



## اثر مقایسه‌ای تراکم در نژادهای تک‌جنسی و دوجنسی زنبور *Lysiphlebus fabarum* بر سوپرپارازیتیسیم روی شته سیاه باقلا *Aphis fabae*

لیلی محسنی<sup>۱</sup> - آرش راسخ<sup>۲\*</sup> - فرحان کچیلی<sup>۳</sup>

تاریخ دریافت: ۱۳۹۳/۱۱/۰۵

تاریخ پذیرش: ۱۳۹۴/۱۱/۱۱

### چکیده

در گذشته سوپرپارازیتیسیم در میان پارازیتوئیدهای انفرادی به عنوان یک رفتار ناسازگار شناخته می‌شد، درحالی‌که سوپرپارازیتیسیم می‌تواند در شرایطی یک پدیده مطلوب باشد. به منظور تعیین اثر تراکم زنبور پارازیتوئید *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) (Hym.: Braconidae) بر میزان سوپرپارازیتیسیم، ۴۰ پوره‌ی سن دوم شته سیاه باقلا *Aphis fabae* Scopoli به طور جداگانه در اختیار تراکم‌های مختلف (۱، ۵، ۱۰، ۱۵، ۲۰ و ۳۰) نژاد های تک‌جنسی و دوجنسی زنبور قرار گرفتند. بعد از ۲۴ ساعت، زنبورها حذف شدند و بعد از ۲/۵ روز شته‌ها تشریح و تعداد لارو زنبورها شمارش شدند. به منظور بررسی روند حذف لاروهای رقیب، آزمایش بالا تکرار و شته‌ها در روزهای ۲/۵، ۳/۵ و ۴/۵ تشریح شدند. مطابق با نتایج به‌دست آمده، در هر دو نژاد، تراکم متفاوت زنبور منجر به اختلاف معنی‌دار در تعداد لاروهای موجود در شته‌های پارازیت شده. مقایسه‌ی تعداد لاروها، در تراکم‌های مختلف نشان داد که در تراکم‌های یک، ۵ و ۱۰ در نژاد دوجنسی به طور معنی‌داری تعداد بیشتری لارو نسبت به نژاد تک‌جنسی شمارش شد. در مقابل در تراکم ۳۰، ماده‌های تک‌جنسی به نسبت میزبان‌های خود را به تعداد بیشتری سوپرپارازیت کرده‌اند. در خصوص روند حذف لاروهای رقیب، در نژاد دوجنسی در تراکم‌های ۵، ۲۰ و ۳۰ همراه با گذشت زمان، حذف لاروهای رقیب مشاهده شد. در نژاد تک‌جنسی در هیچ یک از تراکم‌ها تفاوت معنی داری در تعداد لارو بین سه روز تشریح مشاهده نشد. با تعیین نسبت مناسب زنبور به میزبان، نتایج تحقیق حاضر می‌تواند در پرورش انبوه دو نژاد *L. fabarum* مورد استفاده قرار گیرد.

واژه‌های کلیدی: تداخل همزیستی، رقابت، پارازیتوئید، پرورش انبوه، Braconidae

### مقدمه

کرد (۴۸). زنبور *L. fabarum* دارای نژادهای دوجنسی (نرزا)<sup>۴</sup> و تک-جنسی (ماده‌زا)<sup>۵</sup> می‌باشد و تولید مثل غیرجنسی در این گونه ساز و کار ژنتیکی دارد (۳). نژاد دو جنسی *L. fabarum* در گزارش‌های متعددی در کشور گزارش شده است (۲۸)، اما نژاد تک‌جنسی این زنبور در ایران تاکنون فقط از استان زنجان گزارش شده است (۲۹). پارازیتوئیدها گروهی از دشمنان طبیعی هستند که بالغین آن‌ها زندگی آزاد داشته و نابالغین در میزبان خود رشد و نمو می‌یابند (۴۰). زمانی که دو یا چند تخم توسط یک یا چند ماده از یک گونه، در یک میزبان گذاشته شود، سوپرپارازیتیسیم رخ می‌دهد (۴۰ و ۴۴)، پدیده‌ای که در طبیعت متداول است (۱۰). سوپرپارازیتیسیم ضرورتاً به این معنی نیست که زنبورهای ماده نمی‌توانند بین میزبان‌های پارازیت و سالم فرق قائل شوند (۳۲)، چراکه در شرایطی سوپرپارازیتیسیم می‌تواند یک پدیده مطلوب باشد (۳۸ و ۵۰). برحسب تعداد نتاجی که می‌توانند

زنبور پارازیتوئید *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) (Hym.: Braconidae: Aphidiinae)، یک پارازیتوئید انفرادی و کوئوبیونت است که همانند سایر افراد زیرخانواده‌ی Aphidiinae منحصرأ انگل شته‌ها می‌باشد (۳۳). زنبور *L. fabarum* به عنوان مهم‌ترین پارازیتوئید شته‌ها از جمله شته سیاه باقلا *Aphis fabae* Scopoli (Hem.: Aphididae) در شمال ایران و مرکز اروپا محسوب می‌شود (۳۰) و در کنترل بیش از ۷۰ گونه‌ی شته خسارت‌زا روی محصولات کشاورزی و باغی، نقش دارد (۴۷)، به طوری که می‌توان از آن به عنوان یک عامل زیستی در کنترل این آفت استفاده

۱، ۲ و ۳- به ترتیب دانش آموخته‌ی کارشناسی ارشد و دانشیاران گروه گیاه‌پزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید چمران اهواز

(Email: a.rasekh@scu.ac.ir

\*) نویسنده مسئول:

4- Arrhenotokous population (Bisexual)

5- Thelytokous population (Unisexual)

رقیب (۱۱) و تغذیه‌ی تخریبی در سنین آخر لاروی (۵) می‌باشد. در مطالعه حاضر با تشریح میزبان‌های پارازیت، اثر تراکم‌های مختلف در دو نژاد زنبور *L. fabarum*، روی میزان سوپرپارازیتسم شته سیاه باقلا مطالعه شد. همچنین با تشریح میزبان‌های پارازیت در روزهای متوالی، روند حذف لاروهای رقیب در این دو نژاد بررسی شد. نتایج تحقیق حاضر می‌تواند در بهبود تکنیک‌های تولید انبوه و همچنین تعیین نسبت رهاسازی این دشمن طبیعی در شرایط طبیعی، کمک رسان باشد.

## مواد و روش‌ها

**جمع‌آوری و پرورش شته و زنبور پارازیتوئید** Error!  
Reference source not found.

شته سیاه باقلا *A. fabae* به عنوان میزبان زنبور پارازیتوئید *L. fabarum* مورد استفاده قرار گرفت. شته‌ها در بهمن ماه ۱۳۹۱ در نمونه‌برداری‌های مکرر، از مزارع باقلای اهواز جمع‌آوری شدند و روی رقم شوشتری گیاه باقلا (*Vicia fabae* L.)، کشت شده در گلدان‌های حاوی خاک اره پرورش یافتند. برای برآورده کردن منابع غذایی گیاه از محلول کود کامل<sup>۷</sup> استفاده شد. کوددهی یک‌بار در هفته انجام شد. پرورش حشرات در اتاقک رشد با شرایط دمایی  $22 \pm 1^\circ\text{C}$ ، رطوبت نسبی  $65 \pm 5\%$  و دوره نوری ۱۶ ساعت روشنایی به ۸ ساعت تاریکی صورت گرفت.

