تحقیقات آفات گیاهی
۶۶- ۵۳ :(۲) ۷- ۱۳۹۶

رقابت درون‌گونه‌ای مرحله لاروی نژادهای جنسی و غیرجنسی زنبور پارازیتوئید *Lysiphlebus fabarum* (Braconidae: Aphidiinae) در تخم‌ریزی همزمان و متناوب

لیلی محسنی[۱]، آرش راسخ[۱*] و فرحان کچیلی[۱]

۱- گروه گیاه پزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه شهید چمران اهواز، اهواز

(تاریخ دریافت: ۹۵/۱۲/۲ تاریخ پذیرش: ۹۶/۴/۱۹)

چکیده

در سوپرپارازیتیسم، میزبان بیش از یک بار توسط یک یا چند زنبور هم‌گونه پارازیته می‌شود، پدیده‌ای که منجر به رقابت بین نابالغین در بدن میزبان می‌شود. در مطالعه حاضر رقابت میان نژادهای جنسی و غیرجنسی زنبور پارازیتوئید *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) (Braconidae: Aphidiinae) در معرفی همزمان و اولویت‌دار زنبورهای ماده مورد بررسی قرار گرفت. همچنین ویژگی‌های زیستی زنبورهای ظاهر شده در رقابت بین دو نژاد مطالعه شد. به این منظور، هشت زنبور ماده از هر نژاد به طور همزمان و یا با اولویت زمانی ۲۴ ساعت، به ۴۰ پوره‌ی سن دوم شته سیاه باقلا، *Aphis fabae* Scopoli معرفی شدند. نتایج نشان داد که اولویت معرفی نژادها به طور معنی‌داری روی نتیجه‌ی رقابت نقش دارد. چنان‌چه هنگامی که ماده‌های هر یک از نژادها زودتر معرفی شدند، به طور معنی‌داری تعداد نتاج بیشتری از آن نژاد نیز ظاهر شد. با این حال، در شرایط معرفی همزمان، تعداد بیشتری از نتاج نژاد جنسی در مقایسه با غیرجنسی ظاهر شد. در نژاد جنسی، کوتاه‌ترین طول دوره رشدی نتاج هنگامی دیده شد که ماده‌های جنسی نسبت به ماده‌های غیرجنسی زودتر به شته‌های میزبان معرفی شده بودند. سایر ویژگی‌های مورفومتریک و زیستی مورد مطالعه شامل طول ساق پای عقب، عرض کپسول سر، اندازه تخمدان، تعداد تخمک و اندازه تخمک تحت تأثیر ترتیب تخم‌گذاری نژادها قرار نگرفت. یافته‌های پژوهش حاضر نشان می‌دهد که ماده‌های جنسی *L. fabarum* در رقابت با ماده‌های غیرجنسی موفق‌تر بودند و این برتری نسبی نژاد جنسی می‌تواند در شرایط محدودیت میزبان، اهمیتی دوچندان پیدا کند.

واژه‌های کلیدی: شته سیاه باقلا، ویژگی‌های زیستی، رقابت لاروی، تعداد تخمک، اندازه تخمک

نویسنده مسئول: a.rasekh@scu.ac.ir

مقدمه

زنبورهای پارازیتوئید اغلب دامنه میزبانی محدودی دارند و این امر منجر به برهمکنش های قوی تکاملی بین پارازیتوئیدها و میزبان آن‌ها می‌شود (Sasaki and Godfray, 1999). در برهمکنش‌های پارازیتوئید-میزبان، بعضی از میزبان‌ها توسط بیش از یک زنبور ماده از گونه مشابه (سوپرپارازیتیسم[1]) یا متفاوت (مولتی پارازیتیسم[2]) مورد حمله قرار می‌گیرند (Harvey *et al*., 2013)، پدیده ای که منجر به رقابت میان افراد نابالغ آن‌ها می‌شود (Visser *et al*., 1990). در پارازیتوئیدهای انفرادی[3]، میزبان‌های پارازیته شده از کیفیت پایین‌تری برخوردار هستند، چرا که فقط یک نوزاد زنبور می‌تواند در هر میزبان رشد کند و افراد اضافی از طریق رقابت بین لاروها حذف می‌شوند (Hubbard *et al*., 1987). تنازع بین این لاروها شامل تنازع فیزیکی، در لاروهای سنین اول (Salt, 1961)، سرکوب فیزیولوژیکی به وسیله‌ی گرسنگی دادن و یا خفه کردن رقیب (Fisher, 1971) و تغذیه‌ی تخریبی در سنین آخر لاروی (Chow and Mackauer, 1985) می‌باشد. سوپرپارازیتیسم در گذشته با توجیه اتلاف عواملی از جمله زمان و تخم به عنوان یک رفتار ناسازگار شناخته می‌شد (van Lenteren, 1976)، اما بررسی‌های تکمیلی نشان دادند که سوپرپارازیتیسم می‌تواند در شرایطی از جمله عدم دسترسی به تعداد مناسب میزبان (Weisser and Houston, 1993) و افزایش خطر مرگ و میر (Iwasa *et al*., 1984)، یک پدیده سازگار و مطلوب محسوب شود (van Alphen and Nell, 1982)، چرا که حشره ماده با تخم‌گذاری در میزبان‌های از قبل پارازیته شده، شانسی برای بقاء نوزادهای خود ایجاد می‌کند. سازگاری این پدیده همچنین از این لحاظ که غلبه بر سیستم دفاعی میزبان را در مقایسه با میزبان‌های سالم تسهیل کرده (van Alphen and Visser, 1990) و همچنین امکان تغذیه‌ی اضافی ناشی از خوردن سایر لاروهای رقیب را فراهم می کند (Goubault *et al*., 2003)، حائز اهمیت می‌باشد. سازگار بودن سوپرپارازیتیسم بیشتر از این نظر قوت می‌گیرد که این پدیده حتی در گونه‌های پارازیتوئیدی که قادر به تفکیک میزبان‌های سالم از پارازیته می‌باشند، نیز دیده می-شود (Hubbard *et al*., 1987). حتی در این ارتباط بعضی از گونه‌های زنبورهای پارازیتوئید به صورتی تکامل یافته‌اند که با تزریق زهر و فلج موقتی میزبان، توانایی تشخیص بین میزبان‌های محتوی تخم‌های خودشان و تخم‌های سایر ماده های هم‌گونه یا بین گونه‌ای را نیز دارا می‌باشند (Hubbard *et al*., 1987; van Dijken and Waage, 1987).

بررسی‌ها نشان داده که فاصله زمانی بین پارازیتیسم‌های متوالی نقش عمده‌ای در نتیجه‌ی رقابت بین لاروهای هم گونه یا بین گونه دارد (De Moraes *et al*., 1999). در رقابت بین لاروهای هم‌گونه، اولین لارو تفریخ شده از تخم، یک مزیت سنی داشته و به طور معمول با کشتن رقبای جوان تر (به کمک آرواره های بالای بزرگ داسی شکل) زنده می‌ماند (Tillman and Powell, 1992; De Moraes *et al*., 1999)، در حالی که در رقابت بین‌گونه‌ای، لارو جوان‌تر یا مسن‌تر ممکن است بسته به وقفه‌های سنی، رفتار ویژه گونه‌ای (Chow and Mackauer, 1984)، گونه میزبان و راهبرد تغذیه لارو پارازیتوئید (Harvey *et al*., 2009) پیروز این رقابت شود.

