



تأثیر رقابت بر رفتار کاوشگری جمعیت ماده‌زای زنبور

Lysiphlebus fabarum (Marshall) (Hym.: Aphidiidae) پارازیتوئید شته سیاه باقلا،

Aphis fabae Scopoli (Hem.: Aphididae)

آرش راسخ^{۱*} - حسین اللهیاری^۲ - جان پاول میکائود^۳

تاریخ دریافت: ۸۸/۱۲/۳

تاریخ پذیرش: ۸۹/۴/۲۳

چکیده

رقابت نقش مهمی در اندازه، ساختار و پایداری جوامع حشرات به ویژه پارازیتوئیدهای انفرادی دارد و گاهی در حشرات به عنوان یک راهکار تامین کننده شایستگی به کار می‌رود. پژوهش حاضر به منظور تعیین تأثیر تجربه قبلی زنبورهای ماده *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) در رو در رو شدن با میزبان‌های قبلاً پارازیت شده و یا سایر ماده‌های هم‌گونه، روی تخصیص نسبت‌های زمانی مرتبط با رفتارهای مختلف کاوشگری و راهبرد تخم‌گذاری انجام گرفت. در این مطالعه با مشاهده مداوم زنبورهای ماده طی حضور در لکه (دیسک برگی با ۱۵ پوره سن دوم یا سوم شته سیاه باقلا)، تعداد و مدت زمان بروز رفتارهای مختلف زنبور ثبت و با تشریح شته‌های پارازیت، راهبرد تخم‌گذاری آن‌ها تعیین شد. ماده‌های رو در رو شده با شته‌های قبلاً پارازیت شده توسط افراد هم‌گونه، به طور معنی‌داری مدت زمان بیشتری در لکه‌های میزبان مانده و دفعات بروز و مدت زمان صرف شده روی تمامی رفتارها در مقایسه با تیماری که زنبورها تجربه رو در رو شدن با شته‌های سالم را داشتند، بیشتر بود. همچنین میزان پارازیت‌یسیسم و سوپرپارازیت‌یسیسم در زنبورهای دو تیمار اختلاف معنی‌داری را نشان داد. نظر به تفاوت معنی‌دار در مدت زمان حضور در لکه بین زنبورهای دو تیمار، نسبتی از داده‌های هر تیمار به مدت زمان حضور در لکه محاسبه و سپس مقایسه به عمل آمد، که بر این اساس، ماده‌ها تغییری در مدت زمان اختصاص داده به رفتارهای خود ایجاد نکرده و تجربه رو در رو شدن با میزبان‌های با کیفیت پایین فقط بر دفعات بروز رفتارهای جستجو و حمله با تخم‌ریزی، اثر معنی‌داری گذاشت. تجربه رو در رو شدن با ماده‌های هم‌گونه قبل از معرفی به لکه‌های میزبان، منجر به بروز اختلاف معنی‌داری در مدت زمان حضور در لکه، دفعات بروز و مدت زمان صرف شده روی تمامی رفتارها و همچنین میزان پارازیت‌یسیسم و سوپرپارازیت‌یسیسم نشد.

واژه‌های کلیدی: رقابت، تمیز دادن میزبان، اختصاص تولیدمثلی، رفتار تخم‌گذاری، سوپرپارازیت‌یسیسم

مقدمه

ویژه در گونه‌های پارازیتوئید انفرادی^۴ که فقط یک فرد می‌تواند در یک میزبان کامل شود صادق می‌باشد (۴۰). رقابت پدیده‌ای است که به طور طبیعی بر افراد حاضر در آن هزینه وارد می‌سازد، چنانچه در فرد غالب منجر به کاهش اندازه بالغین و کاهش باروری آن‌ها (۹) و همچنین افزایش زمان رشد شده (۱۷) و در عوض کاهش نتاج و اتلاف زمان جستجو را برای بازنده این رقابت موجب می‌شود (۳). بنابراین تا زمانی که میزبان‌های پارازیت شده در دسترس هستند، گونه‌های انفرادی باید از تخم‌گذاری در میزبان‌های قبلاً پارازیت شده اجتناب کنند، رفتاری که باعث کاهش رقابت بین نتاج آن‌ها می‌شود (۲۶). تمیز دادن میزبان^۵ یا توانایی تشخیص بین میزبان‌های سالم از

از رقابت به عنوان عامل مهم تأثیرگذار در ساختار جوامع نام برده شده (۱۰)، که روی اندازه، ساختار و پایداری جوامع دشمنان طبیعی تأثیر می‌گذارد (۸ و ۲۵). از آنجایی که در پارازیتوئیدها دسترسی به میزبان‌ها برای تولیدمثل حیاتی است (۱۳)، کمبود میزبان ممکن است منجر به افزایش رقابت‌های درون و بین‌گونه‌ای شود (۱۲). این امر به

۱- استادیار گروه گیاهپزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید چمران اهواز
* - نویسنده مسئول (Email: a.rasekh@scu.ac.ir)

۲- استادیار گروه گیاهپزشکی، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه تهران
۳- دانشیار مرکز تحقیقات کشاورزی هایز، دانشگاه ایالتی کانزاس، آمریکا

مختلف کاوشگری و راهبرد تخم‌گذاری بررسی شد.

مواد و روش‌ها

پرورش حشرات

در بهار ۱۳۸۶ طی نمونه برداری از مزارع باقلای استان زنجان، کلنی شته سیاه باقلا، *Aphis fabae*، به دست آمد. همچنین زنبور پارازیتوئید *L. fabarum* از افراد مومیایی این شته جمع‌آوری شد، و آزمایش‌های تکمیلی ماده‌زا بودن این جمعیت زنبور را نشان داد (۲۹). کلنی شته سیاه باقلا، روی رقم سرخسی گیاه باقلا در اتاق رشد (دمای $20 \pm 1^\circ\text{C}$ ، رطوبت نسبی ۶۵-۷۵ درصد و دوره نوری ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی) تشکیل شد. کلنی زنبور پارازیتوئید *L. fabarum*، روی شته‌های سیاه باقلا پرورش یافته در همان شرایط محیطی تکثیر و نگهداری شد. در آزمایش‌ها از پوره‌های چهار روزه ($\pm 6\text{h}$) شته سیاه باقلا که در اواخر سن دوم یا اوایل سن سوم بودند، استفاده شد. از زنبورهای ماده همگون سه روزه ($72 \pm 4\text{h}$) که تجربه قبلی رو در رو شدن با شته‌های میزبان را نداشتند برای انجام آزمایش‌ها استفاده شد. همگون‌سازی به این صورت انجام شد که زنبورهای ماده به مدت شش ساعت به پوره‌های سن دوم شته (نسبت زنبور به شته، یک به پنج) در ظروف استوانه‌ای پلاستیکی تهویه دار (۸ سانتی‌متر قطر و ۲۰ سانتی‌متر ارتفاع) وارد و سپس شته‌ها روی یک گیاه باقلا منتقل و در اتاق رشد نگهداری شدند. با ظهور شته‌های مومیایی، یک‌ایک آن‌ها از گیاه باقلا به کپسول‌های ژلاتین (به حجم ۰/۹۵ سانتی‌متر مکعب) منتقل شدند. با ظهور زنبورها، هر یک جداگانه به ظروف استوانه‌ای پلاستیکی تهویه دار (۳/۵ سانتی‌متر قطر و ۷ سانتی‌متر ارتفاع) معرفی و محلول عسل مرکبات ۳۰٪ (به صورت قطرات روی نوار کاغذ مومی) و آب (رول پنبه‌ای مرطوب) در اختیار آن‌ها قرار گرفت. رول‌های پنبه‌ای به طور روزانه و نوارهای عسل یک روز در میان تعویض شدند. تمامی آزمایش‌ها در اتاق رشد با شرایط محیطی ذکر شده انجام شدند.

