

آفات و بیماری‌های گیاهی

جلد ۶۹، شماره ۲، اسفند ۱۳۸۰

مقایسه واکنش‌های تابعی و عددی زنبور پارازیتوئید تخم سن گندم،
Trissolcus semistriatus پرورش یافته روی *Eurygaster integriceps* و
Graphosoma lineatum

Functional and numerical responses of Sunn pest egg parasitoid, *Trissolcus semistriatus*,
reared on *Eurygaster integriceps* and *Graphosoma lineatum*

شهریار عسگری^۱، احد صحراگرد^۱، کریم کمالی^۱، ابراهیم سلیمان نژادیان^۲، یعقوب فتحی پور^۱
^۱ دانشکده کشاورزی، دانشگاه تربیت مدرس، تهران، ^۲ دانشکده کشاورزی، دانشگاه گیلان،
رشت، ^۳ دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید چمران، اهواز

چکیده

زنبورهای *Trissolcus semistriatus* (Hym., Scelionidae)، پارازیتوئید تخم سن گندم که تا نسل دوم آزمایشگاهی روی دو گونه میزبان، اصلی *Eurygaster integriceps* (Het., Pentatomidae) و آزمایشگاهی *Graphosoma lineatum* (Het., Pentatomidae)، پرورش یافته بودند از نظر واکنش‌های تابعی و عددی با هم مقایسه شدند. تراکم‌های ۲، ۴، ۷، ۱۴، ۲۸، ۴۲، ۵۶ و ۷۰ تخم یک روزه سن گندم هر کدام در ۹ تکرار به مدت ۸ ساعت در اختیار زنبورهای ماده یکروزه (نسل دوم) پرورش یافته روی تخم یکروزه سن گندم (Ts-Eu) و تخم سن گرافوزوما (Ts-Gr) قرار داده شدند. شرایط آزمایش شامل دمای 25 ± 0.5 درجه سانتی‌گراد، رطوبت نسبی ۴۵.۴۵٪ و دوره نوری ۸ ساعت تاریکی و ۱۶ ساعت روشنایی بود. واکنش تابعی زنبورهای Ts-Gr و Ts-Eu بترتیب از نوع دوم و سوم تعیین گردید. زنبورهای پرورش یافته روی تخم سن گندم نسبت به زنبورهای پرورش یافته روی تخم سن گرافوزوما، از قدرت جستجوگری (a') بیشتر و زمان دستیابی (T_h) کمتری برخوردار بودند. حداکثر نرخ حمله (T/T_h)

در زنبورهای گروه اول و دوم بترتیب ۶۳/۴۹ و ۲۰/۲۵ برآورد شد که کم بودن این پارامتر در زنبورهای گروه دوم بعلت بالا بودن زمان دستیابی تخمینی آنها بود. واکنش عددی زنبورهای Ts-I:U با افزایش تراکم میزبان، بطور خطی افزایش یافت ولی در زنبورهای Ts-Gr غیر خطی بود که ابتدا تا تراکم ۴۲ تخم میزبان روند افزایشی داشت و سپس رو به کاهش گذاشت.

واژه‌های کلیدی: *Kiraphosoma lineatum*, *Eurygaster integriceps*, *Trissolcus semistriatus*، واکنش تابعی، واکنش عددی

مقدمه

یکی از مشخصات مهم زنبورهای پارازیتوئید واکنش آنها به تراکم‌های مختلف میزبان می‌باشد. این واکنش در زنبور پارازیتوئید *Trissolcus semistriatus* Nees که یکی از گونه‌های مهم و بعضاً غالب در بیشتر مناطق آلوده به سن گندم کشور می‌باشد بررسی شد. اولین بار (Solomon, 1949) عنوان کرد که شکارگرها به تغییر تراکم (مثل افزایش) شکارشان به دو روش مشخص پاسخ میدهند: ۱) واکنش تابعی: شکارگر تعداد بیشتر یا در فواصل زمانی کمتر شکار می‌کند؛ ۲) واکنش عددی: افزایش تعداد افراد گونه شکارگر از طریق افزایش بقا، تولید مثل یا مهاجرت به داخل. این دو واکنش دشمنان طبیعی نقش اساسی در کنترل موفقیت آمیز جمعیت آفات دارند. (Murdoch, 1970; Huffaker et al., 1980; Everson, 1973). اکثر مدل‌های شکارگر-شکار و پارازیتوئید-میزبان توجه خود را روی واکنش تابعی معطوف ساخته و کمتر به جزئیات واکنش عددی پرداخته‌اند (Crawley, 1975).

واکنش تابعی بیشتر یک پدیده رفتاری (مانند جستجو یا searching) می‌باشد در حالیکه واکنش عددی خصوصیات رفتاری مانند تجمع (aggregation) و دموگرافیکی مانند تولید مثل (reproduction) دشمن طبیعی را با هم شامل می‌شود (Coll & Ridgway, 1995). در واکنش تابعی تعداد شکار صید شده در یک زمان ثابت، با افزایش تراکم شکار به یک مجانب نزدیک می‌شود (Holling, 1966). حداقل سه تیپ منحنی (III, II, I) برای مدل واکنش تابعی وجود دارد (Trexler et al., 1988; Holling, 1966; Taylor, 1984) که نشانگر اختلاف در نسبت شکار صید شده در یک زمان ثابت می‌باشند (Juliano, 1993). تیپ‌های دیگری از واکنش تابعی (V, IV) نیز مطرح شده‌اند (van Alphen and Jervis, 1996).