زنبور *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) (Hym., Braconidae) یک پارازیتوئید داخلی است که تا کنون روی بیش از ۱۰۰ گونه مختلف شته (Yu *et al*., 2013)، به ویژه شته‌های جنس *Aphis* (Debach and Rosen,1991) گزارش شده است. بررسی‌ها حاکی از آن است که این زنبور کوئینوبیونت[4]، به عنوان فراوان‌ترین پارازیتوئید شته‌ها در شمال ایران و مرکز اروپا مطرح می باشد (Stary, 1983). این زنبور از معدود گونه‌هایی است که دارای دو نژاد با تولیدمثل جنسی (نرزا)[5] و غیرجنسی (ماده‌زا)[6] است (Belshaw and Quicke, 2003). اگرچه

1 . Superparasitism
2 . Multiparasitism
3 . Solitary parasitoids

4 . Koinobiont
5 . Sexual strain = Arrhenotokous
6 . Asexual strain = Thelytokous

از آلودگی میکروبی به عنوان علت وقوع تولیدمثل غیرجنسی در بیشتر زنبورهای پارازیتوئید نام برده شده است (Beukeboom and Pijnacker, 2000)، اما سازوکار های ژنتیکی (بکرزایی دیپلوئید ناشی از برگشت متافاز بعد از آنافاز میوز II) علت تولیدمثل غیرجنسی در زنبور *L. fabarum* می‌باشد (Belshaw and Quicke, 2003). دو نژاد جنسی و غیرجنسی *L. fabarum* در بعضی از مناطق ایتالیا و جنوب فرانسه، به صورت همزیست فعالیت دارند، اما عوامل تأثیرگذار روی شیوع و فراوانی آن‌ها همچنان نامشخص است. در جمهوری چک، نژاد غیرجنسی با فراوانی بیشتری دیده می‌شود (Stary, 1999)، این نژاد در ایران محدود بوده و تاکنون فقط از منطقه چورزق شهر زنجان جمع‌آوری شده است (Rasekh *et al*., 2011). در مقابل نژاد جنسی این زنبور در کشور غالب بوده و از مناطق مختلف از جمله مناطق شمالی (Baghery-Matin *et al*., 2005) و جنوبی (Mossadegh *et al*., 2011) گزارش شده است.

بر اساس نتایج بررسی‌های قبلی، زنبور *L. fabarum* از قدرت پارازیتیسمی بالایی روی شته‌ی سیاه باقلا (Ameri *et al*., 2013; Mohammadi *et al*., 2015) و همچنین شته‌ی جالیز، *Aphis gossypii* Glover (Almasi *et al*., 2016) برخوردار بوده و می‌تواند به عنوان یک عامل بیوکنترل روی این آفات به‌کار گرفته شود. در این ارتباط با استفاده هم‌زمان یا جداگانه‌ی دو نژاد زنبور *L. fabarum* می‌توان شانس موفقیت را افزایش داد، چرا که بررسی‌های انجام شده روی زنبورهای با دو نژاد جنسی و غیرجنسی نشان داده که در شرایط متفاوت، رهاسازی هر نژاد مزیت های خاص خود را دارا می‌باشد. به طور مثال، در صورتی که به هر علتی محل رهاسازی از جهات مختلف با منطقه‌ای که زنبور از آن‌جا جمع‌آوری شده است متفاوت باشد، استفاده از نژاد جنسی به علت سازش سریع‌تر آن به تغییرات محیطی، می‌تواند مزیت داشته باشد، اگرچه در تراکم پایین زنبور، نر و ماده این نژاد ممکن است در یافتن یک‌دیگر دچار مشکل شوند (Barton and Charlesworth, 1998). در مقابل مزیت جمعیت ماده‌زا در پرورش انبوه بوده و هزینه‌ی تولید افراد این نژاد به علت عدم تولید نتاج نر، در مقایسه با افراد جنسی پایین‌تر می‌باشد (Stouthamer, 2003). در مطالعه حاضر وضعیت رقابت زنبورهای دو نژاد *L. fabarum* در معرفی همزمان و متناوب زنبورهای ماده مورد بررسی قرار گرفت. همچنین تأثیر رقابت بین لاروهای دو نژاد بر ویژگی‌های زیستی (طول دوره رشدی، اندازه بدن، اندازه تخمدان، تعداد تخمک و اندازه تخمک) زنبورهای ظاهر شده، تعیین شد. امید است که نتایج تحقیق حاضر در امکان‌سنجی کاربرد همزمان این دو نژاد روی آفات هدف (از جمله شته جالیز) و همچنین بهبود تکنیک‌های پرورش انبوه آن‌ها روی میزبان-های تخصصی (شته سیاه باقلا مستقر روی میزبان گیاهی باقلا) مثمر ثمر واقع شود.

مواد و روش‌ها

جمع‌آوری و پرورش شته و زنبور پارازیتوئید

در این پژوهش از شته سیاه باقلا *A. fabae* به عنوان میزبان زنبور پارازیتوئید *L. fabarum* استفاده شد. جمعیت اولیه شته‌ی میزبان، در بهمن‌ماه سال ۱۳۹۲ طی نمونه‌برداری از مزارع باقلای اهواز جمع‌آوری و روی رقم شوشتری گیاه باقلا (*Vicia fabae* L.)، کشت شده در گلدان‌های حاوی خاک اره پرورش یافت. برای تغذیه‌ی گیاهان از محلول ۳ در هزار کود کامل با نام تجاری هورتی گرو[7] استفاده شد. نژادهای جنسی و غیرجنسی زنبور به‌ترتیب از شته‌های پارازیته‌ی مزارع باقلای اهواز (E ۴۸°۴۰′ و N ۳۱° ۲۰′) و منطقه چورزق زنجان (E ۴۷° ۴۷′ و N ۳۷° ۸′) جمع آوری شدند و در اتاق‌های رشد مجزا در قفس‌های چوبی توری‌دار (طول، عرض وارتفاع، ۱۰۰، ۷۰ و ۹۰ سانتی‌متر) روی گیاهان باقلای آلوده به شته سیاه باقلا پرورش یافتند. تمامی حشرات در شرایط دمایی ۱±۲۱درجه سلسیوس، رطوبت نسبی ۵±۵۵٪ و دوره نوری (روشنایی: تاریکی) ۸:۱۶ نگهداری شدند.

7 . Hortigrow®

تشکیل جمعیت‌های همسن شته و زنبور پارازیتوئید

برای تهیه‌ی شته‌های هم‌سن[8]، تعداد ۱۰۰ شته بالغ از کلنی جدا شد. این شته‌ها به مدت ۱۲ ساعت روی یک شاخه جوان باقلا مستقر در محلول کود کامل قرار گرفتند. پس از این مدت شته‌های بالغ حذف شدند و پوره‌های جوان تا رسیدن به سن دوم پورگی (۶ ± ۵۴ ساعت)، روی شاخه ی همواره شاداب نگهداری شدند. مطابق با پژوهش‌های قبلی، پوره سن دوم شته سیاه باقلا مناسب‌ترین سن برای پرورش نژادهای جنسی و غیرجنسی این زنبور پارازیتوئید بوده و بزرگ‌ترین زنبورها در این سن رشدی میزبان پرورش یافتند (Ameri *et al*., 2015).

