عنوان	فهرست مطالب	صفحه

فصل ۱ **مقدمه** ۱

فصل ۲ **مروری بر مطالعات انجام شده** ۳

۲-۱- بید کلم ۳

۲-۱-۱- جایگاه بید کلم در رده بندی حشرات ۳

۲-۱-۲- اهمیت اقتصادی و دامنه میزبانی ۳

۲-۲- پارازیتوئیدهای مورد مطالعه بید کلم ۴

۲-۲-۱- پارازیتوئید لارو –پیش شفیره *Diadegma semiclausum* ۴

۲-۲-۲- پارازیتوئید لاروی *Cotesia vestalis* ۴

۲-۳- نقش گیاه میزبان در کارایی حشرات گیاهخوار ۵

۲-۳-۱- اثر گیاه میزبان بر جمعیت گیاهخوار ۶

۲-۳-۲- اثر گیاه میزبان بر فیزیولوژی، رفتار و ساختار مرفولوژیک گیاهخوار ۶

۲-۴- نقش گیاه میزبان در کارایی دشمنان طبیعی ۷

۲-۵- برهمکنش های سه سطحی در سیستم های گیاه-گیاهخوار-گوشتخوار ۸

۲-۶- مدلسازی اکولوژیک ۹

فصل ۳ **مواد و روش ها** ۱۱

۳-۱- پرورش گیاه کلزا ۱۱

۳-۲- پرورش آزمایشگاهی *P. xylostella* ۱۲

۳-۳- پرورش آزمایشگاهی *D. semiclausum* ۱۲

۳-۴- پرورش آزمایشگاهی *C. vestalis* ۱۳

۳-۵- بررسی پارامترهای دموگرافیک *P. xylostella* ۱۳

۳-۶- اندازه گیری طول دوره نشو و نما و نرخ پارازیتیسم *D. semiclausum* ۱۵

۳-۷- برآورد پارامترهای دموگرافیک باروری *D.semiclausum* ۱۷

۳-۸- اندازه گیری ویژگی های ساختاری *D. semiclausum* ۱۷

۳-۹- اندازه گیری میزان ازت برگ در دو رقم انتخابی کلزا ۱۸

۳-۱۰- دینامیسم جمعیت حشرات در دو سطح غذایی: غذا- محدود و غذا- نامحدود ۲۰

۳-۱۱- مدلسازی گیاه-گیاهخوار- پارازیتوئید ۲۳

۳-۱۲- مرگ و میر ۲۶

۳-۱۳- برازش مدل بقای ویبول ۲۶

۳-۱۴- تجزیه کلاستر ۲۶

۳-۱۵- تجزیه مسیر ۲۷

۳-۱۶- تجزیه آماری جدول زندگی گیاهخوار ۲۷

فصل ۴ **نتایج** ۲۸

۴-۱- مطالعه گیاهخوار (بید کلم) ۲۸

۴-۱-۱- زیست شناسی ۲۸

۴-۱-۲- پارامترهای تولید مثل بید کلم ۲۸
۴-۱-۳- پارامترهای رشد جمعیت ۳۱
۴-۱-۴- بقا، طول عمر و باروری ۳۱
۴-۱-۴-۱- پروفایل بقای بید کلم بر اساس مدل ویبول ۳۲
۴-۱-۵- مرگ و میر بید کلم ۳۶
۴-۱-۶- تجزیه کلاستر ارقام کلزا ۴۰
۴-۲- مطالعه Tritrophic ۴۰
۴-۲-۱- کیفیت گیاه میزبان..... ۴۱
۴-۲-۲- کارایی گیاهخوار بید کلم ۴۱
۴-۲-۳- کارایی پارازیتوئید *Diadegma semiclausum* ۴۲
۴-۲-۳-۱- زادآوری، نشو و نما، پارازیتیسم و بقا ۴۲
۴-۲-۳-۲- شاخص های مورفومتریک پارازیتوئید ۴۳
۴-۲-۳-۳- پارامترهای جدول زندگی ۴۴
۴-۲-۴- ارتباط بین کیفیت گیاه میزبان و سازگاری حشرات..... ۴۵
۴-۳- مدلسازی سری های زمانی ۴۷
۴-۳-۱- آزمایش دینامیسم جمعیت..... ۴۷
۴-۳-۲- مدلسازی سری زمانی همزیستی کامل در شرایط غذا- محدود.....۶۳
۴-۳-۲-۱- تشخیص مدل آزمایشی برای بید کلم ۶۳

۴-۳-۲-۲- برازش مدل مرکب ARMA(2,0,1) به سری بید کلم ۶۳

۴-۳-۲-۳- تشخیص مدل آزمایشی برای P ۶۴

۴-۳-۲-۴- برازش مدل AR(2) به سری P ۶۴

۴-۳-۲-۵- تشخیص مدل آزمایشی برای Q..... ۶۵

۴-۳-۲-۶- برازش مدل AR(2) به سری Q ۶۶

۴-۳-۳- مدلسازی سری زمانی همزیستی کامل در شرایط غذا- نامحدود ۸۰

۴-۳-۳-۱- تشخیص مدل آزمایشی برای بید کلم ۸۰

۴-۳-۳-۲- برازش مدل AR(2) به سری بید کلم ۸۰

۴-۳-۳-۳- تشخیص مدل آزمایشی برای P ۸۱

۴-۳-۳-۴- تشخیص مدل آزمایشی برای Q..... ۸۳

۴-۴- مدلسازی ریاضی ۸۵

فصل ۵ **بحث** ۹۱

نتیجه گیری و پیشنهادها ۱۰۵

منابع ۱۰۷

عنوان	فهرست جدول ها	صفحه

جدول۳-۱-پارامترهای رشد جمعیت و تولید مثل و معادلات مربوطه ۱۶

جدول ۳-۲- اصول تبدیلات باکس-کاکس مورد استفاده در ایجاد داده های سری زمانی از داده های آزمایشی ۲۳

