

اثر سوپرپارازیتسم بر شایستگی تولیدمثلی زنبور *Ooencyrtus fecundus* Ferriere & Voegelé
(Hym., Encyrtidae) پارازیتوئید تخم سن گندم *Eurygaster integriceps* Puton (Hem., Scutelleridae)

۱. سجاد احمدپور*؛ ۲. شهزاد ایرانی‌پور؛ ۳. شهریار عسگری
۱. دانشجوی کارشناسی ارشد حشره‌شناسی کشاورزی، گروه گیاه‌پزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز
۲. دانشیار گروه گیاه‌پزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز
۳. استادیار پژوهش مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان تهران، ورامین
(تاریخ دریافت: ۹۲/۵/۹ - تاریخ تصویب: ۹۲/۱۲/۲۶)

چکیده

زنبور *Ooencyrtus fecundus* Ferriere & Voegelé (Hymenoptera: Encyrtidae) پارازیتوئیدهای تجمعی تخم سن گندم است که قدرت سوپرپارازیتسم دارد. سوپرپارازیتسم تأثیرات چشمگیری روی شایستگی و ظرفیت تولیدمثلی، قدرت رقابت و جثه حشرات کامل پارازیتوئیدهای جمعی دارد. در این بررسی اثر سوپرپارازیتسم و شدت آن (ماده‌های تک‌قلو، دوقلو، سه‌قلو و چهارقلو) روی ویژگی‌های زیستی زنبور *O. fecundus* در شرایط آزمایشگاهی مطالعه شد. پارامترهای رشد جمعیت پایدار به‌عنوان شاخص‌های شایستگی، در ۴ گروه مقایسه شدند. در تمامی پارامترهای مذکور به جز مدت زمان ۱ نسل (T)، تفاوت معنی‌داری مشاهده شد. نرخ ذاتی افزایش جمعیت (r_m) برای ماده‌های تک‌قلو، دوقلو، سه‌قلو و چهارقلو به ترتیب 0.24 ± 0.0024 ، 0.19 ± 0.0019 ، 0.23 ± 0.0023 و 0.19 ± 0.0019 بر روز محاسبه شد که در ۲ گروه اول بیش از ۲ گروه دیگر بود. همچنین، نرخ خالص تولیدمثل (R_0) برای ۴ تیمار فوق به ترتیب 1.70 ± 0.04 و 1.39 ± 0.01 ماده بر ماده بر نسل و مدت زمان ۱ نسل (T) به ترتیب 2.04 ± 0.29 ، 2.11 ± 0.18 و 2.15 ± 0.21 و 2.09 ± 0.15 روز بود. با وجود اینکه پارامترهای محاسبه‌شده به هم نزدیک هستند، ولی تفاوت آن‌ها معنی‌دار بود، زیرا واریانس داده‌ها پایین است. در اکثر پارامترها، تفاوت بین تیمارهای یک و دوقلو با تیمارهای سه و چهارقلو معنی‌دار بود. هرچند سوپرپارازیتسم روی شایستگی افراد اثر گذاشته است، این اثر آن‌چنان شدید نبوده است که منجر به حذف سوپرپارازیتسم شود و در شرایط کمبود میزبان سبب مزیت قابل توجه خواهد شد.

کلیدواژگان: پارازیتسم، سوپرپارازیتوئید، جدول زندگی، *Ooencyrtus fecundus*.

مقدمه

این آفت در مزارع هستند. گونه *Ooencyrtus fecundus* (Hym., Encyrtidae) از جمله پارازیتوئیدهای تخم سن گندم است (Ferrire 1961) که از ایران برای اولین بار، نوزاد بناب و ایرانی‌پور آن را گزارش کردند (Nozadbonab and Iranipour 2010). این گونه پارازیتوئید، جمعی^۱ و ایدیوبیونت^۲ است و می‌تواند تخم‌های میزبان را سوپرپارازیته کند. طبق گزارش‌های موجود (Iranipour 1996, Rafat 2013) تا

سن گندم (*Eurygaster integriceps* Puton (Hem.: Scutelleridae)) یکی از مهم‌ترین و شناخته‌شده‌ترین آفات غلات در ایران است. خسارت این آفت هم به‌صورت کمی (خسارت به برگ و جوانه مرکزی، سفیدکردن و خشک‌کردن سنبله‌ها) و هم به‌صورت کیفی (سن‌زدگی دانه‌ها) دیده می‌شود. زنبورهای پارازیتوئید تخم سن گندم از عوامل مهم کاهش جمعیت

وزن خشک و جثه حشرات کامل داشت (Tunca and Kilincer 2009).

همچنین، سوپرپارازیتیسیم تأثیر مشابه روی پارازیتوئید *Cotesia glumerata* L. (Hasan et al. 2011) دارد. ولی در مطالعه تأثیر سوپرپارازیتیسیم روی نشو و نما و جثه زنبور *Aphidius ervi* Haliday پارازیتوئید شته *Acyrtosiphon pisum* (Harris) مشخص شد که پارازیتوئید در میزبان‌های سوپرپارازیت‌شده بدون هیچ افزایشی در زمان نشو و نما، ۱۴ درصد وزن خشک بیشتر داشت. این دلالت بر این دارد که شته‌های سوپرپارازیت‌شده برای بقای لارو پارازیتوئید پتانسیل رشدی بالاتری دارند، زیرا غذای بیشتری نسبت به افراد یک‌بار پارازیت‌شده و پارازیت‌نشده می‌خورند (Bai and Mackauer 1992). در مورد *Oomyzus sokolowskii* پارازیتوئید شب‌پره پشت‌الماسی، سوپرپارازیتیسیم تأثیر معنی‌داری روی زمان نشو و نما ندارد، ولی در مورد جثه حشره کامل تفاوت معنی‌داری مشاهده شد. همچنین، نسبت جنسی در شرایط سوپرپارازیتیسیم به سمت نر متمایل شد و طول عمر کاهش یافت (Torres et al. 2009).