نژاد دوجنسی زنبور از مومیایی‌های شته سیاه باقلا از مزارع باقلای اهواز ( $31^\circ 20' \text{N}$  و  $48^\circ 40' \text{E}$ ) و نژاد تک جنسی از مزارع باقلای زنجان ( $37^\circ 8' \text{N}$  و  $47^\circ 47' \text{E}$ )، جمع‌آوری شدند. هر یک از نژادها به طور مجزا در اتاق‌های رشد با شرایط محیطی بالا پرورش یافتند. برای پرورش زنبورها، از قفس‌هایی با چارچوب چوبی (طول، عرض و ارتفاع: به ترتیب، ۱۰۰، ۷۰ و ۹۰ سانتی‌متر) استفاده شد. در این قفس‌ها، از گیاهان باقلای آلوده به شته سیاه باقلا استفاده شد.

## تشکیل نژاد همسن حشرات

برای تشکیل نژاد همسن<sup>۸</sup> شته سیاه باقلا، حدود ۱۰۰ عدد شته بالغ بکرزا از کلنی شته جدا شد و در ظرف استوانه‌ای تهویه‌دار (به قطر ۸ و ارتفاع ۱۵ سانتی‌متر) روی یک شاخه‌ی جوان باقلا که انتهای آن در محلول سه در هزار کود کامل، قرار داشت، گذاشته شد. به این شته‌ها به مدت ۱۲ ساعت اجازه‌ی پوره‌زایی داده شد و پس از این مدت شته‌های بکرزا حذف شدند. با توجه به مطالعات عامری و همکاران (۱)، پوره‌های سنین دوم بعد از ۲/۲۵ روز ( $54 \pm 6$  ساعت) تشکیل شدند. بر این اساس، برای تهیه‌ی این سن پورگی، به شته‌ها در مدت

رشد خود را در یک میزبان کامل کنند، پارازیتوئیدها به دو گروه جمعی<sup>۱</sup> و انفرادی<sup>۲</sup> تقسیم می‌شوند. در مورد پارازیتوئیدهای جمعی، از یک میزبان چندین فرد بالغ خارج می‌شود و در مقابل آن، در پارازیتوئیدهای انفرادی از یک میزبان تنها یک فرد بالغ قادر به تکمیل رشد خود می‌باشد (۲۰). در گذشته سوپرپارازیتسم در میان پارازیتوئیدهای انفرادی به عنوان یک رفتار ناسازگار شناخته می‌شد و تصور بر این صورت بود که این پدیده ناشی از اشتباه در تخم‌گذاری یا شکست در تشخیص میزبان‌های سالم از پارازیت بوده (۳۲) و باعث اتلاف عواملی از جمله زمان و تعداد تخمک در ماده‌های کاوشگر می‌شود (۴۳). طی سال‌های ۱۹۸۰ تا ۱۹۹۰ مشاهدات برگرفته از مطالعات تئوری و عملی نشان داد که سوپرپارازیتسم می‌تواند به عنوان یک عمل سازگار (۳۸، ۴۰ و ۴۹)، تحت تاثیر شرایط محیطی شامل دسترسی به میزبان (۵۲)، تعداد رقیب‌ها (۴۵)، خطر مرگ و میر (۲۱)، و همچنین وضعیت فیزیولوژیکی زنبور ماده نظیر بار تخم (۲۴)، ذخیره انرژی (۲۳) و امید به زندگی (۳۴) باشد. در چنین شرایطی، حشره ماده مایل است با تخم‌گذاری مجدد در میزبان‌های از قبل پارازیت شده، از طریق فائق آمدن بر سیستم ایمنی میزبان (۳۶)، احتمال زنده ماندن نتاج خود را افزایش دهد (۴۰)، پدیده‌ای که از آن به عنوان فرضیه چند هدفه<sup>۳</sup> نام برده شده است (۲). علاوه بر این گذاشتن بیش از یک تخم توسط یک پارازیتوئید ماده در هر میزبان (خود-سوپرپارازیتسم<sup>۴</sup>)، معمولاً باعث افزایش هزینه از نظر اتلاف تخم و زمان می‌شود (۲۰ و ۴۹) به این منظور در مواردی گزارش شده که زنبورهای پارازیتوئید با تزریق زهر و فلج موقتی میزبان، از احتمال خود-سوپرپارازیتسم می‌کاهند (۹) و حتی قادرند بین میزبان‌های محتوی تخم‌های خودشان و تخم افراد هم‌گونه‌شان فرق قائل شوند (۲۰ و ۴۲). البته خود-سوپرپارازیتسم در مواردی از جمله جلوگیری از تخم‌گذاری سایر ماده‌های رقیب، هنگامی که رقیب قادر به شناسایی تعداد تخم‌ها در میزبان هستند (۴۶)، افزایش احتمال زنده‌مانی یکی از نتاج در رقابت با لارو سایر افراد هم‌گونه‌شان (۴۵ و ۵۴)، پیروز شدن بر سیستم ایمنی میزبان (۴۱)، و همچنین فراهم نمودن تغذیه اضافی ناشی از خوردن سایر لاروهای رقیب برادر یا خواهری<sup>۵</sup> (۱۴) می‌تواند به عنوان یک پدیده‌ی سازگار عمل نماید. در یک میزبان سوپرپارازیت، رقابت بین لاروهای یک پارازیتوئیدهای انفرادی، منجر به زنده ماندن تنها یک فرد می‌شود. تنازع بین این لاروهای پارازیتوئید درونی<sup>۶</sup> شامل تنازع فیزیکی، در لاروهای سنین اول (۳۲)، سرکوب فیزیولوژیکی به وسیله‌ی گرسنگی دادن و یا خفه کردن

- 1- Gregarious
- 2- Solitary
- 3 - Multiple target hypothesis
- 4- Self-superparasitism
- 5 - Individual siblings
- 6- Endoparasitico

7- Hortigrow®  
8- Synchronous cohort

دو نژاد مورد بررسی قرار گرفت. روزهای تشریح شته‌ها به صورتی انتخاب شدند که زنبورها مرحله‌ی رشدی تخم خود را سپری کرده باشند و هم چنین به مرحله شفیرگی وارد نشده باشند.

### تجزیه و تحلیل آماری

در آزمایش اول، نظر به وجود دو متغیر مستقل<sup>۱</sup> نوع نژاد زنبور و تراکم‌های مختلف زنبور، جهت تعیین اختلاف آماری بین تیمارها از آزمون آماری تحلیل واریانس دو طرفه<sup>۲</sup> و برای تعیین اختلاف بین گروه‌ها از آزمون تکمیلی بونفرونی<sup>۳</sup> (در سطح ۰/۰۵) استفاده شد. در آزمایش دوم، نظر به وجود یک متغیر (روزهای مختلف تشریح)، از آزمون آماری تجزیه واریانس یک طرفه<sup>۴</sup> استفاده شد. در این مطالعه برای داده‌های نسبت شته‌های پارازیت‌ه و میزان سوپرپارازیتسیم (میانگین تعداد لارو در بدن هر شته) از مدل‌های خطی تعمیم<sup>۵</sup> استفاده شد. در این مدل برای داده‌های نسبتی (نسبت شته‌های پارازیت‌ه) از توزیع دو جمله‌ای خطا<sup>۶</sup> با تابع لوژیت<sup>۷</sup> و برای داده‌های تعداد لارو در بدن هر شته از توزیع تصادفی<sup>۸</sup> با تابع خطی لوگ<sup>۹</sup> استفاده شد (۸). محاسبات آماری توسط نرم افزار SPSS<sup>۱۰</sup> (۳۵) صورت گرفت.

