

ترجیح میزبانی زنبور *Ooencyrtus fecundus* (Hym.; Encyrtidae) پارازیتوئید تخم سن گندم و هیپرپارازیتوئید زنبورهای *Trissolcus* spp. (Hym.; Platygasteridae)

رقبه نصیری^۱، شهزاد ایرانی پور^{۲*} و رقیه کریم زاده^۳

۱. دانش آموخته ی کارشناسی ارشد (دانشگاه تبریز- دانشکده ی کشاورزی- گروه گیاهپزشکی)

۲ و ۳. استاد و استادیار (دانشگاه تبریز- دانشکده کشاورزی- گروه گیاهپزشکی)

(تاریخ دریافت: ۱۳۹۸/۰۷/۰۲- تاریخ پذیرش: ۱۳۹۸/۱۱/۰۵)

چکیده

در بین عوامل کنترل زیستی سن گندم *Eurygaster integriceps* Puton، زنبورهای پارازیتوئید تخم Encyrtidae کمتر مطالعه شده- اند. نقش این پارازیتوئیدها در اکوسیستم غلات بسته به اینکه در چه سطحی از زنجیره ی غذایی باشند متغیر است. بدین معنی که می‌توانند به عنوان پارازیتوئید اولیه سن گندم و یا هیپرپارازیتوئید platygastrids باشند. هرچند این ویژگی نامطلوب به نظر می‌رسد، اما چنانچه یک رفتار انتخابی باشد و ترجیح پارازیتوئید بسمت میزبان‌های غیرانگلی باشد، می‌تواند موجب تکمیل کنترل و افزایش تلفات میزبان شود. در این بررسی ترجیح زنبورهای ماده ی بارور بی‌تجربه ی *Ooencyrtus fecundus* Ferriere & Voegelé در حضور میزبان‌های متفاوت (تخم تازه ی سن گندم، تخم هشت روزه ی پارازیت شده توسط *Trissolcus grandis* (Thomson) و تخم با جنین رشد یافته ی شش روزه) دو به دو مورد ارزیابی قرار گرفت. نتایج نشان داد که ترجیح زنبور *O. fecundus* به میزبان تازه قطعی است و تحت تأثیر تراکم نسبی آن قرار نمی‌گیرد. در نبود میزبان تازه دستیابی زنبور کاهش چشمگیری پیدا می‌کند و اثرات منفی رشد جنین میزبان به مراتب بیش از پارازیتسم قبلی است که موجب عدم ترجیح آن می‌شود. به نظر می‌رسد در نبود میزبان مناسب، زنبور انرژی تولیدمثلی خود را برای موقعیت‌های احتمالی آینده ذخیره می‌سازد.

واژه‌های کلیدی: واکنش تابعی، زیستخوان، سطوح تغذیه‌ای، زنجیره ی غذایی.

Host preference of *Ooencyrtus fecundus* Ferriere & Voegelé (Hym. Encyrtidae) egg parasitoid of sunn pest and hyperparasitoid of *Trissolcus* spp.

Roghayeh Nassiri¹, Shahzad Iranipour^{2*} and Roghayeh Karimzadeh³

1. M.Sc. (Department of Plant Protection, Faculty of Agriculture, University of Tabriz)

2 and 3. Full professor and Assistant professor (Department of Plant Protection, Faculty of Agriculture, University of Tabriz)

(Received: September 24, 2019 - Accepted: January 25, 2020)

ABSTRACT

Among biological control agents of common sunn pest (CSP), *Eurygaster integriceps* Puton, egg parasitoids of family Encyrtidae have little been studied. The Encyrtidae can play different roles in a cereal agroecosystem depending on the level which it will occupy in the food chain. It means it can appear either as a primary parasitoid of CSP or hyperparasitoid of the platygastrids. Although at first glance hyperparasitism seems an undesirable property, but it depends mainly on preference of the parasitoid. If parasitoid prefer unparasitized hosts, may enhance control level. In this study, host preference of *Ooencyrtus fecundus* Ferriere & Voegelé (Hym.: Encyrtidae) was evaluated in pairwise experiments between three kinds of hosts (fresh host eggs, 6d-old host eggs and 8d-old parasitized eggs by *Trissolcus grandis* (Thomson) (Hym.: Platygasteridae)). The results revealed that the parasitoid definitely prefer the fresh eggs and the preference is not affected by relative densities of the hosts. When no suitable host was available, handling was considerably declined and negative effect of fetal development on parasitism rate was stronger than previous parasitism. It seems that the wasp partly saves its reproductive energy for subsequent fortunes in circumstances that the favorable host is unavailable.

Keywords: functional response, trophic level, niche, food chain.

* Corresponding author E-mail: shiranipour@tabrizu.ac.ir

مقدمه

زنبورهای خانواده‌ی Encyrtidae پارازیتوئید تقریباً تمام راسته‌های حشرات و حتی کنه‌ها می‌باشند. زنبورهای این خانواده به تمام مراحل رشدی میزبان از جمله تخم، لارو، پوره و حشره‌ی بالغ حمله می‌کنند. تعدادی از گونه‌های این خانواده دارای قابلیت چندجنینی و تعدادی دارای قابلیت هایپرپارازیتسم می‌باشند و گونه‌های زیادی از این خانواده تا کنون در کنترل بیولوژیک آفات مختلف نقش موفقیت آمیزی ایفا کرده‌اند. یکی از جنس‌های مهم این خانواده، جنس *Ooencyrtus* می‌باشد. نخستین بررسی بیواکولوژیک انجام یافته روی زنبورهای این جنس در ایران مربوط به مطالعات صفوی می‌باشد (Safavi 1970). زنبورهای جنس *Ooencyrtus* spp. (Hym. Encyrtidae) از پارازیتوئیدهای عمومی تخم سن گندم در اغلب مناطق می‌باشند (Zhang et al. 2005, 2006, Japoshvili. and Noyes 2006). زنبورهای این جنس همچنین پارازیتوئید ثانوی اختیاری خانواده‌ی *Platygastridae* به‌ویژه *Trissolcus basalis* (Wollaston) می‌باشند (Japoshvili. and Noyes 2006). بدین ترتیب نقش پارازیتوئیدهای خانواده‌ی Encyrtidae بسته به این‌که در حلقه‌ی سوم یا چهارم زنجیره‌ی غذایی قرار گیرند متغیر است، چرا که قادرند علاوه بر تخم‌های سن گندم به پارازیتوئیدهای خانواده‌ی *Platygastridae* که در داخل این تخم‌ها به‌سر می‌برند نیز حمله کنند و در نقش هایپرپارازیتوئید آن‌ها ظاهر شوند. افراد این جنس پلی فاژ بوده، برخی از گونه‌های آن با موفقیت روی تخم سن گندم و سایر سن‌های بالاخانواده‌ی *Pentatomoidea* پرورش داده شده‌اند. طبق بررسی‌های انجام شده میزان پارازیتسم افراد این جنس، در برخی مناطق دیم تا ۱۵٪ می‌رسد. تاکنون مطالعات اندکی روی پارازیتوئیدهای جنس مذکور صورت گرفته است. حضور سه گونه از آن‌ها روی سن گندم و دو گونه‌ی دیگر روی شب پره‌های جنگلی در ایران مسجل شده است (Radjabi and Amirnazari 1989, Nozadbonab and Iranipour 2011). گونه‌های فعال روی سن گندم *O. fecundus* Ferriere & Voegelé و *O. telenomicida* Vassiliev، و

nigerrimus Ferriere & Voegelé می‌باشند.

نوع و کیفیت میزبان می‌تواند در میزان پارازیتسم تاثیرگذار باشد. به جهت این‌که پارازیتوئیدهای نابالغ در بدن میزبان محصور شده‌اند شانس بقا و سپس فعالیت تولیدمثلی ماده‌های آن‌ها به تصمیم والدین آن‌ها برای انتخاب میزبان بستگی دارد (van Alphen and Visser 1994, Godfray 1994, Vinson et al. 1990). عوامل مختلفی می‌توانند کیفیت میزبان‌ها را تحت تاثیر قرار دهند. پارازیتسم قبلی و رشد جنین میزبان در مورد پارازیتوئیدهای تخم دو تا از بدیهی‌ترین این عوامل هستند که در این بررسی مورد توجه قرار گرفتند.

در مورد رشد جنین میزبان، باکاسووا در مطالعه‌ای روی ۱۹ گونه از جنس *Trissolcus* می‌نویسد که زنبورها قادرند تخم‌های سن *Graphosoma lineatum* L. را در تمام مراحل رشد جنینی پارازیته کنند، ولی خروج افراد به یک میزان نمی‌باشد و افراد کمتری از تخم‌های گذاشته شده در مراحل آخر رشد جنینی سن خارج می‌شوند (Bakasova 1975). در بررسی انجام شده توسط بنامولایی و همکاران، اثر رشد جنین میزبان بر کارایی زنبور *Trissolcus vassilievi* (Mayr) مورد مطالعه قرار گرفت (BenaMolaei et al. 2015). یافته‌های حاصل از این بررسی نشان داد میزان پارازیتسم زنبورها تا پایان دو روزگی رشد جنین تفاوت معنی‌داری نداشت ولی در تخم‌های سه و چهار روزه کاهش معنی‌داری نشان داد. درصد خروج حشرات کامل، نسبت جنسی نتاج و زادآوری زنبورهای خارج شده نیز تحت تاثیر سن میزبان قرار گرفت. این بررسی نشان داد که رشد جنین تا بعد از دو روزگی موجب افت شدید شایستگی نتاج در زنبور مذکور می‌گردد. تحقیق مشابهی نشان داد سن تخم‌های میزبان و سن پارازیتوئیدها از فاکتورهای مهم در میزان موفقیت تخم‌گذاری (Mercet) *O. pityocampae* می‌باشد، به‌طوری‌که بهترین سن تخم میزبان برای پارازیته شدن، سن ۱-۲ روزه بودند (Tunca et al. 2015).