بیرو تحقیقات داخلی در مورد استفاده از سن (*Graphosoma lineatum* L.) بعنوان میزبان آزمایشگاهی برای تکثیر انبوه زنبورهای پارازیتوئید تخم سن گندم (Asgari, 1995; Shahrokh, 1997). مطالعاتی برای تعیین اثر این میزبان روی بیولوژی، رفتار، کارایی و کیفیت زنبورهای تولیدی در مقایسه با میزبان اصلی آنها در طبیعت یعنی سن گندم (*Eurygaster integriceps* Put.) شروع شد؛ مقاله حاضر که بخشی از این مطالعات می باشد به بررسی آزمایشگاهی دو جزء اصلی روابط متقابل پارازیتوئید-میزبان یعنی واکنش های تابعی و عددی (مبحث دموگرافیک) در زنبور *T. semistriatus* می پردازد.

روش بررسی

۱- پرورش سن های میزبان و زنبور پارازیتوئید

سن *Graphosoma lineatum* از مناطق اطراف شهرستانک در اوایل خرداد جمع آوری شد و در ظروف طراحی شده برای پرورش انبوه سن روی بذور رازیانه (*Foeniculum vulgare* Miller (Apiaceae) طی نسل های متوالی تا پایان سال پرورش داده شد. این ظروف از جنس پلاستیک فشرده شفاف (پلگسی گلاس) به ابعاد ۳۰×۴۰×۵۵ سانتی متر، دارای منابع آب و میله هایی برای آویزان کردن نوارهای غذا و تخم ریزی بودند. سینی کف ظرف ها جهت نظافت کتویی بود و درپوش ها نیز برای تهویه توری دار بودند (شکل ۱). سن گندم *Eurygaster integriceps* نیز از اواخر آذر پس از شکستن دیپوز اجباری از کوه های اطراف ورامین جمع آوری و در همان ظروف روی بذور خشک گندم پرورش داده شد. اتاق های پرورش هر دو سن دارای رطوبت نسبی ۴۵±۵٪؛ دوره نوری ۸ ساعت تاریکی و ۱۶ ساعت روشنایی و دمای °C ۲۹±۰/۵ و °C ۲۵±۰/۵ بترتیب برای گونه اول و دوم بودند.

زنبور *Trissolcus semistriatus* اوایل پائیز از باغ های گیلاس منطقه فشند (کرج) جمع آوری شد و در دمای °C ۱۸±۰/۵ با تغذیه از عسل نگهداری گردید (زنبورمادری). زنبورهای مادری به دو دسته تقسیم شدند؛ یک دسته فقط روی تخم های سن گندم و دسته دیگر فقط روی تخم های سن گرافوزوما تا نسل دوم آزمایشگاهی در ظروف مربوطه پرورش داده شدند. ظروف پرورش زنبور نیز از جنس پلاستیک فشرده شفاف به ابعاد ۵×۱۰×۱۶ سانتی متر بودند که در بالا دارای سوراخی برای استقرار لوله واژگون منبع آب با سرپوش پنبه ای و ۴

سوراخ مسدود شده با چوب پنبه برای ارائه نوارهای تخم میزبان و نوارهای غذا (نوارهای کاغذی با پوششی از نوار چسب برای جلوگیری از جذب آب که قطرات ریز غسل خالص با نوک سوزن روی آن قرار می‌گرفت) و سوراخ‌های توری دار در طرفین برای تهویه بودند. محیط پرورش و آزمایش زنبورها عبارت از اتاق با دمای $25 \pm 0.5^\circ\text{C}$ ، رطوبت نسبی $45 \pm 5\%$ و دوره نوری ۸ ساعت تاریکی و ۱۶ ساعت روشنایی بود.

۲- روش آزمایش

زنبورها در دو گروه تا نسل دوم پرورش یافتند؛ یک گروه روی تخم‌های سن گندم (Ts-Eu) و گروه دیگر روی تخم‌های سن گرافوزوما (Ts-Git). زنبورهای نر حدود یک روز قبل از ماده‌ها خارج شده و روی دسته تخم میزبان منتظر می‌مانند تا بسا خروج هر ماده آن‌را تلقیح کنند. بنابراین در هر آزمایش از هر گروه زنبور یک ماده یک‌روزه که از زمان خروج همراه تر خود بوده و غذا در اختیارش قرار داشت و تجربه رویارویی با هیچیک از میزبان‌ها را نیز نداشت انتخاب می‌شد. تراکم‌های مختلفی از تخم سن گندم (۲، ۴، ۷، ۱۴، ۲۸، ۴۲، ۵۶، ۷۰)، تولید شده در مدت ۲۴ ساعت، در درون ظروف پرورش زنبور در اختیار یک زنبور ماده از هر یک از گروه‌های مذکور قرار گرفتند. (هر تراکم به یک زنبور ارائه می‌شد). آزمایش بمدت ۸ ساعت، در ۹ تکرار و در دوره روشنایی انجام گردید. پس از آن تخم‌ها جمع‌آوری و درون لوله‌های آزمایش جداگانه تا خروج زنبور از تخم‌های پارازیت‌نگهداری گردیدند. تعداد زنبورهای خارج شده، جنسیت آنها و تعداد تخم‌های پارازیت‌ای که زنبور از آنها خارج نشده بود ثبت شدند.