جدول۳-۳- پارامترهای موجود در ساختار مدل، توصیف، مقادیر و منابع مورد استفاده برای تخمین آن ها جهت استفاده در شبیه سازی های عددی ۲۴

جدول ۳-۴- پارامترهای مرگ و میر حشرات برگرفته از Carey 2001 و برآورد شده برای بید کلم در مطالعه حاضر ۲۷

جدول۴-۱- طول دوره مراحل نابالغ بید کلم روی ده رقم کلزا در شرایط آزمایشگاهی (میانگین ± خطای استاندارد) ۲۹

جدول ۴-۲- طول دوره بلوغ و طول کل دوره زیستی بید کلم روی ده رقم کلزا تحت شرایط آزمایشگاهی (میانگین ± خطای استاندارد) ۳۰

جدول۴-۳- پارامترهای تولید مثلی بید کلم برآورد شده روی ده رقم کلزا ۳۰

جدول۴-۴- پارامترهای رشد جمعیت بید کلم برآورد شده روی ده رقم کلزا در شرایط ثابت آزمایشگاهی ۳۱

جدول ۴-۵- طول دوره تخمریزی و باروری بید کلم محاسبه شده روی ده رقم کلزا در شرایط ثابت آزمایشگاهی ۳۴

جدول ۴-۶- مقادیر تخمینی پارامترهای مدل بقای ویبول برازش شده با داده های بید کلم روی ده رقم کلزا در شرایط ثابت آزمایشگاهی.....۳۶

جدول ۴-۷- پارامترهای مرگ و میر بید کلم روی ده رقم کلزا در شرایط ثابت آزمایشگاهی ۳۹

جدول ۴-۸- تجزیه رگرسیون بقای بید کلم در طول دوره نابالغ روی ده رقم کلزا در شرایط ثابت آزمایشگاهی ۴۰

جدول ۴-۹- ویژگی های زیستی بید کلم (DBM) و پارازیتوئید آن *Diadegma semiclausum* محاسبه شده روی دو رقم کلزا در شرایط ثابت آزمایشگاهی ۴۴

جدول ۴-۱۰- تجزیه درصد پارازیتیسم روزانه بید کلم توسط *Diadegma semiclausum* محاسبه شده روی دو رقم کلزا در شرایط ثابت آزمایشگاهی با استفاده از رویه general linear model (GLM) یک متغیره و با در نظر گرفتن تکرار به عنوان بلوک.....۴۵

جدول ۴-۱۱- تجزیه مسیر همبستگی های سببی موجود بین کیفیت گیاه میزبان و سطوح غذایی دوم (بید کلم) و سوم (*Diadegma semiclausum*) ۴۶

جدول ۴-۱۲-آماره های توصیفی جمعیت های گیاهخوار DBM، پارازیتوئید P، و پارازیتوئید Q روی کلزای رقم SLM_{046} در حالت همزیستی در دو حالت غذایی محدود و نامحدود در شرایط گلخانه. میانگین ارایه شده در جدول مربوط به ۲۵ داده هفتگی فراوانی جمعیت هر گونه می باشد. DBM، P و Q به ترتیب بیانگر گیاهخوار (بید کلم)، پارازیتوئید *Diadegma semiclausum* و پارازیتوئید *Cotesia vestalis* می باشد .۴۹

جدول ۴-۱۳- تجزیه فراوانی جمعیت بید کلم (H)، پارازیتوئید *Diadegma semiclausum* (P) و پارازیتوئید *Cotesia vestalis* (Q) در دو وضعیت گیاهی و دو وضعیت همزیستی در طول ۲۵ هفته در شرایط

ثابت گلخانه با استفاده از رویه general linear model (GLM) چند متغیره و با در نظر گرفتن میانگین‌های تخمینی مارژینال برای متغیرها تحت تاثیر مجموعه فاکتورها..... ۵۰

جدول ۴-۱۴- تجزیه برازش مدل مرکب به سری ایستای دینامیسم جمعیت بید کلم ۶۴

جدول ۴-۱۵- تجزیه برازش مدل اتورگرسیو به سری ایستای دینامیسم جمعیت پارازیتوئید *D. semiclausum*..... ۶۵

جدول ۴-۱۶- تجزیه برازش مدل اتورگرسیو به سری ایستای دینامیسم جمعیت پارازیتوئید *C. vestalis* ۶۶

جدول ۴-۱۷- تجزیه برازش مدل اتورگرسیو مرتبه دوم به سری ایستای دینامیسم جمعیت بید کلم ۸۱

جدول ۴-۱۸- دینامیسم جمعیت گونه ها در آزمایش سری زمانی و مدل پیشنهادی برای هر گونه در وضعیت جفت پارازیتوئیدی ۸۴