### نتایج

#### ۱- نسبت شته‌های پارازیت‌ه

۱-۱- اثرات متقابل بین دو متغیر مستقل (نوع نژاد و تراکم زنبور)

با توجه به جدول تجزیه واریانس، اثر تراکم زنبور و اثرات متقابل نوع نژاد و تراکم معنی‌دار بود، اما اثر نوع نژاد معنی‌دار نبود (جدول ۱).

#### ۲-۱- مقایسه‌ی نسبت شته‌های پارازیت‌ه

#### ۲-۱-۱- متغیر اصلی: تراکم‌های مختلف زنبور

در نژاد دوجنسی زنبور، بین نسبت شته‌های پارازیت‌ه در تراکم‌های مختلف اختلاف معنی‌داری وجود داشت ( $P = 0.001$ ,  $df = 5$ ).  $G = 21/42$  (شکل ۱). در تراکم یک زنبور، در مقایسه با تراکم‌های ۲۰ و ۳۰ ماده‌های دوجنسی به طور معنی‌داری نسبت کمتری شته را

زمان اشاره شده، فرصت رشد و نمو داده شد.

پوره سن دوم شته سیاه باقلا، مناسب‌ترین سن برای پرورش هر دو نژاد تک‌جنسی (۱) و دوجنسی (۲۵) زنبور پارازیتوئید *L. fabarum* بوده و بزرگ‌ترین زنبورها در این سن رشدی میزبان پرورش می‌یابند (۱). به منظور تولید زنبورهای هم‌سن از نژاد دوجنسی، به ۲۰۰ عدد پوره سن دوم شته مستقر بر یک شاخه، ۳۰ زنبور ماده و شش زنبور نر و برای تولید زنبورهای هم‌سن نژاد تک جنسی، به این تعداد پوره ۳۰ زنبور ماده (همگی زنبورها دو روزه) وارد سازی شدند. زنبورهای هر دو نژاد حاصل از کهورت سن دوم شته بودند و قبل از واردسازی به ظروف (قطر و ارتفاع، ۸ و ۱۵ سانتی متر) حاوی شته‌ها، تا زمان شروع آزمایش در پتری تهویه‌دار (به قطر ۹ و ارتفاع ۱ سانتی‌متر) به همراه آب و محلول آب عسل (آب به صورت نوار پنبه‌ای مرطوب و محلول آب و عسل به صورت قطرات روی کاغذ مومی) نگهداری شده بودند. این زنبورها پس از ۱۲ ساعت حذف و شته‌های پارازیت‌ه شده تا تشکیل مومیایی روی شاخه‌های جوان باقلا نگهداری شدند. پس از ظهور حشرات کامل، ماده‌ها به آزمایش‌های رقابتی وارد شدند.

### تاثیر تراکم زنبور، بر نسبت پارازیت‌ه و میزان سوپرپارازیت‌ه

برای انجام این آزمایش، روی هر یک از شاخه‌های جوان باقلا، تعداد ۴۰ پوره سن دوم قرار داده شد. شاخه‌های مذکور، به طور جداگانه به درون ظروف استوانه‌ای شکل (قطر و ارتفاع، ۸ و ۱۵ سانتی‌متر) منتقل شدند. زنبورهای هم‌سن (یک روزه) از نژادهای تک‌جنسی و دوجنسی، به طور جداگانه با تراکم‌های (۱، ۵، ۱۰، ۱۵، ۲۰ و ۳۰)، به ظروف حاوی شاخه‌های مذکور وارد شدند ( $n = 10$ ). بعد از ۲۴ ساعت، زنبورها حذف و شاخه‌های حاوی شته‌های پارازیت‌ه، نگهداری شدند. این شته‌ها ۲/۵ روز بعد از معرفی زنبور، تشریح شدند و با تعیین تعداد شته‌های پارازیت‌ه، تعداد لاروهای درون هر یک از آنها نیز شمارش شد. به این صورت نسبت پارازیت‌ه و همچنین میزان سوپرپارازیت‌ه تعیین شد.

### بررسی روند حذف لاروهای رقیب در میزبان‌های سوپرپارازیت‌ه

در این آزمایش مشابه آزمایش بالا، ۴۰ پوره سن دوم شته به مدت ۲۴ ساعت در اختیار تراکم‌های ذکر شده از زنبورهای دو نژاد قرار گرفتند. بعد از ۲۴ ساعت زنبورها با استفاده از اسپیراتور حذف و شته‌ها نگهداری شدند. در هر تیمار، شته‌ها به طور تصادفی به سه گروه مساوی تقسیم و به ترتیب در روزهای ۲/۵، ۳/۵ و ۴/۵ تشریح شدند. به این صورت با شمارش تعداد لاروهای موجود در بدن یکایک شته‌ها، روند حذف لاروهای رقیب در طی زمان در زنبورهای

1- Independent variable  
2- Two-way ANOVA  
3- Post Hoc-Bonferroni  
4- One-way ANOVA  
5- Generalized linear models (GLM)  
6- Binomial error distribution  
7- Logit link function  
8- Poisson distribution  
9- loglinear  
10- IBM® SPSS® Statistics (Version 20)

پارازیته کردند، در حالی که در نسبت پارازیتیسیم بین تراکم‌های ۱، ۵، ۱۰ و ۱۵ اختلاف معنی‌داری وجود نداشت (شکل ۱).  
در نژاد تک جنسی، تراکم‌های مختلف پارازیتوئید منجر به تفاوت معنی‌دار در نسبت شته‌های پارازیته شد ( $P < 0.001$ ،  $df = 5$ ،  $G = 159/3$ ) (شکل ۱). بر این اساس در تراکم یک زنبور، در مقایسه با سایر تراکم‌ها به طور معنی‌داری نسبت کمتری شته پارازیته شد، این در حالی است که در نسبت شته‌های پارازیته در بین سایر تراکم‌ها، اختلاف معنی‌داری وجود نداشت (شکل ۱).

#### ۲-۲-۱-۲- متغیر اصلی: نوع نژاد زنبور

مقایسه‌ی نسبت میزبان‌های پارازیته در دو نژاد زنبور، در تراکم‌های مختلف نشان داد که در تراکم یک ( $P < 0.001$ ،  $df = 1$ ،  $G = 45/06$ ) ماده‌های نژاد دوجنسی به طور معنی‌داری شته‌های بیشتری را نسبت به ماده‌های تک جنسی پارازیته کردند. اما در تراکم ۳۰ ماده‌های تک جنسی به طور معنی‌داری شته‌های بیشتری را نسبت به ماده‌های نژاد مقابل پارازیته کردند ( $P < 0.024$ ،  $df = 1$ ،  $G = 5/09$ ). در سایر تراکم‌ها (تراکم ۵:  $P = 0.066$ ،  $df = 1$ ،  $G = 3/39$ ؛ تراکم ۱۰:  $P = 0.35$ ،  $df = 1$ ،  $G = 0/59$ ؛ تراکم ۱۵:  $P = 0.3$ ،  $df = 1$ ،  $G = 0/29$ ؛ تراکم ۲۰:  $P = 0/87$ ،  $df = 1$ ،  $G = 0/3$ ) اختلاف معنی‌داری در میزان پارازیتیسیم دو نژاد زنبور مشاهده نشد (شکل ۱).