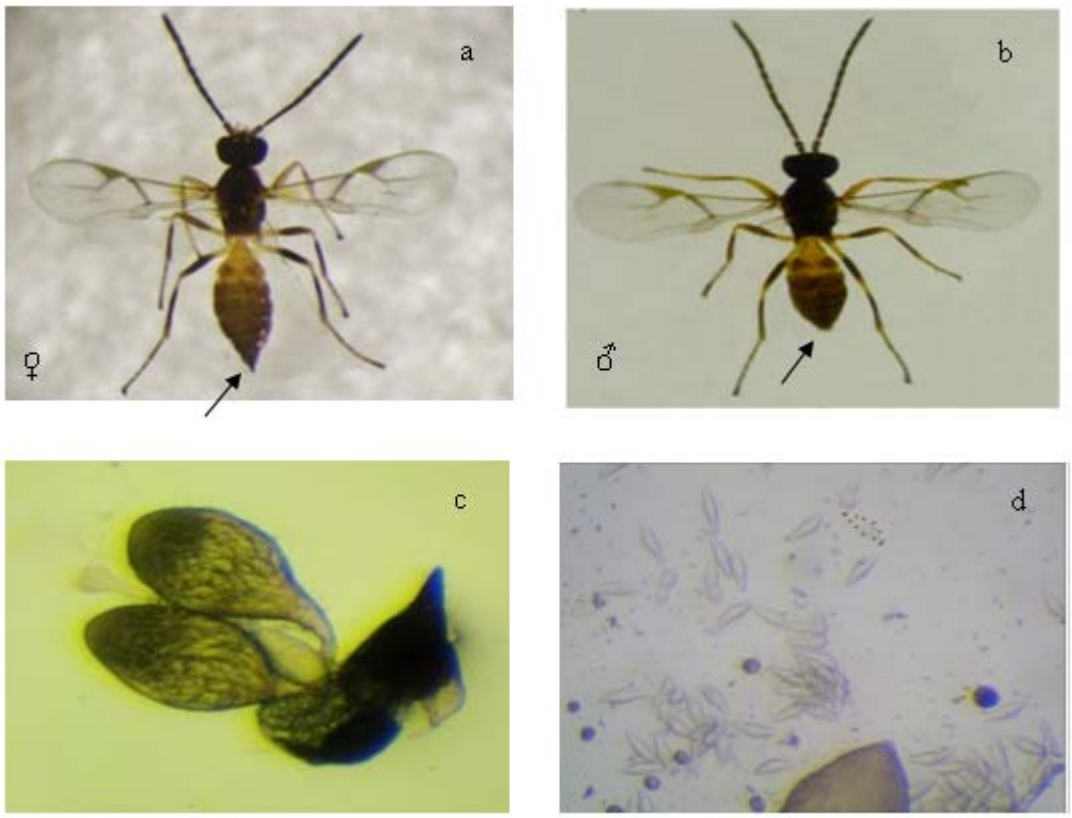
به منظور تولید زنبورهای هم‌سن، بطور جداگانه در زنبورهای جنسی و غیرجنسی، تعداد مناسبی از شته‌های مومیایی از قفس‌های پرورش جدا شد. مومیایی‌ها تا ظهور حشرات کامل در ظروف پتری نهویه‌دار (قطر و ارتفاع، ۸ و ۱ سانتی‌متر) قرار داده شدند و با ظهور آن‌ها به هر شاخه‌ی باقلا حاوی ۲۰۰ عدد پوره سن دوم شته، ۳۰ عدد زنبور ماده ی جفتگیری کرده (دو روزه) وارد شد. پس از ۱۲ ساعت زنبورها حذف و شته‌های پارازیته شده تا مرحله مومیایی شدن، روی گیاهان همواره شاداب نگهداری شدند. سپس مومیایی‌ها تا ظهور حشرات کامل، در ظروف پتری نگهداری شدند. زنبورهای ظاهر شده تا قبل از استفاده در آزمایش‌ها با محلول ۳۰٪ عسل و آب (رول‌های پنبه‌ای جداگانه) تغذیه شدند.

بررسی رقابت بین نژادهای جنسی و غیرجنسی زنبور پارازیتویید *L. fabarum*

در این آزمایش رقابت بین لاروهای دو نژاد، با لحاظ کردن اولویت ورود زنبورهای ماده مورد بررسی قرار گرفت. به منظور امکان تشخیص نتاج زنبورهای دو نژاد از یکدیگر، در نژاد جنسی از ماده‌های باکره استفاده شد تا با تولید تنها افراد نر، نتاج جنسی از نتاج ماده‌ی نژاد غیرجنسی قابل تفکیک باشند. به این منظور در تشکیل جمعیت‌های همسن زنبور در نژاد جنسی، مومیایی‌های ظاهر شده به صورت انفرادی در میکروتیوپ‌های ۱/۵ میلی‌لیتری نگهداری شدند تا فرصت جفتگیری از آن‌ها سلب شود.

برای انجام این آزمایش، روی هر یک از شاخه‌های جوان گیاه باقلای مستقر در محلول کودی، ۴۰ عدد پوره سن دوم شته قرار داده شد. در تیمار اول به طور هم‌زمان هشت عدد زنبور ماده‌ی جنسی و هشت زنبور ماده‌ی غیرجنسی به این شته‌ها وارد و پس از ۲۴ ساعت حذف شدند. در تیمارهای دوم و سوم به‌ترتیب ماده‌های جنسی و غیرجنسی با اولویت زمانی ۲۴ ساعته به شته‌ها معرفی شدند و پس از این مدت ماده‌های نژاد بعدی به مدت ۲۴ ساعت جایگزین و سپس حذف شدند. هر یک از تیمارها در ۱۲ تکرار مورد بررسی قرار گرفت. با حذف ماده‌های جنسی و غیرجنسی در هر یک از تیمارها، شته‌های پارازیته روی شاخه‌های همواره جوان باقلا پرورش داده شدند تا به مومیایی و سپس حشره کامل تبدیل شوند. همراه با تعیین جنسیت حشرات کامل ظاهر شده، طول دوره‌ی رشدی مراحل نابالغ و همچنین وضعیت رقابت دو نژاد در شرایط معرفی همزمان و اولویت‌دار تعیین شد. در ادامه زنبورهای ظاهر شده با قرار گرفتن در بخار الکل کشته شدند. سپس توسط دوربین دیجیتال متصل به استریومیکروسکوپ، از ساق پای عقب و عرض کپسول سر آن‌ها (بزرگ‌نمایی ۱۰۰ برابر) عکس‌برداری شد (شکل ۱ – الف و ب). در مرحله بعدی، پس از تشریح زنبورها روی یک لام شیشه‌ای (در محلول ۷/۵ گرم بر لیتر کلرید سدیم)، از تخمدان زنبورهای ماده عکس‌برداری شد (شکل ۱ –ج). در ادامه به منظور شمارش تعداد تخمک‌ها، تخمدان‌ها تشریح و از کل تخمک‌های دو تخمدان با بزرگ‌نمایی مشابه عکس‌برداری شد. در پایان برای اندازه‌گیری سطح تخمک‌ها، تعدادی تخمک (۱۵ تا ۲۰ عدد) به صورت تصادفی انتخاب و با بزرگ‌نمایی ۲۴۰ برابر از آن‌ها عکس‌برداری شد (شکل ۱ – د). این عکس‌ها به کامپیوتر منتقل شده و به کمک نرم‌افزار