شکل۳-۱- کشت گلدانی کلزا در شرایط گلخانه (الف)، قفس های چوبی برای پرورش انبوه بید کلم (ب)، گیاه کلزای کشت شده در گلدان پلاستیکی مورد تغذیه بید کلم (ج) و کلنی مستقر حشرات بالغ پس از مصرف برگ های گیاه (د) ۱۱

شکل۳-۲- مزرعه کلم گروه باغبانی پردیس کشاورزی و منابع طبیعی کرج واقع در محمدشهر کرج (الف) و قفس های چوبی برای پرورش بید کلم روی ارقام متناظر کلزا قبل از آزمایش ها (ب) ۱۲

شکل۳-۳- قفس پلاستیکی شفاف برای تخمگیری از حشرات کامل بید کلم در مراحل مختلف آزمایش و نیز نگهداری جمعیت پارازیتوئیدها در شرایط گلخانه ای.....۱۳

شکل۳-۴- مراحل مختلف مطالعه زیست شناسی مراحل نابالغ (الف و ب) و دموگرافی مرحله بالغ بید کلم (ج و د) در شرایط ثابت آزمایشگاهی.....۱۴

شکل۳-۵- مراحل مختلف آزمایش پارازیتیسم روزانه *Diadegma semiclausum* روی دو رقم کلزا در شرایط ثابت آزمایشگاهی. فالکون ۷ سانتیمتری برای جفتگیری پارازیتوئیدها قبل از شروع آزمایش پارازیتیسم و جدول زندگی باروری (الف)، ظروف یکبارمصرف ۳۰۰ گرمی جهت انجام پارازیتیسم روزانه (ب)، شفیره های پارازیتوئید تشکیل شده در پایان آزمایش پارازیتیسم روزانه (ج) و قوطی فیلم برای نگهداری شفیره ها تا زمان ظهور بالغین (د) ۱۸

شکل۳-۶- مراحل آماده سازی برگ گیاه کلزا و وسایل اندازه گیری میزان ازت برگ با استفاده از دستگاه کجلدال.....۱۹

شکل۳-۷- کشت دوره ای گیاه کلزا برای استفاده در آزمایش دینامیسم جمعیت (الف و ب)، دستگاه آسپیراتور و متعلقات آن برای جمع آوری و شمارش هفتگی بالغین (ج)، و آرایش قفس های آزمایش دینامیسم جمعیت در داخل اتاق دما ثابت (د) ۲۱

شکل ۴-۱- بقای سنی (l_x) و باروری (m_x) بید کلم روی ده رقم کلزا در شرایط ثابت آزمایشگاهی۳۳

شکل ۴-۲- امید به زندگی (e_x) بید کلم برآورد شده روی ده رقم کلزا در شرایط ثابت آزمایشگاهی۳۵

شکل ۴-۳- برازش مدل بقای ویبول به بقای ویژه سنی بید کلم اندازه گیری شده روی ده رقم کلزا در شرایط ثابت آزمایشگاهی. منحنی ها بیانگر روند پیش بینی شده توسط مدل و نقاط نشانگر مقادیر اندازه گیری شده بقا می باشد ۳۷

شکل ۴-۴- فرکانس مرگ و میر (d_x) افراد نابالغ بید کلم روی ده رقم کلزا در شرایط ثابت آزمایشگاهی. بالاترین پیک در هر گراف نشان دهنده مرگ و میر غیر وابسته به سن در مراحل ابتدایی دوره زیستی حشره می باشد ۳۸

شکل ۴-۵- دندروگرام حاصل از تجزیه کلاستر ده رقم مختلف کلزا بر اساس پارامترهای دموگرافی و باروری بید کلم محاسبه شده در شرایط ثابت آزمایشگاهی. ترتیب ارقام از چپ به راست معادل مناسبترین تا نامناسبترین ارقام برای حشره بر اساس پتانسیل رشد جمعیت می باشد ۴۱

شکل ۴-۶- بقای سنی (l_x) *Diadegma semiclausum* روی دو رقم کلزا در شرایط ثابت آزمایشگاهی ۴۳

شکل ۴-۷- دیاگرام مسیر حاصل از تجزیه اثر کیفیت گیاه (نیتروژن) بر سازگاری سطوح دوم (بید کلم) و سوم (*Diadegma semiclausum*) غذایی. فلش ها بیانگر اثرات مستقیم و غیر مستقیم اجزای سطوح غذایی بر یکدیگر می باشد. ضخامت فلش ها متناسب با اندازه اثر می باشد. ضریب مسیر (β)، و آماره های تجزیه در

جدول ۴-۱۱ ارایه شده است. اعداد موجود در نزدیک نوک هر فلش بیانگر شماره مسیر مـی باشـد. DT بیـانگر نشو و نمای لاروی بید کلم (سنین ۲و ۳و ۴ لاروی) و مراحل تخـم + لارو + شـفیره پارازیتوئیـد و PW بیـانگر وزن شفیرگی می باشد. جهت فلش ها بیانگر جهت نیروها می باشد ۴۶

شکل ۴-۸- نمودار سری زمانی تغییرات فراوانی گیاهخوار و پارازیتوئیـدهای مـورد مطالعـه در وضـعیت حضور همزمان گیاهخوار و پارازیتوئید P در شرایط غـذا- محـدود در طـول ۲۵ هفتـه. a، b، c، و d بـه ترتیـب تکرارهای ۱ تا ۴ آزمـایش مـی باشـد. در هـر تکـرار گـراف هـای سـری زمـانی اجـزای سیسـتم (بـالا)، تـابع خودهمبستگی acf (ردیف دوم) و تابع خودهمبستگی جزئی pacf (ردیف سـوم) اجـزای سیسـتم قـرار گرفتـه است. DBM و P به ترتیب بیانگر گیاهخوار (بید کلم) و پارازیتوئید *Diadegma semiclausum* می باشد۵۱

