Archive of SID

گیاه پزشکی (مجله علمی کشاورزی)، جلد ۳۷ شماره ۴، زمستان ۹۳

بررسی رفتار کاوشگری جمعیت دو جنسی زنبور پارازیتوئید *Lysiphlebus fabarum* در مواجهه با سنین مختلف پورگی شته سیاه باقلا *Aphis fabae*

زهرا محمدی[۱]، آرش راسخ[۲]*، فرحان کچیلی[۳] و بهزاد حبیب پور[۴]

۱- دانشجوی کارشناسی ارشد، گروه گیاه پزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید چمران اهواز

۲*- **نویسنده مسوول**: استادیار گروه گیاه پزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید چمران اهواز (arashrasekh@gmail.com)

۳ و ۴- دانشیاران گروه گیاه پزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید چمران اهواز

تاریخ دریافت: ۹۲/۱۱/۲۴ تاریخ پذیرش: ۹۳/۳/۱۸

چکیده

در این تحقیق تأثیر مرحله رشدی شته بر تخصیص زمان به رفتارهای مختلف کاوشگری در جمعیت دو جنسی زنبور پارازیتوئید *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) (Hym., Braconidae: Aphidiinae) مورد ارزیابی قرار گرفت. برای این منظور زنبورهای همسن پرورش یافته روی شته سیاه باقلا *Aphis fabae* Scopoli (Hem., Aphididae) به طور جداگانه به لکه‌های برگی شامل ۱۵ عدد پوره سن دوم یا چهارم شته وارد گردیدند و به مدت ۳۰ دقیقه رفتارهای مختلف کاوشگری زنبور و رفتارهای دفاعی میزبان ثبت شد. مطابق با نتایج به دست آمده، سن میزبان اثری بر زمان اختصاص داده شده به هریک از رفتارهای کاوشگری نداشت. این دو سن رشدی میزبان پاسخ دفاعی یکسانی به زنبورها نشان ندادند، به طوری که پوره‌های سن چهارم شته (۱۸/ ٦ ± ۲٤/۸۱) به طور معنی‌داری در مقایسه با پوره سن دوم (٦۰/ ۲ ± ۹/۹٤) رفتارهای دفاعی بیشتری در خصوص لگد زدن نشان دادند؛ ولی در رابطه با ترشح قطرات دفاعی کورنیکول، پوره‌های سن دوم (۰/۸۰ ± ۲/۷٦) نسبت به پوره‌های سن چهارم (۰/۲۳ ± ۱/۰٦)، بیشتر از این رفتار دفاعی استفاده کردند. در بین جهت‌های مختلف حمله‌ی زنبور (جلویی، جانبی و پشتی) در مواجهه با پوره‌های سنین دوم، اختلاف معنی‌داری دیده شد و زنبورها ترجیح دادند که برای در امان ماندن از رفتارهای دفاعی لگد زدن و ترشح کورنیکول بیشتر از جهت جانبی شته‌ها را پارازیته کنند.

کلید واژه ها: رفتار کاوشگری، پارازیتوئید، رفتارهای دفاعی میزبان، *Lysiphlebus fabarum*، *Aphis fabae

مقدمه

پارازیتوئیدها به طور وسیعی برای تکامل و آزمودن تئوری‌های اکولوژی رفتاری به کار برده می‌شوند. در این حشرات، جستجو برای یافتن میزبان و راه‌کارهای تخم‌ریزی به طور مستقیم با تولید فرزندان و شایستگی کسب شده در ارتباط می‌باشد (وژنبرگ[۱]، ۲۰۰۶). زنبورهای پارازیتوئید به واسطه داشتن طول عمر کوتاه و امکان تعیین توانایی بالقوه تولیدمثلی والدین با تشریح میزبان، نمونه‌های مناسبی برای بررسی رفتار کاوشگری می‌باشند. مطالعات انجام شده روی مدل‌های جدول زندگی (هوستون و همکاران[۲]، ۱۹۹۸)، نشان داده که کاوشگری جانوران در منابع، متأثر از عوامل داخلی (وضعیت انرژی، شرایط تولید مثلی، امید به

1- Wajnberg

2- Houston *et al.*

www.SID.ir

Archive of SID

زندگی، سن، بار تخم و...) و عوامل خارجی (دسترسی به منابع، کیفیت میزبان، رقابت، رفتارهای دفاعی شته، و پیچیدگی ساختار گیاه و ...) می باشد (لوک[1]، ۱۹۹۰؛ میکائود[2]، ۱۹۹۴). در این راستا، تحقیقاتی برای مدل‌سازی رفتار کاوشگری در پارازیتوئیدها طراحی شده است تا اثر این عوامل را بررسی نماید. نتایج این پژوهش‌ها نشان داده است که این عوامل چگونه می‌توانند روی ارزیابی پارازیتوئید ماده از ارزش میزبان[3] و ارزش لکه[4] تأثیر گذار باشند. ارزش گذاری می‌تواند از مدت زمان حضور در لکه[5] و تعداد میزبان‌های پارازیته شده به دست آید (میکائود، ۱۹۹۵).