۳- تجزیه و تحلیل داده‌ها

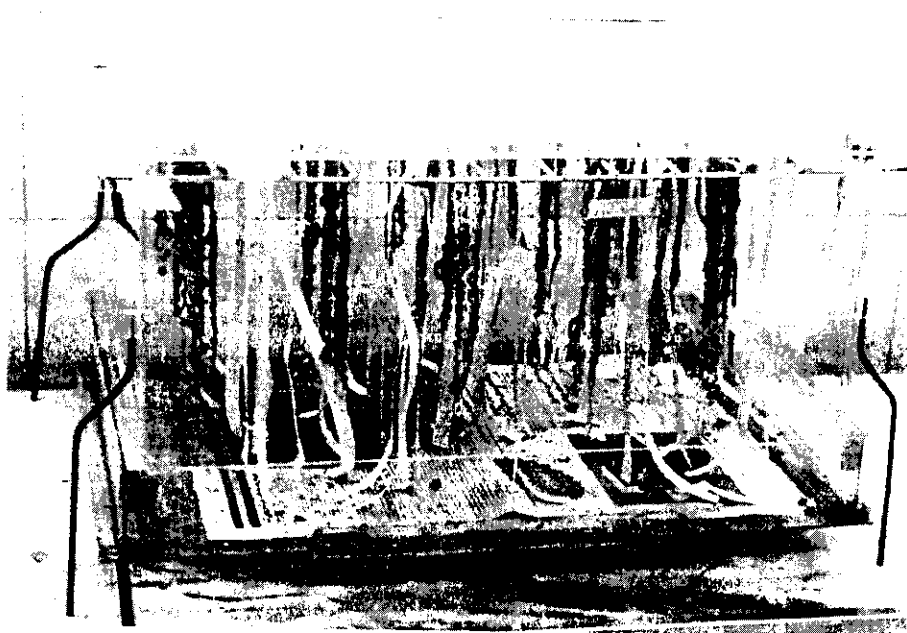
الف - تجزیه و تحلیل داده‌های واکنش تابعی

این کار با استفاده از نرم افزار SAS و به روش Juliano (1993) در دو مرحله انتخاب مدل و تست فرضیه انجام گرفت.

انتخاب مدل عبارت از شناسایی نوع واکنش تابعی به کمک رگرسیون لجستیک نسبت میزبان‌های پارازیت‌شده (N_t) به تعداد میزبان‌های اولیه (N_0) می‌باشد

شکل ۱، ظرف پرورش انبوه سن‌های گندم و گرافوزوما (اصل).

Fig. 1. Mass rearing container of bugs. Sunn pest and Stripped pentatomid (Original).



(Trexler & Travis, 1993 ; Trexler *et al.*, 1988) (روش CAIMOD در برنامه آماری SAS ؛

(SAS Institute Inc., 1989

تست فرضیه شامل برآورد پارامترهای واکنش تابعی و مقایسه آنها در واکنش‌های

تابعی مختلف می‌باشد (Juliano, 1993). برای این منظور مدل ترجیحی رگرسیون غیرخطی

حداقل مربعات (Nonlinear least squares regression) تعداد میزبان‌های پارازیت شده (N_p) به

تعداد میزبان‌های ارائه شده (N_0) برای برآورد پارامترها بکار گرفته شد (Cock, 1977 ؛

Juliano & Williams, 1987 ؛ Williams & Juliano, 1985) (روش NLIN متد DUD در برنامه

آماری SAS ؛ SAS Institute (Inc., 1989). تکنیک مزبور روی داده‌های تغییر نیافته اعمال می‌شود

(Cock, 1977; Hassell, 1978; Juliano & Williams, 1987; Williams & Juliano, 1985)

برای واکنش تابعی تیپ ۲ مدل‌های پیشنهادی (Holling (1959) و Royama (1971) ،

(Rogers (1972) با داده‌ها برازش گردیدند (Holling, 1959; Rogers, 1971 & 1972).

الف- معادله دیسک هولینگ (Holling, 1959):

$$N_c = \frac{a' T N_t P_t}{1 + a' T_h N_t} \quad \text{معادله (۱)}$$

که در این معادله N_c معادل N_a در نظر گرفته شده است.