لکه آزمایش

لکه آزمایش شامل یک ظرف پتری شیشه‌ای (۳/۵ سانتی‌متر قطر و یک سانتی‌متر ارتفاع) بود، که ۳-۴ ساعت قبل از آغاز آزمایش، ۱۵ پوره سن دوم یا سوم شته سیاه باقلا در آن رها شده بودند تا به طور کامل مستقر شوند. با آغاز آزمایش و به محض رو در رو شدن زنبور با اولین شته حاضر در لکه، درپوش پتری به آهستگی برداشته شد و یک لکه باز ایجاد شد. این زمان تا هنگام ترک لکه به طرف پتری، به عنوان «مدت زمان حضور در لکه» لحاظ شد. با تفریق مدت

پارازیته (۱۳، ۲۴، ۳۹ و ۴۰)، یک پدیده عمومی بین زنبورهای پارازیتوئید است و ماده‌ها معمولاً از علائم داخلی، خارجی و یا هر دوی آن‌ها برای تشخیص میزبان‌های قبلاً پارازیته استفاده می‌کنند (۳). با این اوصاف، اگر میزبان‌های پارازیته نشده در دسترس نباشند، تخم‌گذاری در میزبان‌های پارازیته شده می‌تواند نوعی سازگاری باشد (۳۵ و ۳۸)، تصمیمی که منجر به سوپرپارازیتسم در گونه‌های انفرادی و از بین رفتن تمامی لاروها غیر از یک لارو می‌شود. علاوه بر این در گونه‌های انفرادی پدیده سوپرپارازیتسم ممکن است در نتیجه تجربه قبلی ماده‌ها (۳۹)، در دسترس بودن و ارزش تخم‌های بالغ (۴۵)، افزایش احتمال زنده ماندن نتاج با فایق آمدن بر سیستم دفاعی میزبان (۱۷ و ۲۷) و یا حضور سایر زنبورهای رقیب در لکه (۳۶، ۴۱ و ۴۳) با افزایش شانس یکی از نتاج در رقابت با لاروهای هم‌گونه (۱۶، ۴) دیده شود. خود-سوپرپارازیتسم در مقایسه با تخم‌گذاری در میزبان‌هایی که قبلاً توسط ماده‌های هم‌گونه‌ای پارازیته شده‌اند، از درجه بالاتری از سازگاری برخوردار بوده و باید منعکس‌کننده افزایش احتمال زنده ماندن لاروی باشد (۱۷، ۷ و ۳۷).

در پارازیتوئیدها، مدل‌های مختلفی برای تعیین چگونگی تاثیر وضعیت فیزیولوژیکی و تجربه قبلی روی رفتارهای کاوشگری آن‌ها ساخته شده است (۲۰ و ۳۱). چنین مدل‌هایی عموماً بر پایه دو فرضیه می‌باشند: نخست این که افراد برای به حداکثر رساندن شایستگی خود رفتار می‌کنند (۶ و ۴۷) و دوم این که ماده‌ها به وضعیت فیزیولوژیکی خود (سن، بار تخم و ...) دسترسی داشته (۲۴، ۱۵، ۵ و ۳۰)، و تصمیم‌های درون لکه، بر اساس این اطلاعات و تجربه قبلی آن‌ها گرفته می‌شود، برای مثال بر اساس رو در رو شدن با میزبان‌های قبلاً پارازیته شده (۲۱ و ۳۲). یا ماده‌های هم‌گونه‌ای حاضر در لکه میزبان (۱۱، ۱۹ و ۴۱). این اطلاعات اگرچه ناقص، می‌تواند بوسیله یک پارازیتوئید ماده برای تنظیم تاکتیک‌های تولید مثلی به کار برده شود، یعنی تعداد تخم‌های گذاشته شده در هر میزبان یا تعداد میزبان‌های پارازیته شده در هر لکه (۲۰).

زنبور *L. fabarum* پارازیتوئیدی انفرادی بوده که زنبورهای بالغ در بهار ظاهر شده و چندین نسل قبل از زمستان‌گذرانی تولید می‌کنند (۱۸، ۳۴ و ۴۴). این زنبور از بیش از ۴۵ گونه شته به ویژه در مرکز اروپا گزارش شده و جمعیت‌های دو جنسی و ماده‌زای آن در بعضی نقاط در کنار هم زندگی می‌کنند (۳۴). جمعیت نرزی *L. fabarum*، از نقاط مختلف ایران گزارش شده است (۱)، ولی پژوهش حاضر اولین گزارش از حضور جمعیت ماده‌زا از ایران است (۲۹).

هدف از این مطالعه تعیین عوامل موثر روی راهبرد استفاده از لکه در شرایط رقابت بود. به این منظور اثر تجربه رقابت درون گونه‌ای مستقیم (ماده‌های هم‌گونه) و غیرمستقیم (میزبان‌های قبلاً پارازیته شده توسط ماده‌های هم‌گونه) در جمعیت ماده‌زای زنبور پارازیتوئید *L. fabarum*، روی تخصیص نسبت‌های زمانی مرتبط با رفتارهای

به روش ذکر شده همگون شده بودند به طور تصادفی به دو گروه آزمایشی تقسیم شدند. در تیمار اول، زنبورها به طور جداگانه به مدت ۲۰ دقیقه در یک ظرف پتری محتوی ۲۰ شته قبلاً پارازیت شده نگهداری شدند. نظر به این که معمولاً زنبورها با یک وقفه زمانی نسبت به پذیرش لکه‌ها اقدام می‌کردند، این زمان از هنگام پذیرش اولین شته لکه محاسبه شد. به طور همزمان در اختیار زنبورهای تیمار دوم شته‌های سالم قرار داده شد. ماده‌های هر دو گروه تیماری در پی این مواجهه، به طور انفرادی به ظرف‌های پتری خالی وارد، و بعد از ۶۰ تا ۷۰ دقیقه به لکه آزمایش وارد شدند.

تاثیر تجربه رو در رو شدن با افراد هم‌گونه بر رفتار کاوشگری و تخم‌گذاری زنبور

این آزمایش به منظور بررسی اثر تجربه قبلی رو در رو شدن با سایر ماده‌ها بر رفتار کاوشگری آن‌ها طراحی و انجام شد. به این منظور، ۲۶ پارازیتویید ماده به تنهایی یا جفتی به مدت ۹۰ تا ۱۲۰ دقیقه در کپسول‌های ژلاتینی (به حجم ۰/۹۵ سانتی‌متر مکعب) نگهداری و سپس به لکه آزمایش وارد شدند.

نتایج

تاثیر تجربه رو در رو شدن با شته‌های با کیفیت‌های متفاوت، بر رفتار کاوشگری و تخم‌گذاری زنبور

در زنبورهایی که تجربه قبلی رو در رو شدن با شته‌های پارازیت شده را داشتند، میانگین مدت زمان طی شده برای رفتار شاخک زدن $5/4 \pm 1/7$ دقیقه، خم کردن شکم $8/1 \pm 1/1$ دقیقه، جستجو روی سطح برگ $9/1 \pm 1/0$ دقیقه، حمله با تخم‌ریز $11/4 \pm 1/0$ دقیقه، و استراحت $0/8 \pm 0/4$ دقیقه به دست آمد، در حالی که در تیماری که زنبورها قبلاً با شته‌های سالم رو در رو شده بودند، مدت زمان شاخک زدن $2/4 \pm 1/5$ دقیقه، خم کردن شکم $4/8 \pm 1/0$ دقیقه، جستجو روی سطح برگ $5/3 \pm 0/7$ دقیقه، حمله با تخم‌ریز $6/6 \pm 1/4$ دقیقه، و استراحت $0/9 \pm 0/4$ دقیقه محاسبه شد. متوسط اختصاص زمانی رفتارهای مختلف در زنبورهای دو تیمار طی کاوشگری در لکه‌های میزبان در شکل ۱ ترسیم شده است.