8 . Synchronous cohort



شکل ۱- حشره کامل ماده (a)، نر (b)، تخمدان‌ها (c) و تخمک‌های (d) زنبور پارازیتوئید *Lysiphlebus fabarum*

Figure 1. Adult female (a) and male (b), as well ovaries (c), and eggs (d) in the parasitoid wasp, *Lysiphlebus fabarum*

ایمیج جی[9]، طول ساق پا و عرض کپسول سر هریک از زنبورها و همچنین مساحت تخمدان‌ها و اندازه تخمک‌های بالغ اندازه‌گیری شد.

تجزیه و تحلیل آماری

در ارتباط با تعداد حشرات ظاهر شده، نظر به وجود دو متغیر مستقل[10] نوع نژاد زنبور و اولویت معرفی آن‌ها، به منظور تعیین اختلاف آماری بین تیمارها از آزمون آماری تحلیل واریانس دو طرفه[11] استفاده شد. در سایر موارد، نظر به وجود یک متغیر (اولویت معرفی ماده‌های جنسی و غیرجنسی)، از آزمون آماری تجزیه واریانس یک طرفه[12] استفاده شد. تعیین اختلاف بین گروه‌ها با استفاده از آزمون تکمیلی توکی[13] (در سطح ۰/۰۵) انجام پذیرفت. محاسبات آماری توسط نرم‌افزار SPSS[14] صورت گرفت (SPSS, 1988).

نتایج

تجزیه کلی داده‌ها نشان داد که نژاد زنبور و اولویت معرفی ماده‌ها روی تعداد حشرات ظاهر شده تأثیر داشتند ($F_{5,64} = 50.24, P < 0.001$). مطابق نتایج به‌دست آمده، اثرات اصلی این دو متغیر مستقل و همچنین برهم‌کنش آن‌ها معنی‌دار بود (جدول ۱).

اولویت معرفی نژادها به طور معنی‌داری روی تعداد حشرات ظاهر شده از آن نژاد تأثیر داشت، چنان‌چه هنگامی

9 . ImageJ
10 . Independent variable
11 . Two-way ANOVA
12 . One-way ANOVA
13 . Post Hoc-Tukey
14 . IBM® SPSS® Statistics (Version 20)

که ماده‌های هر یک از نژادها زودتر معرفی شدند، به طور معنی‌داری تعداد نتاج بیشتری از آن نژاد نیز ظاهر شد. همچنین در شرایط معرفی هم‌زمان ماده‌های دو نژاد، به طور معنی‌داری تعداد بیشتری از نتاج نژاد جنسی (افراد نر) در مقایسه با نتاج نژاد غیرجنسی (افراد ماده)، ظاهر شدند (مقایسه ردیف‌ها در جدول ۲).

تعداد حشرات ظاهر شده در نژاد جنسی تحت تأثیر اولویت معرفی قرار گرفت، به‌صورتی‌که بیشترین و کمترین تعداد نتاج ظاهر شده از این نژاد به‌ترتیب در اولویت معرفی نژاد جنسی و غیرجنسی بودند (مقایسه ستون‌ها در جدول ۲). به طور مشابه در نژاد غیرجنسی نیز اولویت معرفی روی تعداد حشرات ظاهر شده‌ی این نژاد تأثیر معنی‌داری داشت و بیشترین نتاج این نژاد در هنگام معرفی زودتر ماده‌های غیرجنسی ظاهر شدند، در حالی که در معرفی هم‌زمان ماده های دو نژاد و همچنین اولویت معرفی ماده‌های جنسی، به طور معنی‌داری نتاج کمتری از نژاد جنسی (افراد نر) ظاهر شدند (مقایسه ستون‌ها در جدول ۲).

هنگامی که تعداد کل مومیایی‌ها و حشرات کامل ظاهر شده‌ی دو نژاد در اولویت‌های مختلف معرفی مورد مقایسه قرار گرفت، بیشترین تعداد مومیایی و حشره کامل در الویت معرفی ماده‌های جنسی شمارش شد و تیمارهای معرفی هم-زمان ماده‌های دو نژاد و همچنین اولویت معرفی ماده‌های غیرجنسی بدون اختلاف معنی‌دار در گروه بعدی جای گرفتند (جدول ۳).

مطابق با نتایج به‌دست آمده، طول دوره‌ی رشدی مرحله نابالغ زنبورها نیز تحت تأثیر اولویت معرفی ماده‌ها از دو نژاد قرار گرفت (جدول ۴). در جمعیت جنسی کوتاه‌ترین طول دوره رشدی نتاج هنگامی دیده شد که ماده‌های این نژاد نسبت به ماده‌های غیرجنسی زودتر معرفی شده بودند و در مقابل، طولانی‌ترین طول دوره رشدی در تیمار معرفی زودتر ماده‌های غیرجنسی، مشاهده شد. در نژاد غیرجنسی نیز کوتاه ترین طول دوره رشدی در شرایط اولویت معرفی ماده‌های این نژاد دیده شد و شرایط معرفی همزمان منجر به طولانی شدن طول دوره رشدی نتاج این نژاد شد (جدول ۴).

اندازه‌ی زنبورها (طول ساق پا و عرض کپسول سر) در دو نژاد تحت تأثیر اولویت معرفی قرار نگرفت و اندازه‌ی زنبورهای نر و ماده‌ای که والدین آن‌ها نسبت به نژاد مقابل هم‌زمان، زودتر یا دیرتر به میزبان معرفی شده بودند، تفاوت معنی‌داری نداشت (جدول ۵). به طور مشابه اندازه تخمدان، اندازه تخمک و تعداد تخمک ماده‌های غیرجنسی نیز تحت تأثیر اولویت معرفی قرار نگرفت (جدول ۶).

بحث

مطابق با نتایج پژوهش‌های قبلی روی زنبور *L. fabarum*، وقوع سوپرپارازیتیسم در مقایسه با پارازیتیسم انفرادی، منجر به تغییر نسبت جنسی نتاج نشد (Mohseni *et al*., 2016)، گویای این مطلب که لاروهای نر و ماده توفیق نسبی در رقابت با یکدیگر نداشتند. بنابراین قابل انتظار است که تفاوت جنسیت لاروهای رقیب از دو نژاد (لاروهای نر و ماده به‌ترتیب به عنوان نتاج ماده‌های جنسی و غیرجنسی)، انحرافی در نتایج مطالعه حاضر ایجاد نکند.