در این تحقیق اثر سوپرپارازیتیسیم روی شایستگی تولیدمثلی و جدول زندگی زنبور *O. fecundus* در ۴ گروه پارازیت‌شده (تک‌قلو، دوقلو، سه‌قلو و چهارقلو) بررسی شد.

مواد و روش‌ها

جمع‌آوری و پرورش میزبان

حشرات کامل سن گندم چندین نوبت در ماه‌های بهمن، اسفند و اوایل فروردین از پناهگاه‌های زمستانه مانند پای بوته‌های گون و گرامینه‌ها در پایان زمستان‌گذرانی، در دامنه‌های کوه بزکش، شهرستان اهر در استان آذربایجان شرقی، جمع‌آوری شدند. جمع‌آوری حشرات در فواصل یک هفته‌ای انجام شد تا در طول انجام آزمایش‌ها میزان تخم‌دهی حشرات ثابت باشد. حشرات جمع‌آوری‌شده به یکی از واحدهای گلخانه‌ی گروه گیاه‌پزشکی دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز، منتقل شدند.

برای نگه‌داری سن‌ها از ظروف پلاستیکی مکعب مستطیل (۱۰×۱۵×۳۰ سانتی‌متر) با تراکم ۴۰ عدد در

۴ عدد زنبور می‌تواند از یک تخم سن گندم خارج شود. این در حالی است که تا ۹ تخم زنبور نیز در هر تخم میزبان گزارش شده است (Safavi 1970). همچنین، این‌گونه پارازیتوئید ثانوی^۱ تخم، لارو و شفیره گونه‌های جنس *Trissolcus*، از پارازیتوئیدهای تخم سن گندم است. سوپرپارازیتیسیم گذاشتن تخم یا تخم‌هایی توسط یک پارازیتوئید درون یا روی میزبانی است که قبلاً با ۱ یا چند تخم پارازیت‌شده است (توسط ماده‌های هم‌گونه) و معمولاً در آزمایشگاه دیده می‌شود. همچنین، در طبیعت که میزبان‌های بیشتری در دسترس است، این امر اتفاق می‌افتد و رفتاری ناشی از تأثیرات مصنوعی آزمایشگاه نیست (Salt 1961). در پارازیتوئیدهای انفرادی^۲ در صورت وجود چندین تخم در یک میزبان انواع رقابت از جمله تخم‌کشی، رقابت فیزیکی و رقابت فیزیولوژیکی برای تصاحب میزبان رخ می‌دهد و تنها یکی از لاروهای درون میزبان سوپرپارازیت‌شده زنده می‌ماند (Salt 1961, Fisher 1963, Vinson and Hegazi 1998). در پارازیتوئیدهای جمعی تعداد ۲ یا چند لارو موجود در میزبان نشو و نما را تکمیل می‌کنند و خارج می‌شوند. در پارازیتوئیدهای جمعی نوع دیگری از رقابت به نام رقابت فرسایشی^۳ بین لاروها رخ می‌دهد که باعث کاهش اندازه حشرات کامل، طولانی‌تر شدن نشو و نما، کاهش باروری و زادآوری و تأثیرات دیگر روی شایستگی افراد می‌شود (Van Alphen and Visser 1994, Godfray 1994).

مطالعات کمی در مورد اثر سوپرپارازیتیسیم روی پارامترهای زیستی و جدول زندگی وجود دارد. در بررسی اثر سوپرپارازیتیسیم روی زیست‌شناسی زنبور *Ooencyrtus telenomicida* Vassilliev (Hym., Encyrtidae) روی تخم سن گندم، تفاوت معنی‌داری در پارامترهای جدول زندگی ۲ گروه تک‌زاد و دوقلو مشاهده نشد (Rafat 2013). اثر سوپرپارازیتیسیم روی نشو و نما زنبور پارازیتوئید *Chelonus oculator* Panzer (Hym., Braconidae) بررسی شد که سوپرپارازیتیسیم تأثیر معنی‌داری روی زمان نشو و نما،

1. Hyperparasitoid
2. Solitary
3. Scramble

جدول زندگی

آزمایش‌ها در دمای 26 ± 2 درجه سلسیوس، رطوبت نسبی 50 ± 10 درصد و دوره نوری ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی انجام شد. ابتدا، ۲۰ دسته تخم سن گندم (14 ± 1) عدد تخم در هر دسته به ۲۰ زنبور ماده ۴۸-۲۴ ساعته ارائه شد تا به مدت ۲۴ ساعت آن‌ها را پارازیته کنند. پس از ۲۴ ساعت، ۱۰۰ عدد تخم به صورت تصادفی انتخاب و به صورت انفرادی در لوله‌های آزمایش قرار داده شدند و در ژرمیناتوری با شرایط گفته شده نگهداری شدند.

بعد از یک هفته، تخم‌ها بازدید شدند و تخم‌های پارازیته شده به صورت جداگانه در لوله‌های آزمایش نگهداری شدند تا تعداد زنبورهای خارج شده از هر تخم مشخص شود. پس از خروج حشرات کامل، زنبور پارازیتویید ماده متعلق به هر گروه (تک‌قلو، دوقلو، سه‌قلو، چهارقلو) پس از ثبت روز خروج، با نر هم‌گروه خود جفت شد و هر جفت در یک لوله آزمایش قرار داده شدند. روزانه ۴ دسته تخم میزبان برای هر ماده ارائه شد. روی هر لوله آزمایش شماره تیمار، تکرار و تاریخ خروج ثبت شد. همچنین، عسل رقیق برای تغذیه آن‌ها روی نوار کاغذی مجهز به پوششی از چسب نواری گذاشته شد. آزمایش جدول زندگی هر گروه زنبور در ۲۰ تکرار انجام شد. تخم‌های پارازیته شده، هر روز در ساعت معینی (بعد از ۲۴ ساعت) از لوله آزمایش برداشت و در ژرمیناتور نگهداری شدند و پس از برداشتن تخم‌های پارازیته شده، تخم‌های تازه (۲۴ ساعته) جایگزین شدند. این کار به طور روزانه تا زمان مرگ آخرین زنبور در هر تکرار انجام شد. پس از گذشت حدود ۱۱ روز، تخم‌های پارازیته شده هر روز بازدید شدند تا نتایج ثبت شود.