ب- معادله جستجوی تصادفی (Royama (1971) و Rogers (1972):

$$N_a = N_t \left[1 - \exp\left(\frac{-a' T P_t}{1 + a' T_h N_t}\right) \right] \quad \text{معادله (۲)}$$

که در آنها:

N_c تعداد میزبان‌هایی که پارازیتوئید با آنها مواجه می‌شود؛ N_a تعداد میزبان‌های مورد حمله توسط پارازیتوئید؛ P_t تعداد پارازیتوئیدها در زمان آزمایش (t)؛ a' قدرت جستجوی آبی یا ثابت حمله یا کارایی جستجو؛ T کل زمان موجود در اختیار پارازیتوئید؛ N_t تعداد میزبان در زمان آزمایش (t)؛ T_h زمان دستیابی می‌باشند.

طبق (Hassell (1978) اگر a' تابعی از تراکم شکار باشد ($a' = \frac{bN_t}{1 + cN_t}$) واکنش

تابعی تیپ ۳ (منحنی سیگموئید) از روی معادله دیسک هولینگ (معادله ۱) می‌تواند مدل شود.

(Juliano (1993) در حالت کلی a' را یک تابع هذلولی از N_t بصورت $a' = \frac{d + bN_t}{1 + cN_t}$

(معادله ۳) بیان می‌کند؛ که وقتی $d=0$ باشد همان رابطه پیشنهادی Hassell بدست می‌آید.

از جایگذاری معادله (۳) در معادله (۱) نتیجه می‌شود:

$$N_c = \frac{dT P_t N_t + b T P_t N_t^2}{1 + c N_t + d T_h N_t + b T_h N_t^2} \quad \text{معادله (۴)}$$

که در آن c ، b و d مقادیر ثابت هستند.

پس از برازش داده‌ها با معادله (۴) چون هیچیک از پارامترهای b ، c ، d و T_h اختلاف معنسی داری با صفر نداشتند طبق روش (Juliano (1993) ابتدا پارامتر c و سپس با عدم تغییر نتیجه پارامتر d مساوی صفر قرار داده شدند که پس از معنی دار شدن پارامترها از صفر، مدل با دو پارامتر T_h و b بر داده‌ها برازش داده شد؛ بدین ترتیب معادله (۳) بصورت $a' = bN_t$ در آمد.

پارامترهای برآورد شده (T_h و a') در تیپ‌های مختلف می‌توانند با هم مقایسه شوند و بعنوان معیاری برای ارزیابی کارایی شکارگرها و پارازیتوئیدها بکار می‌روند (Hassell & Waage, 1984). a' عبارتست از نسبتی از میزبان‌های در دسترس که پارازیتوئید در واحد زمان جستجو با آنها مواجه می‌شود (Hassell, 1982). T_h عبارت از تمام عملیات غیر از جستجو شامل تعقیب و تسلیم کردن، خوردن شکار یا شاخک زنی به میزبان، پارازیته کردن، تمیز کردن، خودآرایی و استراحت ناشی از عمل خوردن توسط شکارگر یا تخم‌ریزی توسط پارازیتوئید می‌باشد که از زمان مشاهده میزبان تا از سرگیری مجدد جستجو صورت می‌گیرد (Holling, 1959; Hassell, 1978; Sahragard, 1989; Jervis & Kidd, 1996; Tillman, 1996).

ب - تجزیه و تحلیل داده‌های واکنش عددی - مدل‌های تحلیلی پارازیتوئید-میزبان براساس کارهای تامپسون (Thompson, 1924) و نیکلسون (Nicholson & Nicholson, 1933) و (Bailey & Bailey, 1935) در قالب معادلات تفاضلی (Difference equations) توسعه یافته است که ساختار اساسی آن در مورد پارازیتوئیدها بقرار زیر می‌باشد (Hassell & Waage, 1984):

$$P_{t+1} = scN_t [1 - f(N_t, P_t)] \quad \text{معادله (5)}$$

که در آن P_{t+1} = تعداد پارازیتوئیدهای ماده نسل بعد، s = نسبت نتاج ماده و c = متوسط تعداد پارازیتوئیدهای بالغ خارج شده از هر میزبان پارازیته می‌باشند؛ s و c ضرایب معادله هستند. $f(N_t, P_t)$ = تابع تعیین کننده احتمال فرار یک میزبان از پارازیتسم می‌باشد.

با فرض واکنش تابعی نوع ۲، تابع f توسط (Royama (1971) و Rogers (1972) بصورت $\exp(-a'TP_t/1 + a'T_hN_t)$ تعریف شده است که استخراجی از معادله دیسک (Holling (1959) می‌باشد. Hassell & Waage, 1984; Van Driesche and Bellows, 1984; Hassell, 1978) (1996): که با جایگذاری آن در معادله (5) خواهیم داشت:

$$P_{t+1} = scN_t \left[1 - \exp\left(-\frac{a'TP_t}{1 + a'T_hN_t}\right) \right] \quad \text{معادله (6)}$$

با فرض واکنش تابعی نوع ۳ تابع f توسط Hassell (1978) بصورت

$$\exp\left[-\frac{bTN_tP_t}{1 + cN_t + bT_hN_t^2}\right]$$

تعریف می‌شود که با جایگذاری آن در معادله (5) داریم:

$$P_{t+1} = scN_t \left[1 - \exp \left(\frac{-bTN_t P_t}{1 + cN_t + bT_h N_t^2} \right) \right] \quad \text{معادله (۷)}$$

برازش داده‌ها در معادلات مربوطه به روش NLIN و متد DUD در برنامه آماری SAS انجام شد (SAS Institute Inc., 1989). ضریب تبیین (Coefficient of determination) مدل‌های برازش شده با استفاده از فرمول $r^2 = 1 - (SS_E/SS_T)$ محاسبه شد (Morales-Ramos & Cate, 1992)؛ که در آن SS_E مجموع مربعات باقیمانده‌ها (Sum Squares of Residuals) و SS_T مجموع مربعات کل (تصحیح شده) (Total Sum of Squares) می‌باشند.

