تحقیقات آفات گیاهی
۱۴۰۱ -۱۲(۱): ۲۷ -۴۱

علمی پژوهشی

نقش عناصرغذایی و پارازیتوئید در برهم‌کنش بین شته جالیز و زنبور پارازیتوئید *Aphidius matricariae*

سمیه فیروزی میاردان[۱]، جواد کریم‌زاده اصفهانی[۲]* و احد صحراگرد[۳]

۱- گروه گیاه‌پزشکی، پردیس دانشگاهی، دانشگاه گیلان، رشت، ایران، ۲- بخش تحقیقات گیاه‌پزشکی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع طبیعی استان اصفهان، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، اصفهان، ایران، ۳- گروه گیاه-پزشکی، دانشکده علوم کشاورزی، دانشگاه گیلان، رشت، ایران

(تاریخ دریافت: ۱۴۰۰/۱۲/۲۱ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۱/۲/۳۱)

چکیده

برای فهم بهتر راهبردهای پایدار مدیریت شته جالیز (*Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae)) ضروری است که نقش نیروهای رو به بالا و رو به پایین بر پویایی جمعیت آن تعیین شود. در مطالعه حاضر، اثرات کوددهی (نیروهای رو به بالا) و پارازیتوئید (نیروهای رو به پایین) روی نوسانات جمعیت شته جالیز و پارازیتوئید آن (*Aphidius matricariae* Haliday (Hymenoptera: Braconidae)) بررسی شد. یک آزمایش فاکتوریل با دو فاکتور کوددهی (۰، ۰/۵ و ۱ گرم از یک کود کامل در بوته در هر نوبت کوددهی) و رهاسازی اولیه پارازیتوئید (۰، ۲ و ۱۰ عدد ماده یک‌روزه و جفت‌گیری‌کرده *A. matricariae* در هر قفس) انجام شد. آزمایش با یک گیاه خیار ۵ هفته‌ای و ۱۰ حشره بالغ شته شروع و پس از یک نسل شته، ماده‌های یک‌روزه جفت‌گیری‌کرده زنبور به قفس‌ها معرفی شد. تیمارها چهار بار در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی تکرار و در محیط ثابت استاندارد نگهداری شدند. تعداد شته و زنبور بالغ زنده به‌طور هفتگی تا اتمام دو نسل کامل پارازیتوئید ثبت شد. نتایج نشان داد که افزایش سطح کوددهی، موجب افزایش تراکم جمعیت شته جالیز و درصد پارازیتیسم آن شد، ولی تاثیری روی اندازه جمعیت پارازیتوئید نداشت. هم‌چنین، رهاسازی پارازیتوئید منجر به افزایش تراکم پارازیتوئید و درصد پارازیتیسم شد، ولی باعث کاهش اندازه جمعیت شته جالیز شد. برهم‌کنش دو فاکتور تنها روی جمعیت شته جالیز تاثیر داشت. این یافته‌ها نشان می‌دهد که نیروهای رو به بالا و رو به پایین نقش مهمی در تنظیم جمعیت شته جالیز ایفا می‌کنند که باید در مدیریت این آفت لحاظ شود.

واژه‌های کلیدی: تغییرات جمعیت، مدیریت پایدار آفات، نیروهای رو به بالا، نیروهای رو به پایین

*نویسنده مسئول: j.karimzadeh@areeo.ac.ir

مقدمه

خیار از محصولاتی است که هم در مزارع و هم در گلخانه‌ها مورد حمله آفات مکنده مختلف قرار می‌گیرد (Oltean *et al.*, 2012). شته جالیز یا شته پنبه، *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae)، یک آفت چندخوار با پراکنش جهانی می‌باشد (Hullé *et al.*, 2020). خسارت مستقیم شته جالیز از طریق مکیدن شیره گیاهی، پیچیدگی برگ‌ها و بافت‌های گیاهی و خسارت غیرمستقیم آن به‌صورت ترشح عسلک و انتقال چندین ویروس بیماری‌زای گیاهی است (Pinto *et al.*, 2008).