شکل ۴-۹- نمودار سری زمانی تغییرات فراوانی گیـاهخوار و پارازیتوئیـدهای مـورد مطالعـه در وضـعیت حضور همزمان گیاهخوار و پارازیتوئید Q در شرایط غـذا-محـدود در طـول ۲۵ هفتـه. a، b، c، و d بـه ترتیـب تکرارهای ۱ تا ۴ آزمـایش مـی باشـد. در هـر تکـرار گـراف هـای سـری زمـانی اجـزای سیسـتم (بـالا)، تـابع خودهمبستگی acf (ردیف دوم) و تابع خودهمبستگی جزئی pacf (ردیف سـوم) اجـزای سیسـتم قـرار گرفتـه است. DBM و Q به ترتیب بیانگر گیاهخوار (بید کلم) و پارازیتوئید *Cotesia vestalis* می باشد ۵۵

شکل ۴-۱۰- نمودار سری زمانی تغییرات فراوانی گیاهخوار و پارازیتوئیـدهای مـورد مطالعـه در وضـعیت حضور همزمان گیاهخوار و دو پارازیتوئید P و Q در شرایط غـذا-محـدود در طـول ۲۵ هفتـه. a، b، c، و d بـه ترتیب تکرارهای ۱ تا ۴ آزمایش می باشد. در هر تکرار گراف های سـری زمـانی اجـزای سیسـتم (بـالا)، تـابع خودهمبستگی acf (ردیف دوم) و تابع خودهمبستگی جزئی pacf (ردیف سـوم) اجـزای سیسـتم قـرار گرفتـه است. DBM، P و Q به ترتیب بیانگر گیاهخوار (بید کلم)، پارازیتوئید *Diadegma semiclausum* و پارازیتوئید *Cotesia vestalis* می باشد.....۵۹

شکل ۴-۱۱-نمودار توابع خودهمبستگی (a) و خودهمبستگی جزئی (b) بید کلم در شرایط سیستم کامل (حضور هر سه گونه حشره) و غذا- محدود ۶۳

شکل ۴-۱۲-نمودار توابع خودهمبستگی (a) و خودهمبستگی جزئی (b) P در شرایط سیستم کامل (حضور هر سه گونه حشره) و غذا- محدود ۶۵

شکل ۴-۱۳-نمودار توابع خودهمبستگی (a) و خودهمبستگی جزئی (b) Q در شرایط سیستم کامل (حضور هر سه گونه حشره) و غذا- محدود ۶۶

شکل ۴-۱۴- دیاگرام فاز نرخ خالص تولیدمثل ($r_t=\ln(N_{t+1}/N_t)$) بید کلم (a)، پارازیتوئید *Diadegma semiclausum* (b) و پارازیتوئید *Cotesia vestalis* (c) در مقابل لگاریتم فراوانی جمعیت های مربوطه در زمان t-1 و t-2. مدل های اتورگرسیو مربوطه در بخش های متناظر در متن آمده است. ۶۷

شکل ۴-۱۵- نمودار سری زمانی تغییرات فراوانی گیاهخوار و پارازیتوئیدهای مورد مطالعه در وضعیت حضور همزمان گیاهخوار و پارازیتوئید P در شرایط غذا-نامحدود در طول ۲۵ هفته. a، b، c، و d به ترتیب تکرارهای ۱ تا ۴ آزمایش می باشد. در هر تکرار گراف های سری زمانی اجزای سیستم (بالا)، تابع خودهمبستگی acf (ردیف دوم) و تابع خودهمبستگی جزئی pacf (ردیف سوم) اجزای سیستم قرار گرفته است. DBM و P به ترتیب بیانگر گیاهخوار (بید کلم) و پارازیتوئید *Diadegma semiclausum* می باشد۶۸

شکل ۴-۱۶- نمودار سری زمانی تغییرات فراوانی گیاهخوار و پارازیتوئیدهای مورد مطالعه در وضعیت حضور همزمان گیاهخوار و پارازیتوئید Q در شرایط غذا-نامحدود در طول ۲۵ هفته. a، b، c، و d به ترتیب تکرارهای ۱ تا ۴ آزمایش می باشد. در هر تکرار گراف های سری زمانی اجزای سیستم (بالا)، تابع خودهمبستگی acf (ردیف دوم) و تابع خودهمبستگی جزئی pacf (ردیف سوم) اجزای سیستم قرار گرفته است. DBM و Q به ترتیب بیانگر گیاهخوار (بید کلم)، و پارازیتوئید *Cotesia vestalis* می باشد.....۷۲

شکل ۴-۱۷- نمودار سری زمانی تغییرات فراوانی گیاهخوار و پارازیتوئیدهای مورد مطالعه در وضعیت حضور همزمان گیاهخوار و دو پارازیتوئید P و Q در شرایط غذا-نامحدود در طول ۲۵ هفته. a، b، c، و d به ترتیب تکرارهای ۱ تا ۴ آزمایش می باشد. در هر تکرار گراف های سری زمانی اجزای سیستم (بالا)، تابع خودهمبستگی acf (ردیف دوم) و تابع خودهمبستگی جزئی pacf (ردیف سوم) اجزای سیستم قرار گرفته است. DBM، P و Q به ترتیب بیانگر گیاهخوار (بید کلم)، پارازیتوئید*Diadegma semiclausum* و پارازیتوئید *Cotesia vestalis* می باشد..... ۷۶