بدین ترتیب تخم‌های پارازیته شده هر زنبور در هر روز برای تمام تکرارها شمارش و اطلاعات حاصله ثبت شدند. مدت دوره پیش از بلوغ هر زنبور در هر تیمار مطالعه شد. تعداد تخم‌های میزبان که هر زنبور در هر روز به آن‌ها حمله می‌کرد و تعداد زنبورهای خارج شده از این تخم‌ها ثبت و بررسی شدند. همچنین، نسبت جنسی نتاج متولد شده در طول زندگی هر ماده ثبت شد.

هر ظرف استفاده شد. کف این ظروف با کاغذ پوشیده شد و از گندم خشک برای تغذیه سن‌ها استفاده شد. همچنین، برای تأمین آب مورد نیاز حشرات از پنبه مرطوب استفاده شد. از کاغذهای بادبزن‌شکل برای تخم‌ریزی سن‌ها درون ظروف استفاده شد. برای تهویه ظروف، یک سوراخ مستطیلی به ابعاد 10×5 سانتی‌متر روی در ظروف تعبیه شد و با پارچه توری ۵۰ مش مسدود شد. این حشرات در دمای 25 ± 2 درجه سلسیوس و رطوبت نسبی 40 ± 10 درصد و دوره نوری ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی نگهداری شدند. تخم‌ها روزانه جمع‌آوری و برای تکثیر زنبورها، استفاده در آزمایش‌های اصلی و تهیه تله‌های تخم (برای جمع‌آوری زنبور پارازیتویید از مزارع) استفاده شدند.

جمع‌آوری و پرورش پارازیتویید

برای جمع‌آوری زنبورها از مزرعه، با استفاده از تخم‌های تازه سن گندم تله‌های تخم میزبان تهیه شد. برای این منظور، از تکه‌های مقوایی مستطیلی زرد و سبز رنگ به ابعاد 15×5 سانتی‌متر استفاده شد که به شکل مثلث دوبار تا شده بودند. در هر تله ۴ دسته تخم سن با استفاده از چسب بی‌بو چسبانده شد و تله‌ها در ارتفاع ۰/۵ متری از سطح زمین روی بوته‌های گندم و به فواصل ۱۰ متر از یکدیگر نصب شدند. این تله‌ها یک هفته بعد جمع‌آوری و پس از انتقال به آزمایشگاه، تخم‌های پارازیته به واسطه داشتن علائم پارازیتیسم مانند رنگ سیاه و براق شناسایی و جدا شدند. این تخم‌ها درون لوله‌های آزمایش شیشه‌ای ($10 \times 1/5$) سانتی‌متر، در داخل ژرمیناتوری با دمای 25 ± 2 درجه سلسیوس، رطوبت نسبی 50 ± 5 درصد و دوره نوری ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی نگهداری شدند. برای جلوگیری از فرار زنبورها و تأمین تهویه از پنبه هیدروفیل برای مسدود کردن دهانه لوله آزمایش استفاده شد. بعد از تفریح و ظهور زنبورها به شناسایی و تکثیر گونه مورد نظر اقدام شد. زنبورها پس از ۴ نسل خالص‌سازی در آزمایش‌های اصلی به کار گرفته شدند و برای تغذیه آن‌ها از قطرات کوچک عسل روی نوار کاغذ روغنی استفاده شد. درشتی این قطرات طوری انتخاب شد که ضمن تأمین غذای مورد نیاز زنبور، از غرق شدن آن‌ها نیز جلوگیری شود.

تجزیه داده‌ها

برای تهیه جدول زندگی، داده‌های بقا و تولیدمثل هر فرد براساس سن آن (x) در ۲ جدول با ۲۱ ستون در نرم‌افزار Excel ثبت شدند که یک ستون سن x و ۲۰ ستون دیگر داده‌های تولیدمثل روزانه هر ماده (فقط نتاج دختر) یا بقای هر فرد (یک در صورت زنده‌بودن و صفر در صورت مرگ) بود. پارامترهای جدول زندگی و نرخ رشد جمعیت پایدار از داده‌های این ۲ جدول محاسبه شدند. برای افزایش دقت در محاسبه پارامترهای جدول زندگی دوره زمانی بین ۲ مشاهده متوالی، نقطه میانی آن رده سنی (x+۰/۵) در نظر گرفته شد که سن میانی خوانده می‌شود (Carey 1993, Ebert 1999). پارامترهای محاسبه شده عبارت‌اند از: نسبت زنده‌ها در ابتدای هر سن به تعداد کل زنده‌ها در روز اول (L_x)، نسبت افراد زنده‌مانده در فاصله سنی x تا x+۱ (p_x)، نسبت افرادی که در فاصله سنی x تا x+۱ مرده‌اند (q_x)، نسبت زنده‌ها بین ۲ سن متوالی (L_x)، امید به زندگی در سن x (e_x) و میانگین تعداد فرزندان ماده حاصل از تولیدمثل یک ماده در سن x (m_x) که به ترتیب با روابط ۱ تا ۶ محاسبه شدند:

$$l_x = \frac{N_x}{N_0} \quad .1$$

$$p_x = \frac{l_x + 1}{l_x} \quad .2$$

$$q_x = 1 - p_x \quad .3$$

$$l_x = \frac{l_x + l_{x+1}}{2} \quad .4$$

$$e_x = \frac{T_x}{l_x} \quad .5$$

$$m_x = \frac{B_x}{N_x} \quad .6$$

در این روابط Nx مجموع افراد زنده‌مانده در ابتدای هر سن، N0 تعداد افراد در شروع آزمایش، Bx مجموع تعداد نتاج دختر متولد شده تمام ماده‌ها در هر روز و Tx مجموع Lxهاست که از پایین به بالا تا سن x جمع زده شده است. همچنین، تعداد کل تخم‌های ماده تمام ماده‌ها در هر سن، از جمع‌زدن تعداد نتاج ماده تک‌تک