در حالت کلی میزبان‌های غیرپارازیته منابع با ارزش تری نسبت به میزبان‌های پارازیته هستند. بسیاری از زنبورهای ماده‌ی پارازیتوئید قادر به شناسایی تخم‌های

پارازیته توسط اعضای حسی موجود در بندهای گرز شاخک هستند. زنبور *O. telenomicida* می تواند انگل تخم سن یا هیپرپارازیتوئید تخم های پارازیته شده توسط *Trissolcus* spp. باشد. این زنبور می تواند تمام مراحل تخم، لارو و شفیره ی *Trissolcus* spp. را مورد حمله قرار دهد (Safavi 1970). داشتن خصوصیات نامطلوبی نظیر هیپرپارازیتیسیم موجب صرف نظر نمودن از پارازیتوئیدها در برنامه های کنترل بیولوژیک می شود. چنانچه هیپرپارازیتیسیم یک رفتار انتخابی باشد و ترجیح پارازیتوئید به سمت میزبان های غیرانگلی باشد، آنگاه هیپرپارازیتوئید می تواند موجب تکمیل کنترل و افزایش تلفات میزبان شود. محمدپور و همکاران برخی ویژگی های زیستی و رفتاری زنبور *O. pityocampae* Mercet از جمله میزان پارازیتیسیم، طول دوره ی رشد و نمو، نسبت جنسی، طول عمر حشرات کامل، ترجیح تخم-ریزی زنبور روی تخم های پارازیته نشده ی سن سبز پسته *Brachynema signatum* Jakovlev (Hem.: Pentatomidae) و تخم های سن سبز پسته که قبلاً توسط زنبور *Trissolcus agriope* Kozlov & Le (Hym.: Platygastriidae) پارازیته شده بودند را مطالعه کردند (Mohammadpour et al. 2014). بیشترین میزان تخم گذاری این گونه روی تخم های پارازیته نشده در روز سوم و روی تخم های پارازیته شده در روز پنجم مشاهده گردید. نسبت جنسی (ماده به نر) زنبورهایی که از تخم های پارازیته نشده و پارازیته شده ی سن خارج شده بودند، به ترتیب ۲/۴ به ۱ و ۱/۵ به ۱ تعیین شد. زنبور *O. pityocampae* از بین تخم های پارازیته نشده و پارازیته شده ی سن، تخم های پارازیته نشده را ترجیح می دهد و میانگین درصد پارازیتیسیم در تخم های پارازیته نشده ی سن سبز، ۵/۶۸ برابر بیشتر از تخم های قبلاً پارازیته شده با زنبور *O. pityocampae* و ۱۲/۹ برابر بیشتر از تخم های قبلاً پارازیته شده با زنبور *T. agriope* بود. با مطالعه ی برهم کنش بین زنبورهای *O. pityocampae* و *T. agriope*، مشاهده گردید که زنبور *O. pityocampae* می تواند به طور محسوسی باعث کاهش جمعیت زنبور *T. agriope* گردد. در رهاسازی تنه های زنبورهای *T. agriope* و *O. pityocampae* میزان پارازیتیسیم زنبور *T. agriope* بسیار بالاتر از زنبور

pityocampae بود، در حالی که در رهاسازی متوالی، میزان پارازیتیسیم زنبور *T. agriope* کاهش یافت. به طور کلی، آزمایش های انجام شده نشان داد که زنبور *O. pityocampae* به دلیل داشتن ویژگی های بسیار مفید (همچون طول دوره ی رشد و نمو کوتاه، نسبت دخترزایی بالا، عمر طولانی، ترجیح تخم های پارازیته نشده نسبت به تخم های پارازیته شده) می تواند دارای پتانسیل مناسبی برای کنترل جمعیت سن سبز پسته *B. signatum* باشد. لذا تعیین ترجیح میزبانی یک گونه ی هیپرپارازیتوئید انتخابی در تعیین نقش سودمند یا زیان آور آن در زنجیره ی غذایی ضروری است. بر این اساس، در این تحقیق، میزبان مرجح در شرایطی که میزبان های مختلفی در اختیار *O. fecundus* قرار دارد شامل میزبان تازه، میزبان با جنین رشد یافته و میزبان قبلاً پارازیته شده توسط زنبور *Trissolcus grandis* (Thomson) تعیین گردید.

مواد و روش ها

جمع آوری و نگهداری سن گندم

حشرات کامل سن گندم از اواخر بهمن سال ۹۵ از شهرستان جیرفت (استان کرمان)، شهرستان ورامین و منطقه ی قراملک (تبریز) جمع آوری و به گلخانه ی دانشکده ی کشاورزی دانشگاه تبریز منتقل گردیدند. سن های مذکور در ظروف پلاستیکی به ابعاد ۱۰×۳۰×۱۵ سانتی متر به تعداد ۲۰ الی ۳۰ عدد در هر ظرف قرار گرفته و در دمای ۲۵±۲ درجه ی سلسیوس، رطوبت نسبی ۱۰±۵۰ درصد و دوره ی نوری ۱۶ ساعت روشنایی به ۸ ساعت تاریکی در گلخانه نگهداری شدند. درون ظروف از گندم خشک جهت تغذیه ی سن ها و از پنبه ی مرطوب جهت تامین آب استفاده گردید. درب ظروف به ابعاد ۲۲×۱۵ سانتی متری با توری پوشانده شد. برای جمع آوری تخم سن از کاغذ باطله که به صورت بادبزی تا می شد استفاده شد.

جمع آوری و نگهداری زنبورهای پارازیتوئید

پارازیتوئیدهای تخم سن گندم با استفاده از تله های تخم از مزارع گندم و جوی روستاهای اطراف نوشین شهر ارومیه (وقاصلوی علیا، و وقاصلوی سفلی) و قراملک

زنبورها با مشاهده‌ی مستقیم و رشد نوزاد پارازیتوئید با پایش دسته تخم‌ها در روزهای بعد تعیین شد. بالاترین سنی که پارازیتوئید موفق به نشوونما شده بود از هر یک از دو گروه فوق انتخاب گردید. سپس ترجیح میزبانی پارازیتوئید به هر یک از سه گروه مذکور، به صورت دو به دو بررسی شد. ترکیب‌های دو به دو شامل: (۱) میزبان پارازیته (بالاترین سن) با میزبان تازه‌ی غیرپارازیته، (۲) میزبان با جنین رشد یافته (بالاترین سن) با میزبان تازه-ی غیر پارازیته و (۳) بالاترین سن میزبان پارازیته با بالاترین سن میزبان با جنین رشد یافته بودند. بدین منظور، در هر ترکیب دوتایی، میزبان‌هایی از دو گروه با نسبت‌های ۱:۵، ۲:۴، ۳:۳، ۴:۲ و ۵:۱ در ۱۰ تکرار انتخاب و در اختیار زنبورهای ماده‌ی انفرادی قرار داده شدند. پس از ظهور زنبورها، تعداد نتاج حاصله با تفکیک جنسیت در هر تکرار به صورت مجزا ثبت گردید و سپس برای تعیین ترجیح نسبت به یکی از میزبان‌ها از شاخص ترجیح (میانگین نسبت میزبان‌های پارازیته شده) در تراکم‌های مساوی میزبان طبق رابطه‌ی Murdock and Oaten (1975).

$$C_1 = \frac{E_1}{E_2} \quad (\text{معادله‌ی ۱})$$

برای تعیین معنی‌دار بودن ترجیح، انحراف C_1 و C_2 از عدد ۱ (عدم ترجیح) با آزمون t انجام شد. مقدار C در تراکم‌های دیگر میزبان از رابطه‌ی زیر محاسبه شد (van Alphen and Jervis 1996). N_1 و N_2 تعداد میزبان در دسترس از هر میزبان و E_1 و E_2 تعداد میزبان پارازیته از هر گروه میزبان می‌باشد.

$$C = \frac{N_2 E_1}{N_1 E_2} \quad (\text{معادله‌ی ۲})$$

برای بررسی رفتار سویچینگ (تغییر میزبان به دنبال تغییر در میزان دسترسی)، داده‌ها با استفاده از مدل صفر یا (no-switch) (Murdock and Oaten 1975) تجزیه شدند. در صورت قطع نمودن خط no-switch توسط خط میانگین یافته‌های مشاهده‌ای، وجود تغییر رفتار (سویچینگ) تفسیر می‌گردد. جهت بررسی انحراف داده‌های نسبت پارازیتیسیم دو میزبان از نسبت‌های موجود در آزمایش و نسبت‌های مورد انتظار از

تبریز از اوایل اردیبهشت تا اواسط تیر ماه سال ۹۵ جمع‌آوری و به گلخانه‌ی گروه گیاه‌پزشکی دانشگاه تبریز منتقل شدند. تله‌های مورد استفاده، تهیه شده از کاغذ مقوایی زرد رنگ به ابعاد 12×8 سانتی‌متر، حاوی سه دسته (۴۲ عدد) تخم سن گندم بودند که به فاصله‌ی پنج متر از یکدیگر به بوته‌های گندم بسته شدند. تله‌ها هر هفته جمع‌آوری و با تله‌های جدید جایگزین می‌شدند. هر دسته تخم به دست آمده از تله‌ها، جداگانه در یک لوله‌ی آزمایش (به طول ۱۰ و قطر یک و نیم سانتی متر) با درپوش پنبه‌ای قرار داده شدند. این لوله‌ها تا زمان خروج زنبورها در ژرمیناتور (شرکت ایران خودساز، مدل IKH.RH)، با دمای 1 ± 25 درجه‌ی سلسیوس، رطوبت نسبی 5 ± 60 درصد و دوره‌ی نوری ۱۶:۸ ساعت (روشنایی: تاریکی) نگهداری شدند. بعد از ظهور زنبورها اقدام به شناسایی و تکثیر گونه‌های مورد نظر شد. شناسایی زنبورها توسط دکتر حسین لطفعلی‌زاده متخصص رده‌بندی زنبورهای بالاخانواده‌ی Chalcidoidea در مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان آذربایجان شرقی انجام شد. زنبورها بعد از چند نسل خالص سازی در آزمایش‌های اصلی به کار گرفته شدند. پارازیتوئیدها توسط قطرات ریز عسل گذاشته شده روی نوار کاغذی تغذیه می‌شدند.