#### ۲-۲-۲- تعداد لاروهای موجود در شته‌های پارازیته

#### ۱-۲- اثرات متقابل بین دو متغیر مستقل (نوع نژاد و تراکم

#### زنبور)

با توجه به جدول تجزیه واریانس، اثر نوع نژاد، تراکم زنبور و همچنین اثرات متقابل بین آنها معنی‌دار بود (جدول ۲).

#### ۲-۲-۲- مقایسه‌ی تعداد لاروهای موجود در شته‌های پارازیته

#### ۱-۲-۲- متغیر اصلی: تراکم‌های مختلف زنبور

در نژاد دوجنسی زنبور، در تراکم‌های مختلف پارازیتوئید در خصوص تعداد لاروهای موجود در شته‌های پارازیته اختلاف معنی‌داری وجود داشت ( $P < 0.001$ ،  $df = 5$ ،  $G = 38/24$ ) (شکل ۲). در تراکم یک زنبور، در مقایسه با سایر تراکم‌ها به طور معنی‌داری تعداد کمتری لارو در بدن شته میزبان شمارش شد. در سایر تراکم‌ها، افزایش تراکم زنبور منجر به افزایش وقوع سوپرپارازیتیسیم (تعداد لارو در بدن شته میزبان) نشد (شکل ۲).

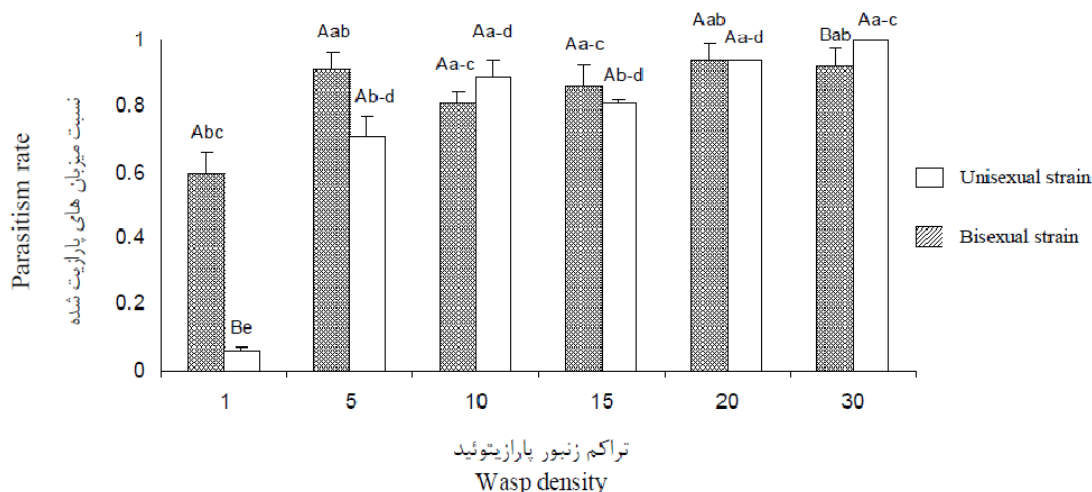
در نژاد تک جنسی، تراکم‌های مختلف پارازیتوئید منجر به تفاوت معنی‌دار در تعداد لاروهای موجود در شته‌های پارازیته شد ( $P < 0.001$ ،  $df = 5$ ،  $G = 78/5$ ) (شکل ۲). بر این اساس در تراکم یک زنبور، در مقایسه با سایر تراکم‌ها به طور معنی‌داری میزان کمتری سوپرپارازیتیسیم به وقوع پیوست و بعد از آن تراکم‌های ۵ و ۱۰ قرار داشتند که اختلاف معنی‌داری در تعداد لاروهای موجود در شته‌های میزبان این تراکم‌های زنبور مشاهده نشد. همچنین در تراکم‌های ۲۰ و ۳۰ زنبور، بیشترین میزان سوپرپارازیتیسیم دیده شد. زنبورهای تراکم ۱۵ به عنوان گروه حدواسط اختلاف معنی‌داری با دو گروه اخیر نداشتند (شکل ۲).

جدول ۱- تجزیه واریانس دو طرفه‌ی تاثیر نوع نژاد (تک جنسی و دوجنسی) و تراکم‌های مختلف (۱، ۵، ۱۰، ۱۵، ۲۰ و ۳۰) زنبور پارازیتوئید

*Lysiphlebus fabarum*، در نرخ پارازیتیسیم پوره‌های سن دوم شته سیاه باقلا *Aphis fabae*

Table 1- Two-way ANOVA of effects of strains (unisexual and bisexual) and densities (1, 5, 10, 15, 20, and 30) of *Lysiphlebus fabarum* on parasitism rate of *Aphis fabae* (2<sup>nd</sup> instar)

منبع تغییرات (Source of variation)	نسبت پارازیتیسیم (Parasitism rate)		
	d.f.	G	P
نژاد (Strain)	1	0.07	0.791
تراکم (Density)	5	134.21	< 0.001
اثر متقابل (Interaction)	5	30.72	< 0.001
درجه آزادی خطا (d.f. error)	143		



شکل ۱- نرخ پارازیتیزم پوره سن دوم شته سیاه باقلا، *Aphis fabae* توسط تراکم‌های مختلف (۱، ۵، ۱۰، ۱۵، ۲۰ و ۳۰) نژادهای تک جنسی و

دوجنسی زنبور پارازیتوئید *Lysiphlebus fabarum*

A/B: مقایسه میان دو نژاد دوجنسی و تک جنسی در تراکم‌های مشابه؛ a/b: مقایسه‌ی میان تراکم‌های مختلف در هر یک از نژادها. دارا بودن حداقل یک حرفه مشابه نشان دهنده‌ی عدم اختلاف معنی‌دار (Bonferroni,  $P < 0.05$ ) می‌باشد

Figure 1- Parasitism rate (Mean ± SEM) of second instar of *Aphis fabae* by different densities of unisexual and bisexual strains (1, 5, 10, 15, 20, and 30) of *Lysiphlebus fabarum*

Values bearing the same upper case letters were not significantly different (Bonferroni,  $\alpha = 0.05$ ) between strains within a density, values bearing the same lower case letters were not significantly different between densities within a strain

۲۰ (df= ۱, P= ۰/۵) تفاوت معنی‌داری در وقوع سوپرپارازیتیزم در میزبان‌های دو نژاد وجود نداشت. در مقابل در تراکم ۳۰ ماده‌های تک جنسی به نسبت میزبان‌های خود را به تعداد بیشتری سوپرپارازیتیه کردند و از این نظر اختلاف معنی‌داری با ماده‌های نژاد دوجنسی داشتند (df = ۱, P < ۰/۰۱۲) (شکل ۲).