نتیجه و بحث

واکنش تابعی

در تحلیل نوع واکنش تابعی، داده‌های دو گروه زنبور Ts-Gr و Ts-Eu با استفاده از رگرسیون لجستیک تجزیه شدند که تمام پارامترهای هر دو گروه اختلاف معنی داری با صفر داشتند؛ لذا واکنش تابعی نوع ۳ برای زنبورهای گروه اول و نوع ۲ برای گروه دوم بترتیب از روی علامت مثبت و منفی مقدار برآورد شده برای پارامتر ضریب N_0 (بخش خطی منحنی درصد پارازیتسم) در جدول آنالیز برآوردهای حداکثر احتمال تعیین گردید.

در واکنش تابعی نوع ۲ هر دو معادله دیسک هولینگ (معادله ۱) و جستجوی تصادفی (معادله ۲) و در واکنش نوع ۳ معادله (۴) با داده‌ها برازش یافتند. با ۹ تکرار، برای واکنش تابعی نوع ۲ در زنبورهای Ts-Eu تمام پارامترهای محاسبه شده توسط مدل‌ها (Rogers, 1972. Holling, 1959) تقریباً یکسان بود و فقط نرخ آنسی جستجو (a') در مدل دوم بیشتر از مدل اول بود (جدول ۱). در واکنش تابعی نوع ۳، چون a' در معادله (۳) در نهایت بصورت $a' = bN_t$ در آمد و مدل نوع ۳ شبیه نوع ۲ دو پارامتری شد (پارامترهای b و T_h)، بنابراین داده‌ها در دو مدل نوع ۲ یاد شده نیز برازش داده شدند؛ که در مدل Rogers برازش نیافتند ولی در مدل Holling برازش یافتند و پارامترها نیز تفاوت معنی داری با صفر داشتند؛ ولی مقدار r^2 این مدل (۰/۳۸) کمتر از مدل نوع ۳ (۰/۴۳) بدست آمد (جدول ۱) که نشانگر برازش بهتر مدل نوع ۳ با داده‌ها می‌باشد و این تائیدی بر روش Juliano در تشخیص نوع واکنش است.

منحنی تخمینی واکنش تابعی زنبورهای Ts-Gr از ۰/۶ تخم پارازیت در تراکم ۲ عدد

میزبان بتدریج افزایش یافت و از تراکم ۴ تا ۱۴ تخم میزبان شیب صعودی بیشتری گرفت، سپس این روند افزایشی کندتر شد و در تراکم ۷۰ تخم میزبان به ۱۹/۷ تخم پارازیت رسیده (نمودار ۱a). در واکنش‌های تابعی مجانب منحنی توسط نرخ حداکثر حمله (T/T_h) (Hassell, 1978; Sahragard, 1989) و یا محدودیت تخم پارازیتوئید ماده (Hassell, 1982; Hassell & Waage, 1984) تعیین می‌شود؛ و در این مورد به دلیل بالا بودن T_h تخمینی عامل اول محدود کننده بود.

مطابق (Hassell *et al.*, 1977; Hassell, 1978) فقط واکنش تابعی نوع ۳ تا آستانه‌ای از تراکم میزبان وابسته به انبوهی بوده و می‌تواند در پایداری روابط متقابل دشمن طبیعی-میزبان مشارکت کند. زنبورهای Ts-Gr در تراکم‌های (۱۴-۲) تخم میزبان وابسته به انبوهی و پس از آن وابسته به عکس انبوهی عمل کردند (نمودار ۱b). با توجه به اینکه دسته‌های تخم سن گندم عموماً ۱۴ تایی است، می‌توان نتیجه گرفت که در صورت وجود نسبت مناسب پارازیتوئید میزبان، زنبور پتانسیل ایجاد تعادلی پایدار با میزبان را دارد.