یکی از متداول‌ترین روش‌های کنترل شته جالیز استفاده از حشره‌کش‌هایی مانند ایمیداکلوپراید، استامی‌پراید و ... است (Shi *et al.*, 2012). کاربرد مکرر و بیش از حد حشره‌کش‌های شیمیایی باعث مقاومت این آفت به حشره-کش‌ها و شکست برنامه‌های کنترلی آن شده است (Yuan *et al.*, 2017). بنابراین، برای کنترل شته جالیز به راهبردهای جایگزین پایدارتری نیاز است. در این راستا، استفاده از عوامل کنترل بیولوژیک به‌ویژه زنبورهای پارازیتوئید می‌تواند راه‌حلی موثر و هم‌چنین بی‌خطر برای محیط زیست باشد (Fernández and Nentwig, 1997). زنبور پارازیتوئید *Aphidius matricariae* Haliday (Hymenoptera: Braconidae) یکی از مهم‌ترین پارازیتوئیدهای شته‌ها است که قادر به تنظیم جمعیت آن‌ها می‌باشد (Rezaei *et al.*, 2019; Tazerouni *et al.*, 2019). این زنبور، پارازیتوئید داخلی انفرادی بیش از ۴۰ گونه شته از جمله شته جالیز است (Tazerouni *et al.*, 2017). دشمنان طبیعی آفات گیاه‌خوار می‌توانند توزیع و فراوانی میزبان خود را کاهش داده و به دنبال آن، موجب افزایش عملکرد گیاهان میزبان شوند (Cuevas-Reyes *et al.*, 2007).

مدت‌ها تصور می‌شد که اثرات پایین به بالا نقش مهمی در تنظیم جمعیت حشرات گیاه‌خوار دارند؛ اما این ایده که سطوح تغذیه‌ای بالاتر محدودکننده حشرات گیاه‌خوار هستند (نیروی بالا به پایین)، در ابتدا در مقاله هاریستون و همکاران (Hairston *et al.*, 1960) مطرح شد و پس از بررسی‌های پرایس و همکاران (Price *et al.*, 1980) و برنیز و گراهام (Bernays and Graham, 1988) توجه بیشتری را به خود جلب کرد و بر اهمیت آن تأکید شد (Mooney *et al.*, 2012). اگرچه برخی از پژوهش‌های قدیمی بیان کرده بودند که مهم‌ترین عامل تنظیم‌کننده جمعیت حشرات گیاه‌خوار، گیاهان هستند (مانند White, 1978; Bernays and Graham, 1988)، اما ویدال و مورفی (Vidal and Murphy, 2018) در یک متاآنالیز نشان دادند که هم در محیط طبیعی و هم محیط کنترل‌شده تأثیر نیروهای بالا به پایین بر حشرات گیاه‌خوار به طور قابل توجهی قوی‌تر از نیروهای پایین به بالا است.

تاثیر نیروهای رو به بالا (bottom-up (BU) forces) و نیروهای رو به پایین (top-down (TD) forces) بر پراکنش و پویایی جمعیت حشرات گیاه‌خوار در سیستم‌های تغذیه‌ای (trophic systems) اثبات شده است (Karimzadeh and Wright, 2008; Vidal and Murphy, 2018). نقش نیروهای TD در تنظیم جمعیت حشرات با اهمیت پیدا کردن کنترل بیولوژیک آفات در کشاورزی پایدار به‌خوبی نمایان شده است، ولی نقش نیروهای BU کم‌تر به‌چشم آمده است. در این ارتباط پژوهش‌های مرتبط با مقاومت گیاهان به حشرات و نقش عناصر تغذیه‌ای گیاه بر پارامترهای زیستی و جمعیتی حشرات آفت قابل‌ذکر می‌باشد. به‌طور مثال، به منظور کاهش بیشتر جمعیت شته‌ها، کوددهی را می‌توان به عنوان یکی از اجزای مدیریت تلفیقی آفات در نظر گرفت (Fallahpour *et al.*, 2019).

بررسی‌های قبلی روی سیستم‌های مختلف سه‌سطحی نشان داده‌اند که تنوع در کیفیت گیاه میزبان می‌تواند به-صورت مستقیم روی کیفیت، کمیت و عملکرد حشرات گیاه‌خوار و به‌صورت غیرمستقیم روی دشمنان طبیعی آنها تأثیر بگذارد (Karimzadeh *et al.*, 2004; Karimzadeh *et al.*, 2013; Heidary and Karimzadeh, 2014). علاوه بر این، استفاده از کودهای شیمیایی می‌تواند ساختار گیاه را تغییر داده و به طور غیرمستقیم از طریق تأثیر روی رشد و نمو، زنده‌مانی و