۲-۲-۲- متغیر اصلی: نوع نژاد زنبور

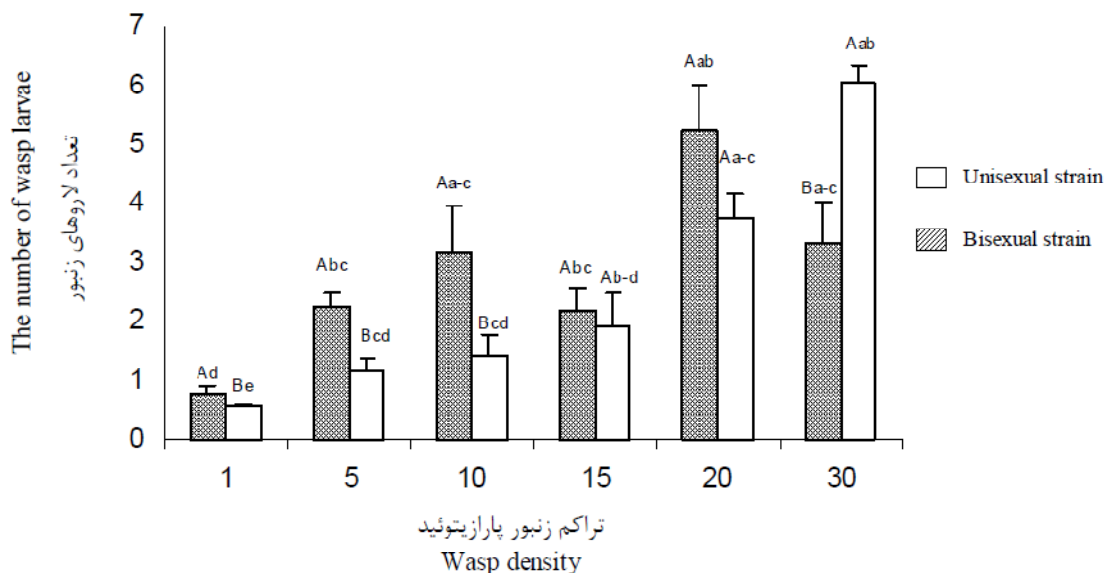
مقایسه‌ی تعداد لاروهای زنبور در دو نژاد زنبور، در تراکم‌های مختلف نشان داد که در تراکم یک (df = ۱, P < ۰/۰۰۱)  $G = 21/4$  (= تراکم ۵ (df= ۱, P= ۰/۰۰۳) و تراکم ۱۰ (df= ۱, P= ۰/۰۲۷) در میزبان‌های نژاد دوجنسی به طور معنی‌داری تعداد بیشتری لارو نسبت به میزبان‌های ماده‌های تک جنسی شمارش شد. در تراکم ۱۵ (df = ۱, P = ۰/۷۲) و تراکم

جدول ۲- تجزیه واریانس دو طرفه‌ی تاثیر نوع نژاد (تک جنسی و دوجنسی) و تراکم‌های مختلف (۱، ۵، ۱۰، ۱۵، ۲۰ و ۳۰) زنبور پارازیتوئید

*Lysiphlebus fabarum*، روی تعداد لاروهای زنبور در پوره‌های سن دوم *Aphis fabae*

Table 2- Two-way ANOVA of effects of strains (unisexual and bisexual) and densities (1, 5, 10, 15, 20, and 30) of *Lysiphlebus fabarum* on number of wasp larvae in body host, 2<sup>nd</sup> instar of *Aphis fabae*

منبع تغییرات (Source of variation)	تعداد لاروهای زنبور (Number of wasp larvae)		
	d.f.	G	P
نژاد (Strain)	1	9.969	0.002
تراکم (Density)	5	163.47	< 0.001
اثر متقابل (Interaction)	5	43.83	< 0.001
درجه آزادی خطا (d.f. error)	143		



شکل ۲- تعداد لاروهای موجود در میزبان‌های پارازیت (پوره سن دوم شته سیاه باقلا، *Aphis fabae*)، توسط تراکم‌های مختلف نژادهای دوجنسی یا تک جنسی زنبور پارازیتوئید *Lysiphlebus fabarum*: مقایسه میان دو نژاد دوجنسی و تک جنسی در تراکم‌های مشابه؛ مقایسه‌ی میان تراکم‌های مختلف در هر یک از نژادها. دارا بودن حداقل یک حرف مشابه نشان دهنده‌ی عدم اختلاف معنی‌دار (Bonferroni,  $P < 0.05$ ) می باشد

Figure 2- The number of wasp larvae (Mean ± SEM) in host body (2<sup>nd</sup> instar of *Aphis fabae*) by different densities of unisexual and bisexual strains of *Lysiphlebus fabarum*. Values bearing the same upper case letters were not significantly different (Bonferroni,  $\alpha = 0.05$ ) between strains within a density, values bearing the same lower case letters were not significantly different between densities within a strain

در نژاد تک جنسی در هیچ یک از تراکم‌ها شامل تراکم یک (df = ۲, P = ۰/۹۹), تراکم ۵ (G = ۰/۰۱, df = ۲, P = ۰/۵۵۱), تراکم ۱۰ (G = ۰/۷۳, df = ۲, P = ۰/۶۶۱), تراکم ۱۵ (G = ۴/۰۲, df = ۲, P = ۰/۱۳۴), تراکم ۲۰ (G = ۱/۱۵, df = ۲, P = ۰/۴۳۶) و تراکم ۳۰ (G = ۱/۶۶, df = ۲, P = ۰/۴۳۶) تفاوت معنی‌داری در میزان سوپرپارازیتسیم در سه روز تشریح مشاهده نشد.

### بحث

مطابق با نتایج به دست آمده روی هر دو نژاد زنبور پارازیتوئید *L. fabarum* همراه با افزایش تراکم زنبور شته‌های پارازیت شده، افزایش یافت. نتایجی که چندان دور از ذهن نیست چرا که هنگامی که چند زنبور پارازیتوئید به طور همزمان در یک لکه میزبان حضور دارند، با افزایش تعداد ماده‌ها، میزان پارازیتسیم افزایش یافته و حتی منجر به وقوع سوپرپارازیتسیم می‌شود (۴۶).

### ۳- بررسی روند حذف لاروهای رقیب در شته‌های پارازیت

#### ۳-۱- نژاد دوجنسی

مطابق با نتایج به دست آمده، در تراکم ۵ (df = ۲, P = ۰/۰۰۱), تراکم ۲۰ (G = ۱۴/۲, df = ۲, P = ۰/۰۳۸), تراکم ۳۰ (G = ۱۳/۰۲, df = ۲, P = ۰/۰۰۱) همراه با گذشت زمان، تعداد لارو موجود در بدن شته‌های میزبان کاهش یافت. در تراکم ۵، در روزهای ۳/۵ (P = ۰/۰۰۱) و ۴/۵ (P = ۰/۰۱)، تعداد لاروها به طور معنی‌داری کمتر از روز ۲/۵ بود. در تراکم ۲۰، تعداد لاروها در روز ۲/۵ به طور معنی‌داری بیشتر از روز ۴/۵ بود (P = ۰/۰۰۱) در حالی که روز ۳/۵ به عنوان گروه حدواسط بود. در تراکم ۳۰، در روز آخر تشریح، تعداد لاروها به طور معنی‌داری کمتر از روز اول (P = ۰/۰۰۱) و دوم (P = ۰/۰۲) تشریح بود (جدول ۳).

در تراکم یک (G = ۱/۱۵, df = ۲, P = ۰/۵۶۱), تراکم ۱۰ (G = ۴/۹۴, df = ۲, P = ۰/۰۸۵), تراکم ۱۵ (G = ۰/۵, df = ۲, P = ۰/۴۶) گذشت زمان منجر به کاهش معنی‌دار در تعداد لاروهای رقیب نشد (جدول ۳).