ماده‌ها در هر سن به دست آمد (جمع ردیفی داده‌های ۲۰ ستون). نسبت جنسی نیز به صورت نسبت نتاج ماده به کل نتاج محاسبه شد.

پارامترهای رشد جمعیت پایدار شامل نرخ ناخالص تولیدمثل (GRR)، نرخ خالص تولیدمثل (R₀)، نرخ ذاتی افزایش جمعیت (r_m)، نرخ متناهی افزایش جمعیت (λ)، نرخ ذاتی تولد (b) و متوسط زمان یک نسل (T) به ترتیب از رابطه‌های ۷ تا ۱۳ حاصل شدند. برای حل معادله اویلر-لاتکا (۱۰) از مشتق اول معادله (الگوریتم نیوتن - رافسن) استفاده شد. برای مقایسه این پارامترها با استفاده از آزمون‌های آماری به منظور بررسی میزان تأثیر سوپرپارازیتیسم روی جدول زندگی، محاسبه عدم قطعیت برای هر پارامتر مورد نیاز بود که به صورت واریانس بیان می‌شود. محاسبه واریانس برای پارامترهای ترکیبی مانند R₀، GRR، r_m و λ و جزآن که مقادیر آنها ترکیبی از اطلاعات مربوط به تولیدمثل و بقاست به روش معمول امکان‌پذیر نیست، بنابراین، برای محاسبه واریانس پارامترهای جمعیت پایدار زنبور از روش جک‌نایف (Meyer et al. 1986) استفاده شد.

$$GRR = \sum m_x \quad .7$$

$$R_0 = L_x m_x \quad .8$$

$$1 = \sum_{x=a}^{\beta} e^{-rm+(x+0.5)} L_x m_x \quad .9$$

$$\lambda = e^r m \quad .10$$

$$b = \frac{1}{\sum_{x=0}^{\omega} e^{-r} m^x L_x} \quad .11$$

$$d = b - r_m \quad .12$$

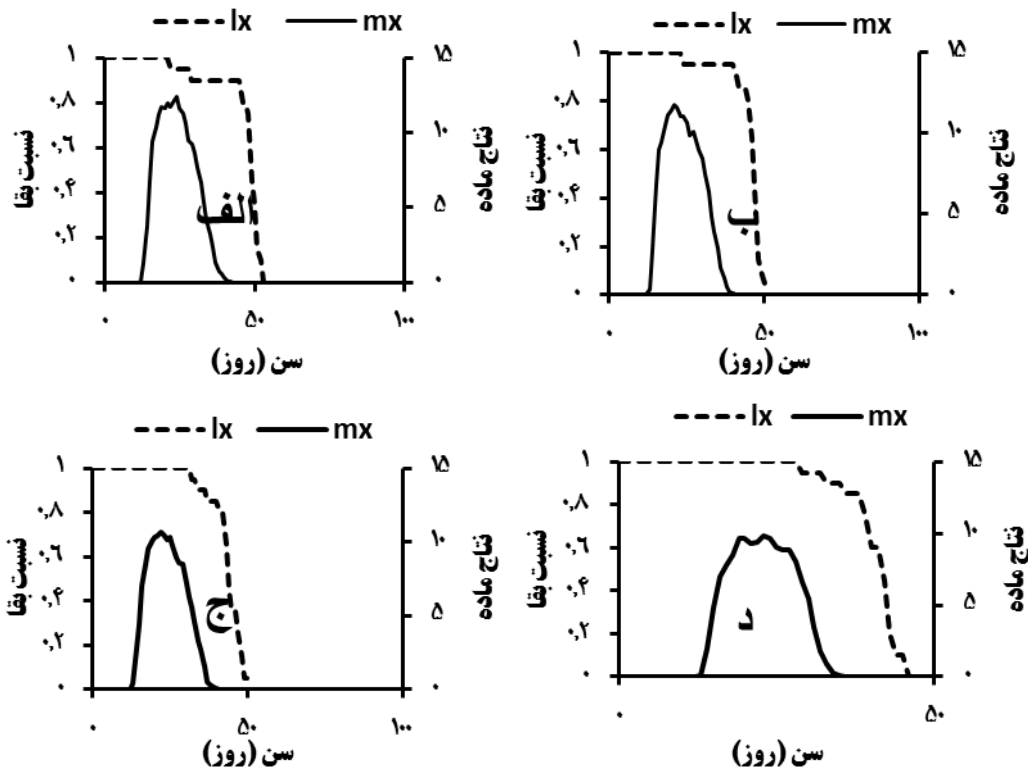
$$T = \frac{\ln R_0}{r_m} \quad .13$$

همه پارامترها با تعریف توابع در Excel محاسبه و مقادیر پارامترهای به دست آمده از روش جک‌نایف ابتدا، با استفاده از تجزیه تک‌عاملی ANOVA در نرم‌افزار Excel تجزیه شد. سپس، مقایسه میانگین‌ها با استفاده از روش توکی در سطح احتمال ۰/۰۵ و ۰/۰۱ با نرم‌افزار SAS 9.2 (SAS Institute 2003) انجام شد.