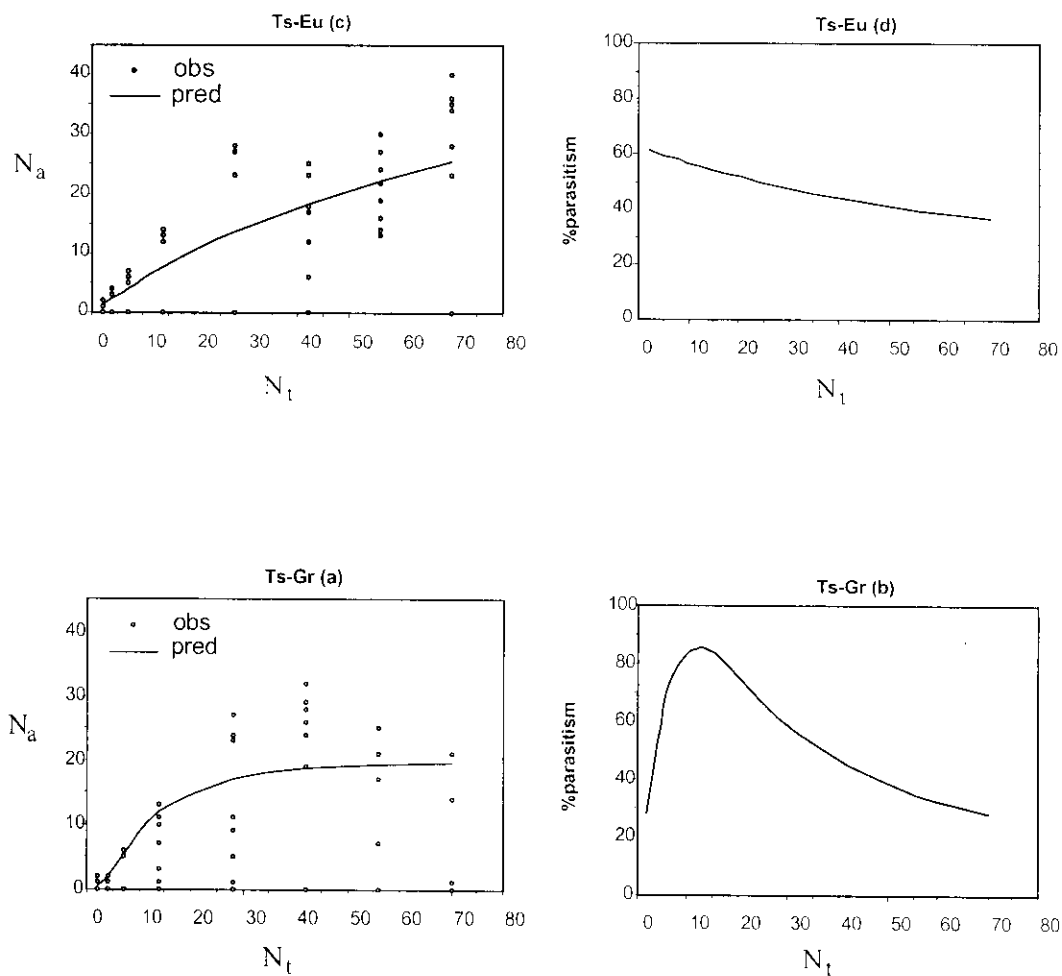
جدول ۱، نتایج نوع واکنش تابعی و مقادیر پارامترها در دو گروه زنبور *T. semistriatus*.
Table 1, Types of functional response and parameter values in two groups of *T. semistriatus*.

ضرب تبیین	حداکثر نرخ حمله	زمان دستیابی	قدرت جستجو	نوع واکنش تابعی (مدل مرجع)	گروه زنبور پارازیتوئید
Coefficient of determination (r^2)	Max. attack rate (T/T_h)	Handling time (T_h) (h)	Searching efficiency (a') (h^{-1})	Type of functional response (ref. Model)	Parasitoid group
0.43	20.25	0.395±0.038	0.063±0.031	III (Hassell 1978)	Ts-Gr
0.38	24.69	0.324±0.061	0.186±0.073	II (Holling 1959)	
0.62	63.49	0.126±0.050	0.086±0.020	II (Holling 1959)	Ts-Eu
0.62	63.49	0.126±0.053	0.141±0.056	II (Rogers 1972)	

منحنی تخمینی واکنش تابعی زنبورهای Ts-Eu نیز از ۱/۴ تخم پارازیت‌ده در تراکم ۲ عدد میزبان با روند تقریباً یکنواختی بتدریج تا ۲۷/۶ تخم پارازیت‌ده در تراکم ۷۰ میزبان افزایش یافت. (نمودار ۱c). در این مورد عامل محدود کننده میزان پارازیت‌ده (مجاناب منحنی) محدودیت تخم پارازیت‌ده بود. زنبور واکنش وابسته به عکس انبوهی میزبان نشان داد (نمودار ۱d).

طبق نتایج جدول ۱، گونه میزبان در نوع واکنش تابعی زنبور پرورش یافته از آن تاثیر داشته است. (van Alphen and Jervis (1996) دو دلیل را برای بروز واکنش تابعی تیپ ۳ محتمل میدانند؛ اختصاص نسبت فزاینده ای از کل زمان در دسترس زنبور به فعالیت‌های دیگری غیر از جستجو در تراکم‌های پایین میزبان و ارائه گونه‌های غیرترجیحی میزبان.