#### ۳-۲- نژاد تک جنسی

جدول ۳- روند حذف لاروهای رقیب در میزبان‌های (بوره سن دوم شته سیاه باقلا، *Aphis fabae*) سوپرپارازیت، در سه روز متوالی، در تراکم‌های مختلف نژاد تک جنسی و دوجنسی زنبور پارازیتوئید *Lysiphlebus fabarum*

Table 3- The elimination procedure for rival larvae in superparasitized hosts (2<sup>nd</sup> instar of *Aphis fabae*), in three consecutive days by different densities of unisexual and bisexual strains of *Lysiphlebus fabarum*

فاصل زمانی تشریح (Interval dissection)	تراکم زنبور پارازیتوئید (Wasp density)					
	1	5	10	15	20	30
نژاد دوجنسی (Bisexual strain)						
2.5 days	0.8 ± 0.13 a	2.25 ± 0.25 a	3.17 ± 0.78 a	2.17 ± 0.39 a	5.25 ± 0.78 a	3.23 ± 0.72 a
3.5 days	0.6 ± 0.1 a	1.25 ± 0.25 b	1.25 ± 0.25 a	0.66 ± 0.19 a	2.75 ± 0.68 ab	2.83 ± 0.77 a
4.5 days	0.64 ± 0.17 a	1.09 ± 0.16 b	1.09 ± 0.16 a	1.87 ± 0.36 a	1.6 ± 0.45 b	1.75 ± 0.55 b
نژاد تک جنسی (Unisexual strain)						
2.5 days	0.56 ± 0.06 a	1.17 ± 0.24 a	1.42 ± 0.36 a	1.92 ± 0.57 a	3.75 ± 0.44 a	6.08 ± 0.79 a
3.5 days	0.56 ± 0.06 a	1.42 ± 0.05 a	2.08 ± 0.45 a	3.17 ± 0.61 a	2.58 ± 0.42 a	4.5 ± 0.47 a
4.5 days	0.56 ± 0.05 a	1.0 ± 0.05 a	2.0 ± 0.84 a	1.67 ± 0.42 a	2.58 ± 0.73 a	5.08 ± 1.21 a

\*در هر یک از نژادها حروف مشابه در هر ستون نشان دهنده‌ی عدم اختلاف معنی‌دار (Bonferroni, P < 0.05) در یک تراکم مشخص می‌باشد

\* In each wasp strain, the same letter in each column is not significantly different (Bonferroni, P < 0.05) within a density

سوپرپارازیت کند (۴۴). مطابق با نتایج مطالعه حاضر، در هر دو نژاد *L. fabarum* همراه با افزایش تراکم زنبور، میزان سوپرپارازیتسم افزایش یافت. البته در نژاد دوجنسی در تراکم‌های پایین‌تر زنبور (تراکم ۵ به بالا) حداکثر سوپرپارازیتسم به وقوع پیوست، هر چند که در تراکم‌های بالاتر تغییری در میزان سوپرپارازیتسم مشاهده نشد. اما در نژاد تک جنسی این افزایش سوپرپارازیتسم تابع تراکم زنبور بود و بعد از تراکم یک، تراکم‌های ۵ و ۱۰، و سپس تراکم‌های ۲۰ و ۳۰ افزایش پلکانی نشان دادند. مطابق با نتایج تحقیقات قبلی (راسخ، داده های منتشر نشده)، نژاد دوجنسی نسبت به نژاد تک جنسی تمایل بیشتری به تخم‌گذاری دارد، امری که به واسطه‌ی ماهیت نوع تولیدمثل نژاد تک جنسی و عدم تولید زنبور نر کاملاً قابل توجیه می‌باشد.

بر اساس مطالعات انجام شده، هنگامی که میزان سوپرپارازیتسم دو نژاد در یک‌ایک تراکم‌ها با هم مقایسه شدند، در تراکم‌های پایین‌تر (تراکم‌های ۱، ۵ و ۱۰)، نژاد دوجنسی فعال‌تر بود اما در تراکم بالا (تراکم ۳۰)، برخلاف موارد قبلی زنبورهای تک جنسی تمایل بیشتری برای سوپرپارازیتسم داشتند. مطابق با نتایج این پژوهش (جدول ۳)، ظاهراً یکی از دلایل این امر می‌تواند تحمل بیشتر لاروهای رقیب توسط لارو غالب در نژاد تک جنسی باشد. افزایش اندازه‌ی بدن و کاهش طول دوره‌ی رشدی به طور معمول در پارازیتوئیدها یک شایستگی محسوب می‌شود (۱). در این راستا مطابق با نتایج به دست آمده (راسخ، داده‌های منتشر نشده) پدیده‌ی سوپرپارازیتسم در نژاد تک جنسی با افزایش اندازه بدن منجر به کسب شایستگی برای نتاج غالب شد، در مقابل شایستگی کسب اندازه‌ی بزرگتر برای نتاج نژاد

البته همراه با افزایش تراکم پارازیتوئید در یک لکه، به دلیل اثر تداخل همزیستی<sup>۱</sup>، کارایی جستجوگری کاهش می‌یابد (۱۸ و ۳۹)، موضوعی که می‌تواند نقش مهمی در پراکنش جانداران در محیط‌های طبیعی داشته باشد (۳۷).

به طور معمول میزبان‌های پارازیت از کیفیت پایین‌تری برای پارازیتسم مجدد برخوردارند (۶)، اما سوپرپارازیتسم پدیده‌ای است که در شرایط طبیعی نیز به وقوع می‌پیوندد (۷). عدم توانایی تشخیص بین میزبان‌های سالم و پارازیت می‌تواند منجر به بروز این پدیده شود، اما در مثال‌های متعددی پارازیتوئیدها از فرمون‌های به جای مانده طی تخم‌گذاری (۱۹)، نشانه‌گذاری فیزیکی روی بدن میزبان (۴)، حضور راهنماهای داخلی ناشی از مواد تزریق شده توسط زنبور ماده (۲۰)، تغییرات کیفیت میزبان (۷) و تغییرات شیمیایی در همولف میزبان (۲۶) در ارتباط با پارازیتسم، برای تشخیص میزبان‌های پارازیت استفاده می‌کنند. در مواقعی سوپرپارازیتسم در زنبورهایی که توانایی تشخیص بین میزبان‌های سالم و پارازیت در آنها به اثبات رسیده، نیز مشاهده شده است. از این نظر گزارش شده است که وقوع سوپرپارازیتسم و همچنین اجتناب از آن می‌تواند در شرایط مختلف یک پدیده‌ی سازگار باشد، به ویژه وقتی که چندین ماده به طور همزمان در یک لکه میزبان، حاضر باشند (۱۲، ۱۳، ۴۰ و ۵۱). همچنین در چنین وضعیتی، خود-سوپرپارازیتسم نیز یک پدیده‌ی سازگار خواهد بود. البته مطابق با تحقیقات ویسر (۴۴) یک پارازیتوئید ماده در یک لکه‌ی تا حدودی پارازیت شده، ترجیح می‌دهد که میزبان‌های پارازیت توسط رقبا را بیشتر از میزبان‌های پارازیت توسط خودش،

روز قبل از مومیایی شدن مشاهده شد. به نظر می‌رسد که دفاع فیزیکی در حذف رقیب چندان به کار گرفته نمی‌شود، چرا که در این دفاع قابل انتظار است که لاروهای سنین پایین به مراحل بالاتر رشدی نرسند. همچنین رشدونمو چندین لارو در یک میزبان به طور همزمان بدون به خطر افتادن رشد آنها، نشان می‌دهد که پوره سن دوم رشدی شته سیاه باقلا توانایی فراهم نمودن مواد غذایی برای چند لارو را دارد و کمبود غذا به عنوان یک عامل محدود کننده عمل نمی‌کند. نتایج مشابهی در سوپرپارازیتسم زنبور *D. rapae* روی پوره‌های سنین بالای شته کلم، *Brevicoryne brassicae* مشاهده شده است (۲۲).