نتایج

در کل از ۱۰۰ تخم پرازیتته انتخاب شده، ۱۹۴ زنبور خارج شد که شامل هر ۴ تیمار بودند. زمان نشو و نمای نر و ماده بدون در نظر گرفتن تیمار به ترتیب $13/37 \pm 0/053$ و $14/16 \pm 0/061$ روز محاسبه شد که اختلاف ۲ جنس معنی دار بود ($t=9.75$; $P < 0.001$; $df=192$). براساس مشاهدات انجام شده، زنبور *O. fecundus* بلافاصله پس از خروج از تخم میزبان، اقدام به تخم‌ریزی نمی‌کند و در ساعات اولیه ظهور، اقدام به تغذیه از عسل ارائه شده و جفت‌گیری می‌کند. بدین ترتیب ماده‌های این زنبور معمولاً در روز اول تخم‌ریزی نمی‌کنند. میانگین زادآوری کل برای ۴ تیمار به ترتیب $355/5 \pm 12/72$ ، $338/3 \pm 11/14$ ، $307/3 \pm 6/55$ و $270/7 \pm 7/24$ محاسبه شد که تفاوت

بین تیمارها معنی دار بود ($P < 0.001$; $df=3, 76$; $F=14.57$). منحنی‌های بقا (l_x)، تولیدمثل ویژه سنی (m_x) و امید زندگی (e_x) در شکل‌های ۱ و ۲ نشان داده شده است. منحنی بقا از نوع اول بود. نرخ ناخالص تولیدمثل (GRR) تفاوت معنی داری در هر ۲ سطح احتمال ۱ و ۵ درصد آزمون توکی مشاهده شد ($F=72.38$; $df=3, 76$; $P < 0.001$). بدین صورت که ۳ کلاس شامل تیمارهای ۱ و ۲ در یک گروه، سه و چهارقلو تشکیل شد. پارامتر بعدی نرخ خالص تولیدمثل یا نرخ جایگزینی خالص (R_0) است که در هر ۲ سطح احتمال دارای تفاوت معنی دار بود ($F=24.99$; $df=3, 76$; $P < 0.001$) و مانند پارامتر قبلی ۳ کلاس تشکیل شد (جدول ۱).



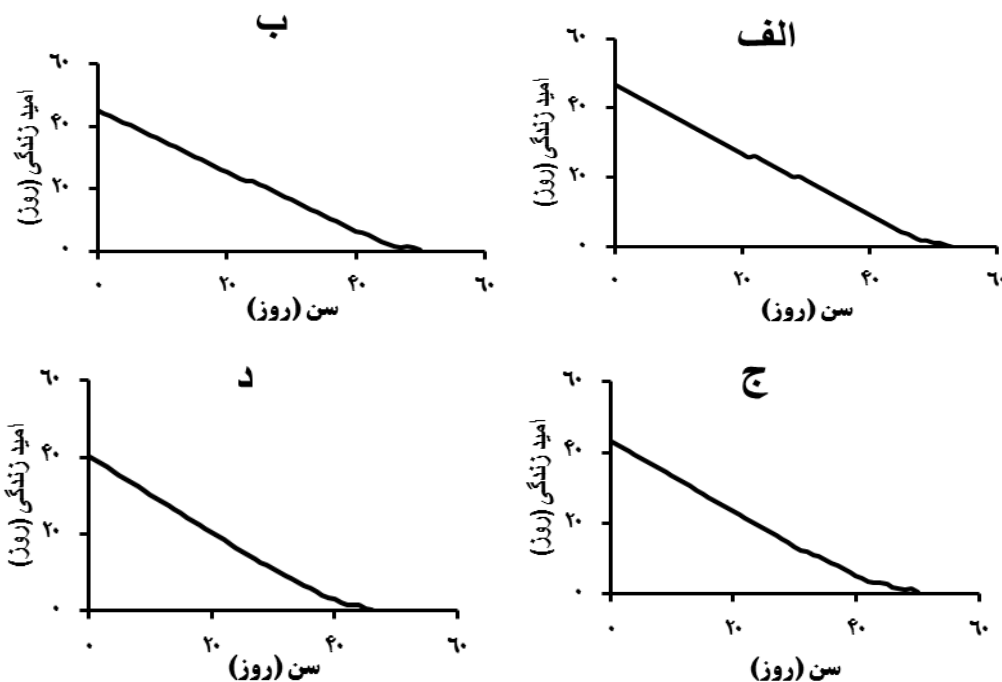
شکل ۱. منحنی بقا و تولیدمثل ویژه سنی زنبور *O. fecundus*. الف. تک‌قلو، ب. دوقلو، ج. سه‌قلو و د. چهارقلو

ملاحظه شد، به این صورت که تیمارهای ۱ و ۲ در یک گروه و تیمارهای ۳ و ۴ در گروه دیگر دسته‌بندی شدند ($F=13.68$; $df=3, 76$; $P < 0.001$). در مورد نرخ ذاتی تولد (b)، نرخ متناهی افزایش جمعیت (λ) و همچنین،

در مورد پارامتر متوسط فاصله سنی تولد مادرها و دخترها (T_0)، تفاوت معنی دار بین تیمار چهارقلو با سایر تیمارها مشاهده شد ($F=5.61$; $df=3, 76$; $P=0.001$). در مورد نرخ ذاتی افزایش (r_m) نیز تفاوت معنی داری

بین تیمارها در سطح ۱ درصد معنی‌دار بود ($F=3.91$; $df=3, 76$; $P=0.011$). تنها پارامتری که در آن تفاوت معنی‌دار مشاهده نشد، متوسط مدت زمان ۱ نسل (T) بود (جدول ۱).