آزمایش‌های اصلی

آزمایش ترجیح میزبانی زنبور *O. fecundus*

با انجام یک آزمایش مقدماتی، آخرین سن تخم پارازیته شده و پارازیته نشده‌ی میزبان که توسط زنبور مذکور می‌تواند پارازیته شود تعیین شد. برای این منظور، ۱۴ دسته تخم میزبان به دو گروه مساوی تقسیم و نیمی از آن برای رشد جنین میزبان بدون پارازیتیسیم و نیم دیگر برای پارازیتیسیم توسط زنبور *T. grandis* تعلق گرفت. با در نظر گرفتن یک هفته زمان لازم برای نشو و نمای جنین سن گندم و ۱۱ روز برای نشو و نمای پارازیتوئید *T. grandis* در دمای ۲۵-۲۶ درجه‌ی سلسیوس، تخم‌های ۱-۷ روزه‌ی سن گندم (هر سن یک دسته) و تخم‌های پارازیته‌ی ۱، ۲، ۳، ۵، ۷، ۹ و ۱۰ روزه (هر کدام یک دسته) در اختیار زنبورهای ماده‌ی *O. fecundus* قرار گرفت. پذیرش تخم‌های مذکور توسط

معنی دار c و d محاسبه شد (Juliano 1993):

(معادله ۴)

$$a' = \frac{d + bN_t}{1 + cN_t}$$

در معادلات فوق، N_a تعداد میزبان پارازیت شده، N_t میزبان در دسترس، P_t تعداد پارازیتوید کاوشگر (یک فرد در آزمایش واکنش تابعی)، T زمان کل در دسترس، d ، c و b ضرایب ثابت و \exp علامت توان با پایه ی لگاریتم طبیعی است.

نتایج

واکنش تابعی زنبور پارازیتوئید *O. fecundus*

در تجزیه ی رگرسیون لجستیک با درجه ی سوم، فقط در مورد تخم با جنین رشد یافته پارامترها معنی دار (غیر صفر) بودند که با توجه به مقدار مثبت پارامتر P_1 واکنش تابعی در تیمار مذکور از نوع سوم تعیین شد. در دو تیمار دیگر، با کاهش درجه ی رگرسیون به درجه ی دوم تجزیه تکرار شد و در این مورد نیز برای تخم تازه همچنان پارامترها غیر معنی دار بودند و لذا با درجه ی اول مجدداً تجزیه شد (جدول ۱). بر این اساس واکنش تابعی زنبور *O. fecundus* به تخم تازه و پارازیت شده از نوع دوم و به تخم با جنین رشد یافته از نوع سوم بود. برای اطمینان بیشتر، برآورد پارامترهای واکنش تابعی زنبور *O. fecundus* با هر دو نوع واکنش نوع دوم و سوم برای هر سه تیمار انجام شد و کمترین مربعات باقی مانده نیز موید نتایج رگرسیون لجستیک بود (جدول ۲).

چنان که ملاحظه می شود، نتایج به طور قطعی حکایت از برتری میزبان تازه بر میزبان قبلاً پارازیت شده توسط *T. grandis* (نرخ جستجوی ۲/۵ برابر بیشتر، علی رغم زمان دست یابی مساوی) و آن هم نسبت به میزبان با جنین رشد یافته دارد، به طوری که زمان دستیابی در میزبان با جنین رشد یافته بیش از سه برابر طولانی تر از دو تیمار دیگر است. مضافاً رشد جنین میزبان موجب تغییر واکنش تابعی از نوع دوم به سوم شده است. بر اساس پیش بینی پارامترهای مدل، نرخ کاوشگری زنبور *O. fecundus* در میزبان با جنین رشد یافته به صورت خطی افزایش می یابد و به ترتیب بعد از تراکم دو و شش

واکنش تابعی، از آزمون کای اسکور پیرسون با $k-1$ درجه ی آزادی استفاده شد که k تعداد گروه های آزمایشی مورد مقایسه می باشد (روش Cock 1978).

واکنش تابعی *O. fecundus*

این بررسی نیز روی سه گروه میزبان ذکر شده (میزبان تازه ی غیر پارازیت شده، میزبان با پارازیتسم قبلی (بالاترین سن)، میزبان با جنین پیشرفته (بالاترین سن)) انجام شد. بدین نحو که تراکم های ۱، ۲، ۴، ۷، ۱۴، ۲۸ و ۵۶ تخم سن گندم از هر گروه به یک ماده ی بارور ۴۸ ساعته ی بی تجربه به مدت ۲۴ ساعت ارائه شد و تعداد تکرار برای تراکم های مذکور به ترتیب ۲۰، ۱۵، ۱۰، ۷، ۵، ۳ و ۳ در نظر گرفته شد. پس از گذشت یک روز، تخمها از افراد ماده جدا و در یک لوله با اتیکت حاوی اطلاعات مربوط به تراکم و تکرار مربوطه تا زمان تفریح زنبور در ژرمیناتور با دمای 25 ± 2 درجه ی سلسیوس و رطوبت نسبی 50 ± 10 درصد و دوره ی روشنائی: تاریکی (۸:۱۶ ساعت) قرار داده شد و پس از تفریح به تفکیک جنسیت، در هر تراکم تعداد زنبورهای زنده ثبت گردید.

برای تجزیه ی داده های واکنش تابعی مطابق شیوه ی جولیانو در دو مرحله ی تعیین نوع واکنش با استفاده از رگرسیون لجستیک و تخمین مقادیر فراسنجه های واکنش تابعی با استفاده از روش CATMOD در نرم افزار SAS v.8 (SAS 2000) عمل شد (Juliano 1993). تعیین نوع واکنش تابعی یا انتخاب مدل با استفاده از رگرسیون لجستیک نسبت تخم های پارازیت شده (N_e/N_0) به تخم های موجود در تراکم اولیه (N_0) انجام شد (van Alphen and Jervis 1996) و نوع واکنش تابعی از روی علامت بخش خطی منحنی مشخص شد. فراسنجه های واکنش تابعی یعنی قدرت جست و جو^۱ یا نرخ حمله^۲ (a) و زمان دستیابی^۳ (T_h) برای واکنش تابعی نوع دوم با استفاده از معادله ی ۳:

$$N_a = N_t \left(1 - \exp\left(-\frac{a' TP_t}{1 + a' T_h N_t}\right) \right) \quad (3) \text{ (معادله ی ۳)}$$

و برای واکنش تابعی نوع سوم با جایگذاری معادله ی ۴ به جای a' و با حذف دو مرحله ای پارامترهای غیر

1. Searching efficiency
2. Attack rate
3. Handling time

میزبان، نسبت به میزبان‌های از قبل پارازیته و میزبان تازه بالاتر می‌رود، ولی از آنجایی که حداکثر نرخ حمله روی میزبان مذکور هفت عدد است، در تراکم‌های بالاتر میزبان، زمان دست یابی محدود کننده شده و اجازه نمی‌دهد پارازیتسم روی این میزبان در هیچیک از تراکم‌ها به بالاتر از دو میزبان دیگر برسد.

جدول ۱- آماره‌های رگرسیون لجستیک برای تعیین نوع واکنش تابعی زنبور *O. fecundus* به میزبان‌های با کیفیت مختلف
Table 1. Summary statistics of logistic regression delineating type of functional response of *O. fecundus* to different hosts

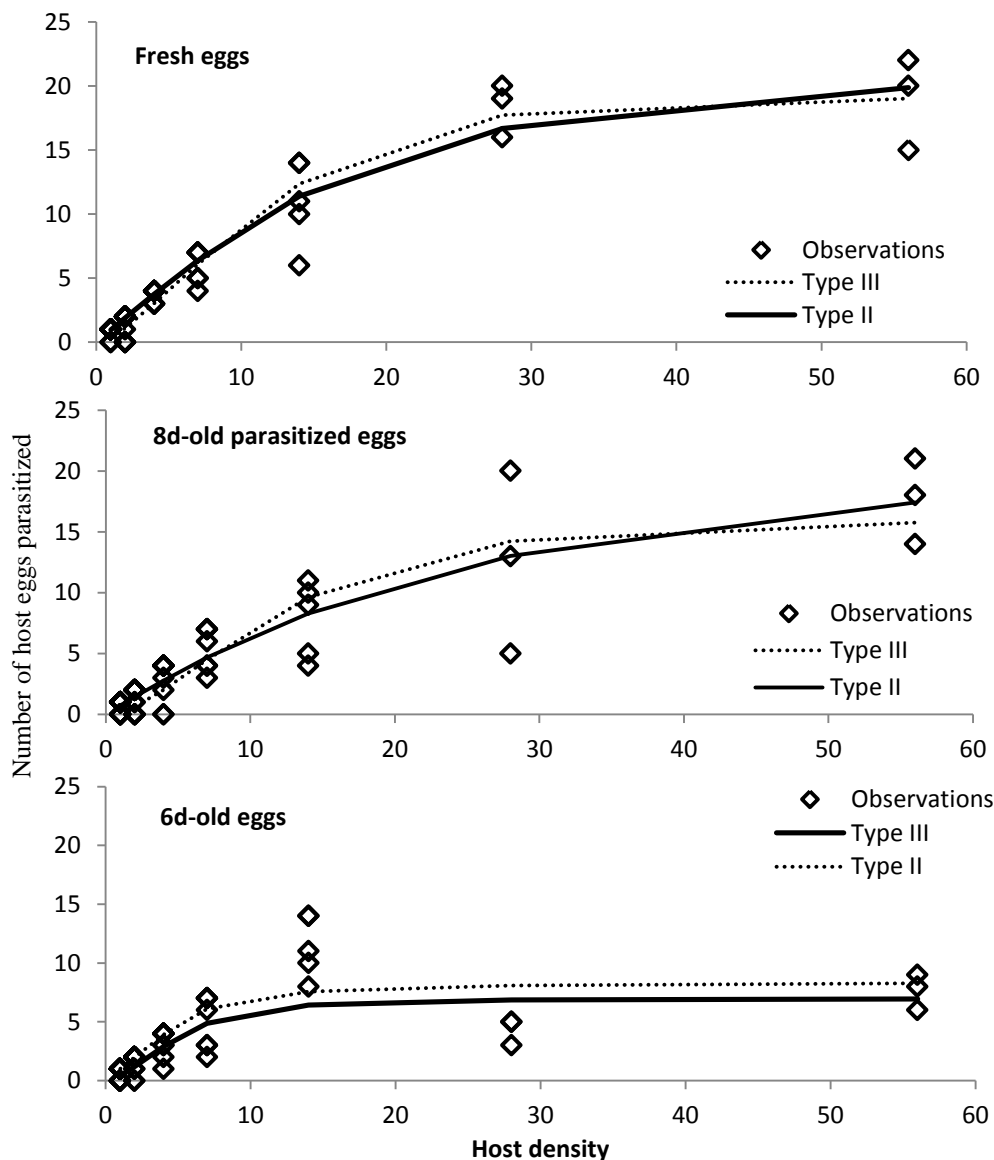
Host	Step	Variable	Estimate	SE	χ^2	P-value	
Fresh eggs	1	Intercept	1.6345	0.432	14.31	0.0002	
		N_0	0.0215	0.0908	0.06	0.8130	
		N_0^2	-0.00301	0.00423	0.51	0.4769	
		N_0^3	0.000034	0.000049	0.47	0.4929	
	2	Intercept	1.857	0.2984	38.73	<0.0001	
		N_0	-0.0384	0.0257	2.24	0.1348	
		N_0^2	-0.00012	0.000393	0.09	0.7604	
		Intercept	1.9255	0.1998	92.84	<0.0001	
	3	N_0	-0.0461	0.00504	83.88	0.0001	
		1	Intercept	1.0315	0.3536	8.51	0.0035
			N_0	-0.032	0.0744	0.19	0.6668
			N_0^2	-0.00093	0.00352	0.07	0.7905
N_0^3	0.000017		0.000041	0.16	0.6879		
2	Intercept	1.1357	0.2434	21.78	<0.0001		
	N_0	-0.0606	0.0226	7.21	0.0072		
	N_0^2	0.000472	0.000353	1.78	0.1817		
	1	Intercept	0.6503	0.3687	3.11	0.0778	
N_0		0.2467	0.0819	9.07	0.0026		
N_0^2		-0.0182	0.00402	20.61	<0.0001		
N_0^3		0.000233	0.000048	23.34	<0.0001		