همچنین میانگین دفعات بروز رفتارها طی کاوشگری زنبورها تعیین شد. این دفعات در زنبورهایی که تجربه رو در رو شدن با شته‌های پارازیت شده داشتند برای رفتار شاخک زدن $20/5 \pm 5/6$ ، خم کردن شکم $24/9 \pm 2/8$ ، جستجو روی سطح برگ $29/2 \pm 3/6$ ، حمله با تخم‌ریز $14/3 \pm 1/3$ و استراحت $2/2 \pm 0/5$ دفعه به دست آمد، در حالی که در تیماری که زنبورها قبلاً با شته‌های سالم رو در رو شده بودند، دفعات بروز رفتار شاخک زدن $8/4 \pm 3/8$ ، خم کردن شکم

زمان حضور در لکه از مجموع مدت زمان صرف شده برای رفتارهای استراحت و تمیز کردن خود، «مدت زمان فعال میزبان یابی» به‌دست آمد. با مشاهده مداوم هر زنبور در لکه‌های آزمایشی توسط استریو میکروسکوپ، دفعات و مدت زمان هر یک از رفتارها (استراحت و تمیز کردن، جستجو، شاخک زدن، خم کردن شکم و حمله با تخم‌ریز) حین میزبان‌یابی از طریق ضبط صدا (MP3- voice recorder) مشخص شد. برای سهولت در کار به یکایک رفتارهای ذکر شده زنبور، به ترتیب شماره‌های یک تا پنج داده شد و به محض مشاهده هر یک از رفتارها عدد مربوطه قید شد و تا آغاز رفتار بعدی به عنوان مدت زمان صرف شده به آن رفتار محسوب شد. با پیاده نمودن صداهای ضبط شده در فرم‌های ویژه، دفعات و مدت زمان اختصاص یافته به هر یک از رفتارها به دست آمد. زنبورهای وارد شده به لکه‌های مورد آزمایش، به طور معمول با یک وقفه زمانی آن‌ها را پذیرفتند که دوره زمانی بین ورود زنبور و پذیرش اولین شته میزبان نیز محاسبه شد.

شته‌هایی که در حین میزبان‌یابی زنبورها، تخم‌ریز وارد بدن آن‌ها شده بود، بلافاصله بعد از حمله، توسط قلم‌موی ظریف به یک شاخه باقلا انتقال یافتند و از این طریق نرخ پارازیتیسیم برآورد شد. با توجه به این که همه حمله‌های زنبورها به پارازیت شده ختم نمی‌شود، تنها شته‌هایی جابه‌جا شدند که زنبور، تخم‌ریز خود را بیش از ۲۵ ثانیه در بدن آن‌ها نگه می‌داشت، که این زمان با استفاده از زمان سنج اندازه‌گیری می‌شد. مطابق با نتایج آزمایش‌های قبلی، فقط ۷/۵ درصد شته‌های پارازیت شده شامل شته‌هایی بودند که کمتر از ۲۵ ثانیه تخم‌ریز در بدن آن‌ها نگهداشته شده بود و بقیه موارد (۳۷ شته از ۴۰ مورد) بیشتر از این آستانه زمانی تخم‌ریز را دریافت کرده بودند. شاخه‌های باقلا حاوی شته‌های مورد حمله قرار گرفته، جداگانه در ظرف‌های استوانه‌ای پلاستیکی تهیه‌دار (۸ سانتی‌متر قطر و ۲۰ سانتی‌متر ارتفاع) نگهداری شدند. بعد از چهار روز یکایک شته‌ها تشریح و تعداد لاروهای زنبور درون آن‌ها شمارش شد. چون داده‌های این آزمایش پراکنش نرمال نداشتند، برای مقایسه اثرات تیمار از آزمون آماری ناپارامتری Mann Whitney U-test استفاده شد (۳۳).

تاثیر تجربه رو در رو شدن با شته‌های با کیفیت‌های متفاوت، بر رفتار کاوشگری و تخم‌گذاری زنبور

از شته‌های سالم و شته‌هایی که ۲۴ ساعت قبل پارازیت شده بودند، به عنوان میزبان‌های با کیفیت متفاوت استفاده شد. شته‌های پارازیت از رو در رو کردن زنبورهای ماده *L. fabarum* با پوره‌های سن دوم شته سیاه باقلا (نسبت زنبور به شته، یک به پنج) در ظروف استوانه‌ای پلاستیکی تهیه‌دار (۸ سانتی‌متر قطر و ۲۰ سانتی‌متر ارتفاع) به دست آمد. ۳۶ پارازیتویید ماده سه روزه *L. fabarum* که

۱۲/۲ ± ۲/۵، جستجو روی سطح برگ ۱۳/۲ ± ۲/۶، حمله با تخم‌ریز ۶/۲ ± ۱/۲ و استراحت ۱/۱ ± ۰/۵ دفعه محاسبه شد. متوسط اختصاص دفعات بروز رفتارها در زنبورهای دو تیمار طی کاوشگری در لکه‌های میزبان در شکل ۲ ترسیم شده است.

نتایج آزمایش‌ها نشان داد که رو در رو شدن با شته‌های پارازیته شده منجر به افزایش مدت زمان حضور زنبورها در لکه آزمایش می‌شود ($U^1 = 70/5$, $P = 0/003$) و همچنین مدت زمان فعال حضور در لکه نیز در این زنبورها به طور معنی‌داری بیشتر از زنبورهایی است که تجربه رو در رو شدن با شته‌های سالم را داشتند ($U = 66/0$, $P = 0/002$). معمولاً زنبورها پهنه‌های آزمایش را با یک وقفه زمانی پذیرفتند، که تفاوت معنی‌داری در این وقفه زمانی بین زنبورهای دو تیمار مشاهده نشد ($U = 139/0$, $P = 0/48$) (جدول ۲). دفعات بروز و مدت زمان هر یک از رفتارهای زنبور طی میزبان یابی در لکه مشخص شد. نتایج نشان داد دفعات بروز و مدت زمان صرف شده برای تمامی رفتارهای مورد بررسی غیر از استراحت کردن، در زنبورهایی که تجربه رو در رو شدن با شته‌های پارازیته شده را داشتند، بیشتر از ماده‌هایی بود که در لکه اول با شته‌های سالم رو در رو شده بودند (جدول ۳).

نظر به این که تفاوت قابل توجهی در مدت زمان حضور در لکه بین دو تیمار وجود داشت و این امر می‌تواند در برآورد دفعات و مدت زمان بروز رفتارها تاثیر بگذارد، نسبت داده‌های رفتاری به مدت زمان حضور در لکه محاسبه و داده‌ها دوباره تجزیه شدند. مقایسه مدت زمان بروز رفتارها در واحد زمانی حضور در لکه نشان داد که در هیچ موردی اختلاف معنی‌داری در زنبورهای دو گروه وجود ندارد، ولی مقایسه دفعات بروز رفتارها در واحد زمانی نشان داد که رو در رو شدن با شته‌های پارازیته شده منجر به افزایش معنی‌دار تعداد رفتار جستجو ($U = 89/0$, $P = 0/02$) و حمله با تخم‌ریز ($U = 58/0$, $P < 0/001$) در لکه آزمایش می‌شود.