مدت زمان ۲ برابرشدن جمعیت (DT) هم مانند نرخ ذاتی افزایش جمعیت تیمارها در ۲ گروه تقسیم‌بندی شدند و در هر ۲ سطح احتمال ۵ و ۱ درصد بین تیمارها تفاوت معنی‌دار بود ($P<0.001$; $df=3, 76$ و مقادیر F به ترتیب 13.7، 13.68 و 13.62). تفاوت نرخ مرگ در



شکل ۲. منحنی امید به زندگی زنبور *O. fecundus*، الف. تک‌قلو، ب. دوقلو، ج. سه‌قلو و د. چهارقلو

۱ و ۵ درصد اختلاف معنی‌دار بود، به طوری که، با آزمون توکی ۲ کلاس تشکیل شد که تیمار چهارقلو به تنهایی در کلاسی جدا از بقیه قرار گرفت ($F=5.98$; $P=0.001$; $df=3, 76$).

نسبت جنسی به صورت نسبت فرزندان ماده به کل فرزندان تعیین شد که در تیمارهای یک تا چهارقلو به ترتیب 0.546 ± 0.0037 ، 0.555 ± 0.003 ، 0.554 ± 0.002 و 0.536 ± 0.0039 محاسبه شد. در هر ۲ سطح احتمال

جدول ۱. پارامترهای رشد جمعیت پایدار در زنبورهای ماده *O. fecundus* که در سطوح مختلف رقابت بین لاروی پرورش یافته‌اند (دمای 26 ± 2 درجه سلسیوس، رطوبت نسبی 50 ± 10 درصد و دوره نوری ۱۶ ساعت روشنایی)

پارامتر	تک‌قلو	دوقلو	سه‌قلو	چهارقلو
GRR	20.767 ± 4.43^a	$193/8 \pm 4/28^a$	$172/24 \pm 2/01^b$	$141 \pm 2/14^c$
R _m	$198/14 \pm 7/22^a$	$188/63 \pm 6/77^{ab}$	$170/53 \pm 2/04^b$	$139/76 \pm 2^c$
Γ_m	$0/252 \pm 0/03^a$	$0/248 \pm 0/01^a$	$0/238 \pm 0/02^b$	$0/235 \pm 0/01^b$
λ	$1/287 \pm 0/03^a$	$1/281 \pm 0/03^a$	$1/269 \pm 0/03^b$	$1/265 \pm 0/03^b$
b	$0/253 \pm 0/03^a$	$0/248 \pm 0/01^a$	$0/239 \pm 0/02^b$	$0/236 \pm 0/01^b$
d	$0/002 \pm 6/3 \times 10^{-5a}$	$0/006 \pm 3/8 \times 10^{-5ab}$	$0/0058 \pm 1/46 \times 10^{-5b}$	$0/0057 \pm 2/02 \times 10^{-5b}$
T	$20/9 \pm 0/29^a$	$21/12 \pm 0/18^a$	$21/5 \pm 0/21^a$	$20/98 \pm 0/15^a$

رشد جمعیت پایدار به غیر از مدت زمان ۱ نسل (T)، تفاوت معنی‌دار مخصوصاً بین تیمارهای یک و دوقلو با سه و چهارقلو دیده شد. با اینکه مقدار عددی داده‌ها

بحث

در مطالعه ۴ گروه (تک‌قلو، دوقلو، سه‌قلو و چهارقلو) از زنبور پارازیتوئید *O. fecundus*، در کل در تمام پارامترهای

پیش از تخم‌ریزی است و در روز اول تخم‌ریزی نمی‌کند (Rafat 2013).

سوپرپارازیتیسیم تأثیر معنی‌داری روی زمان نشو و نمای (*Chelonus oculator* Panzer (Hymenoptera: Braconidae) داشت (Tunca and Kilincer 2009). زمان نشو و نمای پارازیتوئید $42/5 \pm 0/19$ روز تحت شرایط تک‌پارازیتی بود، در حالی که، این زمان در پارازیتیسیم سه‌گانه $48/4 \pm 0/57$ روز بود، ولی در *O. fecundus* بین ۴ تیمار اختلاف معنی‌داری در مدت نشو و نما دیده نشد. تفاوت معنی‌داری در وزن خشک بدن بین تک‌پارازیتی و سوپرپارازیتیسیم مشاهده شد. وزن خشک بدن *C. oculator* اختلاف معنی‌داری بین ۲ و ۳ پارازیتی نداشت، ولی زمان نشو و نما با افزایش سطح پارازیتیسیم افزایش یافت. وزن خشک بدن در *O. fecundus* اندازه‌گیری نشد، ولی جثه بدن با افزایش سطح سوپرپارازیتیسیم کاهش محسوسی پیدا کرد که با تأثیر سوپرپارازیتیسیم روی جثه *Cotesia glumerata* L. (Hymenoptera: Braconidae) روی لاروهای *Pieris barassicae* L. (Lepidoptera: Pieridae) (Hassan et al. 2011) هم‌خوانی دارد.

در مورد سایر پارامترها وضعیت قدری متفاوت به نظر می‌رسد، به‌طوری که، سوپرپارازیتیسیم تأثیری روی زمان نشو و نمای *O. fecundus* نداشت. یکی از دلایل آن این بود که تخم‌های میزبان به مدت ۲۴ ساعت برای پارازیتوئیدها ارائه می‌شد تا پارازیت‌ها شوند. به همین دلیل، نتاج ماده درون تخم میزبان هم‌سن بودند و تفاوتی در دوره نشو و نما مشاهده نشد، ولی جثه زنبورهای بیرون آمده رابطه منفی با تعداد نتاج داشت. تخم‌ریزی دوگانه یا سه‌گانه روی لارو *P. brassicae* باعث شد توده خشک بدن ماده *C. glumerata* بیشتر از پارازیتیسیم تک‌گانه میزبان باشد (Hassan et al. 2011). بنابراین، سوپرپارازیتیسیم ممکن است تحت برخی شرایط، به‌طور معنی‌داری سازگارانه باشد، مخصوصاً زمانی که تراکم میزبان و میزبان پارازیت‌نشده در زیستگاه کم باشد. طولانی‌شدن زمان نشو و نما در اکثر پارازیتوئیدهای جمعی دیده می‌شود. تغییر معنی‌داری در تعداد خروجی زنبور *Cotesia flavipes* (Cameron) (Hymenoptera: Braconidae) بین میزبان‌هایی که قبلاً

نزدیک به هم بودند، ولی تفاوت معنی‌دار مشاهده شد که این به دلیل پایین‌بودن میزان واریانس داده‌هاست. ۲ نکته کلیدی در مورد این زنبور این بود که این زنبور مانند *O. telenomicida* دارای دوره پیش از تخم‌ریزی است (Rafat 2013) و معمولاً دوره نشو و نمای نرها کوتاه‌تر از ماده‌هاست.