رفتارهای دفاعی میزبان، شامل پاسخ‌های فیزیکی (پیش از تخم‌گذاری پارازیتوئید) و عکس‌العمل‌های فیزیولوژیکی (پس از تخم‌گذاری پارازیتوئید)، از جمله عواملی هستند که می‌توانند کاوشگری را تحت تأثیر قرار دهند (گادفرای[6]، ۱۹۹۴). رایج‌ترین رفتارهای دفاعی فیزیکی در شته‌ها شامل لگد زدن، چرخاندن بدن (دیکسون[7]، ۱۹۵۸)، بیرون کشیدن استایلت و فرار کردن (دیل و همکاران[8]، ۱۹۹۰) و ترشحات کورنیکول (بوور[9]، ۱۹۷۲) می‌باشند. از آنجایی‌که فرآیند کپسوله کردن[10] اغلب در بال‌پولک‌داران و دوبالان گزارش شده و به ندرت در شته‌ها مشاهده شده است (لی رالک و همکاران[11]، ۲۰۱۰)، دفاع‌های فیزیولوژیک در برابر پارازیتوئیدها ممکن است بر پایه‌ی مکانیسم‌های دیگری از قبیل اندوسیمبیونت‌های ثانویه[12] باشد (روچت و وورببورگر[13]، ۲۰۱۲). دفاع فیزیکی و فیزیولوژیکی شته‌ها همچنین ممکن است در ارتباط با اندازه بدن دشمن طبیعی بوده و بنابراین اندازه نسبی دشمن طبیعی مهم می‌باشد (دیکسون، ۱۹۵۸؛ لوزی و دنو[14]، ۱۹۹۸). نقطه محوری در این زمینه این است که تخم‌ریزی موفق در پارازیتوئیدها کاملاً وابسته به رفتارهای کاوشگری بوده و به تبع یک ارتباط مستقیم بین رفتارهای فردی و شایستگی پارازیتوئید برقرار می‌شود. از اینرو موفقیت در کنترل حشرات آفت به وسیله پارازیتوئیدها به تصمیمات گرفته شده توسط آنها در ارتباط با جستجو و پارازیته کردن میزبان بستگی دارد (میلز[15] و وژنبرگ، ۲۰۰۸).

زنبور *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) (Braconidae:Aphidiinae)، یک پارازیتوئید داخلی- انفرادی و کوینوبیونت[16] می باشد که جمعیت دو جنسی[17] آن در گزارش‌های متعددی در کشور روی شته سیاه باقلا، *Aphis fabae* Scopoli (Hem.: Aphididae) گزارش شده است (رخشانی و همکاران[18]، ۲۰۰۶؛ طالبی و همکاران[19]، ۲۰۰۹). جمعیت ماده‌زای[20] این زنبور در ایران تاکنون فقط از استان زنجان گزارش شده است (راسخ و همکاران[21]، ۲۰۱۱). این زنبور به عنوان رایج‌ترین پارازیتوئید شته سیاه باقلا در اکوسیستم-های کشاورزی محسوب می‌شود، به طوری که می‌توان از آن به عنوان یک عامل زیستی در کنترل این آفت استفاده

1- Luck
2- Michaud
3- Host value
4- Patch value
5- Patch residence time
6- Godfray
7- Dixon
8- Dill *et al.*
9- Bower
10- Encapsulation
11- Le Ralec *et al.*
12- Secondary endosymbionts
13- Rouchet & Vorburger
14- Losey & Denno
15- Mills
16- Koinobiont
17- Arrhenotokous population (Sexual)
18- Rakhshani *et al.*
19- Talebi *et al.*
20- Thelytokous population (Asexual)
21- Rasekh *et al.*

www.SID.ir

Archive of SID

کرد (فولکل و استچمن[1]، ۱۹۹۸). در این پژوهش تأثیر مرحله رشدی شته سیاه باقلا بر رفتار کاوشگری جمعیت دو جنسی زنبور پارازیتوئید *L. fabarum* بررسی شد. همچنین تفاوت رفتارهای دفاعی در دو سن پورگی شته (سنین دوم و چهارم) در مواجهه با حشرات کامل زنبور مورد ارزیابی قرار گرفت.

مواد و روش ها

پرورش حشرات

در بهار ۱۳۹۰ شته سیاه باقلا طی نمونه‌برداری‌هایی از مزارع عملیاتی باقلای دانشگاه شهید چمران اهواز جمع-آوری شد. همچنین زنبور پارازیتوئید از شته‌های مومیایی شده به‌دست آمد. برای تشکیل کلنی شته، ابتدا گیاهان باقلا (رقم شامی) درون گلدان‌های چهار لیتری کشت شدند. سپس شته‌های جمع‌آوری شده از محیط روی این گیاهان انتقال یافتند. کلنی زنبور نیز روی گیاهان باقلای آلوده به شته سیاه باقلا تشکیل شد. کلنی‌های شته و زنبور پارازیتوئید در اتاق رشد و دمای ۱±۲۱ درجه سلسیوس، رطوبت نسبی ۵ ±۶۵٪ و دوره نوری ۱۶:۸ (تاریکی:روشنایی) نگهداری شدند. کلیه آزمایش‌ها در شرایط محیطی ذکر شده انجام شد.