در برنامه‌های پرورش انبوه، استفاده از تراکم‌های پایین زنبور منجر به کاهش میزان پارازیتسم و در نتیجه کاهش تولید می‌شود. در حالی که استفاده از تراکم‌های بالای زنبور می‌تواند منجر به وقوع سوپرپارازیتسم شود که معمولاً یک پدیده نامطلوب محسوب می‌شود. بر این اساس در پرورش انبوه بهترین تراکم زنبور تراکمی است که اغلب میزبان‌های در دسترس پارازیت شده باشند و حداقل سوپرپارازیتسم اتفاق بیفتد. بنابراین بر اساس نتایج پژوهش حاضر، تراکم‌های یک و پنج زنبور ماده به ازای ۴۰ پوره میزبان (پوره سن دوم)، می‌تواند به ترتیب به عنوان بهترین تراکم برای نژاد‌های دوجنسی و تک جنسی زنبور *L. fabarum* معرفی شود.

### سپاسگزاری

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

جنسی دیده نشد و نتاج غالب حتی فشار طبیعی افزایش طول دوره‌ی رشدی را نیز متحمل شدند. بنابراین لاروهای نژاد تک جنسی زنبور *L. fabarum* در تراکم‌های بالای سوپرپارازیتسم، منافع بیشتری نسبت به نژاد دوجنسی کسب نمودند.

در پارازیتوئیدهای انفرادی، لاروهای سن اول اغلب با آرواره‌های داسی شکل خود (۱۵)، تخم‌ها و لاروهای سایر پارازیتوئیدهای رقیب را گاز می‌گیرند (۱۱). لارو مجروح در برابر سیستم ایمنی میزبان حساس شده و در اثر ملانینه و کپسوله شدن توسط فاگوسیت‌های میزبان در اثر خفگی می‌میرد (۳۱ و ۵۳). در دومین سیستم دفاعی با عنوان سرکوب فیزیولوژیکی (۳۲) یکی از لاروها (اغلب لارو مسن‌تر)، با به خود اختصاص دادن اکسیژن موجود در خون میزبان (۲۰) یا منابع داخل همولنف میزبان و یا همچنین با رها کردن ترشحات سمی (۱۶ و ۱۷)، لارو رقیب را از پا در می‌آورد. مطابق با نتایج تحقیق حاضر، در نژاد دوجنسی، در تراکم‌های بالای زنبور (تراکم‌های ۲۰ و ۳۰)، همراه با گذشت زمان به طور معنی‌داری از تراکم لاروهای رقیب کاسته شد. اما در تراکم‌های پایین‌تر حذف رقیب با گذشت زمان به وقوع نپیوست. به نظر می‌رسد که لارو غالب تعداد معدودی لارو رقیب را تحمل می‌کند ولی با افزایش تعداد لاروهای رقیب، حذف رقیب با سرعت بیشتری به وقوع می‌پیوندد. البته این امر ممکن است به دلیل افزایش احتمال مواجهه لاروهای رقیب در تراکم بالا باشد. چرا که لاروهای سن اول در زنبورهای انفرادی اغلب دارای زواید دمی رشد یافته هستند که آنها را قادر می‌سازد در همولنف میزبان حرکت کنند. این موضوع می‌تواند به عنوان یک سازگاری در جهت افزایش شانس مواجهه با لاروهای افراد هم‌گونه یا لارو سایر گونه‌ها باشد، تا به آنها حمله کرده و آنها را تخریب کنند (۲۷). در مطالعه حاضر بر اساس نتایج تشریح میزبان‌های سوپرپارازیت، حضور چند لارو رقیب تا

### منابع

- 1- Ameri M. 2013. An investigation of some factors affecting foraging behavior in the thelytokous parasitoid, *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) (Hymenoptera: Aphidiidae). M.Sc. dissertation. Shahid Chamran University of Ahvaz. 81 pp. (in Persian with English abstract).
- 2- Askew R.R. 1968. A survey of leaf-miners and their parasites on Laburnum. Transactions of the Royal Entomological Society of London, 120: 1-37.
- 3- Belshaw R., and Quicke D.L.J. 2003. The cytogenetics of thelytoky in a predominantly asexual parasitoid wasp with covert sex. Genome, 46: 170-173.
- 4- Boldt P.E., and Ignoffo C.M. 1972. Scanning electron microscopy of egg wounds inflicted by a *Trichogramma* wasp. Annals of the Entomological Society of America, 62: 760-762.
- 5- Chow F.J., and Mackauer M. 1985. Multiparasitism of the pea aphid: Stage of development of parasite determines survival of *Aphidius smithi* and *Proan pequodorum* (Hymenoptera: Aphidiidae). The Canadian Entomologist, 117: 133-134.
- 6- Cloutier C., and Mackauer M. 1979. The effect of parasitism by *Aphidius smithi* (Hymenoptera: Aphidiidae) on the food budget of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Homoptera: Aphididae). Canadian Journal of Zoology, 57: 1605- 1611.
- 7- Cloutier 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- Crawley M.J. 1993. GLIM for Ecologists. Blackwell Scientific Publishing, Oxford, UK.