تولیدمثل حشرات گیاه‌خوار بر سازگاری و رفتار جستجوگری دشمنان طبیعی تأثیر گذارد (Walters *et al.*, 2003; Chen *et al.*, 2010). اگرچه تاثیر کوددهی بر عملکرد حشرات گیاه‌خوار در پژوهش‌های پیشین گزارش شده است (به عنوان مثال، Fallahpour *et al.*, 2019; Hosseini *et al.*, 2019)، اطلاعات کمی در مورد تاثیر نسبی نیروهای BU و TD بر اندازه جمعیت شته جالیز وجود دارد. در این پژوهش نقش نیروهای ذکر شده روی اندازه جمعیت شته جالیز به‌ترتیب با کوددهی و رهاسازی زنبور *A. matricariae* بررسی شد.

مواد و روش‌ها

پرورش گیاه و حشرات

خیار (*Cucumis sativus* L.) رقم کیهان (شرکت Nickerson Zwaan، هلند) در شرایط گلخانه‌ای (۲۵±۵ درجه سلسیوس و دوره نوری ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی) بدون استفاده از آفت‌کش پرورش داده شد؛ بدین صورت که بذرهای خیار در ابتدا در سینی‌های نشا کشت شدند و سپس، به گلدان‌های پلاستیکی با قطر دهانه ۱۹/۵ و ارتفاع ۱۶/۵ سانتی‌متر با بستر کشت خاک: ماسه (به نسبت ۳:۱) منتقل شدند. جمعیت اولیه شته جالیز و زنبور پارازیتوئید *A. matricariae* از گلخانه‌های خیار استان اصفهان (شهر ابریشم از توابع بخش مرکزی شهرستان فلاورجان در جنوب غربی اصفهان و در مختصات جغرافیایی در طول ۳۲ درجه و ۳۲ دقیقه شمالی و عرض ۵۱ درجه و ۳۰ دقیقه شرقی قراردارد) جمع‌آوری شدند. کلنی شته جالیز روی خیار ۶-۴ برگی در قفس‌های تهویه‌دار (۷۰×۵۰×۵۰ سانتی‌متر) در شرایط آزمایشگاهی (۱±۲۵ درجه سلسیوس، رطوبت نسبی ۵±۷۰ درصد و دوره نوری ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی) نگهداری شد. کلنی زنبور *A. matricariae* نیز روی پوره‌های شته جالیز در قفس‌های تهویه‌دار مشابه و در شرایط محیطی بیان‌شده در بالا نگهداری شد. زنبورها پس از جمع‌آوری و انتقال به آزمایشگاه به کمک آسپیراتور جمع‌آوری شده، شناسایی شدند و برای جفت‌گیری و تخم‌ریزی در قفس‌های تهویه‌دار (۷۰×۵۰×۵۰ سانتی‌متر) روی بوته‌های خیار (مشابه آنچه در بالا ذکر شد) رهاسازی شدند. نوارهای کاغذی (۲×۱۰ سانتی‌متر) آغشته به محلول آب‌عسل (۲۵٪) در ارتفاع‌های مختلف در قفس آویخته شد تا به‌عنوان منبع غذایی مکمل برای زنبورهای بالغ باشند (Jafari *et al.*, 2020). پیش از شروع آزمایش، زنبورهای پارازیتوئید حداقل سه نسل روی شته جالیز پرورش داده شدند.