شکل ۴-۱۸-نمودار توابع خودهمبستگی (a) و خودهمبستگی جزئی (b) بید کلم در شرایط سیستم کامل (حضور هر سه گونه حشره) و غذا-نامحدود ۸۰

شکل ۴-۱۹- دیاگرام فاز نرخ خالص تولیدمثل ($r_t= \ln (N_{t+1}/N_t)$) بید کلم در مقابل لگاریتم فراوانی جمعیت های مربوطه در زمان t-1 و t-2. مدل اتورگرسیو مربوطه در بخش متناظر در متن آمده است ..۸۱

شکل ۴-۲۰-نمودار توابع خودهمبستگی (a) و خودهمبستگی جزئی (b) P در شرایط سیستم کامل (حضور هر سه گونه حشره) و غذا-نامحدود ۸۲

شکل ۴-۲۱-نمودار توابع خودهمبستگی (a) و خودهمبستگی جزئی (b) Q در شرایط سیستم کامل (حضور هر سه گونه حشره) و غذا- نامحدود ۸۳

شکل ۴-۲۲- پلان فاز و خط سیر اسپیرال های پایدار پس از تجزیه پایداری مدل کامل (معادله ۱) به صورت عددی. a و b پلان های فاز مدل کامل و c و d خط سیرهای همان مدل که نشان دهنده خط سیر مدل کاهش یافته (معادله ۴) در هر سطح پلات می باشد. H، P و Q به ترتیب بیانگر گیاهخوار (بید کلم)، پارازیتوئید *Diadegma semiclausum* و پارازیتوئید *Cotesia vestalis* می باشد ۸۷

شکل ۴-۲۳-دینامیسم پایداری همزیستی گونه ها به صورت فضایی در سیستم پس از ۱۰۰۰ شبیه سازی با در نظر گرفتن اندازه جمعیت اولیه به صورت تصادفی. H، P و Q به ترتیب بیانگر گیاهخوار (بید کلم)، پارازیتوئید *Diadegma semiclausum* و پارازیتوئید *Cotesia vestalis* می باشد ۸۸

شکل ۴-۲۴- احتمال وقوع گونه ها به عنوان تابعی از افزایش تعداد سلول (معادل ریز زیستگاه) در مدلسازی لاتیس پس از ۴۰۰ شبیه سازی با در نظر گرفتن اندازه جمعیت اولیه به صورت تصادفی. H، P و Q به ترتیب بیانگر گیاهخوار (بید کلم)، پارازیتوئید *Diadegma semiclausum* و پارازیتوئید *Cotesia vestalis* می باشد ۸۸

شکل۴-۲۵- الگوی فضایی اجزای سیستم در یک محیط مجازی شبیه سازی شده (۷۰×۷۰ سلول) در ۴۰۰ واحد زمانی با در نظر گرفتن اندازه جمعیت اولیه به صورت تصادفی. مدل لاتیس برای سه مقدار K شامل ۱۰و ۱۰۰و ۱۰۰۰ و چهار مقدار r_m شامل ۰/۱، ۰/۳۰۴، و ۰/۶ ران گردید. a و b و c به ترتیب نمایانگر الگوی فضایی گیاهخوار (بید کلم)، و پارازیتوئیدهای *Diadegma semiclausum* و *Cotesia vestalis* می باشد۹۰

فصل ۱ مقدمه

تغییرات کمی و کیفی در ویژگی‌های گیاهان بصورت مستقیم و غیر مستقیم بر جمعیت‌های گیاهخواران و دشمنان طبیعی آن‌ها تاثیر می‌گذارد. چنین نیروهای bottom-up[1] گیاهان ممکن است با نیروهای top-down[2] پارازیتیسم برهمکنش نموده و در نهایت بر دینامیسم جمعیت گیاهخواران اثر بگذارد، اما اهمیت نسبی این فاکتورها کمتر مورد مطالعه قرار گرفته است (Johnson, 2008). کیفیت گیاه میزبان از طریق مکانیسم‌های مختلف، ترجیح و کارایی پارازیتوئیدها را نیز تحت تاثیر قرار می‌دهد (Hunter, 2003).

امروزه مدل‌های جمعیتی نقش اساسی در تکوین نظریه‌های اکولوژیک ایفا می‌کنند. یکی از موضوعات بنیادین اکولوژی، استفاده از ریاضیات برای مدلسازی و تجزیه دینامیسم جمعیت‌های برهمکنش‌کننده می‌باشد (Rafikov *et al.*, 2008). مدل کلاسیک شکار- شکارگر لوتکا- ولترا شامل دو معادله دیفرانسیلی می‌باشد که رفتار آن برای گونه‌های برهمکنش‌کننده به خوبی شناخته شده و در هر کتاب مرجع اکولوژی یافت می‌شود. رفتار این مدل دو بعدی را می‌توان با تجزیه ایزوکلاین در پلان فاز مورد مطالعه قرار داد (Zeeman and Zeeman, 2002; Loreau, 2010)، ولی امروزه با توجه به اهمیت برهم‌کنش‌های سه سطحی در دینامیسم چرخه‌های غذایی، تجزیه مدل به صورت سه بعدی مورد توجه قرار گرفته است (Freedman and Waltman, 1977; Wang and Wu, 2004).