جدول ۲: برآورد پارامترهای واکنش تابعی نوع دوم و سوم زنبور *O. fecundus* نسبت به میزبان‌های با کیفیت مختلف
Table 2. Parameter estimates of type II and type III functional response of *O. fecundus* to different hosts

Response	Parameter	Host		
		Fresh egg	Parasitized egg 8d-old	Developed egg 6d-old
Type II	a'	0.1396 ± 0.0258	0.0572 ± 0.0108	0.3057 ± 0.2267
	(95% CI)	(0.0880-0.1912)	(0.0357-0.0787)	(-0.1476-0.7590)
	SS residual	120.4	240.3	219.4
	Handling time (T_h)	1.0498 ± 0.0642	1.0025 ± 0.1316	2.8340 ± 0.2881
	(95% CI)	(0.9213-1.1783)	(0.7394-1.2656)	(2.2578-3.4101)
Type III	b	0.0177 ± 0.00315	0.0085 ± 0.00206	0.0233 ± 0.0091
	(95% CI)	(0.0114-0.0240)	(0.00438-0.0126)	(0.0051-0.0415)
	SS residual	126.5	294.8	236.5
	Handling time (T_h)	1.2399 ± 0.0452	1.4772 ± 0.1041	3.4416 ± 0.2272
	(95% CI)	(1.1496-1.3302)	(1.2690-1.6854)	(2.9874-3.8958)
	Maximum attack rate (T/T_h)	22.86	23.94	6.97

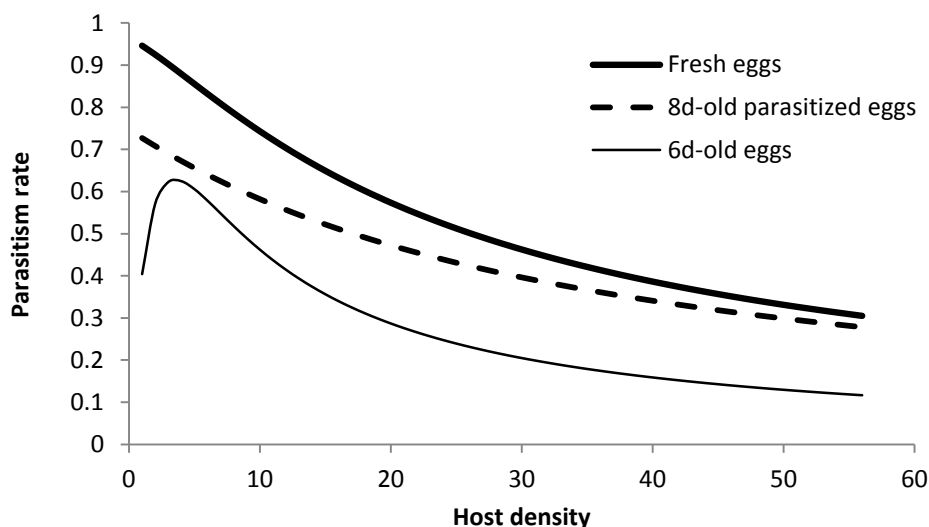
تازه و از قبل پارازیت شده نیز تا تراکم ۲۱۸ برتری از آن میزبان تازه است که حداکثر اختلاف در تراکم سه میزبان به میزان ۱/۳۰۸ برابر (کمی بیش از ۳۰٪) خواهد بود (شکل ۱ و ۲). در بالاتر از ۲۱۸ میزبان ترتیب معکوس خواهد شد که در عمل این تعداد میزبان حدود ۱۰ برابر بیش از حداکثر نرخ حمله ی پارازیتوئید است و بعید است که چنین تراکم هایی مورد رویارویی زنبور قرار گیرد.

در تراکم یک میزبان، پارازیتیسیم روی میزبان تازه و از قبل پارازیت به ترتیب، ۲/۳۶ و ۱/۸۲ برابر بیش از میزبان با جنین رشد یافته خواهد بود که در تراکم چهار میزبان اختلاف بین تعداد پارازیت به حداقل رسیده، در همان میزبان ها به ترتیب ۱/۴۱ و ۱/۰۸ برابر بیش از میزبان سوم خواهد بود (به ترتیب ۳/۵، ۲/۷ و ۲/۵ میزبان از هر گروه پارازیت خواهد شد). پس از این تراکم، اختلاف بین میزبان ها بیشتر و در نهایت به بیش از سه برابر نایل خواهد شد. در مقایسه ی بین دو میزبان



شکل ۱- تعداد پارازیتیسیم میزبان توسط زنبور *O. fecundus* در تراکم های مختلف تخم سن گندم، A- تخم تازه B- تخم پارازیت شده- ی هشت روزه توسط *T. grandis* و C- تخم شش روزه. جهت مقایسه هر دو نوع مدل واکنش تابعی برازش داده نشان داده شده (خط ضخیم مدل انتخاب شده)

Figure 1. Number of parasitism by *O. fecundus* at different densities of *E. integriceps* eggs, A) Fresh eggs, B) 8d-old parasitized eggs by *T. grandis* and C) 6d-old eggs. Both kinds of functional response models were fitted to the data, with thick line representing the chosen model



شکل ۲- نسبت پارازیتیسیم برآورد شده‌ی *O. fecundus* با استفاده از مدل انتخاب شده‌ی واکنش تابعی در سه نوع میزبان تخم تازه و شش روزه‌ی سن گندم و تخم پارازیت‌شده‌ی هشت روزه توسط *T. grandis*

Figure 2. Parasitism rate of *O. fecundus* estimated by selected model of functional response in three hosts: Fresh and 6-d old *E. integriceps* eggs and, 8d-old parasitized eggs by *T. grandis*.

مفهوم آن این است که همواره نرخ پارازیتیسیم میزبان تازه بیش از نسبت میزبان در دسترس می باشد. همچنین این پارازیتوئید، بین دو نوع میزبان تازه (نوع اول) و با جنین رشد یافته‌ی شش روزه (نوع سوم)، ترجیح ثابتی نسبت به میزبان نوع اول نشان داد که تحت تأثیر تراکم میزبان قرار نمی‌گیرد، به طوری که در تمام تراکم‌ها نسبت میزبان تازه‌ی مورد حمله بیش از نسبت موجود در محیط بود. در تراکم مساوی از دو میزبان، اختلاف معنی داری در نسبت دو میزبان از عدد یک وجود داشت که دلالت بر ترجیح میزبان تازه دارد ($t=3/89$, $df=4$, $P=0/018$). مضافاً تغییرات C در نسبت‌های مختلف میزبان غیرمعنی‌دار بود که عدم وقوع سوئیچینگ را در تراکم‌های بالا یا پایین نشان می‌دهد ($R^2=0/263$, $b=-0/207$, $P=0/38$, $df=3$). در نهایت، بین دو نوع میزبان نوع سوم (با جنین شش روزه) و نوع دوم (میزبان پارازیت‌شده‌ی هشت روزه)، ترجیح قطعی و ثابتی نسبت به میزبان نوع دوم نشان داد، به طوری که در تمام تراکم‌ها، میزبان نوع دوم ۱/۸ تا ۵/۱ برابر نسبت موجود پارازیت‌شده شد. این ترجیح در تراکم برابر از دو میزبان بیشتر مشهود بود، به طوری که انحراف معنی داری به سمت این میزبان نشان داد ($t=1/38$, $df=4$, $P=0/003$) (جدول ۳).

ترجیح زنبور *O. fecundus* به میزبان‌های با کیفیت‌های متفاوت

الف- روش مورداک

تجزیه‌ی داده‌های آزمایش ترجیح میزبانی با استفاده از روش مورداک نشان داد که زنبور *O. fecundus* بین دو نوع میزبان تازه (نوع اول) و میزبان پارازیت‌شده توسط *T. grandis* (نوع دوم) ترجیح قطعی و ثابتی نسبت به میزبان نوع اول دارد و این ترجیح تحت تأثیر تراکم میزبان قرار نمی‌گیرد، به طوری که در تمام تراکم‌ها نسبت میزبان تازه مورد حمله ۳/۲-۵/۵ برابر نسبت موجود در محیط بود (مقادیر C_1 در جدول ۳). در تراکم مساوی از دو میزبان، انحراف C_1 از یک، یعنی انحراف پارازیتیسیم از نسبت یک به یک معنی‌دار بود ($t=7/986$, $df=4$, $P=0/013$). مضافاً تغییرات اندک مقادیر C در نسبت‌های مختلف میزبان، نشان از عدم وقوع پدیده‌ی سوئیچینگ داشت، ($R^2=0/13$). شیب خط b به معنی یکسان بودن مقادیر C در تمام تراکم‌ها و ضریب تبیین (R^2) پایین به معنی عدم رابطه بین تراکم و ضریب C است. تغییرات نسبت پارازیتیسیم با خط نیمساز که نشان دهنده‌ی پارازیتیسیم مساوی دو میزبان است موازی بود و آن را قطع نکرد (شکل ۳) و

جدول ۳- میانگین نسبت تخم‌های پارازیت شده توسط زنبور *O. fecundus* در نسبت‌های مختلف از دو نوع میزبان،

Table 3. Mean ratio of hosts parasitized by *O. fecundus* at different ratios of available hosts