تفاوت‌های ژنتیکی بین نژادهای مختلف یک گونه پارازیتوئید ممکن است روی نتیجه‌ی رقابت درون گونه‌ای تأثیر بگذارد. برای مثال، در زنبور پارازیتوئید *Venturia canescens* (Grav.) که نژادهای جنسی و غیرجنسی تفاوت‌های قابل ملاحظه‌ای در شکل‌شناسی تخمدان‌ها، رفتار پارازیتیسم و تعداد نتاج تولید شده در شرایط رقابتی سوپرپارازیتیسم از خود نشان می‌دهند، رقابت بین افراد این دو نژاد در شرایط مزرعه و آزمایشگاه نامتقارن می‌باشد (Reineke *et al*., 2004; Roberts *et al*., 2004). مشابه با نتایج این تحقیق، مطالعه حاضر نیز نشان داد که رقابت بین دو نژاد جنسی و غیرجنسی زنبور پارازیتوئید *L. fabarum*، نامتقارن بوده و در شرایط معرفی هم‌زمان، به-طور معنی‌داری نتاج ماده‌های جنسی پیروز رقابت شدند. مطابق با بررسی‌های قبلی، افراد جنسی طول دوره رشدی کوتاه تری نسبت به افراد غیرجنسی داشتند (Ameri *et al*., 2015)، بنابراین قابل انتظار است که طول دوره جنینی افراد این نژاد نیز کمتر باشد.

جدول ۱- اثرات تجزیه واریانس دو طرفه‌ی نژاد زنبور (جنسی یا غیرجنسی) و ترتیب معرفی (معرفی هم‌زمان نژادها، اولویت با نژاد جنسی یا غیرجنسی) روی تعداد حشرات کامل ظاهر شده‌ی *Lysiphlebus fabarum*، روی شته سیاه باقلا *Aphis fabae*

Table 1. Two-way ANOVA of effects of wasp strain (sexual or asexual) and order of introductions (together, priority with sexual or asexual strain) on number of emerged adults of *Lysiphlebus fabarum* reared on *Aphis fabae*

Dependent variable	Source of variation	*df*	*F*	*P*
No. of emerged adults	Wasp strain	1	48.625	< 0.001
	Order of introductions	2	19.351	< 0.001
	Wasp strain * Order of introductions	2	95.050	< 0.001
	Residual *df*	58		

جدول ۲- میانگین (± خطای معیار) تعداد حشرات کامل ظاهر شده‌ی *Lysiphlebus fabarum*، که نژادهای جنسی و غیرجنسی به طور هم‌زمان یا اولویت‌دار به ۴۰ پوره سن دوم شته سیاه باقلا معرفی شده بودند

Table 2. Mean (±SE) number of emerged adults of *Lysiphlebus fabarum* that sexual and asexual strain individuals were introduced simultaneously or by priority to 40 2nd instar of *Aphis fabae*

Order of introductions	No. of emerged adults		*F*	*df*	*P*
	Sexual (male)	Asexual (female)			
Introducing strains together	8.67 ± 0.99 Ab*	4.42 ± 1.29 Bb	6.82	1,22	0.016
Priority with sexual strain	24.38 ± 1.94 Aa	1.13 ± 0.40 Bb	138.38	1,14	< 0.001
Priority with asexual strain	1.92 ± 0.71 Bc	10.42 ± 0.88 Aa	56.16	1,22	< 0.001
	F= 87.92; *df*= 2,29; *P* < 0.001	*F*= 19.77; *df*= 2,29; *P* < 0.001			

*اعداد دارای حروف مشابه بزرگ اختلاف معنی‌داری بین نژادها در شرایط معرفی یکسان ندارند. اعداد دارای حروف مشابه کوچک اختلاف معنی‌داری بین شرایط مختلف معرفی در یک نژاد یکسان ندارند (تجزیه واریانس با آزمون Tukey)

*Means within an introduction condition bearing the same upper case letter, and means within a wasp strain bearing the same lower case letter, were not significantly different (ANOVA followed by Tukey test)

همچنین نتایج پژوهش عامری و همکاران (Ameri *et al*., 2015) نشان داد که ماده‌های جنسی در مقایسه با ماده‌های غیرجنسی زنبور *L. fabarum* با تعداد تخمک کمتری ظاهر شدند و تخمک‌های بزرگ‌تری تولید کردند، عواملی که نشانگر سرمایه‌گذاری بیشتر روی هر تخم در نژاد جنسی بوده و بنابراین می‌تواند توجیه کننده‌ی علت تفریخ زودتر تخم‌ها در این نژاد نیز باشد. بنابراین به نظر می‌رسد که با تفریخ زودتر تخم‌های جنسی، لاروهای سن اول آن‌ها از طریق حذف تخم‌ها یا لاروهای تازه ظاهر شده‌ی نژاد غیرجنسی، پیروز این رقابت باشند.

تخم‌های اغلب زنبورهای کوئینوبیونت کوچک بوده و به‌سرعت به میزبان تزریق می‌شوند (Jervis and Kidd, 1986). این تخم‌ها به محض ورود به بافت میزبان، با جذب مایعات به اندازه‌ی چندین برابر اولیه، متورم خواهند شد. در این ارتباط مقدار رشد و طول دوره‌ی جنین زایی ویژگی خاص گونه بوده و در نتیجه می‌تواند رقابت دو گونه را علی رغم تقدم یا تأخر در تخم‌گذاری، تحت تأثیر قرار دهد. به طور مثال، زنبورهای پارازیتوئید انفرادی (Cresson) *Microplitis croceipes* در رقابت با گونه‌ی (Viereck) *Taxoneuron nigriceps*، به علت تفریخ زودتر تخم‌ها پیروز شدند و این موضوع نه تنها در شرایط تخم‌گذاری هم‌زمان، بلکه حتی وقتی که گونه غالب هشت ساعت بعد از گونه مغلوب تخم‌گذاری را آغاز نمود نیز تکرار شد (Harvey *et al*., 2013). البته در معرفی

جدول ۳- میانگین (± خطای معیار) تعداد کل مومیایی‌ها و تعداد کل حشرات کامل ظاهر شده‌ی *Lysiphlebus fabarum*، که نژادهای جنسی و غیرجنسی به طور هم‌زمان یا اولویت‌دار به ۴۰ پوره سن دوم شته سیاه باقلا معرفی شده بودند

Table 3. Mean (±SE) total number of mummies and total number of emerged adults of *Lysiphlebus fabarum* that sexual and asexual strain individuals were introduced simultaneously or by priority to 40 2nd of *Aphis fabae*

Order of introductions	Total number of mummies	Total number of emerged adults
Introducing strains together	15.33 ± 1.15 b*	13.0 ± 1.22 b
Priority with sexual strain	28.38 ± 2.09 a	25.0 ± 2.03 a
Priority with asexual strain	15.33 ± 1.18 b	12.33 ± 0.97 b
	F= 24.61; df= 2,29; P < 0.001	F= 26.09; df= 2,29; P < 0.001

*در هر ستون اعداد دارای حروف مشابه اختلاف معنی‌داری ندارند (تجزیه واریانس با آزمون Tukey)

*Means bearing the same letter were not significantly different (ANOVA followed by Tukey test)