طراحی و انجام آزمایش

اثر سن رشدی میزبان بر رفتار کاوشگری زنبور

در هر تکرار یک برگ از گیاه جوان باقلا روی پنبه مرطوب قرار گرفت. به منظور ایجاد لکه آزمایش یک شیشه با ابعاد ۱۰×۱۰ سانتی‌متر روی این برگ گذاشته شد، در حالی‌که در وسط این شیشه یک سوراخ دایره‌ای به قطر ۲/۵ سانتی‌متر وجود داشت. چند ساعت قبل از آغاز آزمایش، در هر تکرار به طور جداگانه ۱۵ عدد پوره سن دوم (تیمار اول) یا پوره سن چهارم (تیمار دوم) شته سیاه باقلا، در این لکه‌ها رها شدند تا به طور کامل مستقر گردند. پس از آن زنبورها (در تیمارهای اول و دوم به ترتیب با ۱۷ و ۱۶ تکرار) به طور جداگانه و به آرامی به لکه معرفی و به مدت ۳۰ دقیقه به طور مستمر زیر استریومیکروسکوپ مشاهده شدند. لازم به ذکر است زنبورهای وارد شده به هر لکه آزمایشی، زنبورهای همسن پرورش یافته در پوره سن دوم شته سیاه باقلا بودند که قبل از ورود به لکه به طور جداگانه و به مدت سه روز، در ظروف استوانه‌ای کوچک (به قطر ۴ و ارتفاع ۷ سانتی‌متر) نگه‌داری شده بودند. در طی این مدت آب به صورت رول پنبه‌ای و محلول عسل (۳۰٪) به صورت قطرات روی کاغذ مومی در اختیار آنها قرار داده شد. با مشاهده مستمر هر زنبور در لکه‌های آزمایشی، دفعات و مدت زمان هر یک از رفتارها شامل استراحت و تمیز کردن، جستجو و شاخک زدن شناسایی[2]، خم کردن شکم، شاخک زدن درخواست عسلک[3] و با تخم‌ریز حین میزبان‌یابی، از طریق ضبط صدا مشخص شد (راسخ و همکاران، ۲۰۱۰ الف). به یکایک رفتارهای ذکر شده زنبور به ترتیب شماره‌های یک تا پنج داده شد و به محض مشاهده هر یک از رفتارها عدد مربوطه ذکر شد و تا آغاز رفتار بعدی به عنوان مدت زمان طی شده روی آن رفتار محسوب شد. با توجه به این که زنبور قادر بود از جهت‌های مختلف جلویی، جانبی و پشتی به شته‌های میزبان حمله کند، جهت‌های هر یک از حملات نیز تعیین شد. همچنین دفعات رفتارهای دفاعی شته‌های میزبان شامل لگد زدن، بلند کردن و چرخاندن بدن، جدا کردن استایلت از گیاه میزبان و فرار از حمله زنبور، و در نهایت ترشح قطرات کورنیکول به روش شرح داده شده مشخص شد. در پایان با پیاده نمودن صداهای ضبط شده در فرم‌های ویژه، دفعات و مدت زمان اختصاص یافته به هر یک از رفتارهای کاوشگری، جهت‌های حمله و همچنین تعداد رفتارهای مختلف دفاعی ثبت شد. لکه‌های برگی آلوده به شته پس از

1- Volkl & Stechman

2- Recognition antennation

3- Solicitation antennation

www.SID.ir

Archive of SID

پایان آزمایش، هر کدام به صورت مجزا به یک شاخه باقلا (درون ظروف استوانه‌ای تهویه‌دار به قطر ۸ و ارتفاع ۱۵ سانتی‌متر) انتقال و شته‌ها تا ظهور مومیایی پرورش داده شدند. با ظهور مومیایی‌ها، از نسبت تعداد مومیایی‌ها به کل شته‌ها، نرخ پارازیتیسم به دست آمد.

تجزیه و تحلیل‌های آماری

در مطالعه حاضر طرح آزمایشی کاملاً تصادفی بکار برده شد. به این دلیل که داده‌های حاصل در آزمایش‌های رفتاری معمولا پراکنش نرمال ندارند (وژنبرگ و هاکو[1]، ۲۰۰۸) و بررسی‌های انجام شده نیز بیانگر داده‌های غیرنرمال بود، از آزمون ناپارامتریک من-ویتنی یو تست[2] برای مقایسه میانگین داده‌ها استفاده شد. برای مقایسه داده های رفتارهای دفاعی از آزمون آماری تجزیه واریانس یک طرفه[3] استفاده شد. داده‌های جهت‌های مختلف حمله زنبور با استفاده از تجزیه واریانس دو طرفه[4] آنالیز شد که در آن سن رشدی شته میزبان (پوره سن دوم و چهارم) و ناحیه بدن شته میزبان (جانبی، جلویی و پشتی) به عنوان متغیرهای مستقل[5] درنظر گرفته شدند. برای تعیین اختلاف بین گروه‌ها از آزمون تکمیلی توکی استفاده شد. همچنین در خصوص نرخ ظهور و نسبت جنسی، از آرک سینوس[6] داده ها برای انجام آنالیز آماری استفاده شد.

نتایج

رفتارهای مختلف کاوشگری زنبور

در مطالعه‌ی حاضر، زنبور *L. fabarum* همراه با شاخک زدن درخواستی، رفتار دریافت عسلک از شته میزبان را به نمایش گذاشت. قطرات ارائه شده به زنبورها، یا به طور مستقیم از مخرج شته‌ها و یا پس از انتقال قطره به سطح برگ، خورده شد. در بررسی رفتارهای کاوشگری در ۳۳ زنبور ماده (در مجموع به مدت ۹۹۰ دقیقه)، ۱۲ مورد رفتار دریافت عسلک از شته‌های میزبان (پوره سن دوم یا چهارم) مشاهده شد. لازم به ذکر است از این تعداد قطرات ترشح شده، ۸ قطره مستقیماً توسط زنبورها خورده شدند.

زنبور ماده در حین حمله با تخمریز، شاخک زدن طی حمله[7] را به نمایش گذاشت. به نظر می‌رسد این نوع شاخک زدن در جهت کاستن از رفتارهای دفاعی شته طی مدت زمان فرو کردن تخم‌ریز در بدن میزبان، انجام می‌شود.

اثر سن رشدی میزبان بر رفتار کاوشگری زنبور

مقایسه وقایع رفتاری زنبورها طی مدت زمان حضور در لکه، در مواجهه با پوره‌های سنین دوم و چهارم نشان داد که سن میزبان اثری بر زمان اختصاص داده شده روی هریک از رفتارهای کاوشگری ندارد. میانگین داده‌های مربوط به رفتارهای مختلف کاوشگری زنبور هنگام مواجهه با پوره سن دوم و چهارم شته سیاه باقلا در جدول ۱ ارائه شده است. همچنین میانگین درصد اختصاص زمانی به رفتارهای مختلف کاوشگری در لکه‌های میزبان در حضور دو سن رشدی شته در شکل ۱ ترسیم شده است. به طور کلی در میان رفتارهای مشاهده شده بیشترین مدت زمان صرف حمله با تخمریز (در مواجهه با پوره سن دوم) و رفتار خم کردن شکم (در مواجهه با پوره سن چهارم) و کمترین مدت زمان به استراحت (در دو تیمار) اختصاص داده شده بود. شایان ذکر است که در تعداد قطرات عسلک تقدیم شده توسط شته در دو تیمار نیز اختلاف معنی‌داری وجود نداشت ($F = ۰/۰۲۹$؛ $df = ۱، ۳۱$ ؛ $P = ۰/۸۶۶$).