مقایسه تعداد کل وقایع رفتاری زنبورها (مجموع تمامی رفتارهای مشروحه در بالا) طی مدت زمان حضور در لکه نشان داد که زنبورهای تیمار اول، تعداد رفتارهای بیشتری را به نمایش می‌گذارند ($U = 57/0$, $P = 0/001$). همچنین مقایسه نسبت تعداد کل وقایع رفتاری به مدت زمان حضور در لکه نشان داد که تجربه قبلی رو در رو شدن با شته‌های با کیفیت پایین (شته‌های پارازیته)، باعث افزایش دفعات بروز رفتارها در واحد زمانی شد ($U = 83/0$, $P = 0/012$).

مقایسه میزان پارازیتیسیم بین زنبورهای دو تیمار نشان داد که تجربه رو در رو شدن با شته‌های با کیفیت پایین میزان پارازیتیسیم را

در لکه بعدی افزایش می‌دهد ($U = 67/0$, $P = 0/002$). اما مقایسه نرخ پارازیتیسیم، اختلاف معنی‌داری را بین دو گروه زنبور نشان نداد ($U = 115/0$, $P = 0/14$). در ضمن در زنبورهایی که تجربه قبلی رو در رو شدن با شته‌های پارازیته شده داشتند، به طور معنی‌داری در لکه بعدی سوپرپارازیتیسیم بیشتری مشاهده شد، پدیده‌ای که هرگز در زنبورهای تیمار دوم دیده نشد ($U = 99/0$, $P = 0/047$).

تاثیر تجربه رو در رو شدن با افراد هم‌گونه بر رفتار کاوشگری و تخم‌گذاری زنبور

در تیماری که زنبورها قبل از معرفی به لکه آزمایش به تنهایی نگهداری شده بودند، میانگین مدت زمان صرف شده برای رفتار شاخک زدن ۴/۳ ± ۱/۸ دقیقه، خم کردن شکم ۱۰/۸ ± ۱/۸ دقیقه، جستجو روی سطح برگ ۱۰/۹ ± ۱/۶ دقیقه، حمله با تخم‌ریز ۲/۳ ± ۱/۷ دقیقه، و استراحت ۰/۳ ± ۰/۲ دقیقه به دست آمد، در حالی که در تیماری که زنبورها به صورت دوتایی نگهداری شده بودند، مدت زمان شاخک زدن ۴/۸ ± ۱/۷ دقیقه، خم کردن شکم ۱/۷ ± ۱/۰۶ دقیقه، جستجو روی سطح برگ ۲/۷ ± ۱۴/۵ دقیقه، حمله با تخم‌ریز ۲/۱ ± ۱۱/۴ دقیقه و استراحت ۰/۵ ± ۰/۲ دقیقه محاسبه شد. متوسط اختصاص زمانی رفتارهای مختلف در زنبورهای دو تیمار طی کاوشگری در لکه‌های میزبان در شکل ۳ ترسیم شده است.

تفاوت معنی‌داری در مدت زمان حضور ($U = 79/0$, $P = 0/8$) و مدت زمان فعال حضور در لکه ($U = 78/0$, $P = 0/76$) بین زنبورهای دو تیمار مشاهده نشد. همچنین تفاوتی در اشتیاق آن‌ها در پذیرش لکه آزمایش دیده نشد ($U = 81/0$, $P = 0/88$) (جدول ۳).

دفعات بروز و مدت زمان صرف شده روی هر یک از رفتارهای زنبور حین میزبان یابی در لکه مشخص شد. نتایج تفاوت معنی‌داری را بین هیچ کدام از رفتارهای مورد مطالعه نشان نداد (جدول ۴).

مقایسه تعداد کل وقایع رفتاری زنبورها طی مدت زمان حضور در لکه اختلاف معنی‌داری را بین ماده‌های دو تیمار نشان نداد ($U = 72/0$, $P = 0/55$) (جدول ۳).

مقایسه میزان پارازیتیسیم بین زنبورهای دو تیمار نشان داد که تجربه رو در رو شدن با ماده‌های رقیب تاثیری در تعداد شته‌های پارازیته شده ندارد ($U = 76/5$, $P = 0/69$) (جدول ۳). ضمناً در شته‌های پارازیته توسط زنبورهای دو تیمار، موردی از پدیده سوپرپارازیتیسیم مشاهده نشد.

بحث

نظر به این که شته‌های قبلاً پارازیته شده، میزبان‌هایی با کیفیت پایین‌تر هستند (۳ و ۱۷)، ماده‌هایی که قبل از معرفی به لکه آزمایش،

۱- چنانچه یکایک داده‌های یکی از تیمارها با تمامی داده‌های تیمار دوم مقایسه و تعداد مواردی که کوچکتر از آن است شمارش شود، U عبارت است از تعداد کل این شمارش‌ها.

زمانی حضور در لکه از منظر دوم نشان داد که بر اساس مدل کاوشگری Waage (۴۶)، ماده‌ها با یک رغبت اولیه به لکه وارد می‌شوند و تفاهم با لکه به صورت خطی همراه با گذشت زمان کاهش می‌یابد. در تمام مدتی که این تفاهم بالای آستانه پذیرش است، پارازیتوییدها هر زمانی که به لکه می‌رسند می‌چرخند، و گرنه لکه را ترک می‌کنند. اما از آنجایی که در یک لکه ارزش میزبان‌های با کیفیت بالا در پی یک سری تخم‌گذاری کاهش می‌یابد (۲۰)، لذا دور از ذهن نیست که نرخ پارازیتیسیم، در اوایل و اواخر حضور در لکه تفاوت زیادی داشته باشد که شاید این اختلاف موجب شود که مقایسه میزان پارازیتیسیم در واحد زمانی حضور در لکه در دو تیمار بر خلاف سایر داده‌های رفتاری چندان کاربردی نباشد.

نظر به وجود اختلاف معنی‌دار در میزان پارازیتیسیم دو تیمار و با لحاظ کردن دفعات و مدت زمان بروز رفتارها در واحد زمانی حضور در لکه، دیده شد که در بین رفتارهای مرتبط با پارازیتیسیم فقط دفعات بروز رفتار حمله با تخم‌ریز اختلاف معنی‌داری داشت که همین امر منجر به افزایش میزان پارازیتیسیم شد. به عبارت دیگر علی‌رغم میل زنبور به پارازیتیزه کردن تعداد بیشتری شته، تغییری در اختصاصات زمانی و آهنگ دفعات بروز رفتارها ایجاد نشد و فقط با افزایش دفعات حمله، میزان پارازیتیسیم افزایش یافت.

تجربه قبلی رو در رو شدن با شته‌های قبلاً پارازیتیزه شده موجب شد که ماده‌ها شته‌های لکه بعدی را به طور معنی‌داری بیشتر سوپر پارازیتیزه کنند، رفتاری که در تیمار دوم و همچنین سایر آزمایش‌های انجام شده روی این زنبور برای تعیین عوامل تاثیرگذار روی ارزش میزبان (سن، گرسنگی، مواجهه با ماده‌های هم‌گونه و ...) هرگز مشاهده نشد. این تخم‌گذاری اضافی برای افزایش احتمال تصرف میزبان در رقابت با ماده‌های هم‌گونه می‌باشد (۴۳). پدیده سوپرپارازیتیسیم در زنبورهایی که تجربه رو در رو شدن با ماده‌های هم‌گونه را داشتند دیده نشد، که موید این نکته است که زنبورها از رو در رو شدن با سایر ماده‌های هم‌گونه برداشت رقابتی نمی‌نمایند و تنها رو در رو شدن با شته‌های قبلاً پارازیتیزه شده نشانگر حضور رقیب در لکه می‌باشد. بر اساس نتایج کارهای قبلی (۲۸)، نظر به این که در مقایسه با شته‌های مورد حمله قرار نگرفته، شته‌های به تازگی با تخم‌ریز زنبور مورد حمله قرار گرفته به طور معنی‌داری آمادگی بیشتری برای ترشح عسلک در پاسخ به شاخک زدن درخواستی^۳ زنبورها داشتند، لذا بنظر می‌رسد نه تنها ماده‌های هم‌گونه در لکه به عنوان رقیب تلقی نمی‌شوند بلکه می‌توانند شایستگی تحصیل عسلک بیشتر را نیز فراهم آورند. ذکر این نکته قابل توجه است که یافته‌های قبلی (۲۸) نشان داده بود که ماده‌های *L. fabarum* در هر ساعت حضور در لکه، از رو در رو شدن با $6/4 \pm 4/7$ شته به طور متوسط