تئوری رقابت سعی در شرح همزیستی گونه‌های مشابه از لحاظ نقش عملیاتی و یا برخوردار از نیچ اکولوژیکی مشابه دارد. این تئوری اصولاً بسطی از تئوری وابستگی به تراکم در دینامیسم جمعیت بوده که در آن تعاملات رقابتی داخل گونه‌ای بین افراد یک گونه به سمت رقابت بین گونه‌ای در بین افراد گونه‌های مختلف توسعه یافته است. به هر حال در طول چهل سال اخیر این تئوری به طور قابل ملاحظه‌ای گسترش

---

[1]. نیروهای رو به بالا یا تاثیر گیاه ← گیاهخوار← گوشتخوار

[2]. نیروهای رو به پایین یا تاثیر گوشتخوار ← گیاهخوار← گیاه

یافته و به یک زمینه مطالعاتی وسیع که خود در برگیرنده اشکال متنوعی از تئوری‌های رقابتی است (همچون تئوری نیچ مک‌آرتور و یا تئوری منابع محدود[1]) تبدیل شده است (Loreau, 2010). در بخش دیگر این مطالعه به مدلسازی تغییرات جمعیت گیاهخوار- پارازیتوئید موجود در این سیستم سه‌سطحی پرداخته خواهد شد که تمرکز این بخش بر مدلسازی رقابت دو پارازیتوئید *Diadegma semiclausum* (Hellén) (Hymenoptera: Ichneumonidae) و*Cotesia vestalis* (Haliday) (Hymenoptera: Braconidae) در سیستم مورد مطالعه (رفتار رقابتی) و بررسی اثر محدودیت غذایی گیاهخوار توام با رقابت بر دینامیسم جمعیت گیاهخوار بر اساس تئوری منابع محدود می‌باشد. بنابراین اهداف اصلی این پژوهش عبارتند از:

۱- مطالعه تاثیر ارقام مختلف گیاه میزبان بر کارایی بید کلم و پارازیتوئید اختصاصی لارو- شفیره آن، *Diadegma semiclausum* در شرایط ثابت آزمایشگاهی

۲- تجزیه پایداری سیستم گیاه- گیاهخوار- پارازیتوئید در دراز مدت از طریق مدلسازی ریاضی تغییرات جمعیت این سیستم و مدلسازی رقابت پارازیتوئیدها در این سیستم تحت تاثیر کمیت گیاه

[1] .The theory of limiting resources

فصل ۲ مروری بر مطالعات انجام شده

۲-۱ بید کلم

۲-۱-۱ جایگاه بید کلم در رده بندی حشرات

بید کلم با نام علمی *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae) متعلق به رده حشرات، راسته بالپولکداران، بالا خانواده Yponomeutoidea و خانواده Plutellidae می‌باشد (Pathania and Rose, 2005).

۲-۱-۲ اهمیت اقتصادی و دامنه میزبانی

بید کلم آفت مهم گیاهان خانواده چلیپائیان در سراسر دنیا می‌باشد و هزینه‌های سالیانه مدیریت آن در آمریکا در حدود یک میلیارد دلار تخمین زده شده است (Talekar, 1992; Talekar and Shelton, 1993). این آفت پیشتاز توسعه سطوح بالای مقاومت به حشره‌کش‌های مختلف و حتی فرمولاسیون‌های Bt در بین حشرات آفت می‌باشد (Shelton *et al.*, 1993a; Shelton *et al.*, 1993b). بید کلم از چندین گیاه میزبان مرتبط برای تخمگذاری و تغذیه استفاده می‌کند. لاروها از گیاهان خانواده Brassicaceae شامل کلزا، خردل، کلم برگ، کلم گل، کلم بروکسل، تربچه، شلغم و محصولات دیگر تغذیه می‌کنند. لاروها روی گیاه کلزا برگ-ها، جوانه‌ها، گل‌ها و غلاف بذر را مورد تغذیه قرار می‌دهند (Talekar and Shelton, 1993). این حشره همچنین از روی دیگر خانواده‌های گیاهی همچون خانواده Fabaceae (Talekar *et al.*, 1985; Lohr and Rossbach, 2004)، خانواده Chenopodiaceae (Talekar *et al.*, 1985) و خانواده Malvaceae (FAO, 1971) گزارش شده است. این آفت تقریبا تا قبل از اواسط دهه ۱۹۸۰ میلادی به خوبی با استفاده از حشره-کش‌های موجود کنترل می‌شد ولی از آن زمان به بعد گزارش‌های زیادی مبنی بر مقاومت این حشره به سموم شیمیایی مطرح شده است (Ridland and Endersby, 2008).

۲-۲ پارازیتوئیدهای مورد مطالعه بید کلم

جنس *Diadegma* شامل گروه بزرگی از زنبورهای پارازیتوئید می‌باشد و بعضی از گونه‌های این جنس از جمله *D. insulare* و *D. semiclausum* اهمیت اقتصادی بالایی در کنترل بیولوژیک بید کلم دارند. گونه‌های *Diadegma semiclausum* (Hellén) (Hymenoptera: Ichneumonidae) و *Cotesia vestalis* (Haliday) (Hymenoptera: Braconidae) پارازیتوئیدهای مهم لارو بید کلم به حساب می‌آید (Talekar and Yang, 1991; Talekar and Shelton, 1993; Wang *et al.*, 2004).