1- Haccou
2- Mann-Whitney U test
3- One-way ANOVA
4- Two-way ANOVA
5- Independent variables
6- Arcsine-transformed
7- Attack antennation

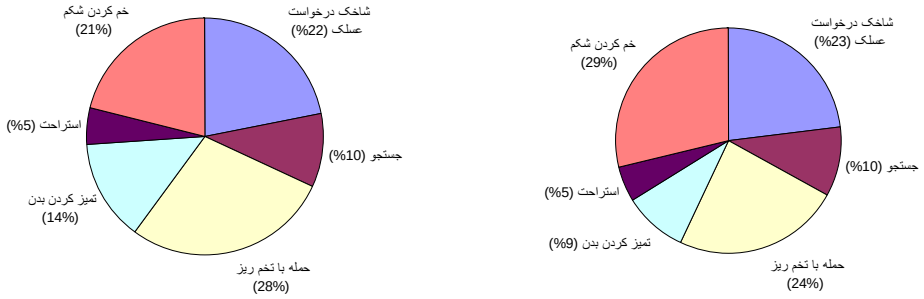
www.SID.ir

Archive of SID

جدول ۱ - میانگین (± خطای معیار) تعداد و مدت زمان اختصاص داده شده به رفتارهای مختلف کاوشگری در زنبورهای ماده *L. fabarum* هنگام مواجهه با پوره‌های سن دوم یا چهارم شته سیاه باقلا.

رفتارهای مختلف کاوشگری	سن پورگی شته میزبان		U	P
	پوره سن دوم	پوره سن چهارم		
تمیز کردن بدن (دقیقه)	۴/۳۸ ± ۱/۹ a	۲/۶۷ ± ۰/۹ a	۱۳۲/۵۰	۰/۹۰
استراحت کردن (دقیقه)	۱/۵۵ ± ۰/۹۳ a	۱/۶۱ ± ۱/۰۳ a	۱۳۴/۰	۰/۹۵
جستجو و شاخک زدن شناسایی (دقیقه)	۳/۲۰ ± ۰/۷۰ a	۳/۱۳ ± ۰/۸۵ a	۱۲۸/۵۰	۰/۷۹
خم کردن شکم (دقیقه)	۶/۴۵ ± ۱/۱۸ a	۸/۸۳ ± ۱/۰۱ a	۸۸/۵۰	۰/۰۸۷
حمله با تخمریز (دقیقه)	۸/۹۱ ± ۱/۳۰ a	۷/۴۸ ± ۱/۵۰ a	۱۲۰/۵۰	۰/۵۸
شاخک زدن درخواست عسلک (دقیقه)	۶/۷۶ ± ۰/۱۰ a	۶/۹۸ ± ۱/۴۰ a	۱۳۲/۰	۰/۹۰
تعداد شاخک زدن تخم‌ریزی	۵۰/۲۳ ± ۹/۳۳ a	۴۰/۳۷ ± ۹/۶۰ a	۱۱۰/۰	۰/۳۶
تعداد قطرات عسلک تقدیم شده	۰/۴۱ ± ۰/۱۲ a	۰/۳۷ ± ۰/۲۰ a	۱۲۱/۰	۰/۶۰

* میانگین‌های دارای حروف مشابه در هر ردیف اختلاف معنی‌داری با یکدیگر ندارند (Mann-Whitney U test و P = ۰/۰۵).



الف **ب**

شکل ۱- میانگین درصد اختصاص زمانی به رفتارهای مختلف کاوشگری زنبورهای ماده *L. fabarum* هنگام مواجهه با پوره های سن دوم (الف) و چهارم (ب) شته سیاه باقلا، *Aphis fabae*.

هر دو سن پورگی شته در مواجهه با زنبورها، رفتارهای مختلف دفاعی شامل لگد زدن، بلند کردن و چرخاندن بدن، بیرون کشیدن استایلت و فرار کردن و همچنین ترشح قطرات دفاعی کورنیکول را به نمایش گذاشتند. تجزیه و تحلیل داده‌ها نشان داد که تعداد رفتارهای دفاعی در شته های دو سن پورگی در موارد لگد زدن و ترشح قطرات دفاعی کورنیکول اختلاف معنی‌داری وجود داشت، به طوری که پوره‌های سن چهارم شته در مواجهه با زنبورها رفتارهای دفاعی بیشتری در خصوص لگد زدن نشان دادند؛ ولی در رابطه با ترشح قطرات دفاعی کورنیکول، پوره‌های سن دوم بیشتر از این رفتار دفاعی استفاده کردند (جدول ۲). در موارد دیگر شامل بلند کردن و چرخاندن بدن و همچنین فرار کردن تفاوت معنی‌داری بین شته‌های دو سن پورگی دیده نشد (جدول ۲).

www.SID.ir

Archive of SID

جدول ۲- میانگین (± خطای معیار) تعداد رفتارهای دفاعی در پوره‌های سن دوم و سن چهارم شته سیاه باقلا هنگام مواجهه با زنبورهای ماده *L. fabarum*