با این شته‌ها رو در رو شده بودند، به طور معنی‌داری نسبت به ماده‌های رو در رو شده با شته‌های سالم مدت زمان بیشتری در لکه‌های شته میزبان مانده و دفعات و مدت زمان بروز تمامی رفتارهای کاوشگری آن‌ها بیشتر بود. همچنین این زنبورها به تعداد بیشتری شته حمله کرده و تعداد بیشتری از آن‌ها را پارازیتیزه کردند. این موضوع پیش از این به اثبات رسیده بود که رو در رو شدن با میزبان‌های قبلاً پارازیتیزه شده (۲۱، ۳۲ و ۴۸) و یا حتی رو در رو شدن با میزبان‌های با کیفیت پایین‌تر متعلق به سایر گونه‌ها (۲۰) باعث می‌شود که ماده‌ها در مواجهه با لکه‌های بعدی با کیفیت بالایی میزبان، سرمایه‌گذاری تولیدمثلی خود را افزایش دهند.

نظر به این که مدت زمان حضور در لکه به طور مستقیم بر دفعات و مدت زمان صرف شده روی تمامی رفتارها اثر می‌گذارد، چنانچه تفاوت فاحشی در مدت زمان حضور در لکه بین تیمارها وجود داشته باشد، معمولاً ایجاد اختلاف معنی‌دار بین تمامی داده‌های رفتاری بین تیمارها متأثر از مدت زمان حضور در لکه می‌باشد. بر این اساس، مقایسه داده‌ها در واحد زمانی حضور در لکه و به عبارت دیگر نرخ داده‌ها، نتایج واقعی‌تری را به نمایش می‌گذارد. مقایسه تعداد و مدت زمان هر یک از رفتارها در واحد زمانی حضور در لکه نشان داد که ماده‌ها تغییری در مدت زمان اختصاص رفتارهای خود ایجاد نکرده و تجربه رو در رو شدن با میزبان‌های با کیفیت پایین فقط بر دفعات بروز رفتارهای جستجو و حمله با تخم‌ریز اثر معنی‌داری دارد.

اما در خصوص بررسی تعداد شته‌های پارازیتیزه شده در واحد زمانی حضور در لکه، این موضوع از دو منظر قابل ارزیابی است. از نخستین منظر، در واقع علی‌رغم مشاهده اختلاف معنی‌دار در تعداد شته‌های پارازیتیزه شده بین دو تیمار، مقایسه این متغیر در واحد زمانی حضور در لکه معنی‌دار نبود. بر اساس تعریف Mackauer و همکاران در سال ۱۹۹۶، ارزش میزبان^۱ عبارت است از احتمال پذیرش و یا تعداد تخم‌های گذاشته شده در میزبان‌های با کیفیت مشابه. طبق تعریف این پژوهشگران، ارزش لکه^۲ به مدت زمان حضور و تعداد شته‌های پارازیتیزه شده در یک لکه معین بستگی دارد. در این آزمایش علی‌رغم اختلاف معنی‌دار در تعداد شته‌های پارازیتیزه شده بین دو تیمار، به علت عدم وجود اختلاف معنی‌دار در تعداد شته‌های پارازیتیزه شده در واحد زمانی حضور در لکه، ارزش میزبان تغییری نکرد. به عبارت دیگر تجربه قبلی رو در رو شدن با شته‌های پارازیتیزه شده تغییری در ارزش میزبان از دیدگاه زنبور ایجاد نکرده و به واسطه اختلاف در مدت زمان حضور در لکه، تنها ارزش لکه تغییر کرد. بنابراین در مورد ارزش میزبان، مقایسه تعداد شته‌های پارازیتیزه شده در واحد زمانی حضور در لکه مفهوم می‌یابد. اما بررسی تعداد شته‌های پارازیتیزه شده در واحد

1- Host value

2- Patch value

3- Solicitation antennation

به عنوان رقیب بالقوه پاسخ ندادند. در سایر مطالعات نیز یا اثری دیده نشده بود (۴۳) و یا اثری افزایشی را موجب شده بود (۲۳). اما نظر به رفتار ویژه جمعیت ماده‌زای *L. fabarum* در دریافت مستقیم عسلک از شسته‌های میزبان، و همچنین کم بودن نرخ پارازیتیسیم در جمعیت‌های ماده‌زا در قیاس با افراد دو جنسی (۲)، به نظر می‌رسد تلقی ماده‌های دو جمعیت دو جنسی و ماده‌زای *L. fabarum* از افراد هم‌گونه به عنوان رقیب متفاوت باشد.

فقط ۱/۲ آنها را پارازیت می‌نمایند. بنابراین فعالیت ماده‌ی هم‌گونه ای رقیب در لکه، منجر به کاهش قابل توجه تعداد شته‌های سالم نمی‌شود.

بر اساس نتایج کسب شده، تجربه رو در رو شدن با ماده‌های هم‌گونه تغییری در مدت زمان حضور در لکه، دفعات و مدت زمان بروز رفتارهای کاوشگری و همچنین میزان پارازیتیسیم ایجاد نکرد، بنابراین نتایج نشان‌دهنده این مطلب است که ماده‌ها به افراد هم‌گونه

جدول ۱- داده‌های رفتاری (در چارک‌های میانه، ۲۵ و ۷۵) در زنبورهای ماده سه روزه *Lysiphlebus fabarum* که قبل از معرفی به لکه‌های آزمایش تجربه رو در رو شدن با شته‌های قبلاً پارازیت شده را داشتند (n=۱۸) و یا با شته‌های سالم رو در رو شده بودند (n=۱۸).

P	U	تجربه قبلی رو در رو شدن با شته‌های		متغیر
		سالم	پارازیت شده	
۰/۰۰۳	۷۰/۵	۱۷/۷ (۱۰/۴، ۲۸/۵)	۳۰/۸ (۲۵/۰، ۵۵/۳)	مدت زمان حضور در لکه (دقیقه)
۰/۰۰۲	۶۶/۰	۱۳/۲ (۹/۵، ۲۸/۴)	۳۰/۳ (۲۵/۰، ۵۱/۶)	مدت زمان فعال حضور در لکه (دقیقه)
۰/۴۸	۱۳۹/۰	۰/۲۸ (۰/۰۶، ۱/۳)	۰/۲۴ (۰/۰۳، ۰/۶۶)	وقفه زمانی پذیرش لکه (دقیقه)
۰/۰۰۲	۶۷/۰	۰/۰ (۰/۰، ۱/۰)	۲/۰ (۱/۰، ۲/۰)	تعداد شته‌های پارازیت شده
۰/۰۴۷	۹۹/۰	۰/۰ (۰/۰، ۰/۰)	۰/۰ (۰/۰، ۱/۰)	تعداد شته‌های سوپر پارازیت شده
۰/۰۰۱	۵۷/۰	۲۷/۵ (۱۵/۳، ۵۱/۸)	۶۸/۵ (۵۳/۰، ۱۲۳/۳)	تعداد وقایع رفتاری

جدول ۲- تعداد و مدت زمان بروز رفتارها (در چارک‌های میانه، ۲۵ و ۷۵) در زنبورهای ماده سه روزه *Lysiphlebus fabarum* که قبل از معرفی به لکه‌های آزمایش تجربه رو در رو شدن با شته‌های قبلاً پارازیت شده را داشتند (n=۱۸) و یا قبلاً با شته‌های سالم رو در رو شده بودند (n=۱۸).