۲-۲-۱ پارازیتوئید لارو –پیش شفیره *Diadegma semiclausum*

این گونه، پارازیتوئید انفرادی لارو- پیش شفیره بید کلم (چون لارو پارازیته شده پیله را تشکیل می‌دهد لارو- شفیره نیز نامیده می‌شود)، فعال روی تمام سنین لاروی و یکی از مهمترین پارازیتوئیدهای لاروی بید کلم در سرتاسر دنیا می‌باشد (Talekar and Shelton, 1993; Yang *et al.*, 1993). این پارازیتوئید در دهه ۱۹۴۰ از اروپا به نیوزلند و استرالیا و سپس به بسیاری از مناطق دیگر آسیا- اقیانوسیه وارد شده است (Talekar and Shelton, 1993) و هم اکنون مهمترین عامل کنترل بید کلم در استرالیا و نیوزلند و نیز در مناطق مرتفع و سردتر آسیا- اقیانوسیه به شمار می‌رود (Waterhouse and Norris, 1987).

۲-۲-۲ پارازیتوئید لاروی *Cotesia vestalis*

این گونه پارازیتوئید انفرادی داخلی لارو بید کلم بوده که از همولمف لارو تغذیه می‌کند (Waterhouse and Norris, 1987; Shi *et al.*, 2004). این پارازیتوئید در مناطق پست و گرم آسیا- اقیانوسیه پارازیتوئید غالب لارو بید کلم محسوب می‌شود و همچنین تمامی سنین لاروی بید کلم را مورد حمله قرار می‌دهد ولی لارو سن دوم و سوم را ترجیح می‌دهد (Talekar and Yang, 1991; Wang *et al.*, 2004). مطالعات رفتار میزبان‌یابی این پارازیتوئیدها نشان داده است که در شرایط دمایی مناسب برای هر دو پارازیتوئید، گونه *D. semiclausum* قابلیت سازگاری بالاتری به رفتارهای دفاعی میزبان نشان داده و در کل پارازیتوئید موفق‌تری

در یافتن و پارازیته کردن لارو بید کلم می‌باشد (Wang and Keller, 2002). Shi *et al.* (2004) در مطالعه رقابت این دو زنبور پارازیتوئید مشاهده کردند وقتی که لاروهای بید کلم در معرض هر دو گونه زنبور پارازیتوئید *D. semiclausum* و *C. vestalis* به طور همزمان قرار گرفتند، نرخ پارازیتیسم میزبان به وسیله هر گونه با حضور گونه دیگر کاهش نشان نداد و همچنین نرخ پارازیتیسم کل توسط هر دو گونه از نرخ پارازیتیسم تک‌تک گونه‌ها بیشتر نبود. در این مطالعه مشاهده شد که هر دو پارازیتوئید قادر به تخمگذاری در میزبان‌هایی هستند که قبلاً توسط گونه دیگر تخمگذاری شده است. پژوهشگران اخیر در کل پارازیتوئید *C. vestalis* را به عنوان گونه غالب در رقابت معرفی کردند.

۲-۳ نقش گیاه میزبان در کارایی حشرات گیاهخوار

کیفیت و کمیت گیاه میزبان دو شاخص مهم برای سازگاری حشرات گیاهخوار محسوب می‌شود که به صورت بالقوه بر بقای افراد نابالغ و تولید مثل افراد بالغ منتج از آن‌ها تاثیر می‌گذارند (Awmack and Leather, 2002; Moreau *et al.*, 2006). اگرچه حشرات گیاهخوار ویژه‌خوار بیشتر از عمومی‌خوارها قادر به سازگاری با متابولیت‌های ثانویه سمی گیاهان میزبان خود می‌باشند (Cornell and Hawkins, 2003)، مشهود است که کیفیت غذایی گیاهان بر هر دوی ویژه‌خوارها و عمومی‌خوارها موثر است (Coley *et al.*, 2006)، برای مثال نیتروژن و آب دو ماده مغذی مهم در گیاهان بوده که میزان آن‌ها به شدت بر تغذیه و رشد هر دو گروه حشرات گیاهخوار تاثیر می‌گذارد (Smith and Northcott, 1951; Mattson, 1980; White, 1984). سیکل زیستی، نشو و نما، بقا، تولید مثل، نسبت جنسی و پارامترهای جدول زندگی حشرات تحت تاثیر کیفیت گیاه میزبان حشرات در زمان لاروی می‌باشد (Ramachandran *et al.*, 1998; Tsai and Wang, 2001; Awmack and Leather, 2002; Kim and Lee, 2002; Liu *et al.*, 2004; Yin *et al.*, 2008)؛ نشو و نما و تولید مثل بید کلم نیز تحت تاثیر میزبان گیاهی و ناحیه جغرافیایی آن می‌باشد (Umeya and Yamada, 1973; Sarnthoy *et al.*, 1989; Shirai, 2000).