رفتارهای مختلف دفاعی	سن پورگی شته میزبان		رفتارهای مختلف دفاعی
	پوره سن دوم	پوره سن چهارم	
لگد زدن	۹/۹۴ ± ۲/۶۰ [b]	۲۴/۸۱ ± ۶/۱۸ [a]	F = ۵/۱۴۰؛ df = ۱ ،۳۱ ؛ P = ۰/۰۳۰
(فراوانی)	(۲۶۸)	(۳۹۷)	
بلند کردن و چرخاندن بدن	۵/۸۶ ± ۰/۶۴ [a]	۹/۳۳ ± ۲/۳۸ [a]	F = ۱/۹۷۳؛ df = ۱ ،۳۱ ؛ P = ۰/۱۷۱
(فراوانی)	(۸۸)	(۱۴۰)	
فرار کردن	۲/۰ ± ۰/۵۰ [a]	۳/۵ ± ۰/۸۰ [a]	F = ۳/۱۳۸؛ df = ۱ ،۳۱ ؛ P = ۰/۱۰۲
(فراوانی)	(۱۶)	(۲۱)	
ترشح کورنیکول	۲/۷۶ ± ۰/۸۰ [a]	۱/۰۶ ± ۰/۲۳ [b]	F = ۴/۴۰۷؛ df = ۱ ،۳۱ ؛ P = ۰/۰۴۴
(فراوانی)	(۴۳)	(۱۸)	

*میانگین های دارای حروف مشابه در هر ردیف اختلاف معنی‌داری با یکدیگر ندارند (ANOVA و P = ۰/۰۵).

مقایسه میزان پارازیتیسم (تعداد مومیایی) نشان داد هرچند زنبورها شته‌های بیشتری را در مواجهه با پوره سن دوم میزبان پارازیته کردند، اما بین دو تیمار اختلاف معنی-داری وجود نداشت. لازم به ذکر است که در نرخ ظهور و نسبت جنسی نیز بین دو تیمار اختلاف معنی داری دیده نشد (جدول ۳).

بر اساس مشاهدات صورت گرفته زنبور از سه جهت جانبی، جلویی و پشتی توانایی حمله به شته را داشت. در این میان حدود نیمی از حملات از ناحیه جانبی شته صورت گرفت (۰/۰۳±۰/۴۶ در پوره سن دوم و ۰/۰۶±۰/۴۲ در پوره سن چهارم). مقایسه میانگین جهت‌های مختلف حملات در پوره سن دوم نشان داد که بین آنها اختلاف معنی‌داری وجود داشت و زنبورها به طور معنی‌داری بیشتر از جهت جانبی به این پوره‌ها حمله کردند (جدول ۴)، اما بین جهت حملات از جانب جلویی و پشتی اختلاف معنی داری مشاهده نشد. در میان جهت‌های مختلف حمله زنبور در مواجهه با پوره سن چهارم اختلاف معنی‌داری دیده نشد (جدول ۴).

هنگامی که هر یک از جهت‌های حمله، در دو سن پورگی مورد مقایسه قرار گرفتند، اختلاف معنی‌داری مشاهده نشد (جدول ۴).

بحث

بر اساس مشاهدات انجام شده، جمعیت دو جنسی زنبور پارازیتوئید *L. fabarum* از شته سیاه باقلا به عنوان میزبان و همچنین به عنوان منبع تامین غذا استفاده می‌کند. این اولین گزارش از بروز این رفتار در جمعیت دو جنسی زنبور *L. fabarum* می‌باشد، رفتاری که پیش از این توسط راسخ و همکاران (۲۰۱۰ ب) روی جمعیت ماده‌زای این گونه گزارش شده بود. اگرچه تغذیه از عسلک توسط پارازیتوئیدها به خوبی شناخته شده است (جرویس و همکاران[1]، ۲۰۰۸)، اما از دریافت مستقیم عسلک از شته های میزبان در زنبورهای بالاخانواده‌ی Ichneumonidea گزارشی تاکنون ارائه نشده بود. معمولاً غلظت قطرات عسلکی که به صورت ماده دفعی بر روی برگ‌های گیاهان در اختیار زنبورهای پارازیتوئید قرار

1- Jervis *et al.*

www.SID.ir

Archive of SID

جدول۳ - میانگین (± خطای معیار) ویژگی‌های زیستی زنبورهای ماده *Lysiphlebus fabarum* (n =۱۵) هنگام مواجهه با پوره های سن دوم یا چهارم شته سیاه باقلا

ویژگی‌های زیستی	سن پورگی شته میزبان		U	P
	پوره سن دوم	پوره سن چهارم		
تعداد مومیایی	۳/۱۷ ± ۰/۴۳ a	۲/۲۵ ± ۰/۵۰ a	۹۱/۰	۰/۱۱
نرخ ظهور	۱/۰ ± ۰/۰ a	۰/۹۰ ± ۰/۰۶ a	۶۸/۰	۰/۲۴
نسبت جنسی	۰/۷۶ ± ۰/۰۵ a	۰/۸۴ ± ۰/۰۷ a	۷۱/۰	۰/۷۹

*میانگین‌های دارای حروف مشابه در هر ردیف اختلاف معنی‌داری با یکدیگر ندارند (Mann-Withney U test و P =۰/۰۵).

جدول ٤ - میانگین (± خطای معیار) جهت‌های حمله در زنبورهای ماده *Lysiphlebus fabarum* هنگام مواجهه با پوره‌های سن دوم یا چهارم شته سیاه باقلا

جهت حمله	سن پورگی شته میزبان		
	پوره سن دوم	پوره سن چهارم	
جانبی	۰/۴۶ ± ۰/۰۳ Aa	۰/۴۲ ± ۰/۰۶ Aa	F = ۰/۰۲۹؛ df = ۱ ،۳۱؛ P = ۰/۸۶
(فراوانی)	(۲۱۰)	(۲۸۲)	
جلویی	۰/۳۰ ± ۰/۰۳ Ab	۰/۲۷ ± ۰/۰۵ Aa	F = ۰/۳۴؛ df = ۱ ،۳۱؛ P = ۰/۵۶
(فراوانی)	(۱۳۳)	(۲۱۶)	
پشتی	۰/۲۲ ± ۰/۰۳ Ab	۰/۲۹ ± ۰/۰۸ Aa	F = ۱/۶۷ ؛df = ۱ ،۳۱؛ P = ۰/۲۰
(فراوانی)	(۱۰۲)	(۱۲۷)	
	F = ۱۴/۲۷۳؛ df = ۲ ،۴۸؛ P <۰/۰۰۱	F = ۱/۵۱۷؛ df = ۲ ،۴۸ ؛ P =۰/۲۳	

حروف بزرگ مشابه در هر ردیف اختلاف معنی‌دار با یکدیگر ندارند (ANOVA و P =۰/۰۵).