* N_1/N_2	** E_1/E_2	*** C_1	N_2/N_1	E_2/E_1	C_2
5	16.5	3.3	0.2	0.06	0.3
2	7.71	3.85	0.5	0.12	0.25
1	3.57	3.57	1	0.28	0.28
0.5	2.72	5.45	2	0.36	0.18
0.2	0.64	3.2	5	0.56	0.31
N_1/N_3	E_1/E_3	C_1	N_3/N_1	E_3/E_1	C_3
5	5.14	1.02	0.2	0.194	0.97
2	5.1	2.55	0.5	0.196	0.39
1	1.74	1.74	1	0.57	0.57
0.5	1.46	2.92	2	0.68	0.34
0.2	0.28	1.44	5	3.45	0.69
N_3/N_2	E_3/E_2	C_3	N_2/N_3	E_2/E_3	C_2
5	2.77	0.55	0.2	0.36	1.8
2	1.08	0.54	0.5	0.92	1.84
1	0.19	0.19	1	5.09	5.09
0.5	0.28	0.56	2	3.56	1.78
0.2	0.06	0.34	5	14.5	2.9

* N_1 , N_2 و N_3 تعداد تخم‌های موجود از هر میزبان (اندیس‌های ۱، ۲ و ۳ به ترتیب معرف میزبان نوع اول (تخم

تازه)، نوع دوم (تخم پارازیت‌ی هشت روزه توسط *T. grandis* و سوم (تخم شش روزه) سن گندم می‌باشد

** E_1 , E_2 و E_3 تعداد تخم‌های پارازیت شده از آن‌ها

*** C_i تغییرات ترجیح میزبانی

* N_1 , N_2 and N_3 represent available hosts of type 1 (fresh eggs), type 2 (8d-old parasitized eggs by *T. grandis*) and type 3 (6d-old eggs) of *E. integriceps*.

** E_1 , E_2 and E_3 represent parasitized hosts of the same kind

*** C_i represents host preference rate.

نمی‌کند و تفاوت معنی‌داری با یک نشان نمی‌دهد
($R^2=0/87$ ، $b=0/985$ ، $P=0/95$ ، $df=3$ ، $t=0/066$ ، t ، آزمون
انحراف از شیب خط $b=1$).

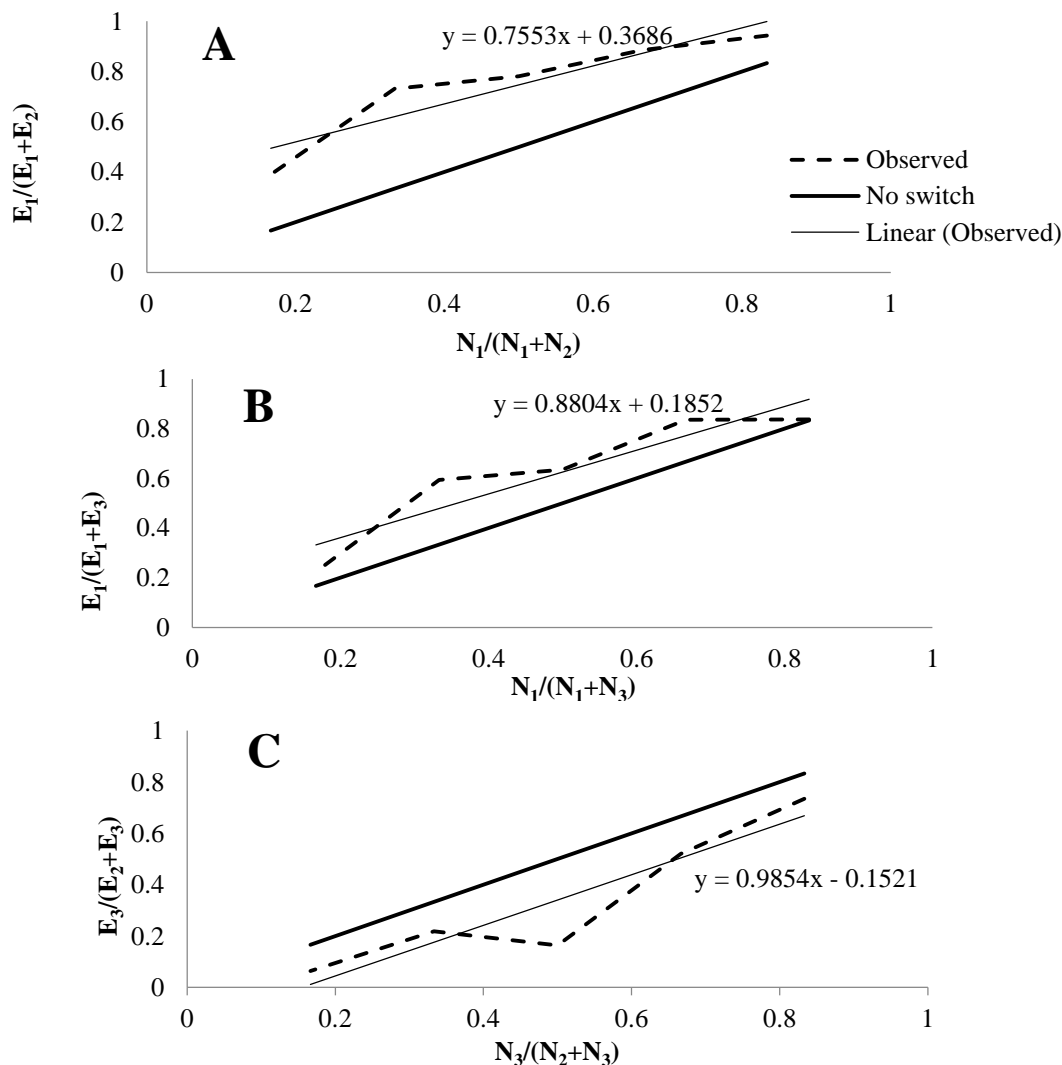
ب- روش کاک

تجزیه‌ی داده‌ها با استفاده از روش کاک موید روش
موردادک بود. در این بررسی برای هر تراکم میزبان، کای
اسکوئر جداگانه‌ای در دو حالت، یکی انحراف داده‌های
مشاهده شده از داده‌های مورد انتظار از واکنش تابعی و
دیگری انحراف از نسبت‌های موجود در محیط محاسبه
گردید (جدول ۴). به طوری که ملاحظه می‌شود، در
نسبت‌های مختلف میزبان تازه به میزبان پارازیت‌ی، با یک
استثناء، مشاهدات در تمام تراکم‌های موجود از هر دو
مقدار مورد انتظار از واکنش تابعی و نسبت‌های در
دسترس، انحراف معنی‌دار نشان می‌دهند. از نتایج
واکنش تابعی انتظار می‌رفت که در پایین‌ترین تراکم
میزبان تازه (۱ به ۵)، پارازیت‌یسم روی آن با نسبت ۲ به

شکل A و B نشان می‌دهد که در تمام تراکم‌ها نسبت
میزبان تازه‌ی مورد حمله در حضور دو نوع دیگر میزبان
بیش از نسبت موجود در آزمایش بوده است. خط
نیمساز (خط راست) نیز معرف عدم ترجیح می‌باشد.
چنانچه داده‌های نسبت میزبان پارازیت شده این خط را
قطع می‌کرد، به معنی وقوع سوئیچینگ بود. در این
صورت، باید تفاوتی معنی‌دار با یک (نیمساز) نشان می-
داد که تجزیه‌ی رگرسیون خطی آن را تایید نمی‌نماید
($R^2=0/85$ ، $b=0/755$ ، $P=0/126$ ، $df=3$ ، $t=2/102$)
آزمون انحراف از شیب خط $b=1$ در حضور میزبان نوع
دوم و ($R^2=0/86$ ، $b=0/880$ ، $P=0/60$ ، $df=3$ ، $t=0/578$)
آزمون انحراف از شیب خط $b=1$ در حضور میزبان نوع
سوم). همچنین شکل C نشان می‌دهد که در تمام
تراکم‌ها به ویژه در تراکم برابر دو میزبان، نسبت
پارازیت‌یسم توسط زنبور *O. fecundus* در حضور تخم-
های پارازیت‌ی و تخم‌های با جنین رشد یافته به سمت
تخم‌های پارازیت‌ی انحراف داشته است. خط راست تبیین
کننده‌ی نسبت میزبان پارازیت شده، نیمساز را قطع

نیمساز (خط راست شکل ۴ A) واقع می‌شد و اگر بین دو میزبان تفاوتی برای پارازیتوئید وجود نمی‌داشت، خط پارازیتیسیم مشاهده شده می‌بایست نیمساز را قطع کرده، به سمت میزبان دیگر متمایل می‌شد (سویچینگ رخ می‌داد)، ولی اینک دیده می‌شود که حتی با این‌که واکنش تابعی چنین تغییری را در تراکم‌های کمتر میزبان تازه پیش بینی می‌نماید، در عمل در تمام تراکم‌ها پارازیتیسیم تخم تازه بیش از نسبت موجود بوده است (شکل ۴ A).

۳ میزبان پارازیته باشد که در عمل هم با همین نسبت و بیش از دو برابر نسبت موجود در آزمایش رخ داد. نسبت مورد انتظار از واکنش تابعی در تراکم ۲ به ۴، پارازیتیسیم مساوی از دو میزبان بود که عملاً ۷۳٪ از میزبان‌های پارازیته مربوط به میزبان تازه بود. در تمام تراکم‌های بعدی آنچه عملاً واقع شد ۹۴-۷۸٪ میزبان‌های پارازیته شده از بین میزبان‌های تازه بودند که هم از نسبت موجود در محیط و هم از نسبت مورد انتظار از واکنش تابعی بیشتر بودند. اگر میزان پارازیتیسیم مطابق با نسبت‌های موجود در محیط می‌بود، بایستی روی



شکل ۳- نسبت انتخاب میزبان‌های مختلف توسط زنبور *O. fecundus* در ترکیب‌های متفاوتی از میزبان‌های با کیفیت‌های مختلف (N_1 , N_2 و N_3 تعداد تخم‌های موجود از هر نوع میزبان E_1 و E_2 و E_3 تعداد تخم‌های پارازیته شده از آن‌ها، اندیس‌های ۱، ۲ و ۳ به- ترتیب معرف میزبان نوع اول (تازه)، نوع دوم (پارازیت‌های هشت روزه توسط *T. grandis*) و سوم (با جنین شش روزه) می‌باشد).

Figure 3. Mean ratio of hosts parasitized by *O. fecundus* at different ratios of available hosts (N_1 , N_2 and N_3 represents available hosts of type 1 (fresh sunn pest eggs), type 2 (8d-old parasitized eggs by *T. grandis*) and type 3 (6d-old sunn pest eggs) and E_1 , E_2 and E_3 represents parasitized hosts of the same kind.