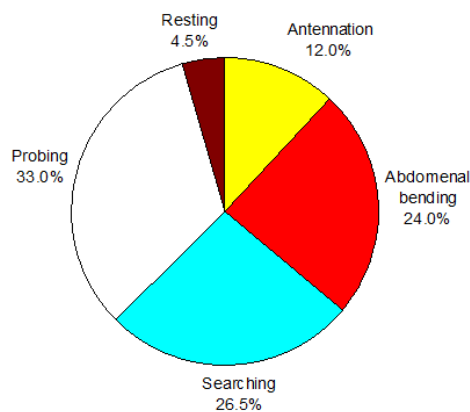
P	U	تجربه قبلی رو در رو شدن با شته‌های		متغیر
		سالم	پارازیت شده	
۰/۱۶۱	۱۱۷/۰	۰/۰ (۰/۰، ۰/۷)	۰/۳ (۰/۰، ۰/۵)	مدت زمان استراحت (دقیقه)
۰/۰۳۱	۹۴/۵	۰/۰ (۰/۰، ۱/۳)	۲/۵ (۰/۰، ۳/۰)	تعداد دفعات بروز رفتار استراحت
۰/۰۰۴	۷۳/۰	۵/۱ (۲/۶، ۷/۳)	۸/۳ (۵/۶، ۱۱/۳)	مدت زمان جستجو (دقیقه)
<۰/۰۰۱	۵۲/۵	۹/۰ (۵/۸، ۲۰/۰)	۲۵/۵ (۱۸/۵، ۳۹/۵)	تعداد دفعات بروز رفتار جستجو
۰/۰۳۱	۹۴/۱	۰/۳ (۰/۱، ۲/۱)	۰/۶ (۰/۵، ۱/۳)	مدت زمان شاخک زدن (دقیقه)
۰/۰۷	۱۰۵/۰	۲/۵ (۱/۸، ۱۱/۰)	۶ (۲/۸، ۳۹/۵)	تعداد دفعات بروز رفتار شاخک زدن
۰/۰۲۴	۹۱/۰	۲/۲ (۱/۳، ۱۰/۰)	۹/۰ (۴/۶، ۱۱/۰)	مدت زمان خم کردن شکم (دقیقه)
۰/۰۰۴	۷۲/۵	۸/۰ (۴/۰، ۲۰/۰)	۲۰/۰ (۱۶/۵، ۳۴/۵)	تعداد دفعات بروز رفتار خم کردن شکم
۰/۰۰۶	۷۶/۰	۵/۰ (۱/۴، ۱۱/۴)	۱۰/۶ (۷/۸، ۱۵/۰)	مدت زمان حمله (دقیقه)
<۰/۰۰۱	۴۶/۰	۵/۰ (۲/۳، ۹/۵)	۱۲/۵ (۱۰/۵، ۱۸/۸)	تعداد دفعات بروز رفتار حمله

جدول ۳- داده‌های رفتاری (در چارک‌های میانه، ۲۵ و ۷۵) زنبورهای ماده سه روزه *Lysiphlebus fabarum* که ۹۰-۱۲۰ دقیقه قبل از معرفی به لکه میزبان (شامل ۱۵ پوره سن دوم شته سیاه باقلا، *Aphis fabae*)، به تنهایی (n=۱۳) و یا به همراه زنبور ماده هم‌گونه‌ی دیگری نگهداری شده بودند (n=۱۳).

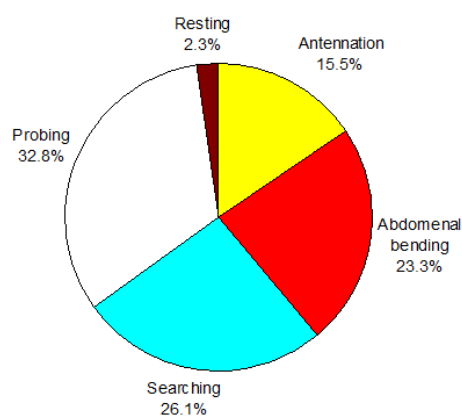
P	U	تیمار دوتایی		تیمار منفرد	متغیر
		تیمار دوتایی	تیمار منفرد		
۰/۸	۷۹/۰	۴۹/۸ (۱۹/۲، ۵۸/۷)	۳۱/۲ (۲۰/۱، ۶۶/۶)	مدت زمان حضور در لکه (دقیقه)	
۰/۷۶	۷۸/۰	۵۰/۰ (۱۹/۰، ۵۷/۶)	۳۱/۲ (۲۰/۸، ۶۶/۲)	مدت زمان فعال حضور در لکه (دقیقه)	
۰/۸۸	۸۱/۰	۲/۶ (۱/۲، ۵/۳)	۳/۵ (۱/۲، ۵/۵)	وقفه زمانی پذیرش لکه (دقیقه)	
۰/۶۹	۷۶/۵	۱/۰ (۰/۰، ۲/۵)	۱/۰ (۰/۰، ۳/۰)	تعداد شته‌های پارازیت شده	
۰/۵۵	۷۲/۰	۸۶/۰ (۳۴/۵، ۱۱۷/۵)	۵۰/۰ (۳۳/۰، ۱۲۳/۵)	تعداد وقایع رفتاری	

جدول ۴- تعداد و مدت زمان بروز رفتارها (در چارک‌های میانه، ۲۵ و ۷۵) در زنبورهای ماده سه روزه *Lysiphlebus fabarum* که ۹۰-۱۲۰ دقیقه قبل از معرفی به لکه میزبان (شامل ۱۵ پوره سن دوم شته سیاه باقلا، *Aphis fabae*)، به تنهایی (n= ۱۳) و یا به همراه زنبور ماده هم‌گونه‌ی دیگری نگهداری شده بودند (n= ۱۳).

متغیر	تیمار منفرد	تیمار دوتایی	U	P
مدت زمان استراحت (دقیقه)	۰/۰ (۰/۰، ۰/۴)	۰/۵ (۰/۰، ۰/۷)	۶۶/۵	۰/۳۶
تعداد دفعات بروز رفتار استراحت	۰/۰ (۰/۰، ۲/۵)	۲/۰ (۰/۰، ۳/۰)	۶۳/۰	۰/۲۹
مدت زمان جستجو (دقیقه)	۹/۸ (۵/۸، ۱۵/۷)	۱۸/۸ (۵/۵، ۳۱/۵)	۶۴/۰	۰/۳۱
تعداد دفعات بروز رفتار جستجو	۱۹/۰ (۱۲/۵، ۴۲/۵)	۲۹/۰ (۱۳/۵، ۳۷/۵)	۷۱/۵	۰/۵۱
مدت زمان شاخک زدن (دقیقه)	۰/۳۵ (۰/۱، ۸/۷)	۲/۵ (۰/۵، ۷/۲)	۷۱/۰	۰/۵۱
تعداد دفعات بروز رفتار شاخک زدن	۳/۰ (۲/۰، ۳۶/۰)	۱۱/۰ (۳/۰، ۳۵/۰)	۶۶/۵	۰/۳۶
مدت زمان خم کردن شکم (دقیقه)	۱۱/۹ (۶/۵، ۱۵/۴)	۱۲/۲ (۴/۷، ۱۴/۷)	۸۳/۰	۰/۹۶
تعداد دفعات بروز رفتار خم کردن شکم	۱۸/۰ (۱۱/۰، ۲۹/۵)	۲۴/۰ (۹/۰، ۳۱/۰)	۷۳/۵	۰/۵۸
مدت زمان حمله (دقیقه)	۹/۹ (۶/۶، ۱۶/۹)	۱۴/۰ (۳/۷، ۱۷/۹)	۸۲/۰	۰/۹۲
تعداد دفعات بروز رفتار حمله	۱۲/۰ (۷/۵، ۱۶/۰)	۱۲/۰ (۴/۰، ۱۷/۰)	۸۴/۰	۱