- 9- Desneux N., Barta R.J., Delebecque C.J., and Heimpel G.E. 2009. Transient host paralysis as a means of reducing self-superparasitism in koinobiont endoparasitoids. *Journal of Insect Physiology*, 55: 321–27.
- 10- Driessen G., and Hemerik L. 1991. Aggregative responses of parasitoids and parasitism in populations of *Drosophila* breeding in fungi. *Oikos*, 61: 96-107.
- 11- Fisher R.C. 1961. A study in insect multiparasitism. II. The mechanisms and control of competition for possession of the host. *The Journal of Experimental Biology*, 38: 605-628.
- 12- Fisher R.C. 1971. Aspects of physiology of endoparasitic Hymenoptera. *Biological Reviews*, 46:243–278.
- 13- Goubault M., Outreman Y., Poinot D., and Cortesero A. 2005. Patch exploitation strategies of parasitic wasps under intraspecific competition. *Behavioral Ecology*, 16: 693–701.
- 14- Goubault M., Plantegenest M., Poinot D., and Cortesero A.M. 2003. Effect of expected offspring survival probability on host selection in a solitary parasitoid. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 109: 123-131.
- 15- Hagen K.S. 1964. Developmental stages of parasites. In: DeBach, P. (Ed.), *Biological control of insects, pests, and weeds*. Chapman and Hall, London. pp. 168–246.
- 16- Hagvar E.B. 1988. Multiparasitism of the green peach aphid, *Byzus persicae*: competition in the egg stage between *Aphidius matricariae* and *Ephedrus cerasicola*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 47:275–282.
- 17- Hagvar E.B., and Hofsvang T. 1988. Interspecific competition between the aphid parasitoids *Aphidius colemani* Viereck and *Ephedrus cerasicola*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 47: 275–282.
- 18- Hassell M.P., and Huffaker C.B. 1969. Regulatory processes and population cyclicity in laboratory populations in *Anagasta kuehniella* (Zeller) (Lepidoptera: Phycitidae). III. The development of population models. *Researches in Population Ecology*, 11: 186–210.
- 19- Hofsvang T. 1988. Mechanisms of host discrimination and intraspecific competition in the aphid parasitoid *Ephedrus cerasicola*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 48: 233–239.
- 20- Hubbard S.F., Marris G., Reynolds A., and Rowe G.W. 1987. Adaptive patterns in the avoidance of superparasitism by solitary parasitic wasps. *Journal of Animal Ecology*, 56:387–401.
- 21- Iwasa Y., Susuki Y., and Matsuda H. (1984) Theory of oviposition strategy of parasitoids. I. Effect of mortality and limited egg number. *Theoretical Population Biology*, 26: 205–227.
- 22- Kant R., Minor M.A., and Trewick S.A. 2012. Fitness gain in a koinobiont parasitoid *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Braconidae) by parasitizing hosts of different ages. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 15: 83-87.
- 23- Mangel M. 1987. Oviposition site selection and clutch size in insects. *Journal of Mathematical Biology*, 25: 1–22.
- 24- Mangel M. 1989. Evolution of host selection in parasitoids: does the state of the parasitoid matter? *American Naturalist*, 133: 688–705.
- 25- Mohammadi Z. 2014. Impact of host developmental stage on offspring fitness and investigation of foraging behavior in *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) (Hymenoptera: Aphidiidae). M.Sc. dissertation. Shahid Chamran University of Ahvaz. 116 pp. (in Persian with English abstract).
- 26- Pennachio F., Digilio M.C., and Tremblay E. 1995. Biochemical and metabolic alterations in *Acyrtosiphon pisum* parasitised by *Aphidius ervi*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 30: 351-367.
- 27- Pexton J.J., and Mayhew P.J. 2002. Siblicide and life-history evolution in parasitoids. *Behavioral Ecology*, 13: 690–95.
- 28- Rakhshani E., Talebi A.A., Manzari S., Rezwani A., and Rakhshani H. 2006. An investigation on alfalfa aphids and their parasitoids in different parts of Iran, with a key to the parasitoids (Hemiptera: Aphididae; Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). *Journal of Entomological Society of Iran*, 25(2): 1-14.
- 29- Rasekh A., Kharazi-Pakdel A., Michaud J.P., Allahyari H., and Rakhshani E. 2011. Report of a thelytokous population of *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) (Hymenoptera: Aphidiidae) from Iran. *Journal of Entomological Society of Iran*, 30: 83-84.
- 30- Rasekh A., Michaud J.P., Kharazi-Pakdel A., and Allahyari H. 2010. Ant mimicry by an aphid parasitoid, *Lysiphlebus fabarum*. *Journal of Insect Science*, 10.
- 31- Salt G. 1960. Experimental studies in insect parasitism. XI. The haemocytic reaction of a caterpillar under varied conditions. *Proceedings of the Royal Society (B)*, 151: 446-467.
- 32- Salt G. 1961. Competition among insect parasitoids. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, 15:96–119.
- 33- Sequeira R., and Mackauer M. 1993. The nutritional ecology of a parasitoid wasp, *Ephedrus californicus* Baker (Hymenoptera: Aphidiidae). *The Canadian Entomologist*, 125: 423-430.
- 34- Sirot E., Ploye H., and Bernstein C. 1997. State dependant superparasitism in a solitary parasitoid: egg load and survival. *Behavioural Ecology*, 8: 226–232.
- 35- SPSS. 1998. SPSS 8.0 for Windows. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ, USA.
- 36- Streams F.A. 1971. Encapsulation of insect parasites in superparasitized hosts. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 14: 484-490.
- 37- Sutherland W.J. 1996. *From Individual Behaviour to Population Ecology*. Oxford University Press.
- 38- Van Alphen J.J.M., and Nell H.W. 1982. Superparasitism and host discrimination by *Asobara tabida* Nees

- (Braconidae: Alysiinae), larval parasitoid of Drosophilidae. Netherlands Journal of Zoology, 32: 232–260.
- 39- Van Alphen J.J.M., and Vet L.E.M. 1986. An evolutionary approach to host finding and selection. Insect Parasitoids (eds J. Waage & D. Greathead), pp. 23–61. Academic Press.
- 40- 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.
- 41- Van Dijken M.J., Van Stratum P., and Van Alphen J.J.M. 1992. Recognition of individual-specific marked parasitized hosts by the solitary parasitoid *Epidinocarsis lopezi*. Behavioral Ecology Sociobiology, 30:77-82.
- 42- Van Dijken M.J., and Waage J.K. 1987. Self and conspecific superparasitism by the egg parasitoid *Trichogramma evanescens*. Entomologia Experimentalis et Applicata, 30: 77–82.
- 43- Van Lenteren J.C. 1976. The development of host discrimination and the prevention of superparasitism in the parasitic *Pseudocoilu bochei* Weld (Hymenoptera: Cynipidae). Netherlands Journal of Zoology, 26:1-83.
- 44- Visser M.E. 1993. Adaptive self-superparasitism and conspecific superparasitism in the solitary parasitoid *Leptopilina heterotoma* (Hymenoptera: Eucolidae). Behavioral Ecology, 4: 22–28.
- 45- Visser M.E., Van Alphen J.J.M., and Hemerik L. 1992. Adaptive superparasitism and patch time allocation in solitary parasitoids: an ESS model. Journal of Animal Ecology, 61: 93–101.
- 46- 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 exploiting a patch. Behaviour, 114:21-36.
- 47- Völkl W. 1992. Aphids or their parasitoids: who actually benefits from ant attendance? Journal of Animal Ecology, 61:273-281.
- 48- Völkl W., and Stechmann D.H. 1998. Parasitism of the black bean aphid (*Aphis fabae*) by *Lysiphlebus fabarum* (Hym., Aphidiidae): the influence of host plant and habitat. Journal of Applied Entomology, 122(5):201-206.
- 49- Waag J.K. 1986. Family planning in parasitoids: adaptive patterns of progeny and sex allocation. Insect Parasitoids (cd. by J. K. Waage and D. Greathead), pp. 63-95, Academic Press, London.
- 50- Waage J.K., and Godfray H.C.J. 1985. Reproductive strategies and population ecology of insects parasitoids. In Sibly R. M., and Smith, R. H. (eds.), Behavioural Ecology, Blackwell, Oxford, pp. 449–470.
- 51- Wajnberg E., Curty C., and Colazza S. 2004. Genetic variation in the mechanisms of direct mutual interference in a parasitic wasp: consequences in terms of patch-time allocation. Journal of Animal Ecology, 73:1179–1189.
- 52- Weisser W.W., and Houston A.I. 1993. Host discrimination in parasitic wasps: when is it advantageous? Functional Ecology, 7: 27–39.
- 53- Wigglesworth V.B. 1959. Insect blood cells. Annual Review of Entomology, 4: 1-16.
- 54- Yamada Y.Y., and Kazuma S. 2003. Evidence for adaptive selfsuperparasitism in the dryinid parasitoid *Haplogonatopus atratus* when conspecifics are present. Oikos, 103:173.