گندم با تخم پارازیت‌های هشت روزه، ملاحظه گردید که با یک استثناء، در تمام موارد مشاهدات از هر دو نسبت مورد انتظار از واکنش تابعی و نسبت موجود در محیط آزمایش اختلاف معنی‌داری دارند (جدول ۴). شکل ۴ C نشان می‌دهد که نسبت های پارازیت‌یسم مشاهده شده در تمامی تراکم‌ها به سمت میزبان قبلاً پارازیت‌یته شده انحراف دارد. این نسبت‌ها در سه تراکم پایین از میزبان با جنین شش روزه، کمتر از نسبت مورد انتظار واکنش تابعی و در دو تراکم دیگر بیشتر از آن بود.

در نسبت‌های مختلف تخم تازه با تخم شش روزه، زمانی که یک دسته تخم از هر میزبان وجود داشته، پارازیت‌یسم با نسبت موجود در محیط حادث شده است و این در مورد هر دو میزبان صدق می‌کند، اما در سه تراکم میانی، میزان پارازیت‌یسم به سمت میزبان تازه انحراف داشته است و با نسبت‌های حاصل از واکنش تابعی بیش از نسبت موجود در محیط انطباق نشان می‌دهد (جدول ۴). فقط در پایین‌ترین تراکم از میزبان تازه، فاصله از پیش بینی واکنش تابعی زیاد است (شکل ۴B). در ترکیب نسبت‌های مختلف تخم شش روزه سن

جدول ۴- مقادیر مربع کای (χ^2) انحراف میزان پارازیت‌یسم مشاهده شده توسط *O. fecundus* از نسبت‌های موجود در آزمایش و نسبت-

های مورد انتظار از واکنش تابعی در ترکیب‌های دو به دو از سه نوع میزبان (Cock 1978)

Table 4. Chi square (χ^2) values representing discrepancy of parasitism observed by *O. fecundus* from available ratios and ratios expected from functional response in pairwise experiments between three kinds of host (Cock, 1978)

Ratio of hosts available	Fresh egg / 8d-old parasitized egg		Fresh egg / 6d-old egg		8d-old parasitized egg / 6d-old egg	
	Discrepancy from available ratio	Discrepancy from functional response	Discrepancy from available ratio	Discrepancy from functional response	Discrepancy from available ratio	Discrepancy from functional response
5	6.04*	18.78**	0.005ns	0.96ns	4.66*	10.28**
2	13.11**	20.89**	7.88**	3.07ns	4.28*	1.38ns
1	20.25**	16.22**	5.41*	2.07ns	30.22**	7.01**
0.5	29.28**	11.83**	21.13**	1.98ns	7.26**	8.00**
0.2	14.75**	0.191ns	1.18ns	26.22**	4.71*	19.19**

درجه‌ی آزادی تمام آزمون‌ها یک می‌باشد.

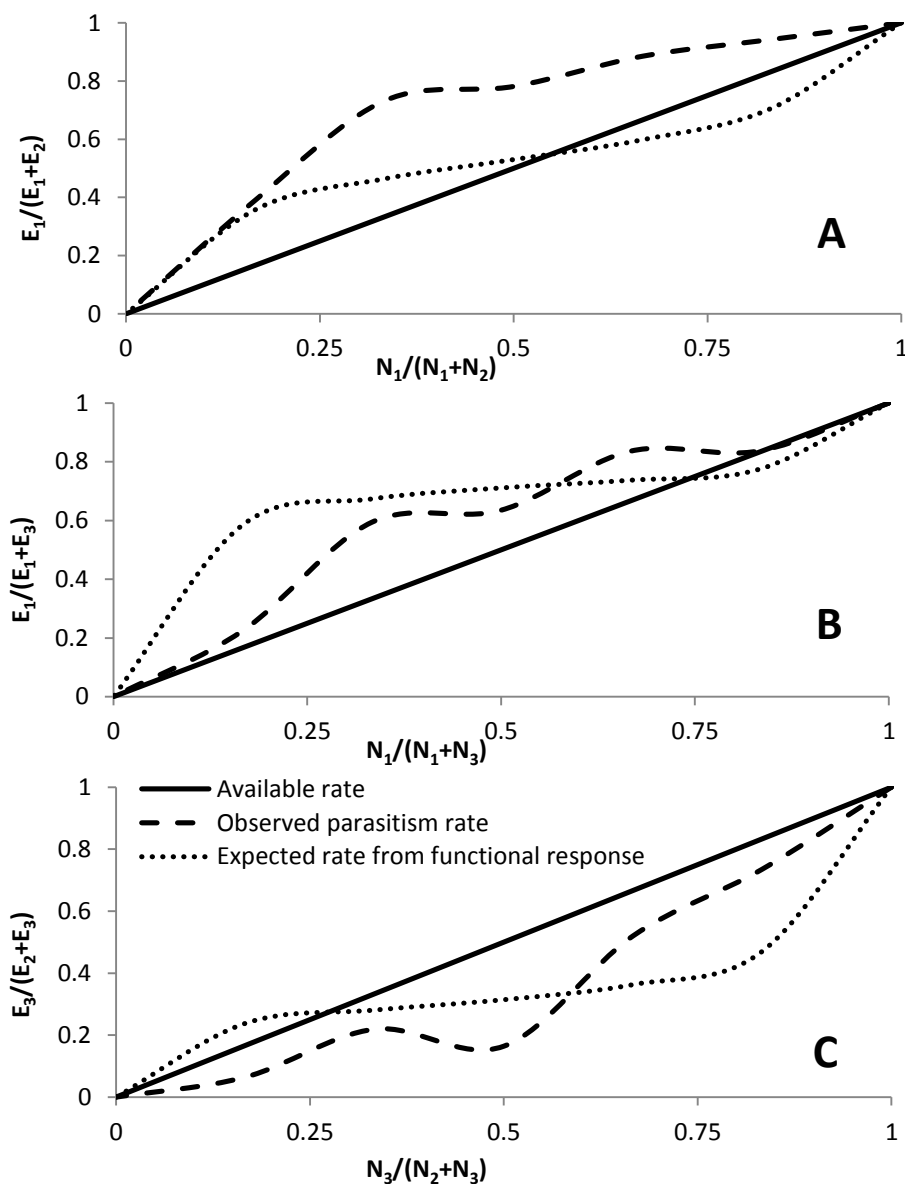
df=1 for all tests

بحث

توسط گونه‌های *Trissolcus* spp. مورد اجتناب قرار می‌گیرند (Safavi 1973) و سوپرپارازیت‌یسم یک مکانیسم تلفات برای پارازیت‌یویدهای انفرادی محسوب می‌شود (Godfray 1994)، حال آن‌که گونه‌های *Ooencyrtus* spp. قادرند در چنین تخم‌هایی مجدداً تخم‌ریزی و در آن‌ها به‌طور موفقیت آمیزی نشو و نما نمایند (Safavi 1973). در واقع این زنبورها گونه‌هایی جمعی^۴ محسوب می‌شوند و با تسهیم عادلانه‌ی فضای میزبان، بدون مزاحمت جدی با یکدیگر نشو و نما می‌کنند و تا چهار زنبور از یک تخم میزبان بیرون می‌آیند (Iranipour 1996). تا قبل از این بررسی اطلاعات کمی در مورد روابط بین گونه‌ای و پدیده‌ی مولتی‌پارازیت‌یسم یا

زنبورهای جنس *Ooencyrtus* به‌عنوان پارازیت‌یویدهای اولیه و ثانویه‌ی تخم سن گندم، زنبورهایی کم توقع می‌باشند که می‌توانند در میزبان‌های با کیفیت پایین نشو و نما و زندگی کنند و به نحو موثری از میزبان‌های خود بهره‌برداری نمایند. هرچند شایستگی زنبورهایی که در میزبان‌های نامطلوب رشد می‌کنند کاهش می‌یابد، ولی بررسی‌های موجود نشان می‌دهند که این کاهش کمتر از حد انتظار است و منجر به حذف کامل بهره‌برداری از چنین میزبان‌هایی نمی‌شود. در واقع میزبان‌هایی که برای پارازیت‌یسم و نشو و نما گونه‌های *Trissolcus* spp. غیر قابل بهره‌برداری هستند، هنوز به‌خوبی توسط گونه‌های *Ooencyrtus* spp. بهره‌برداری می‌شوند. به-عنوان مثال، تخم‌هایی که قبلاً پارازیت‌یته شده باشند،

هیپرپارازیتیسیم گونه‌های *Ooencyrtus* spp. روی *Trissolcus* spp. وجود نداشت.



شکل ۴- نسبت پارازیتیسیم میزبان‌های مختلف توسط زنبور *O. fecundus* و نسبت پارازیتیسیم مورد انتظار از واکنش تابعی در ترکیب‌های متفاوتی از میزبان‌های با کیفیت‌های مختلف (N_1 و N_2 ، N_3 تعداد تخم‌های موجود از هر نوع میزبان E_1 ، E_2 و E_3 تعداد تخم‌های پارازیت شده از آن‌ها، اندیس‌های ۱، ۲ و ۳ به ترتیب معرف میزبان نوع اول (تخم تازه)، نوع دوم (هشت روز قبل پارازیت شده توسط *T. grandis*) و سوم (تخم شش روزه) سن گندم می‌باشد)

Figure 4. Mean ratio of parasitism by *O. fecundus* on different hosts and ratio of parasitism expected from functional response at different ratios of available hosts (N_1 , N_2 and N_3 represent available hosts of type 1 (fresh sunn pest eggs), type 2 (8d-old parasitized eggs by *T. grandis*) and type 3 (6d-old sunn pest eggs) and E_1 , E_2 and E_3 represent parasitized hosts of the same kind

شفیره‌ی *Trissolcus* spp. را مورد حمله قرار دهد (Safavi 1970). در این بررسی نشان داده شد که زنبور پارازیتوئید *O. fecundus* می‌تواند تخم‌های پارازیت شده را تا هشت روزگی به خوبی پارازیت کند و نیز این

یک بررسی نشان داد که *O. telenomicida* می‌تواند انگل تخم سن یا هیپرپارازیتوئید تخم‌های پارازیت شده توسط *Trissolcus* spp. باشد. این زنبور می‌تواند تمام مراحل تخم، لاروهای سنین مختلف، پیش شفیره و

