginiventris*) to cotton: implications for interspecific. *Journal of Chemical Ecology* 40 (11), 1176-1185.
- Navaei, A. N., Taghizadeh, M., Javanmoghaddam, H., Oskoo, T., & Attaran, M. R.** (2002) Efficiency of parasitoid wasps, *Trichogramma pintoii* and *Habrobracon hebetor* against *Ostrinia nubilalis* and *Helicoverpa* sp. On maize in Moghan. Proceedings of 15th Iranian plant protection Congress. Razi University of Kermanshah, Iran.
- Liu, Z., Li, D., Gong, P. & Wu, K.** (2004) Life table studies of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae), on different host plants. *Environmental Entomology* 33, 1570-1576.
- Ode, P. J.** (2006) Plant chemistry and natural enemy fitness: Effects on herbivore and natural enemy interactions. *Annual Review of Entomology* 51, 163-185.
- Rutledge, C. E.** (1996) A survey of identified kairomones and synomones by insect parasitoids to locate and accept their hosts. *Chemoecology* 7, 121-131.
- SAS Institute Inc** (2001) SAS/ Stat users Guide, version 9.1 SAS Institute Inc, Cary, NC.
- Shafaghi, F., Goldansaz, S. H. & Avand-Faghieh, A.** (2018) Olfactory responses of parasitoid wasp *Habrobracon hebetor* to volatile compounds of host insect and pomegranate fruit under laboratory conditions. *Iranian Journal of Pests and Plant Diseases* 86 (1), 91-102. (In Persian with English summary).
- Sharma, H. C.** (2001) Cotton bollworm/legume pod borer, *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Noctuidae: Lepidoptera): biology and management. 70 pp. Crop Protection Compendium. CAB International, Wallingford.

- Sullivan, B. T., Pettersson, E. M., Seltmann, K. C. & Berisford, C. W.** (2000) Attraction of the bark beetle parasitoid *Roptrocercus xylophagorum* (Hymenoptera: Pteromalidae) to host-associated olfactory cues. *Environmental Entomology* 29, 1138–1151.
- Tang, Q.** (2016) Olfactory responses of *Theocolax elegans* (Hymenoptera, Pteromalidae) females to volatile signals derived from host habitats, *Journal of Hymenoptera Research* 49, 95-109.
- Twine, B. H.** (1971) Cannibalistic behaviour of *Heliothis armigera* (Hub). *Journal of Agricultural and Animal Sciences* 28, 153-157.
- Tumlinson, J. H., Lewis, W. J. & Vet, L. E. M.** (1993) How parasitic wasps find their hosts. *Scientific American* 268, 100-106.
- Turlings, T. C. J., Tumlinson, J. H. & Lewis, W. J.** (1990) Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science* 250, 1251-1253.
- Vet, L. E. M. & Dicke, M.** (1992) Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context, *Annual Review of Entomology* 37, 141-172.
- Vet, L. E. M., Lewis W. J., Cardé, R. T.** (1995) Parasitoid foraging and learning. pp 65–101 in: Carde RT, Bell WJ (Eds.) *Chemical ecology of insects II*. Chapman & Hall, New York.
- Weseloh, R. M.** (1981) Host location by parasitoids. pp 79–95 in Nordlund, D. A., Jones, R. L. and Lewis, W. J. (Ed) *Semiochemicals: their Role in Pest Control*. John Wiley, New York.
- Youm, O. & Gilstrap, F. E.** (1993) Life-fertility tables of *Bracon hebetor* Say (Hymenoptera: Braconidae) reared on *Heliocheilus albipunctella* de Joannis (Lepidoptera: Noctuidae). *Insect Science* 14, 455-459.