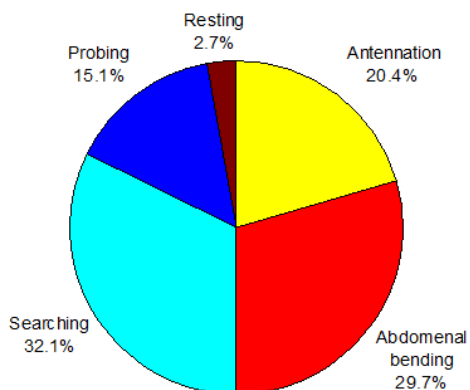


(ب)

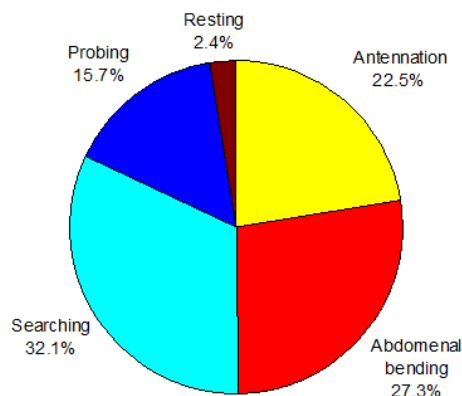


(الف)

شکل ۱- مقایسه اختصاص زمانی رفتارهای مختلف ماده‌های سه روزه *Lysiphlebus fabarum* طی کاوشگری در لکه‌های شته سیاه باقلا، *Aphis fabae* (دیسک برگی با ۱۵ پوره سن دوم با سوم)، که تجربه رو در رو شدن با شته‌های قبلاً پارازیته شده (الف) یا سالم (ب) را داشتند.

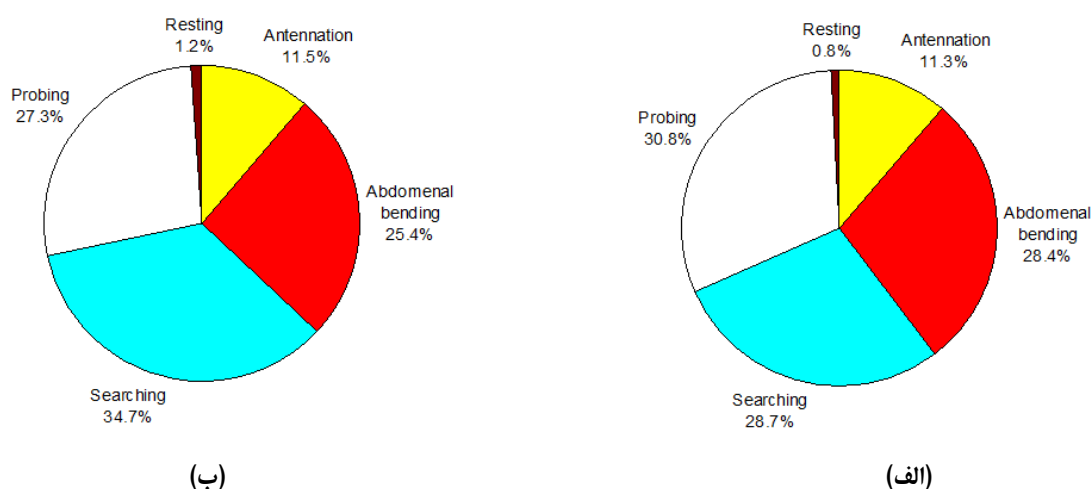


(ب)



(الف)

شکل ۲- مقایسه دفعات بروز رفتارهای مختلف ماده‌های سه روزه *Lysiphlebus fabarum* طی کاوشگری در لکه‌های شته سیاه باقلا، *Aphis fabae* (دیسک برگی با ۱۵ پوره سن دوم با سوم)، که تجربه رو در رو شدن با شته‌های قبلاً پارازیته شده (الف) یا سالم (ب) را داشتند.



شکل ۳- مقایسه اختصاص زمانی رفتارهای مختلف ماده‌های سه روزه *Lysiphlebus fabarum* که ۹۰-۱۲۰ دقیقه قبل از معرفی به لکه‌های شته سیاه باقلا، *Aphis fabae* (دیسک برگی با ۱۵ پوره سن دوم با سوم)، به صورت منفرد (الف) و یا همراه با ماده هم‌گونه‌ی دیگر (ب) نگهداری شده بودند.

سپاسگزاری

بدینوسیله از حمایت‌های مالی معاونت پژوهشی دانشگاه شهید چمران اهواز تشکر و قدردانی می‌شود.

منابع

- ۱- بارون ن. ۱۳۸۶. بررسی تغییرات جمعیت شته سیاه باقلا، *Aphis fabae* (Scop.) (Hom.: Aphididae) و کارایی زنبور پارازیتوید آن *Lysiphlebus fabarum* (Hym.: Braconidae) روی باقلا در اهواز. پایان نامه کارشناسی ارشد دانشکده کشاورزی دانشگاه شهید چمران اهواز، ۱۰۳ صفحه.
- 2- Amat I., and Castelo M. 2006. The influence of temperature and host availability on the host exploitation strategies of sexual and asexual parasitic wasps of the same species. Behavioral Ecology. 148: 153-161.
- 3- Bai B., and Mackauer M. 1990. Host discrimination by the aphid parasitoid *Aphelinus asychis* (Hymenoptera: Aphelinidae): When superparasitism is not adaptive. The Canadian Entomologist. 122: 363-372.
- 4- Bai B., and Mackauer M. 1991. Recognition of heterospecific parasitism: Competition between aphidiid (*Aphidius ervi*) and aphelinid (*Aphelinus asychis*) parasitoids of aphids (Hymenoptera: Aphidiidae, Aphelinidae). Journal of Insect Behavior. 4: 333-345.
- 5- Charnov E.L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. Theoretical Population Biology. 9: 129-136.
- 6- Charnov E.L., and Stephens D.W. 1988. On the evolution of host selection in solitary parasitoids. American Naturalist. 132: 707-722.
- 7- Cloudier C. 1984. The effect of host density on egg distribution by the solitary parasitoid *Aphidius nigripes* (Hymenoptera: Aphidiidae). The Canadian Entomologist. 116: 805-811.
- 8- Demoraes C.M., Cortesero A.M., Stapel J.O., and Lewis W.J. 1999. Intrinsic and extrinsic competitive interactions between two larval parasitoids of *Heliothis virescens*. Ecological Entomology. 24: 402-410.
- 9- Force D.C., and Messenger P.S. 1965. Laboratory studies on competition among three parasites of the spotted alfalfa aphid *Therioaphis maculata* (Buekton). Ecology. 46: 853-859.
- 10- Godfray H.C.J. 1994. Parasitoids behavioral and evolutionary ecology. Princeton University press, 473pp.