پارازیته و تخم با جنین رشد کرده‌ی میزبان) نشان داد نوع میزبان در هر دو فراسنجه اثر قابل توجهی دارد و این احتمالاً به دلیل نگاه داشتن انرژی و ذخیره‌ی تخم برای جست‌وجوی بیشتر و یافتن میزبان مناسب تر و سرمایه‌گذاری والدینی کمتر برای میزبان‌های نامطلوب می‌باشد و در صورت عدم دسترسی به میزبان بهتر، زنبور ناچار به پذیرفتن همان میزبان نامناسب می‌شود ولی در عوض تمام کوشش تولیدمثلی خود را صرف بهره برداری از آن نمی‌کند و برای فرصت‌های احتمالی بهتر ذخیره می‌نماید. افزایش بیش از سه برابری زمان دست-یابی در تخم شش روزه، نسبت به دو تیمار دیگر نشان از اجتناب قابل توجه زنبور از بهره برداری از میزبان با جنین رشد یافته دارد. با این حال، کاهش ۲/۵ برابری نرخ کاوشگری زنبور در میزبان پارازیته اثرات جمعیتی شگرفی روی زنده مانی میزبان نداشت، به طوری که حداکثر ۳۰٪ زنده مانی بیشتر در تراکم‌های پایین میزبان مورد انتظار است که با افزایش تراکم میزبان، اختلاف کمتر می‌شود. از آنجایی که دسته تخم‌های سن گندم اغلب ۱۴ تایی می‌باشند، مزیت نسبی دو میزبان در تراکم ۱۴ عددی تخم سن گندم ۲۵٪ و برای دو، سه، چهار و ... دسته تخم با روند کاهشی به ترتیب به ۱۷/۵، ۱۲/۸، ۹/۷٪ و ... خواهد رسید. یعنی در برخورد با میزبان‌های تازه و پارازیته، زنبور *O. fecundus* تلفات کمتری به *T. grandis* وارد خواهد کرد و حضور زنبور *O. fecundus* نسبت پارازیتوئید به تخم تازه را به نفع پارازیتوئید قبلی بر هم خواهد زد. البته این در حالی است که شرایط انتخاب وجود نداشته باشد. اگر فرض کنیم بیشتر تخم‌های موجود در مزرعه به صورت دسته های منفرد گذاشته می‌شوند، آنگاه شرایط انتخاب چندان مطرح نیست، ولی در لکه‌هایی که هر دو نوع میزبان کنار هم حضور دارند، مزیت پارازیتوئید باز هم بیشتر خواهد شد چرا که زنبور مذکور تخم‌های تازه را سه تا پنج برابر بیشتر انتخاب خواهد کرد. با این حال، متاسفانه در مورد تخم‌های با جنین رشد یافته موضوع درست عکس این است. ضمن آنکه در شرایط انتخاب، این تخم‌ها با فراوانی بیشتری توسط زنبور رد خواهند شد، در شرایط عدم انتخاب هم مزیت ۱/۴، ۱/۹، ۲/۲ و بیش از سه برابری در تراکم‌های ۱، ۲، ۳ و بیش از ۱۰

بررسی نشان داد که تخم‌های پارازیته ارجحیت بیشتری نسبت به تخم‌های با جنین رشد یافته دارند. نتایج این تحقیق نشان داد که واکنش تابعی زنبور پارازیتوئید *O. fecundus* به تخم سن گندم از نوع دوم است که تحت تأثیر پارازیتسم قبلی سرعت کاوش به کمتر از نصف تقلیل یافت ولی نوع واکنش تغییر نکرد، اما رشد جنین میزبان موجب تغییر واکنش از نوع دوم به سوم شد. چندین عامل سبب بروز واکنش تابعی نوع سوم می‌شوند که از جمله می‌توان به ویژگی‌های ذاتی پارازیتوئید، سن پارازیتوئید، اندازه و کیفیت حشره‌ی میزبان، نوع گیاه موجود در محل فعالیت پارازیتوئید، شرایط مختلف فیزیکی، دما و وجود پناهگاه‌هایی برای میزبان اشاره کرد (Coll and Ridgway 1995, Messina et al. 1997, Messina and Hanks 1998, Mohaghegh et al. 2001, Fathipour et al. 1999). غالباً عنوان شده که میزبان ترجیحی موجب بروز واکنش نوع دوم می‌شود تا موجب حداکثر بهره برداری پارازیتوئید از انبوهی‌های اندک میزبان شود. ولی وقتی که پارازیتوئید با میزبان غیرمرجح مواجه می‌شود، از انبوهی‌های پایین آن صرف نظر می‌نماید و این منجر به بهره برداری کمتر در انبوهی پایین و در نتیجه بروز واکنش تابعی نوع سوم می‌شود (Jervis and Kidd 1996). به نظر می‌رسد این تعبیر در مورد زنبور مورد بررسی در این تحقیق نیز صادق است و در تیمار با جنین رشد یافته ضمن آن که کمترین نرخ حمله ثبت گردید، در تراکم‌های پایین تر کاهش نرخ پارازیتسم رخ داد. به نظر می‌رسد به نظر می‌رسد واکنش تابعی نوع سوم در بین پارازیتوئیدهای تخم سن گندم بیشتر متداول است. به عنوان مثال در بررسی‌های مختلف روی *T. grandis* و *T. semistriatus* واکنش تابعی نوع سوم روی میزبان ترجیحی مشاهده شد و از طرفی در این گونه‌ها نوع واکنش تحت تاثیر گیاه و گونه‌ی میزبان قرار گرفت (Fathipour et al. 2001, Allahyari et al. 2004). در مورد گونه‌های دیگری از *Trissolcus* نیز واکنش تابعی نوع سوم مشاهده شده است (Jamshidnia et al. 2010, Abdi et al. 2015, Laumann et al. 2008, BenaMolaei et al. 2018). تخمین فراسنجه‌های قدرت جست‌وجو و زمان دستیابی زنبور *O. fecundus* در هر سه تیمار (تخم تازه، تخم

شدید شایستگی نتاج در زنبور مذکور می‌گردد. نتایج حاصل از بررسی حاضر نیز نشان داد که اثرات مذکور روی زنبور *O. fecundus* تاثیر قابل توجهی در میزان پارازیتیسیم زنبور داشته است (نتایج واکنش تابعی). تحقیق مشابهی نشان داد سن تخم‌های میزبان و سن پارازیتوئیدها از فاکتورهای مهم در میزان موفقیت تخم-گذاری *O. pityocampae* می‌باشد، به طوری که بهترین سن تخم میزبان برای پارازیت شدن، ۱-۲ روزگی بود و مناسب‌ترین سن ماده‌ها برای پارازیت کردن حداکثر پنج روز بود (Tunca et al. 2015). نتایج حاصل از بررسی حاضر نیز نشان داد که تخم‌های پارازیت شده و همچنین تخم‌های با جنین رشد یافته می‌توانند توسط زنبور پارازیتوئید *O. fecundus* پارازیت شوند و در صورت وجود میزبان تازه، گرایش عمده‌ی زنبور به سمت میزبان تازه می‌باشد. اختلاف جزئی نتایج این بررسی با بررسی‌های فوق می‌تواند به دلیل اختلاف نوع زنبور، نوع میزبان در دسترس، شرایط آزمایش و یا شیوه‌ی اجرای آزمایش باشد. گونه‌های مختلف زنبورهای پارازیتوئید حساسیت‌های متفاوتی به تازگی تخم میزبان دارند (Safavi 1973). از این رو موفقیت زنبور پارازیتوئید در پارازیت کردن تخم سن بستگی به مرحله‌ی رشد و نوع جنین تخم سن گندم دارد. شایستگی تخم‌های کهنه برای انگل‌واره‌های تخم کاهش می‌یابد (Fedde 1997, Chabi-Olaye et al. 1977, Safavi 1970). نتایج این تحقیق به وضوح نشان داد تخم‌های تازه و کم سن بیشتر مورد قبول زنبور *O. fecundus* قرار می‌گیرند، ولی با افزایش سن میزبان احتمال پارازیت شدن آن‌ها کاهش می‌یابد. این نتایج مشابه بررسی‌های آوادالا با زنبور *T. megallocephalus* (Ashmed) (Awadalla 1996) و اوهنو با زنبور *T. plautiae* (Watanab) می‌باشد (Ohno 1987). محمدپور و همکاران در بررسی مشابه بررسی حاضر، برخی ویژگی‌های زیستی و رفتاری زنبور *O. pityocampae* از جمله میزان پارازیتیسیم و ترجیح تخم‌ریزی آن را روی تخم‌های پارازیت نشده‌ی سن سبز پسته *Brachynema signatum* Jakovlev (Hem.: Pentatomidae) و تخم‌هایی که قبلاً توسط زنبور *Trissolcus agriope* Kozlov & Le (Hym.: Platygastridae) پارازیت شده بودند و نیز میزان

دسته تخم میزبان در مقایسه با میزبان پارازیت پیدا خواهند کرد. انتظار می‌رود یک پارازیتوئید در انتخاب میزبان به نحوی عمل نماید که تامین کننده‌ی بیشترین شایستگی نتاج باشد (van Alphen and Visser 1990, Godfray 1994, Vinson et al. 1998). در شرایطی که پارازیتوئید هیچ انتخاب دیگری ندارد، ملاحظه نمودیم که پارازیتوئید دستیابی را کاهش می‌دهد و تمام تلاش تولیدمثلی خود را صرف میزبانی نمی‌کند که شایستگی نتاج آن را کاهش خواهد داد. ولی بر همین اساس می‌توان انتظار داشت که در شرایط انتخاب، باید پارازیتوئید میزبان برتر را انتخاب نماید تا شایستگی نتاج خود را تضمین نماید. آزمایش‌های ترجیح میزبانی عملاً این موضوع را نشان داد. به طوری که در شرایط انتخاب بین دو میزبان از هر یک از ترکیب‌های دوگانه‌ی ممکن (تخم تازه با تخم شش روزه؛ تخم تازه با تخم پارازیت‌ی هشت روزه؛ تخم شش روزه با تخم پارازیت‌ی)، همواره میزبان برتر بیش از نسبت موجود انتخاب گردید و این ترجیح قطعی بود یعنی سهولت دسترسی به میزبان بدتر موجب سوئیچ کردن به سمت آن نشد. یعنی پارازیتوئید بین تلاش برای یافتن میزبان بهتر و یا دستیابی میزبان سهل الوصول‌تر استراتژی اول را بر می‌گزیند. البته این نکته از نظر کنترل بیولوژیک یک نکته‌ی منفی برای این پارازیتوئید محسوب می‌شود، چرا که بین تخم قبلاً پارازیت شده و تخم با جنین رشد یافته، اولی را انتخاب خواهد کرد و این بدان معنی است که نوزاد سن گندم شانس تولد بیشتری از زنبور پارازیتوئید جنس *Trissolcus* خواهد داشت. البته چنانچه تخم تازه در دسترس باشد خوشبختانه آن را به تخم پارازیت‌ی ترجیح خواهد داد. در بررسی انجام شده توسط بنامولایی و همکاران، اثر رشد جنین میزبان بر کارایی زنبور *T. vassilievi* مورد مطالعه قرار گرفت (BenaMolaei et al. 2015). یافته‌های حاصل از این بررسی نشان داد میزان پارازیتیسیم زنبورها تا پایان دو روزگی رشد جنین تفاوت معنی‌داری نداشت ولی در تخم‌های سه و چهار روزه کاهش معنی‌داری نشان داد. درصد خروج حشرات کامل، نسبت جنسی نتاج و زادآوری زنبورهای خارج شده نیز تحت تاثیر سن میزبان قرار گرفتند. این بررسی نشان داد که رشد جنین تا بعد از دو روزگی موجب افت