جدول ۴- میانگین (± خطای معیار) طول دوره رشدی (روز) زنبورهای *Lysiphlebus fabarum*، پرورش یافته روی شته سیاه باقلا *Aphis fabae*، که ماده‌های جنسی و غیرجنسی به طور هم‌زمان یا اولویت‌دار به ۴۰ پوره سن دوم شته معرفی شده بودند

Table 4. Mean (±SE) developmental time (day) for *Lysiphlebus fabarum* males and females emerging from *Aphis fabae* that sexual and asexual females were introduced simultaneously or priority to 40 2nd instar aphids

Order of introductions	Developmental time	
	Sexual (male)	Asexual (female)
Introducing strains together	11.94 ± 0.069 b	12.62 ± 0.08 a
Priority with sexual strain	11.08 ± 0.05 c	11.44 ± 0.44 b
Priority with asexual strain	12.70 ± 0.15 a	12.09 ± 0.00 b
	F= 84.08; df= 2,319; P < 0.001	F= 9.99; df= 2,184; P < 0.001

*در هر ستون اعداد دارای حروف مشابه اختلاف معنی‌داری ندارند (تجزیه واریانس با آزمون Tukey)

*Means bearing the same letter were not significantly different (ANOVA followed by Tukey test)

زنبورهای دو گونه رقیب *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson) و *Aphidius colemani* Viereck، فواصل زمانی تخم گذاری تا کمتر از ۶ ساعت، تأثیری در رقابت بین گونه‌ای لاروها و القای یک گونه به عنوان گونه غالب نداشت (Volkl and Stadler, 1991).

مطابق با نتایج مطالعه حاضر، لاروهای غیرجنسی *L. fabarum* در اولویت زمانی ۲۴ ساعته بر رقبای جنسی خود پیروز شدند و این موضوع علی‌رغم طول دوره رشدی کوتاه‌تر افراد جنسی نسبت به غیرجنسی (Ameri *et al*., 2015)، به وقوع پیوست. نتیجه ای که بیانگر این موضوع است که دوره جنینی در نژاد جنسی به اندازه‌ای کوتاه نبود که بتواند فاصله زمانی ۲۴ ساعت را جبران نماید و در نتیجه اغلب نوزادان جنسی، مغلوب لاروهای زودتر تفریخ شده‌ی نژاد غیر جنسی شدند. بنابراین قابل پیش بینی است که چنان‌چه معرفی ماده‌های غیرجنسی با اولویت زمانی کمتر از ۲۴ ساعت صورت می‌گرفت، احتمال غلبه‌ی افراد جنسی وجود داشت.

البته در رقابت‌های بین گونه‌ای فقط اولویت زمانی در تخم‌ریزی مطرح نمی‌باشد و برهمکنش های رقابتی بین گونه‌های مختلف پارازیتوئید می‌تواند تحت تأثیر رفتار ویژه

جدول ۵- میانگین (± خطای معیار) طول ساق پای عقب و عرض کپسول سر حشرات کامل ظاهر شده‌ی *Lysiphlebus fabarum*، که ماده‌های جنسی و غیرجنسی به طور هم‌زمان یا اولویت‌دار به ۴۰ پوره سن دوم شته سیاه باقلا معرفی شده بودند

Table 5. Mean (±SE) hind tibia length and head width for *Lysiphlebus fabarum* males and females emerging from *Aphis fabae* that sexual and asexual females were introduced simultaneously or priority to 40 2nd of *Aphis fabae*

Order of introduction	Hind tibia length		Head width	
	Sexual (male)	Asexual (female)	Sexual (male)	Asexual (female)
Introducing strains together	0.466 ± 0.005 a	0.442 ± 0.006 a	0.390 ± 0.003 a	0.371 ± 0.008 a
Priority with sexual strain	0.470 ±0.008 a	0.436 ± 0.017 a	0.386 ±0.005 a	0.370 ± 0.013 a
Priority with asexual strain	0.475 ± 0.01 a	0.440 ± 0.006 a	0.332 ± 0.007 a	0.394 ± 0.013 a
	F=0.32; *df*= 2,272; *P* = 0.73	*F*= 0.16; *df*= 2,165; *P* = 0.94	*F*= 0.21; *df*= 2,316; *P* = 0.81	*F*= 0.78; *df*= 2,176; *P* = 0.46

*در هر ستون اعداد دارای حروف مشابه اختلاف معنی‌داری ندارند (تجزیه واریانس با آزمون Tukey)

*Means bearing the same letter were not significantly different (ANOVA followed by Tukey test)

جدول ۶- میانگین (± خطای معیار) اندازه تخمدان، اندازه تخمک و تعداد تخمک ماده‌های غیرجنسی *Lysiphlebus fabarum*، که ماده‌های جنسی و غیرجنسی به طور هم‌زمان یا اولویت‌دار به ۴۰ پوره سن دوم شته سیاه باقلا معرفی شده بودند

Table 6. Mean (±SE) ovary size, egg size and egg load for *Lysiphlebus fabarum* females of asexual strain emerging from *Aphis fabae* that sexual and asexual females were introduced simultaneously or priority to 40 2nd instar aphids

Order of introductions	Ovary size (mm)	Egg size (mm)	Egg load
Introducing strains together	0.071 ± 0.0029 a	0.002 ± 0.000098 a	204.25 ± 10.89 a
Priority with sexual strain	0.076 ±0.0049 a	0.002 ± 0.000069 a	211.78 ± 21.12 a
Priority with asexual strain	0.084 ± 0.0066 a	0.002 ± 0.00013 a	210.68 ± 7.45 a
	F= 1.02; *df*= 2,125 *P* = 0.37	*F*= 0.19; *df*= 2,125 *P* = 0.82	*F*= 0.13; *df*= 2,124 *P* = 0.88

*در هر ستون اعداد دارای حروف مشابه اختلاف معنی‌داری ندارند (تجزیه واریانس با آزمون Tukey)

*Means bearing the same letter were not significantly different (ANOVA followed by Tukey test)

گونه زنبور، گونه میزبان، استراتژی تغذیه لارو پارازیتوئید و تفاوت در استراتژی تولیدمثلی تغییر کند (Chow and Mackauer, 1984; Harvey *et al*., 2009). چنان‌چه در رقابت بین زنبورهای پارازیتوئید *Aphidius ervi* Haliday و *Aphelinus asychis* Walker، تشریح شته های سوپرپارازیته نشان داد که لاروهای *A. asychis* فارغ از ترتیب و زمان بین تخم‌گذاری، در رقابت با لاروهای گونه رقیب زنده نماندند. گونه مغلوب فقط موقعی شانس پیروزی داشت که قبل از ظهور لارو سن اول *A. ervi*، رشد و نمو لاروی خود را کامل کرده باشد (Mackauer,