تأثیر سوپرپارازیتیسیم روی زیست‌شناسی زنبور پارازیتوئید تخم *O. telenomicida* قبلاً در شرایط آزمایشگاهی (دمای ۲۵ درجه سلسیوس، رطوبت نسبی ۶۵ درصد و دوره نوری ۱۶ ساعت روشنایی در شبانه‌روز) با ۲ گروه تک‌قلو و دوقلو بررسی شده بود (Rafat 2013) و اثر معنی‌داری بین ۲ تیمار مشاهده نشده بود و تنها طول عمر ماده‌ها در سطح احتمال ۵ درصد تفاوت معنی‌دار داشت. نرخ ذاتی افزایش جمعیت در ۲ گروه فوق به ترتیب $0/224$ و $0/234$ محاسبه شد که اندکی کمتر از مقدار محاسبه‌شده در این مطالعه بود. مقادیر نرخ خالص و ناخالص تولیدمثل محاسبه‌شده در بررسی مذکور، اختلاف زیادی با *O. fecundus* در این بررسی نشان داد، به‌طوری که، مقدار محاسبه‌شده آن برای ۲ تیمار *O. telenomicida* حدود ۷۶ و ۸۱ بود. این در حالی است که مقادیر محاسبه‌شده برای *O. fecundus* خیلی بیشتر است. علت این اختلاف فاحش، در میانگین زادآوری کل است که مقادیر آن برای *O. telenomicida* در ۲ تیمار ۱۰۴ و ۱۰۷ بود که اختلاف زیادی با مقدار آن در مطالعه ما برای *O. fecundus* داشت و تقریباً یک‌سوم آن بود. سایر پارامترها هرچند اختلاف داشتند، ولی نزدیک بودند. میانگین دوره نشو و نمای زنبور فوق حدود ۱۴ روز بود که خیلی به داده‌های ما نزدیک بود. نسبت جنسی در ۲ گروه مورد بررسی ایشان $0/75$ (کل/ماده) بود که نشانگر این است که متمایل به ماده است حال آنکه برای *O. fecundus* برای ۴ تیمار حدود $0/55$ محاسبه شد. به دلیل نزدیک‌بودن ۲ گونه *O. telenomicida* و *O. fecundus* انتظار می‌رفت که اکثر پارامترها نزدیک به هم باشند که در عمل نیز چنین بود، ولی نتایج در برخی موارد مغایر بود که می‌تواند به دلیل تفاوت ذاتی ۲ گونه، وضعیت فیزیولوژیک میزبان، شرایط آزمایش و تغذیه پارازیتوئیدها باشد. زنبور *O. telenomicida* نیز مانند *O. fecundus* دارای دوره

داشت. همچنین، افزایشی در دورهٔ نشو و نما دیده نشد. چون با افزایش تعداد لارو پارازیتوئید درون میزبان، شته‌ها با تغذیهٔ اضافی کاهش منابع را جبران می‌کنند (Salt 1961).

براساس این مطالعه، سوپرپارازیتیسیم روی اکثر پارامترهای جدول زندگی زنبور *O. fecundus* تأثیر معنی‌داری می‌گذارد، هرچند در زنبور *O. telenomicida* تأثیر معنی‌داری مشاهده نشد (Rafat 2013)، که به این دلیل است که تنها ۲ گروه تک‌زاد و دوقلو را بررسی کرده است که از تأثیرات منفی سوپرپارازیتیسیم کمتر متأثر شده است، حال آنکه در بررسی ما ۴ گروه سوپرپارازیتیه وجود داشت. در این بررسی نیز بین تیمارهای تک‌قلو و دوقلو تفاوت چندانی وجود نداشت. به نظر می‌رسد مواد غذایی تخم سن گندم مازاد بر نیاز ۱ زنبور باشد و برای ۲ زنبور کافی است که تأثیر معنی‌داری روی شایستگی تولیدمثلی نداشت، ولی با افزایش تعداد زنبور در تخم میزبان تا ۳ یا ۴ زنبور رقابت فرسایشی بین نتاج موجب کاهش شایستگی تولیدمثلی و زنده‌مانی و جثهٔ حشرهٔ کامل پارازیتوئید می‌شود. به همین دلیل اختلاف پارامترهای زیستی بین تیمارهای تک‌قلو و چهارقلو بیشتر بود. البته ممکن است تعداد بیشتری تخم پارازیتوئید در تخم میزبان حضور داشته باشد، ولی تخم‌های اضافی موفق به نشو و نما نشوند. ضمناً، در آینده باید سایر اجزای شایستگی از قبیل ذخایر چربی و گلیکوژن و قدرت پرواز پارازیتوئیدهای تحت تأثیر این پدیده نیز بررسی شود.

پارازیتیه شده بودند و آن‌هایی که سالم بودند، وجود نداشت. همچنین، سوپرپارازیتیسیم تأثیر معنی‌داری روز زمان نشو و نمای نتاج داشت که باعث طولانی‌تر شدن دورهٔ نشو و نما در مقایسه با میزبان‌های سالم شد (Potting et al 1997).