حروف کوچک مشابه در هر ستون نیز، اختلاف معنی‌داری با یکدیگر ندارند (ANOVA; Post-hoc Tukey و P =۰/۰۵).

می‌گیرند، با گذشت زمان افزایش می‌یابد، موضوعی که منجر به محدودیت تغذیه زنبورها از این قطرات عسلک می‌گردد (فاریا و همکاران[1]، ۲۰۰۸). اما دریافت مستقیم عسلک از شته میزبان توسط زنبور پارازیتوئید می‌تواند مشکل افزایش غلظت را مرتفع نماید.

بر اساس نتایج کسب شده کاوشگری زنبور پارازیتوئید تحت تأثیر سن میزبان قرار نمی‌گیرد که این یافته با نتایج عامری و همکاران (۲۰۱۴) در خصوص جمعیت ماده‌زای *L. fabarum*، مشابه بود.

در مطالعه حاضر زنبور تقریباً نیمی از وقت خود را صرف شاخک زدن درخواست عسلک و خم کردن شکم نمود، دو رفتاری که به طور مستقیم مرتبط با دریافت عسلک و پارازیتیسم می‌باشند. در مطالعه‌ی انجام شده روی جمعیت ماده‌زای زنبور *L. fabarum* نیز نتایج مشابهی به دست آمد (راسخ و همکاران، ۲۰۱۰ الف؛ عامری و همکاران، ۲۰۱۴)، امری که نشان دهنده‌ی عدم تفاوت قابل

1- Faria *et al.*

www.SID.ir

Archive of SID

ملاحظه در رفتار کاوشگری دو جمعیت زنبور در مواجهه با شته سیاه باقلا می‌باشد. راسخ و همکاران (۲۰۱۰ الف) نیز طی آزمایش‌هایی تأثیر عوامل مختلفی را بر رفتار کاوشگری جمعیت ماده‌زای زنبور *L. fabarum*، گزارش کردند که نسبت زمان‌های اختصاص داده شده به هر رفتار تحت تاثیر عوامل مختلف (مانند سن زنبور، طول روز، تجربه قبلی مواجهه با میزبان های پارازیته شده و ...) قرار نگرفت.

مطابق با نتایج مشاهده شده، *L. fabarum* قادر بود از جهت‌های مختلفی به شته حمله کرده و پارازیتیسم موفقی داشته باشد. اما بیشترین حملات روی میزبان‌ها (پوره های سنین دوم و چهارم)، از سمت جانبی بود که دلیل آن می‌تواند مصون بودن از ضربات لگد و همچنین عدم تماس با ترشحات کورنیکول شته باشد. چنانچه در مطالعه‌ی عامری و همکاران (۲۰۱۴) نیز دیده شد بیشترین حمله‌ها از جهت جانبی شته صورت گرفته بود. درتحقیقی مشابه، گرلینگ و همکاران[1] (۱۹۹۰) نشان دادند که زنبور *Aphelinus asychis* (Walker) (Aphelinidae) در حمله به شته‌های نخود *Acyrthosiphon pisum* (Harris)، جهت‌های جلویی یا پشتی را به منظور کاهش دادن اثرات رفتار دفاعی میزبان ترجیح داد.

رفتار دفاعی میزبان می‌تواند یک عامل تأثیرگذار بر تصمیم‌گیری انتخاب میزبان و موفقیت‌های تولیدمثلی در پارازیتوئیدها باشد (گرلینگ و همکاران، ۱۹۹۰؛ کوآمه و مکوئر[2]، ۱۹۹۱؛ موندور و رویتبرگ[3]، ۲۰۰۳). مهمترین رفتارهای دفاعی مشاهده شده در شته سیاه باقلا شامل لگد زدن و بلند کردن و چرخاندن بدن هستند. پس از آن ترشح قطرات کورنیکول بود که یک دفاع مؤثر در برابر حمله پارازیتوئیدها (ادواردز[4]، ۱۹۶۶، راسخ و همکاران، ۲۰۱۰ ب ؛ هاپکینسون و همکاران[5]، ۲۰۱۳) و شکارگرها (آکار و همکاران[6]، ۲۰۰۱؛ باتلر و اونیل[7]، ۲۰۰۶) محسوب می‌شود. به نظر می‌رسد رفتار فرار کردن یک پاسخ دفاعی رایج در شته‌ها باشد، ولی از آنجایی که باعث از دست رفتن فرصت‌های تغذیه‌ای می‌شود به میزان بسیار کمی مورد استفاده شته قرار می‌گیرد. شته سیاه باقلا معمولاً استایلت-هایی خود را به طور عمیق در بافت‌های گیاهان فرو می-کند، بنابراین زمانی که در معرض حمله قرار می‌گیرد مجبور است به منظور جدا شدن از گیاه در اطراف نقطه‌ی اتصال شروع به چرخاندن بدن خود کند (راسخ و همکاران، ۲۰۱۰ ب). بنابراین اگرچه بیرون کشیدن استایلت موجب رهایی از حمله پارازیتوئید می‌شود اما منجر به از دست دادن فرصت تغذیه‌ای می‌گردد، امری که در تراکم های زیاد کلنی شته اهمیت زیادی می‌یابد.