طراحی و شیوه آزمایش

برای تعیین تاثیر نسبی نیروهای BU و TD بر پویایی جمعیت شته جالیز، یک آزمایش فاکتوریل با دو فاکتور کوددهی و رهاسازی اولیه زنبور پارازیتوئید انجام شد. فاکتور کوددهی دارای سه سطح مختلف (۰، ۰/۵ و ۱ گرم کود در یک لیتر آب) با کود کامل باواریا (شرکت پلنتا، رگناستاف، آلمان) حاوی عناصر ماکرو (N:P:K 20:20:20) و میکرو (کلسیم، منیزیم، آهن، روی، بر، مس و منگنز) بود. بدین صورت که قبل از شروع آزمایش، گیاهان سه بار (در مراحل ۴، ۸ و ۱۲ برگی) با کود مورد نظر آبیاری شدند. میزان آب مصرفی حاوی کود در هر بار آبیاری برای تمام تیمارها و تکرارها یکسان بود. فاکتور رهاسازی اولیه پارازیتوئید نیز دارای سه سطح مختلف تراکم پارازیتوئید (۰، ۲ و ۱۰ زنبور *A. matricariae* ماده یک-روزه جفت‌گیری‌کرده) بود. برای شروع آزمایش، یک گیاه ۵ هفته‌ای با ۱۲ برگ (گلدان‌های پلاستیکی با قطر دهانه ۱۹/۵ و ارتفاع ۱۶/۵ سانتی‌متر با بستر کشت خاک: ماسه به نسبت ۳:۱) در هر قفس تهویه‌دار (۴۰×۴۰×۴۰ سانتی‌متر) قرار داده شد. سپس، ۱۰ شته بالغ نوظهور توسط یک قلم-موی ظریف روی برگ‌های گیاه منتقل شدند. هر ۴ روز یک بار یک گیاه جدید با همان سن و تیمار در قفس‌ها قرار داده شد. هر گیاه به مدت ۱۲ روز (برابر با دوره رشدی بالغ تا بالغ شته جالیز و زنبور *A. matricariae*) در قفس نگهداری شد. با این رژیم تجدید منابع، حذف بخشی از جمعیت در طول جایگزینی گیاه کمتر محتمل بود. پس از یک هفته، زنبورهای ماده یک‌روزه جفتگیری‌کرده به هر قفس اضافه شدند. از محلول آب عسل (۲۵ درصد) برای تغذیه زنبورهای بالغ استفاده شد و این محلول هر ۴۸ ساعت

یک‌بار جایگزین شد. تیمارها چهار بار در قالب طرح بلوک‌های کامل تصادفی تکرار شدند و در شرایط محیطی ثابت استاندارد (دمای ۲۵±۲ درجه سلسیوس، رطوبت نسبی ۷۰±۵ درصد، دوره نوری ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی) نگهداری شدند. تعداد شته‌ها و زنبورهای بالغ به صورت هفتگی شمارش شد تا زمانی که دو نسل پارازیتوئید تکمیل شد (Karimzadeh *et al.*, 2004; Heidary and Karimzadeh, 2014). درصد پارازیتیسم از طریق نسبت تعداد زنبورهای بالغ به مجموع تعداد شته‌های بالغ و زنبور محاسبه شد.

تجزیه و تحلیل آماری

از مدل‌های خطی تعمیم‌یافته (generalized linear models) با خانواده پویسون (Poisson) و دوجمله‌ای (binomial) برای تجزیه داده‌ها استفاده شد. به طور خاص، داده‌های شمارشی (تعداد شته‌ها و زنبورهای بالغ زنده) با استفاده از تجزیه انحراف لگاریتمی–خطی (log-linear analysis of deviance) با خطای پویسون تجزیه شد. داده‌های تناسبی (درصد پارازیتیسم) با استفاده از تجزیه انحراف لجستیکی با خطای دوجمله‌ای تجزیه شد. در صورت پراکنش مازاد (overdispersion)، مدل با استفاده از خطای شبه‌پویسون (quasi-Poisson) یا شبه‌دوجمله‌ای (quasi-binomial) به جای خطای پویسون یا دوجمله‌ای به‌طور مجدد برازش شد. برای به‌دست‌آوردن مدل بسنده کمینه (minimal adequate model)، بخش‌های غیرمعنی‌دار از طریق ساده‌سازی مدل حذف شد. در ساده‌سازی، مدل‌های اصلی و ساده‌شده توسط آزمون کای مربع (χ^2) یا آزمون F (درصورت پراکنش مازاد) مقایسه شد. سپس، معنی‌داری آماری مدل بسنده کمینه به‌صورت یک انحراف استاندارد نرمال (standard normal deviate) یعنی مقدار z یا مقدار t (در صورت پراکنش مازاد) بیان شد. مقایسه‌های جفتی با استفاده از آزمون توکی (Tukey's Honestly Significant Difference) انجام شد (Karimzadeh and Wright, 2008; Crawley, 2013; Karimzadeh and Besharatnejad, 2019). کل تجزیه آماری در محیط R 3.5.3 (R Development Core Team) انجام شد.