1982; Sequeira and Mackauer, 1992). مطابق با نتایج به‌دست آمده، طول دوره رشدی زنبورهای ظاهر شده در دو نژاد تحت تأثیر رقابت لاروی قرار گرفت. در نژاد جنسی اولویت معرفی منجر به کاهش طول دوره رشدی شد. به نظر می‌رسد که در این شرایط لاروهای مسن‌تر جنسی به سادگی و با صرف کمترین انرژی لاروهای رقیب غیرجنسی را حذف کردند، در صورتی که در شرایط رقابت همزمان یا رودررویی با رقبای مسن‌تر غیر جنسی، رقابت شدیدتر منجر به افزایش طول دوره رشدی می‌شود. در نژاد غیرجنسی بیشترین طول دوره رشدی در شرایط معرفی هم‌زمان به ثبت رسید. با توجه به بررسی‌های انجام شده در گونه‌های مختلف پارازیتوئید، حذف لاروهای رقیب در میزبان‌های سوپرپارازیته، منجر به اثرات مثبت یا منفی در شایستگی حشرات ظاهر شده، شد. به‌طور مثال، سوپرپارازیتیسم طول دوره رشدی را در گونه‌های *Cardiochiles nigriceps* Viereck (Vinson and Sroka, 1978) و *Microctonus vittatae* Meusebeck (Wylie, 1983) به تأخیر انداخت. در مقابل، طول دوره‌ی رشدی در افراد *A. ervi* ظاهر شده از شته‌های سوپرپارازیته تغییری نکرد (Bai and Mackauer, 1992). در پژوهش‌های انجام شده روی *L. fabarum*، دو نژاد به طور متفاوت به سوپرپارازیتیسم پاسخ دادند، به صورتی که سوپرپارازیتیسم در افراد جنسی منجر به تأخیر در طول دوره‌ی رشدی گردید، در حالی که لاروهای غیرجنسی برای رشد در میزبان‌های سوپرپارازیته بهتر سازگار شده بودند و طول دوره رشدی در آن‌ها تغییر نکرد (Mohseni, 2015).

مطابق با نتایج به‌دست آمده سایر ویژگی‌های مورفولوژیکی و زیستی زنبورها (اندازه بدن، اندازه تخمدان، تعداد تخمک و اندازه تخمک) تحت تأثیر چگونگی و الویت معرفی قرار نگرفت. این در حالی است که پژوهش‌های قبلی روی نژادهای جنسی و غیرجنسی *L. fabarum* نشان داد که زنبورهای ظاهر شده در شرایط سوپرپارازیتیسم در مقایسه با پارازیتیسم انفرادی، در نژاد غیرجنسی درشت‌تر بوده و اندازه تخمک بزرگ‌تری نیز داشتند، در حالی که سوپرپارازیتیسم منجر به ظهور ماده‌های جنسی با تخمدان‌های کوچک‌تر و تعداد تخمک کمتر شد (Mohseni, 2015). بنابراین می‌توان نتیجه گرفت که اگرچه تعداد لارو رقابت‌کننده در یک میزبان می‌تواند شایستگی حشرات ظاهر شده را تحت تأثیر قرار دهد، اما نوع نژاد لاروهای رقابت‌کننده و همچنین فاصله سنی بین آن‌ها تأثیری روی این شاخص‌ها ندارد. در یک جمع‌بندی می‌توان گفت که ماده های جنسی *L. fabarum*، در رقابت با ماده‌های غیرجنسی موفق‌تر بودند و در شرایط معرفی هم‌زمان، بیشتر حشرات ظاهر شده از این نژاد بودند و این موضوع با نیاز آن‌ها مبنی بر تولید نتاج بیشتر، با توجه به تولید افراد نر قابل توجیه می باشد. نتیجه این رقابت نامتقارن و برتری نسبی نژاد جنسی می‌تواند در شرایط محدودیت میزبان، اهمیت دوچندان پیدا کرده و منجر به حذف نژاد غیرجنسی شود. با این حال، با توجه به گزارش‌هایی مبنی بر همزیستی این دو نژاد در بعضی از مناطق، به نظر می‌رسد که عوامل تأثیرگذار روی شیوع و فراوانی آن‌ها همچنان نامشخص است و نیاز به بررسی‌های بیشتری در این زمینه احساس می‌شود.

سپاسگزاری

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

References

Almasi, A., Rasekh, A., Esfandiari, M., Askari Seyahooei, M. and Ziaee, M. 2016. Effect of different nymphal instars of *Aphis gossypii* Glover on progeny fitness in *Lysiphlebus fabarum* Marshall, under laboratory conditions. Proceedings of 22nd Iranian Plant Protection Congress. 27-30 August, Iran. pp. 550.

Ameri, M., Rasekh, A. and Allahyari, H. 2013. Effect of different nymphal stages of *Aphis fabae* Scopoli on some biological features of thelytokous population of *Lysiphlebus fabarum* (Marshall). **Plant Protection (Scientific Journal of Agriculture)** 35 (4): 83-94. (In Farsi).

Ameri, M., Rasekh, A. and Mohammadi, Z. 2015. A comparison of life history traits of sexual and asexual strains of the parasitoid wasp, *Lysiphlebus fabarum* (Braconidae: Aphidiinae). **Ecological Entomology** 40: 50-61.

Ameri, M., Rasekh, A., Michaud, J. P. and Allahyari, H. 2013. Morphometric indicators for quality assessment in the aphid parasitoid, *Lysiphlebus fabarum* (Braconidae: Aphidiinae). **European Journal of Entomology** 110: 519-525.

Baghery-Matin, Sh., Sahragard, A. and Rasoolian, G. 2005. Some behavioural characteristics of *Lysiphlebus fabarum* (Hymenoptera: Aphidiidae) parasiting *Aphis fabae* (Homoptera: Aphididae) under laboratory conditions. **Journal of Entomology** 20: 64-68.

Bai, B. and Mackauer, M. 1992. Influence of superparasitism on development rate and adult size in a solitary parasitoid wasp, *Aphidius ervi*. **Functional Ecology** 6: 302-304.

Barton, N. H. and Charlesworth, B. 1998. Why Sex and Recombination? **Science** 281: 1986-1990.

Belshaw, R. and Quicke, D. L. 2003. The cytogenetics of thelytoky in a predominantly asexual parasitoid wasp with covert sex. **Genome** 461: 170-173.

Beukeboom, L. W. and Pijnacker, L. P. 2000. Automictic parthenogenesis in the parasitoid *Venturia canescens* (Hymenoptera: Ichneumonidae) revisited. **Genome** 43:939–944.

Chow, F. J. and Mackauer, M. 1984. Inter- and intraspecific larval competition in *Aphidius smithi* and *Praon pequodorum* (Hymenoptera: Aphidiidae). **Canadian Entomologist** 116: 1097-1107.

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.

De Moraes, C. M., Cortesero, A. M., Stapel, J. O. and Lewis, W. J. 1999. Intrinsic and extrinsic competitive interactions between two larval parasitoids of *Heliothis virescens*. **Ecological Entomology** 24: 402-410.

Debach, P. and Rosen, D. 1991. Biological control by natural enemies. Cambridge University Press.

Fisher, R. C. 1971. Aspects of physiology of endoparasitic Hymenoptera. **Biological Reviews** 46: 243-278.

Goubault, M., Plantegenest, M., Poinsot, D. and Cortesero, A. M. 2003. Effect of expected offspring survival probability on host selection in a solitary parasitoid. **Entomologia Expermentalis et Applicata** 109: 123-131.

Harvey, J. A., Gols, R. and Strand, M. R. 2009. Intrinsic competition and its effects on the survival and development of three species of endoparasitoid wasps. **Entomologia Expermentalis et Applicata** 130: 238-48.