در اغلب مطالعات انجام شده، میزبان‌های بزرگتر دفاع قوی‌تری در مقابل دشمنان طبیعی از جمله پارازیتوئیدها از خود نشان می‌دهند (گادفرای، ۱۹۹۴؛ کوآمه و مکوئر، ۱۹۹۱؛ وایکاس و همکاران[8]، ۲۰۰۸). نتایج پژوهش حاضر همسو با یافته‌های این محققین است، به طوری که پوره‌های سن چهارم شته به طور معنی‌داری پاسخ‌های دفاعی قوی-تری (لگد زدن) نسبت به پوره‌های سن دوم از خود نشان دادند. شایان ذکر است که شته‌های کوچکتر (پوره سن دوم) در دفاع از خود در مقابل زنبور پارازیتوئید به طور معنی‌داری بیشتر از ترشحات کورنیکول استفاده کردند. ترشح بیشتر این قطرات در پوره سن دوم شته می‌تواند یک پاسخ سازگار دفاعی در این مرحله‌ی رشدی شته باشد. از آنجایی که قطرات کوچک کورنیکول اغلب محتوی

1- Gerling *et al.*
2- Kouame & Mackauer
3- Mondor & Roitberg
4- Edwards
5- Hopkinson *et al.*
6- Akar *et al.*
7- Butler & O'Neil
8- Wyckhuys *et al.*

www.SID.ir

Archive of SID

فرمون هشدار دهنده (E)-beta-farnesene هستند، افراد ترشح کننده با هشدار به همنوعان از یک حمله قریب الوقوع خبر می‌دهند (وو و همکاران[1]، ۲۰۱۰). ترشحات کورنیکول و فرمون‌های هشداردهنده هزینه‌هایی را برای شته در بردارد (بایرز[2]، ۲۰۰۵، معیری و همکاان[3]، ۲۰۱۲) و و پوره‌های مسن و شته‌های بالغ هزینه‌های بالاتری از ترشحات کورنیکول نسبت به پوره‌های جوان متحمل می شوند. موندرو و رویتبرگ (۲۰۰۳) گزارش کردند که پوره‌های جوان شته نخود *A. pisum* هنگام ترشح قطرات کوچک متحمل کاهش معنی‌داری در شایستگی نمی‌شوند در صورتی که پوره‌های مسن هزینه‌های معنی‌داری در رابطه با نرخ تولیدمثل متحمل می‌شوند. در تحقیقی مشابه، معیری و همکاران (۲۰۱۲) مشاهده کردند که پوره‌های سن چهارم و شته‌های بالغ *Aphis gossypii* Glover در نتیجه ترشحات کورنیکول، بقای پایین‌تر و باروری کمتری داشتند. بنابراین دور از ذهن نیست که چرا پوره‌های سن چهارم شته سیاه باقلا تمایل کمتری برای ترشحات کورنیکول داشتند.

در یک جمع‌بندی کلی باید اظهار داشت که سن رشدی شته میزبان اثری بر رفتار کاوشگری زنبورها نداشت. شته سیاه باقلا در مواجهه با زنبورهای ماده کاوشگر، در سنین دوم و چهارم پورگی به ترتیب بیشتر از رفتارهای دفاعی ترشح کورنیکول و لگد زدن استفاده کرد و در پاسخ به این رفتارهای دفاعی زنبور پارازیتوئید *L. fabarum* ترجیح داد که بیشتر از سمت جانبی به پوره‌های میزبان حمله نماید. این نتایج می‌تواند برهمکنش‌های رفتاری بین زنبور و شته میزبان را شفاف‌تر کند، موضوعی که می‌تواند در استفاده بهینه از زنبور در کنترل این آفت موثر باشد.

سپاسگزاری

بدینوسیله از حمایت‌های مالی معاونت پژوهشی دانشگاه شهید چمران اهواز تشکر می‌گردد.

1- Wu *et al.*
2- Byers
3- Moayeri *et al.*

www.SID.ir

Archive of SID

منابع

1. Acar, E.B., Medina, J.C., Lee, M.L., and Booth, G.M. 2001. Olfactory behavior of convergent lady beetles (Coleoptera: Coccinellidae) to alarm pheromone of green peach aphid (Hemiptera: Aphididae). The Canadian Entomolgist, 133: 389–397.

2. Ameri, M., Rasekh, A., and Michaud, J.P. 2014. Body size affects host defensive behavior and progeny fitness in a parasitoid wasp, *Lysiphlebus fabarum* Marshall (Hymenoptera: Braconidae). Entomologia Experimentalis et Applicata, 150: 259–268.

3. Bower, W. 1972. Aphid alarm pheromone: isolation, identification, synthesis. Science, 177: 1121-1122.

4. Butler, C.D., and O'Neil, R.J. 2006. Defensive response of soybean aphid (Hemiptera: Aphididae) to predation by insidious flower bug (Hemiptera: Anthocoridae). Annals of the Entomological Society of America, 99: 317–320.

5. Byers, J.A. 2005. A cost of alarmpheromone production in cotton aphids, *Aphis gossypii*. Naturwissenschaften, 92: 69–72.

6. Dill, L.M., Fraser, A.H.G., and Roitberg, B.D. 1990. The economics of escape behaviour in the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*. Oecologia, 83(4): 473-478.

7. Dixon, A. 1958. The escape responses shown by certain aphids to the presence of the coccinellid *Adalia decempunctata* (L). Transactions of the Royal Entomological Society of London, 110 (11): 319-334.

8. Edwards, J.S. 1966. Defence by smear: supercooling in the cornicle wax of aphids. Nature, 211: 73–74.

9. Faria, C.A., Wackers, F.L., and Turlings, T.C.J. 2008. The nutritional value of aphid honeydew for non-aphid parasitoids. Basic and Applied Ecology, 9: 286–297.

10. Gerling, D., Roitberg, B., and Mackauer, M. 1990. Instar-specific defense of the pea aphid, *Acyrthosiphon pisum*: influence on oviposition success of the parasite *Aphelinus asychis* (Hymenoptera: Aphelmidae). Journal of Insect Behavior, 3: 501–514.

11. Godfray, H.C.J., 1994. Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology, Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.