Hassell (1978) و Dransfield (1979) نمونه‌هایی از شکارگرها و پارازیت‌ده‌ها را ذکر کرده‌اند که واکنش تابعی آنها بترتیب با افزایش اندازه میزبان و ارائه میزبان ارجح از نوع سوم به نوع دوم تغییر یافته است. بدین ترتیب (Hassell (1978) عنوان میکند که با مطلوب شدن شرایط، حتی در پائین‌ترین تراکم‌های میزبان، شکارگر یک نرخ جستجوی ثابتی را حفظ می‌کند و نتیجه می‌گیرد که با کاهش یافتن تراکم‌های شکار اگر نرخ پاداش (reward rate) برای حفظ این فعالیت جستجوگری ثابت، کافی نباشد واکنش سیگموتیک قابل انتظار است و پارازیت‌ده نسبت فزاینده‌ای از زمان موجود را صرف فعالیت‌هایی غیر از جستجو (مثل استراحت) می‌کند. همچنین طبق اصل انتخاب میزبان Hopkins، که یک حشره الیگوفاز یا پلی فاز ترجیح می‌دهد روی میزبانی تخم‌ریزی کند که در مراحل نابالغ از آن تغذیه کرده است (Dethier, 1974)، می‌توان استنباط کرد که بدلیل پرورش زنبور Ts-Gir در تخم سن گرافوزوما و تغییر تمایل آن به تخم این میزبان، تراکم‌های پائین تخم سن گندم جذبه و تحریک لازم را برای حفظ یک نرخ جستجوی ثابت در این زنبور ایجاد نکرده است. قدرت جستجوی کمتر و زمان دستیابی بیشتر زنبورهای Ts-Gir در پارازیت‌ده کردن تخم سن گندم نسبت به Ts-Eu نیز موید این مطلب می‌باشد (جدول ۱)؛ البته بایستی توجه داشت که عوامل مختلفی روی واکنش تابعی تاثیر می‌گذارند که از نمونه‌های ذکر شده آن روی زنبورهای پارازیت‌ده تخم سن گندم (گونه *T. grandis*) می‌توان به تاثیر دما و سن زنبور ماده (Amir-



نمودار ۱، واکنش تابعی زنبورهای گروه Ts-Gr و Ts-Eu نسبت به تغییرات تراکم تخم سن گندم

Fig. 1, Functional responses of the two groups of *T. semistriatus* to the variable densities of Sunn pest eggs.

میزان کایرومون‌های جستجو و انتخاب میزبان که بترتیب در مدفوع حشرات کامل و غشاء تخم آنها یافت می‌شوند (Buleza, 1985) اشاره کرد. چون زنبورهای Ts-Gr تمایل کمی به

پارازیته کردن تراکم‌های پائین و حتی خیلی بالای میزبان داشتند (نمودار ۱a)، قدرت جستجوی آنها پائین تر از زنبورهای Ts-Eu بود؛ و چون در برآورد پارامترها تمام اعمال غیر از جستجو به زمان دستیابی نسبت داده می‌شود مقدار زمان دستیابی برآورد شده برای این زنبورها بیش از مقدار واقعی بود؛ بدین ترتیب حداکثر نرخ حمله آنها (۲۰/۲۵) خیلی کمتر از مقدار واقعی بدست آمد طوری که حداکثر تعداد و حداکثر میانگین تخم‌های پارازیته به ازای یک زنبور ماده بترتیب ۳۹ و ۲۹/۳۳ عدد (هر دو در تراکم ۴۲ عدد تخم میزبان) مشاهده شد. در زنبورهای Ts-Eu نیز حداکثر نرخ حمله (۶۳/۴۹) محاسبه شد که بیش از حداکثر تعداد و حداکثر میانگین تخم‌های پارازیته مشاهده شده به ازای یک زنبور ماده (بترتیب ۴۰ و ۳۱/۱۱ عدد) (هر دو در تراکم ۷۰ عدد تخم میزبان) بود؛ که علت آن محدودیت تخم زنبور بود. (Hassell (1978 نیز این تفاوت‌ها را ناشی از منظور کردن اعمالی غیر از جستجو منتج از عواملی مثل سیری در شکارگرها یا کمبود تخم در پارازیتوئیدها در T_H تخمینی می‌داند. (در زنبورهای مورد مطالعه می‌توان به اعمالی نظیر افزایش زمان تخم‌ریزی یا استراحت‌های کم و بیش طولانی در فواصل تخم‌ریزی با کاهش یافتن ذخیره تخم در اواخر یکسری تخم‌ریزی متوالی اشاره کرد) بخصوص این تفاوت وقتی آشکار تر است که حداکثر نرخ حمله یا مجانب فوقانی واکنش تابعی بجای آنکه با زمان دستیابی واقعی تعیین شود بوسیله سیری یا محدودیت تعداد تخم‌های رسیده محدود گردد.

واکنش عددی

داده‌های گروه زنبورهای Ts-Eu در معادله (۶) برازش داده شد که نتایج در جدول ۲ آورده شده است. پارامتر T_H تفاوت معنی‌داری با صفر نداشت لذا یک رابطه خطی بین P_{t+1} و N_t برقرار بود؛ یعنی با افزایش تراکم میزبان تعداد پارازیتوئیدهای ماده نسل بعدی بصورت خطی افزایش یافت (نمودار ۲). داده‌های گروه Ts-Gir نیز در معادله (۷) برازش داده شدند (جدول ۲). ارتباط بین P_{t+1} و N_t یک رابطه غیرخطی بود که در آن با افزایش تراکم میزبان، تعداد پارازیتوئیدهای ماده نسل بعد، ابتدا بتدریج افزایش می‌یابد ولی بعد از تراکم ۴۲ تخم میزبان، بعلافت کاهش تعداد تخم‌های پارازیته، رو به کاهش می‌گذارد (نمودار ۲).