در مورد پارازیتوئید تخم *Trichogramma chilonis* در میزبان‌های تک‌پارازیتیه تفاوتی در تلفات حین نشو و نمای نر و ماده مشاهده نشد، ولی در میزبان‌های سوپرپارازیتیه شده، تلفات ماده‌ها در دورهٔ نشو و نما بیش از نرها بود (Suzuki et al. 1984). در *Anaphes nitens* (Hymenoptera: Mymaridae) نسبت جنسی از ۰/۳۸ (پارازیتیسیم پایین ۲۰-۰ درصد) تا ۰/۲۱ (پارازیتیسیم بالا ۱۰۰-۸۰ درصد) کاهش یافت (Carbone and Rivera 2003). نتیجهٔ سوپرپارازیتیسیم با پارازیتوئیدهای جمعی فرزندان کوچک‌تر، دارای طول عمر کوتاه‌تر، تولید فرزندان کمتر و توانایی کمتر برای یافتن میزبان نسبت به ماده‌های حاصل از شرایط فقدان سوپرپارازیتیسیم است (Kazmer and Luck 1997). همچنین، سوپرپارازیتیسیم در زنبور پارازیتوئید *Anaphes nitens* اندازهٔ پارازیتوئید را کاهش داد، تأثیرش روی ماده‌ها بیشتر از نرها بود و تلفات قبل از خروج را افزایش داد. البته، این در مورد پارازیتوئید شته‌ها کمی متفاوت است. در زنبور *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae) پارازیتوئید شتهٔ *Acyrtosiphon pisum* (Hemiptera: Aphididae) زنبورهای سوپرپارازیتیهٔ خارج شده ۱۴ درصد وزن خشک بیشتری نسبت به شرایط تک‌پارازیتی

REFERENCES

- Bai B, Mackauer M (1992) Influence of superparasitism on development rate and adult size in a solitary parasitoid wasp *Aphidius ervi*. *Functional Ecology* 6: 302-307.
- Carbone SS, Rivera AC (2003) Superparasitism and sex ratio adjustment in a wasp parasitoid: results at variance with Local Mate Competition? *Oecologia* 136: 365-373.
- Carey JR (1993) *Applied demography for Biologist, with special emphasis on insects*. Oxford University Press, London.
- Ebert TA (1999) *Plant and Animal Population, Methods in Demography*. Academic Press, San Diego, California.
- Fisher RC (1963) Oxygen requirements and the physiological suppression of supernumerary insect parasitoids. *Journal of Experimental Biology* 40:531-540.
- Godfray HCJ (1994) *Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hasan F, Ansari MS, Ahmad N (2011) Foraging of Host-Habitat and Superparasitism in *Cotesia glomerata*: A Gregarious Parasitoid of *Pieris brassicae*. *Journal of Insect Behavior* 24: 363-379.
- 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).
- Kazmer DJ, Luck RF** (1995) Field tests of size-fitness hypothesis in the egg parasitoid *Trichogramma pretiosum*. *Ecology* 76: 412-425.
- Meyer JS, Ingersoll CG, Mac Donald LL, Boyce MS** (1986) Estimating uncertainty in population growth rates: jackknife vs. bootstrap techniques. *Ecology* 67: 1156-1166.
- Nozadbonab Z, Iranipour S** (2010) Seasonal fluctuations in egg parasitoid fauna of sun-pest *Eurygaster integriceps* Puton in wheat fields of New Bonab Country, East Azerbaijan Province, Iran. *Agricultural Knowledge and Sustainable Production* 20(3): 73-83. (In Persian).
- Potting RPJ, Snellen HM, Vet LEM** (1997). Fitness consequences of superparasitism and mechanism of host discrimination in the stemborer parasitoid *Cotesia flavipes*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 82: 341-348.
- Rafat A** (2013) Fecundity-life table of *Ooencyrtus telenomicida* Vassiliev (Hymenoptera: Encyrtidae), an egg parasitoid of sunn pest, *Eurygaster integriceps* Puton (Hemiptera: Scutelleridae). M.Sc., Urmia University, Urmia, Iran. (In Persian).
- Safavi M** (1970) Biology of *Ooencyrtus* spp. Wasps, egg parasite of sunn pest. In: the 3th Iranian plant protection congress, Pahlavi University, Shiraz, Iran, 249-259. (In Persian).
- Salt G** (1961) Competition among insect parasitoids. *Symposium of Social and Experimental Biology* 15:96-119.
- SAS Institute** (2003) SAS/STAT User's Guide, Version 9.2. SAS. Institute, Cary, NC, USA.
- Suzuki Y, Tsuji S, Sasakawa M** (1984) Sex allocation and effects of superparasitism on secondary sex ratios in the gregarious parasitoid, *Trichogramma chilonis* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Animal Behavior* 32: 378-484.
- Torres CSAS, Filho ITR, Torres JB, Barros R** (2009) Superparasitism and host size effects in *Oomyzus sokolowskii*, a parasitoid of diamond back moth. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 133: 65-73.
- Tunca H, Kilincer N** (2009) Effect of superparasitism on the development of the solitary parasitoid *Chelonus oculator* Panzer (Hymenoptera: Braconidae). *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* 33: 463-468
- Van Alphen JJ, Visser ME** (1990) Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology* 35:59-79.
- Vinson SB, Hegazi EM** (1998) A possible mechanism for the physiological suppression of conspecific eggs and larvae following superparasitism by solitary endoparasitoids. *Journal of Insect Physiology* 44:703-712.
- Effects of superparasitism on reproductive fitness of *Ooencyrtus fecundus* Ferriere & Voegelé (Hym. Encyrtidae), egg parasitoid of sunn pest, *Eurygaster integriceps* Puton (Hem. Scutelleridae)**