12. Hopkinson, J.E., Zalucki, M.P., and Murray, D.A.H. 2013. Host selection and parasitism behavior of *Lysiphlebus testaceipes*: role of plant, aphid species and instar. Biological Control, 64: 283–290.

www.SID.ir

Archive of SID

13. Houston, A.I., Clark, C.W., McNamara, J.M., and Mangel, M. 1998. Dynamic models in behavioral and evolutionary ecology. Nature, 332: 29-34.

14. Jervis, M.A., Ellers, J., and Harvey, J.A. 2008. Resource acquisition, allocation, and utilization in parasitoid reproductive strategies. Annual Review of Entomology, 53: 361–385.

15. Kouame, K., and Mackauer, M. 1991. Influence of aphid size, age and behaviour on host choice by the parasitoid wasp *Ephedrus californicus*: a test of host-size models. Oecologia, 88: 197–203.

16. LeRalec, A., Anselme, C., Outreman, Y., Poirie, M., van Baaren, J., Le Lann, C., and van Alphen, J.J.M. 2010. Evolutionary ecology of the interactions between aphids and their parasitoids. Comptes Rendus Biologies, 333(6-7): 554-565.

17. Losey, J.E., and Denno, R.F. 1998. The escape response of pea aphids to foliar-foraging predators: factors affecting dropping behavior. Ecological Entomology, 23(1): 53-61.

18. Luck, R.F. 1990. Evaluation of natural enemies for biological conntrol. Trends in Ecology and Evolution, 5: 196-200.

19. Michaud, J.P. 1994. Differences in foraging behaviour between virgin and mated aphid parasitoids (Hymenoptera: Aphidiidae). Canadian Journal of Zoology, 72: 1597–1602.

20. Michaud, J.P. 1995. Static and dynamic criteria in host evaluation by aphid parasitoids (Hym.: Aphidiidae). Ph.D. thesis, Simon Fraser University, Burnaby. British Colombia. 150 p.

21. Mills, N.J., and Wajnberg, E. 2008. Optimal foraging behavior and efficient biological control methods. In Wajnberg, E., Bernstein, C., and van Alphen, J.J.M. (Eds.), Behavioral Ecology of Insect Parasitoids: From Theoretical Approaches to Field Applications. Blackwell Publishing Ltd. pp: 3-30.

22. Moayeri, H.R.S., Mohandesi, A.R., and Ashouri, A. 2012. Fitness costs of cornicle secretions as a defense mechanism for cotton aphid, *Aphis gossypii* (Hem.: Aphididae). Journal of the Entomological Society of Iran, 31 (2): 51–61.

23. Mondor, E.B., and Roitberg, B.D. 2003. Age-dependent fitness costs of alarm signaling in aphids. Canadian Journal of Zoology, 81: 757–762.

24. Rakhshani, E., Talebi, A.A., Kavallieratos, N.G., Rezwani, A., Manzari, S., and Eljko Tomanovic, Z. 2006. Parasitoid complex (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae) of *Aphis craccivora* Koch (Homoptera, Aphididae) in Iran. Journal of Pest Science, 78: 193-198.

www.SID.ir

Archive of SID

25. Rasekh, A., Michaud, J.P., Allahyari, H., and Sabahi, Q. 2010a. The foraging behavior of *Lysiphlebus fabarum* (Marshall), a thelytokous parasitoid of the black bean aphid in Iran. Journal of Insect Behavior, 23: 165–179.

26. Rasekh, A., Michaud, J.P., Kharazi-Pakdel, A., and Allahyari, H. 2010b. Ant mimicry by an aphid parasitoid, *Lysiphlebus fabarum*. Journal of Insect Science, 10:126. available online at: www.insectscience.org/10.126

27. Rasekh, A., Michaud, J.P., Kharazi-Pakdel, A., Allahyari, H., and Rakhshani, E. 2011. Report of a thelytokous population of *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) (Hymenoptera: Aphidiidae) from Iran. Journal of the Entomological Society of Iran, 30: 83–84.

28. Rouchet, R., and Vorburger, C. 2012. Strong specificity in the interaction between parasitoids and symbiont-protected hosts. Journal of Evolutionary Biology, 25: 2369–2375.

29. Talebi, A.A., Rakhshani, E., Fathipour, Y., Stary, P., and Tomanovic, Z. 2009. Aphids and their parasitoids (Hym., Braconidae: Aphidiinae) associated with medicinal plants in Iran. American-Eurasian Journal of Sustainable Agriculture, 3(2): 205-219.

30. Volkl, W., and Stechmann, D.H. 1998. Parasitism of the black bean aphid (*Aphis fabae*) by *Lysiphlebus fabarum* (Hymenoptera, Aphidiidae): The influence of host plant and habitat. Journal of Applied Entomology, 122: 201-206

31. Wajnberg, E. 2006. Time allocation strategies in insect parasitoids: from ultimate predictions to proximate behavioral mechanisms. Behavioral Ecology and Sociobiology, 60(5): 589-611.

32. Wajnberg, E., and Haccou, P. 2008. Statistical tools for analyzing data on behavioral ecology of insect parasitoids. In Wajnberg, E., Bernstein, C., and Alphen, J.V. (Eds.), Behavioral ecology of insect parasitoids: from theoretical approaches to field applications. Blackwell Publishing, pp: 402-429 pp.

33. Wu, G.M., Boivin, G., Brodeur, J., Giraldeau, L.A., and Outreman, Y. 2010. Altruistic defence behaviours in aphids. BMC Evolutionary Biology, 10: 19.

34. Wyckhuys, K.A.G., Stone, L., Desneux, N., Hoelmer, K., Hopper, K., and Heimpel, G.E. 2008. Parasitism of the soybean aphid, *Aphis glycines*, by *Binodoxys communis*: the role of aphid defensive behaviour and parasitoid reproductive performance. Bulletin of Entomological Research, 98: 361–370.

www.SID.ir