در این آزمایش متوسط تعداد پارازیتوئیدهای خارج شده از هر میزبان پارازیته (c)

بعلت مرگ و میرهای ناشناخته در مراحل نابالغ و بانغ کمتر از ۱ بود (جدول ۲). بیش از نیمی از مرگ و میر بالغین بعلت جهت نامناسب سوراخ خروجی و برخورد با مانع تخم مجاور یا سطح اتصال زیرین تخم یا کوچکی سوراخ ایجاد شده و عدم امکان خروج بود. با توجه به جدول ۲ مقدار n تفاوت مهمی در دو گروه نشان نمی دهد ولی مقادیر s نشانگر افزایش نرزایی در گروه Ts-Gir می باشد.

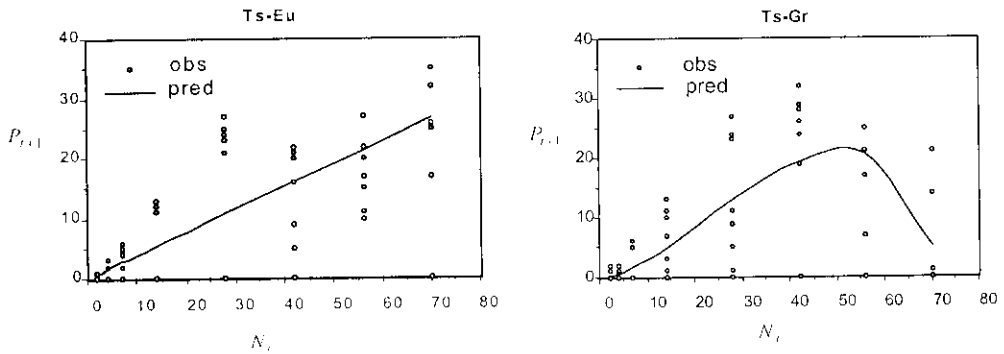
جدول ۲، نتایج ضرایب و برآورد پارامترهای واکنش عددی در دو گروه زنبور *T.*

Semistriatus

Table 2. Results of coefficients and estimated parameters of numerical responses in the two groups of *T. semistriatus*.

ضریب تبیین	زمان دستیابی	قدرت جستجو	میانگین کل نسبت ماده‌ها (کل/ماده)	متوسط تعداد پارازیتوید خارج شده از هر میزبان	گروه زنبور پارازیتوید
Coefficient of determination (r^2)	Handling time (T_h) (h)	Searching efficiency (a') (h^{-1})	Sex ratio (female/total) (s)	پارازیته Mean of emerged parasitoids per attacked host (c)	Parasitoid group
0.59		0.073±0.006	0.89	0.97	Ts-Eu
0.50	0.111±0.002	0.026±0.004	0.74	0.96	Ts-Gir

مطابق نتایج واکنش‌های تابعی و عددی، تخم میزبان واسط (*G. lineatum*) در مقایسه با تخم سن گندم مطلوبیت کمتری برای زنبور *T. semistriatus* دارد ولی نظر به محدودیت تولید ذخیره کافی تخم سن گندم (بعلت یک نسلی بودن سن گندم) برای پرورش انبوه این زنبور مطلوب می باشد و زنبورهای تولیدی از آن بخوبی قادر به ایجاد پارازیتسم مناسب و واکنش‌های تابعی و عددی قابل قبول در شرایط آزمایشی بررسی شده بودند. واکنش‌های تابعی و عددی زنبورهای هر دو گروه در طول عمرشان و در شرایط طبیعی قابل بررسی است.



نمودار ۲. واکنش عددی دو گروه زنبور *T. semistriatus* نسبت به تغییرات تراکم تخم سن گندم.

Fig. 2. Numerical responses of the two groups of *T. semistriatus* to the variable densities of Sunn pest eggs.

سپاسگزاری

این مقاله که بخشی از رساله دکتری نگارنده اول می‌باشد با امکانات و مساعدت‌های بخش تحقیقات سن گندم، موسسه تحقیقات آفات و بیماری‌های گیاهی انجام گرفته است که بدین وسیله از حمایت‌های همه جانبه جناب آقای دکتر غلامعباس عبداللهی، ریاست محترم موسسه و بنیانگذار بخش تحقیقات سن گندم و همکاری‌های کلیه همکاران و کارکنان آن بخش صمیمانه قدردانی می‌نماید.

نشانی نگارندگان: مهندس شهریار عسگری، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تربیت مدرس، تهران، دکتر احد صحراگرد، دانشکده کشاورزی، دانشگاه گیلان، رشت، دکتر کریم کمالی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تربیت مدرس، تهران، دکتر ابراهیم سلیمان نژادیان، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید چمران، اهواز، دکتر یعقوب فتحی پور، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تربیت مدرس، تهران.