۲-۳-۱ اثر گیاه میزبان بر جمعیت گیاهخوار

بررسی منابع نشان دهنده حجم عظیمی از مطالعات صورت گرفته در این زمینه به ویژه مطالعات cohort-based (جدول زندگی آزمایشگاهی) و در سطح محدودتر مطالعات جمعیتی توسط پژوهشگران مختلف می‌باشد که در اینجا به یک مطالعه موردی در هر زمینه به عنوان نمونه اشاره می‌شود. Karimzadeh *et al.* (2004) اثر مقاومت گیاه میزبان بر دینامیسم جمعیت بید کلم را مورد مطالعه قرار دادند. این مطالعه نشان داد که مقاومت گیاه میزبان هیچ تاثیری بر فراوانی عمومی گیاهخوار ندارد اما دینامیسم جمعیت‌های بید کلم تحت تاثیر قرار می‌گیرد. در این مطالعه دینامیسم جمعیت بید کلم روی رقم حساس به صورت وابسته به تراکم تاخیری تغییر کرد. در مطالعه Golizadeh *et al*. (2009) روی جدول زندگی آزمایشگاهی بید کلم از بین پنج رقم کروسیفر متعلق به چند گونه مختلف، رقم کلزای مورد استفاده نسبت به سایر ارقام برای حشره نامناسب تر گزارش شد. Ebrahimi *et al*. (2008) بیشترین و کمترین نرخ ذاتی افزایش جمعیت بید کلم را به ترتیب برای ارقام Modena و RGEXkobra برآورد نمودند.

۲-۳-۲ اثر گیاه میزبان بر فیزیولوژی، رفتار و ساختار مرفولوژیک گیاهخوار

در این زمینه مطالعات زیادی صورت گرفته است که به عنوان نمونه به دو مورد از آن‌ها اشاره می‌شود. Sarfraz *et al.* (2005) رفتار تخمگذاری بید کلم را روی هشت واریته گیاهی از چلیپائیان مورد مطالعه قرار دادند. در آزمایش های Free Choice تخمگذاری ماده‌ها روی ساقه‌ها و نزدیک خاک نسبت به برگ‌ها بیشتر بود. این پژوهشگران اظهار کردند که این آفت قادر به توسعه مقاومت رفتاری از طریق انتخاب محل تخمگذاری است تا از این راه از دزهای کشنده سم‌پاشی روی برگ اجتناب کند. در مطالعه Sarfraz *et al.* (2007) در زمینه مقاومت چند رقم زراعی از گیاهان Brassicaceae به بید کلم، وزن شفیره، وزن پیله، وزن بدن بالغین و طول عمر بدون غذای هر دو جنس نر و ماده بید کلم بین ارقام تفاوت معنی‌دار نشان داد.

۲-۴ نقش گیاه میزبان در کارایی دشمنان طبیعی

نرخ پارازیتیسم در برخی از بالپولکداران بسته به گونه گیاهی تغییر می‌کند (Barbosa *et al.*, 2001; Hunter, 2003). این تغییر همچنین در زمان تغذیه از ارقام گیاهی متعلق به یک گونه نیز مشاهده شده است (Treacy *et al.*, 1985; Eigenbrode *et al.*, 1996). Sarfraz *et al.* (2008a) تاثیر ژنوتیپ‌های مختلف گیاهی میزبان بید کلم را بر کارایی پارازیتوئید لاروی آن *Diadegma insulare* (Cresson) (Hym.: Ichneumonidae)، مورد مطالعه قرار دادند. این پژوهشگران دریافتند که زنده‌مانی و پارازیتیسم زنبور پارازیتوئید در میان ژنوتیپ‌های گیاهی مورد آزمون به نحو قابل توجهی تغییر می‌کند؛ بدین ترتیب که این مقادیر برای زنبورهایی که روی لاروهای پرورش یافته روی ژنوتیپ *Sinapsis alba* L. فعالیت کردند بیشترین و روی ژنوتیپ *Brassica napus* L. cv. Q2، کمترین مقدار بدست آمد. Setamou *et al*. (2005) اثر گیاه میزبان بر زنده‌مانی لاروهای *Chilo partellus* Swinhoe (Lep.: Pyralidae) و کارایی پارازیتوئید لاروی آن *Cotesia flavipes* Cameron (Hym.: Braconidae) را مورد مطالعه قرار دادند. در این مطالعه درصد لاروهای تولید کننده پیله زنبور و میانگین اندازه قبل از بلوغ در گیاهان میزبان وحشی پایین‌تر بوده و لاروها در این میزبان‌ها نسبت به ارقام زراعی سریعتر می‌میرند و نشو و نمای پیش از بلوغ زنبور روی گیاهان وحشی نسبت به زراعی بالاتر بود. در مطالعه Cronin and Abrahamson (2001) روی واکنش زنبور پارازیتوئید به تغییر میزبان از سوی گیاهخوار مشاهده شد که زنبورهای ماده حاصل از یک رقم گیاهی تنها با نرهایی جفتگیری کردند که از همان رقم گیاهی بدست آمده بودند. همچنین مشاهده شد که زنبور پارازیتوئید مورد مطالعه به موازات تغییر میزبان از سوی گیاهخوار تغییر واکنش نشان نداد. Karimzadeh and Wright (2008) در مطالعه مکانیسم‌های مورد استفاده گیاهان برای تاثیر بر موفقیت پارازیتیسم از یک مدل سه سطحی استفاده کردند و به منظور مطالعه میزان مناسب بودن گیاه میزبان بر کارایی گیاهخوار و پارازیتیسم، واکنش‌های ایمنی را با استفاده از اندازه‌گیری آنزیم‌های سلولی و خونی ارزیابی کردند. کیفیت گیاه میزبان دارای تاثیر معنی‌دار بر فعالیت کپسوله کردن سن اول لاروی زنبور به وسیله لاروهای بید کلم