Harvey, J. A., Poelman, E. H. and Tanaka, T. 2013. Intrinsic Inter- and Intraspecific Competition in Parasitoid Wasps. **Annual Review of Entomology** 58: 333-351.

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.

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.

Jervis, M. A. and Kidd, N. A. C. 1986. Host-feeding strategies in hymenopteran parasitoids. **Biological Reviews** 61: 395-434.

Mackauer, M. 1982. Fecundity and host utilization of the aphid parasite *Aphelinus semiflavus* (Hymenoptera: Aphelinidae) at two host densities. **The Canadian Entomologist** 114: 721-726.

Mohammadi, Z., Rasekh, A., Kocheli, F. and Habibpour, B. 2015. Determining the best morphometric indices for quality control in a sexual population of *Lysiphlebus fabarum* (Braconidae: Aphidiinae). **Plant Pests Research** 5(1): 37-48. (In Farsi).

Mohseni, L. 2015. Competition between two strains (unisexual and bisexual) of *Lysiphlebus fabarum* (Braconidae: Aphidiinae) and the effect of superparasitism on offsprings fitness. Msc., thesis. Shahid Chamran University of Ahvaz. (In Farsi).

Mohseni, L., Rasekh, A. and Kocheili, F. 2016. Comparative effect of wasp density in unisexual and bisexual strains of *Lysiphlebus fabarum*, on superparasitism in the Black bean aphid, *Aphis fabae*. **Journal of Plant Protection** 30 (2): 251-260.

Mossadegh, M. S., Stary, P. and Salehipour, H. 2011. Aphid parasitoids in a dry lowland area of Khuzestan, Iran (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae). **Asian Journal of Biological Sciences** 4: 175-181.

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(2): 83-84.

Reineke, A., Roberts, H. L. S. and Schmidt, O. 2004. Two coexisting lines of the endoparasitoid *Venturia canescens* show differences in reproductive success under conspecific superparasitism. **Journal of Insect Physiology** 50: 167-173.

Roberts, H. L. S., True, O. and Schmidt, O. 2004. The development of the endoparasitoid wasp *Venturia caneseens* in superparasitized *Ephestia kuehniella*. **Journal of Insect Physiology** 50: 839-846.

Salt, G. 1961. Competition among insect parasitoids. **Symposia of the Society for Experimental Biology** 15: 96-119.

Sasaki, A. and Godfray, H. C. J. 1999. A model for the coevolution of resistance and virulence in coupled host parasitoid interactions. Proceedings of the Royal Society of London. Ser B. 6-8 July, England. 266: 455–463.

Sequeira, R. and Mackauer, M. 1992. Covariance of adult size and developmental time in the parasitoid wasp *Aphidius ervi* in relation to the size of its host, *Acyrthosiphon pisum*. **Evolutionary Ecology** 6: 34-44.

SPSS. 1998. SPSS 8.0 for Windows. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ, USA.

Stary, P. 1983. The perennial stinging nettle (*Urtica nettle*) as a reservoir of aphid parasitoid (Aphidiiidae). **Acta Entomologica Bohemoslovaca** 80: 81-86.

Stary, P. 1999. Aggregations of aphid parasitoid adults (Hymenoptera, Aphidiidae). **Journal of Applied Entomology** 105: 270-279.

Stouthamer, R. 2003. The use of unisexual wasps in biological control. In Quality conrol and production of biological control agents: Theory and testing procedures (Ed. J.C. van Lenteren), CABI Publishing, Wallingford. pp. 93-113.

Tillman, P. G. and Powell, J. E. 1992. Interspecific discrimination and larval competition among *Microplitis croceipes*, *Microplitis demolitor*, *Cotesia kazak* (Hym, Braconidae), and *Hyposoter didymator* (Hym, Ichneumonidae), parasitoids of *Heliothis virescens* (Lep, Noctuidae). **Entomophaga** 37: 439-51.

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.

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.

van Dijken, M. J. and Waage, J. K. 1987. Self and conspecific superparasitism by the egg parasitoid *Trichogramma envanescens*. **Entomologia Experimentalis et Applicata** 30: 77-82.

van Lenteren, J. C. 1976. The development of host discrimination and the prevention of superparasitism in the parasitc *Pseudocoilu bochei* Weld (Hymenoptera: Cynipidae). **Netherlands Journal of Zoology** 26: 1-83.

Vinson, S. B. and Sroka, P. 1978. Effect of superparasitism by a solitary endoparasitoid on the host, parasitoid and field saplings. **Southwestern Entomologist** 3: 299-303.

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.

Volkl, W. and Stadler, B. 1991. Interspecific larval competition between *Lysiphlebus testaceipes* and *Aphidius colemani* (Hym., Aphidiidae). Journal of Applied Entomology 111: 63-71.

Weisser, W. W. and Houston, A. I. 1993. Host discrimination in parasitic wasps: when is it advantageous? **Functional Ecology** 7: 27-39.

Wylie, H. G. 1983. Delayed development of *Microtonus vittatae* (Hymenoptera: Braconidae) in superparasitized adults of *Phyllotetra crucifera* (Coleoptera: Chrysomelidae). **Canadian Entomologist** 115: 441-42.

Yu, D. S., van Achterberg, C. and Horstmann, K. 2013. World Ichneumonoidea 2011. Taxonomy, Biology, Morphology and Distribution. Taxapad (Scientific Names for Information Management), Interactive Catalogue, Ottawa. Retrived May 15, 2016. from: http://www.taxapad.com

Plant Pest Research
2017- 7(2): 53-66

Intraspecific competition between the larval instars of sexual and asexual strains of the parasitoid wasp, *Lysiphlebus fabarum* (Braconidae: Aphidiinae), in the simultaneous and successive ovipositions

L. Mohseni[1], A. Rasekh[1]* and F. Kocheli [1]
1. Department of Plant Protection, College of Agriculture, Shahid Chamran University of Ahvaz, Ahvaz, Iran

(Received: February 20, 2017- Accepted: July 10, 2017)

Abstract

In superparasitism, a host is parasitized by one or more conspecific females, a phenomenon resulting in immature competition within the host's body. In the present study, the competition between sexual and asexual strains of the parasitoid wasp, *Lysiphlebus fabarum* (Marshall) (Braconidae: Aphidiinae), was studied in simultaneous and successive introductions. The biological traits by both strains were determined in surviving individuals of superparasitized aphids as well. For this purpose, eight wasp females of each strain were introduced into 40 second instar of black bean aphid, *Aphis fabae* Scopoli, simultaneously or by a 24-hour priority. Our results revealed that the early introduction of each strain had a significant effect on the number of emerging adults of that strain. However, in simultaneous introduction, a greater number of sexual progeny emerged than asexual ones. The development time of sexual progeny was significantly decreased when their females were introduced earlier into the host aphids. Other morphological and biological traits (hind tibia length, head width, ovary area, egg load and egg size) of surviving individuals of superparasitized aphids were not affected by the oviposition sequence of the strains. The findings showed that sexual *L. fabarum* females were successful in competition with asexual females, the superiority of which could be more important in a host limitation conditions.

Key words: *Aphis fabae*, biological characteristics, larval competition, egg load, egg size

*Corresponding author: a.rasekh@scu.ac.ir