- 11- Goubault M., Outreman Y., Poinso D., and Cortesero A.M. 2005. Patch exploitation strategies of parasitic wasps under intraspecific competition. *Behavioral Ecology*. 16: 693–701.
- 12- Hagvar E.B. 1989. Interspecific competition in parasitoids, with implications for biological control. *Acta Entomologica Bohemoslovaca*. 86: 321-335.
- 13- Mackauer M. 1990. Host discrimination and larval competition in solitary endoparasitoids. PP. 41-62 in Mackauer M., Ehler L.E., *Critical Issues in Biological Control*.- Intercept, Andover. Hants. 330 pp.
- 14- Mackauer M., Michaud J.P., and Volkl W. 1996. Host choice by aphidiid parasitoids (Hymenoptera: Aphidiidae): Host recognition, Host quality, and Host value. *The Canadian Entomologist*. 6: 959-980.
- 15- Mangel M. 1989. Evolution of host selection in parasitoids: does the state of the parasitoid matter? *American Naturalist*. 133: 688–705.
- 16- McBrien H., and Mackauer M. 1990. Heterospecific larval competition and host discrimination in two species of aphid parasitoids: *Aphidius ervi* and *Aphidius smithi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 56: 145-153.
- 17- McBrien H., and Mackauer M. 1991. Decision to superparasitize based on larval survival: competition between aphid parasitoids *Aphidius ervi* and *Aphidius smithi*. 59: 145-150.
- 18- Meyerhofer R., and Klug T. 2002. Intraguild predation on the aphid parasitoid *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) (Hymenoptera: Aphidiidae): Mortality risks and behavioral decisions made under the threats of predation. *Biological Control*. 25: 239-248.
- 19- Michaud J.P. 1995. Static and dynamic criteria in host evaluation by aphid parasitoids (Hym.: Aphidiidae). Ph.D. thesis, Simon Fraser University, Burnaby. British Columbia. 150pp.
- 20- Michaud J.P. 1996. The oviposition behavior of *Aphidius ervi* and *Monoctonus paulensis* (Hym.: Aphidiidae) encountering different host species in sequential patches.- *Journal of Insect Behavior*. 9: 683-694.
- 21- Michaud J.P., and Mackauer M. 1995. Oviposition behavior of *Monoctonus paulensis* (Hym.: Aphidiidae): Factors influencing reproductive allocation to hosts and host patches. *Annals of the Entomological Society of America*. 88: 220-226.
- 22- Nufio R.C., and Papaj D.R. 2001. Host marking behavior in phytophagous insects and parasitoids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 99: 273–293.
- 23- Ohno K. 1999. Brood guarding in *Trissolcus basalis* (Watanabe) (Hymenoptera: Scelionidae), an egg parasitoid of the brownwinged Green Bug, *Plautia crossata stali* Scott (Heteroptera: Pentatomidae). *Entomological Science*. 2: 41–47.
- 24- Outreman Y., LeRalec A., Wajnberg E., and Pierre J-S. 2005. Effects of within- and among-patch experiences on the patch-leaving decision rules in an insect parasitoid. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 58: 208–17.
- 25- Price P.W., Westoby M., and Rice B. 1988. Parasite-mediated competition: some predictions and tests. *American Naturalist*. 131: 544-555.
- 26- Prokopy R.J. 1981. Epideictic pheromones that influences spacing patterns of phytophagous insects. In: D.A. Nordlund, R.L. Jones, W.J. Lewis, (eds.), *semiochemicals: Their role in pest control*, Wiley Press, New York, PP. 181-213.
- 27- Puttler B. 1974. *Hypera postica* and *Bathyplectes curculionis*: Encapsulation of parasite eggs by host larvae in Missouri and Arkansas. *Environmental Entomology*. 3: 881-882.
- 28- Rasekh A., Michaud J.P., Kharazi-Pakdel A., and Allahyari H. 2010. Ant mimicry by an aphid parasitoid, *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) (Hymenoptera: Aphidiidae). *Journal of Insect Science* (In press).
- 29- Rasekh A., Michaud J.P., Kharazi-Pakdel A., Allahyari H., and Rakhshani E. 2009. Report of a thelytokous population of *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) (Hymenoptera: Aphidiidae) from Iran. *Journal of Entomological Society of Iran* (in press).
- 30- Rosenheim J.A. 1999. The relative contributions of time and eggs to the cost of reproduction. *Evolution*. 53: 376–385.
- 31- Roitberg B.D. 1990. Optimistic and pessimistic fruit flies: Evaluating fitness consequences of estimation errors. *Behaviour*. 114: 65-82.
- 32- Roitberg B.D., Mangel M., Lalonde R.G., Roitberg C.A., Van Alphen J.J.M., and Vet L. 1992. Seasonal dynamic shifts in patch exploitation by parasitic wasps. *Behavioral Ecology*. 3: 156-165.

- 33- SPSS. 1998. SPSS 8.0 for windows. SPSS Inc., Prentice Hall, New Jersey.
- 34- Stary P. 1999. Aggregations of aphid parasitoid adults (Hymenoptera, Aphidiidae). *Journal of Applied Entomology*. 105: 270-279.
- 35- Van Alphen J.J.M., Van Dijken M.J., and Waage J.K. 1987. A functional approach to superparasitism: host discrimination needs no be learnt. *Netherlands Journal of Zoology*. 37: 167-179.
- 36- Van Alphen J.J.M. 1988. Patch time allocation by insect parasitoids: superparasitism and aggregation. In de Jong, G. (ed.), *Population genetics and evolution*. Springer Verlag, Berlin. PP. 215-221.
- 37- Van Alphen J.J.M., and Visser M.E. 1990. Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids: *Annual Review of Entomology*. 35: 59-79.
- 38- Van Dijken M.J., and Wage J.K. 1987. Self and conspecific superparasitism by the egg parasitoid *Trichogramma evanescens*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 43: 183-192.
- 39- Van Lenteren J.C. 1981. Host discrimination by parasitoids. In Nordlund, D.A., Jones, R.L., and Lewis, W.J. (eds.), *semiochemicals: Their role in pest control*, Wiley-Interscience, New York, PP. 153-179.
- 40- Vinson S.B., and Iwantsch G.F. 1980. Host regulation by insect parasitoids. *Quarterly Review of Biology*. 55: 143-165.
- 41- Visser M.E., Van Alphen J.J.M., and Nell H.W. 1990. Adaptive superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids: the influence of the number of parasitoids depleting the patch. *Behaviour*. 114: 21-36.
- 42- Visser M.E. 1993. Adaptive self- and conspecific superparasitism in the solitary parasitoid *Leptopilina heterotoma* (Hymenoptera: Eucoilidae). *Behavioral Ecology*. 4: 22-28.
- 43- Visser M.E., and Van Alphen J.J.M. 1992. Adaptive superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids: an ESS model. *Journal of Animal Ecology*. 61: 93-101.
- 44- Völkl 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.
- 45- Völkl W., and Mackauer M. 1990. Age-specific pattern of host discrimination by the aphid parasitoid *Ephedrus californicus* Baker (Hym.: Aphidiidae). *The Canadian Entomologist*. 122: 349-361.
- 46- Waage J.K. 1979. Foraging for patchily-distributed hosts by the parasitoid, *Nemeritis canescens*. *Journal of Animal Ecology*. 48: 353-371.
- 47- Waage J.K. 1986. Family planning in parasitoids: Adaptive patterns of progeny and sex allocation. Pp. 63-95 in Waage J. Greathead D. *Insect parasitoids*. Academic Press, London. 389 pp.
- 48- Wajnberg E. 2006. Time allocation strategies in insect parasitoids: from ultimate predictions to proximate behavioral mechanisms. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 60: 589-611.