پارازیتیه نشده‌ی سن سبز، ۵/۶۸ برابر بیشتر از تخم‌های قبلاً پارازیتیه شده با زنبور *O. pityocampae* و ۱۲/۹ برابر بیشتر از تخم‌های قبلاً پارازیتیه شده با زنبور *T. agriope* بود که مشابه نتایج این تحقیق می‌باشد. البته حداکثر نرخ حمله‌ی پارازیتوئید در تیمار شاهد بررسی حاضر فقط ۳۰٪ بیشتر از میزان قبلاً پارازیتیه شده و کمی بیش از سه برابر جنین رشد یافته‌ی سن گندم بود که تفاوت زیادی با بررسی مذکور نشان می‌دهد و ممکن است از تفاوت در شیوه‌ی اجرا و تاکسون‌های مورد بررسی حاصل شده باشد.

پارازیتیسیم زنبورهای *O. pityocampae* و *T. agriope* در دوره‌های زمانی ۲۴ و ۴۸ ساعته در رهاسازی تنها، رهاسازی همزمان *O. pityocampae* و *T. agriope* و رهاسازی متوالی *O. pityocampae* و *T. agriope* مطالعه نمودند (Mohammadpour et al. 2014). بیشترین میزان تخم‌گذاری این گونه روی تخم‌های پارازیتیه نشده در روز سوم و روی تخم‌های پارازیتیه شده در روز پنجم مشاهده گردید. زنبور *O. pityocampae* نیز مانند بررسی حاضر از بین تخم‌های پارازیتیه نشده و پارازیتیه شده‌ی سن، تخم‌های پارازیتیه نشده را ترجیح می‌دهد و میانگین درصد پارازیتیسیم در تخم‌های

REFERENCES

- Abdi F, Iranipour S, Hejazi MJ** (2015) Effect of mating and previous parasitism on functional response of *Trissolcus djadetschkoe* (Hym.: Scelionidae) an egg parasitoid of *Eurygaster integriceps* (Hem.: Scutelleridae). Iranian Journal of Plant Protection Science 46(1): 131-139. (In Persian)
- Allahyari H, Fard PA, Nozari J** (2004) Effects of host on functional response of offspring in two populations of *Trissolcus grandis* on the sunn pest. Journal of Applied Entomology 128(1): 39-43.
- Awadalla SS** (1996) Influence of temperature and age of *Nezara viridula* L. eggs on the scelionid egg parasitoid, *Trissolcus megallocephalus* (Ashm.) (Hym., Scelionidae). Journal of Applied Entomology 120(1-5): 445-448.
- Bakasova N** (1975) Comparative study of egg parasites of noxious pentatomid. Trudy Vsesoyuznogo Nauchno Issledvatelskogo Instituta Zashchity Rastenii 44: 91-101.
- BenaMolaei P, Iranipour S, Asgari S** (2015) Effect of the host embryogenesis on efficiency of *Trissolcus vassilievi*. Biocontrol in Plant Protection 3(1): 83-100. (In Persian)
- BenaMolaei P, Iranipour S, Asgari S** (2018) Functional response of two population of *Trissolcus vassilievi* (Mayr) on sunn pest eggs (*Eurygaster integriceps* Puton). Journal of Applied Researches in Plant Protection 6(4): 89-106. (In Persian)
- Chabi-Olaye A, Schulthess F, Shanower TG, Bosque-Perez NA** (1997) Factors influencing the bionomics of *Telenomus busseolae* (Gahan) (Hym.: Scelionidae) an egg parasitoid of *Sesamia calamistis* Hampson (Lep.: Noctuidae). Biological Control 8: 15-21.
- Cock MJW** (1978) The assessment of preference. Journal of Animal Ecology 47: 805-816.
- Coll M, Ridgway RL** (1995) Functional and numerical responses of *Orius insidiosus* (Heteroptera: Anthocoridae) to its prey in different vegetable crops. Annals of the Entomological Society of America 88(6): 732-738.
- Fathipour Y, Kamali K, Khalghani J, Abdollahi G** (2001) Functional response of *Trissolcus grandis* (Hym., Scelionidae) to different egg densities of *Eurygaster integriceps* (Het., Scutelleridae) and effects of wheat genotypes on it. Applied Entomology and Phytopathology 68(1): 123-136. (In Persian)
- Fedde GF** (1977) A laboratory study of egg parasitization capabilities of *Telenomus alsophilae*. Environmental Entomology 6(6): 773-776.
- Godfray HCJ** (1994) Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology. Princeton University Press. Princeton, NJ.
- Iranipour S** (1996) A Study on population fluctuation of the egg parasitoids of *Eurygaster integriceps* Put. (Heteroptera: Scutelleridae) in Karaj, Kamalabad, and Fashand. M. Sc., University of Tehran, Karaj, Iran. (In Persian)
- Jamshidnia A, Kharazi-Pakdel A, Allahyari H, Soleymannejadian E** (2010) Functional response of *Telenomus busseolae* (Hym.: Scelionidae) an egg parasitoid of the sugarcane stem borer, *Sesamia nonagrioides* (Lep.: Noctuidae) at different temperatures. Biocontrol Science and Technology 20(6): 631-640.
- Japoshvili GO, Noyes JS** (2006) New data on the European fauna of Encyrtidae wasp (Hym. Chalcidoidea; Encyrtidae), Annual Review of Entomology 86: 298-304.
- Jervis M, Kidd N** (1996) Insect natural enemies, practical approaches to their study and evaluation, Chapman and Hall, London, UK.

- Juliano SA** (1993) Non linear curve fitting: Predation and functional response curves. *In*: Scheinerand S, Gurevitch J (eds.), Design and analysis of ecological experiments. Chapman and Hall, New York. pp. 159-182.
- Laumann RA, Morales MCB, Pareja M, Alarcao GC, Botelho AC, Maia AHN, Borges M** (2008) Comparative biology and functional response of *Trissolcus* spp. (Hymenoptera: Scelionidae) and implications for stink bugs (Hemiptera: Pentatomidae) biological control. *Biological Control* 44(1): 32-41.
- Messina FJ, Hanks JB** (1998) Host plant alters the shape of the functional response of an aphid predator (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology* 27(5): 1196-1202.
- Messina FJ, Jones TA, Nielson DC** (1997) Host-plant effects on the efficacy of two predators attacking Russian wheat aphids (Homoptera: Aphididae). *Environmental Entomology* 26(6): 1398-1404.
- Mohaghegh J** (1999) Reproductive performance and control potential of the predatory stinkbugs *Podisus maculiventris* and *Podisus nigrispinus*. Ph.D., University of Gent, Belgium.
- Mohammadpour M, Aminjalali M, Michaud JP, Ziaaddini M, Hashemirad H** (2014) Multiparasitism of stink bug eggs: competitive interactions between *Ooencyrtus pityocampae* and *Trissolcus agriope*. *BioControl* 59(3): 279-286.
- Murdock WW, Oaten A** (1975) Predation and population stability. *Advances in Ecological Research* 9: 1-131.
- Nozad Bonab Z, Iranipour S** (2011) Seasonal changes in egg parasitoid fauna of sunn-pest *Eurygaster integriceps* Puton in wheat fields of New Bonab county, East Azerbaijan Province, Iran. *Journal of Sustainable Agricultural and Production Science* 20(2): 73-83. (In Persian)
- Ohno K** (1987) Effect of host age on parasitism by *Trissolcus plautiae* (Watanabe) (Hymenoptera: Scelionidae), an egg parasitoid of *Plautia stali* (Scott) (Heteroptera: Pentatomidae). *Applied Entomology and Zoology* 22(4): 646-648.
- Radjabi G, Amir Nazari M** (1989) Egg parasites of sunn pest in the central part of Iranian plateau. *Applied Entomology and Phytopathology* 56: 1-12. (in Persian)
- Safavi M** (1970) Biology of *Ooencyrtus* spp. wasps, egg parasite of sunn pest. *In*: The 3rd Iranian Plant Protection Congress, 12-16 September, Pahlavi University, Shiraz, Iran, pp: 249-259. (In Persian).
- Safavi M** (1973) Etude bio-ecologique des Hymenoptères parasites des oeufs des punaises des cereales en Iran. Ministry of Agriculture and Natural Resources, Tehran, Iran. (In Persian)
- SAS** (2000) SAS 9.13 Portable for windows. SAS Institute Inc. Cary, NC, USA.
- Tunca H, Colombel E, Ben Soussan T, Buradino M, Galio F, Tabone E** (2015) Optimal biological parameters for rearing *Ooencyrtus pityocampae* on the new laboratory host *Philosamia ricini*. *Journal of Applied Entomology* 140(7): 527-535.
- van Alphen JJM, Jervis MA** (1996) Foraging behaviour. *In*: Jervis M, Kidd N (eds.), Insect natural enemies, practical approaches to their study and evaluation. Chapman and Hall, London. pp. 1-62.
- van Alphen JJM, Visser ME** (1990) Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology* 35: 59-74.
- Vinson SB, Bin F, Strand MR** (1998) The general host selection behavior of parasitoid Hymenoptera and a comparison of initial strategies utilized by larvaphagous and oophagous species. *Biological Control* 11: 79-96.
- Zhang YZ, Li W, Huang DW** (2005) A taxonomic study of Chinese species of *Ooencyrtus* (Insecta: Hym. Encyrtidae). *Zoological Studies* 44(3): 347-360.