نتایج

اثرات BU (کوددهی) در برابر TD (رهاسازی پارازیتوئید) بر فراوانی جمعیت شته جالیز

مدل‌های لگاریتمی-خطی اثرات معنی‌دار کوددهی (df = 2, z-$value$ = -22.412, $P < 0.001$) و رهاسازی پارازیتوئید (df = 2, z-$value$ = -11.859, $P < 0.001$) بر فراوانی جمعیت شته جالیز را نشان داد (جدول ۱). مقایسه میانگین سطوح مختلف کوددهی نشان داد که میانگین هفتگی تعداد شته‌های بالغ در سطح بدون کوددهی (۴۲۷/۷ در قفس) به‌طور معنی‌داری بیشتر از سطح پایین کوددهی (۲۰۵/۲ در قفس) بود و میانگین هفتگی تعداد شته‌های بالغ در سطح پایین کوددهی نیز به‌طور معنی‌داری بیشتر از سطح بالای کوددهی (۱۴۳/۸ در قفس) بود (جدول ۲). مقایسه میانگین سطوح مختلف رهاسازی پارازیتوئید نیز نشان داد که میانگین هفتگی تعداد شته‌های بالغ در سطح بدون رهاسازی (۳۴۱/۴ در قفس) به‌طور معنی‌داری بیشتر از سطوح پایین (۲۳۳/۰ در قفس) و بالای (۲۰۲/۲ در قفس) رهاسازی بود (جدول ۲). علاوه بر این، مدل‌های لگاریتمی-خطی اثر معنی‌دار برهم‌کنش بین دو فاکتور (df = 4, z-$value$ = -8.141, $P < 0.001$) روی فراوانی جمعیت شته جالیز را نشان داد (جدول ۱). نمودار برهم‌کنش مشخص کرد که پاسخ (میانگین جمعیت شته) به رهاسازی پارازیتوئید وابسته به سطح تغذیه گیاه است و این حقیقت توسط خطوط غیرموازی اثبات می‌شود (شکل ۱).

جدول ۱- تجزیه آماری اثرات نیروهای رو به بالا و رو به پایین روی شته جالیز (*Aphis gossypii*) و پارازیتوئید آن (*Aphidius matricariae*)

Table 1. Statistical analysis of bottom-up vs. top-down forces effects on *Aphis gossypii* and its parasitoid (*Aphidius matricariae*)

Source of variation	Parameter measured								
	Aphid population[ζ]			Parasitoid population[ϐ]			Percentage parasitism[φ]		
	df	*z value*[ϱ]	*P value*	*df*	*z value*	*P value*	*df*	*z value*	*P value*
BU[†]	2	-22.412	< 0.001	2	1.828	0.068	2	11.502	< 0.001
TD[§]	2	-11.859	< 0.001	1	3.42	< 0.001	1	5.273	< 0.001
BU×TD	4	-8.141	< 0.001	2	0.274	0.784	2	1.858	0.063

[†] Bottom-up effects of fertilization (a factor with three levels of none, low and high)

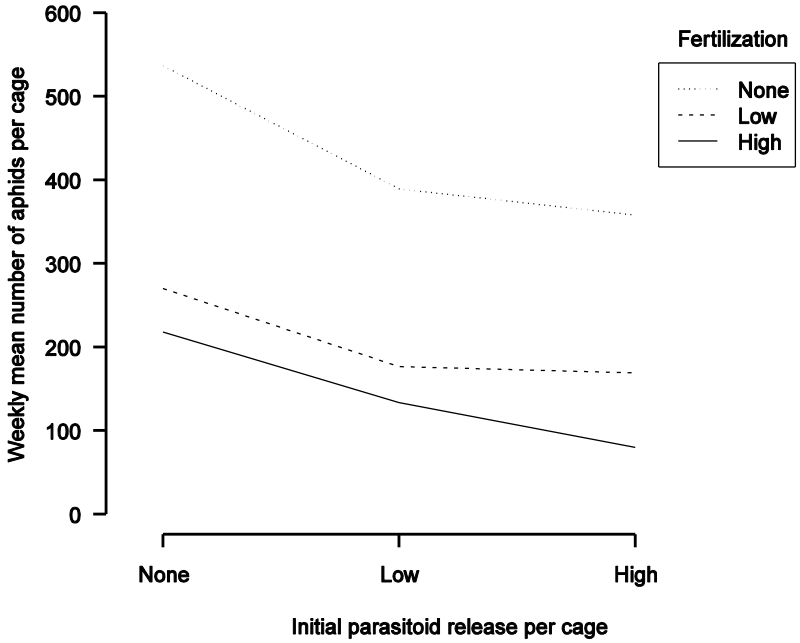
[§] Top-down effects of initial parasitoid release (a factor with three levels of none, low and high); this was considered as a two-level (i.e., low and high) factor when parasitoid population and percentage parasitism were analyzed.

[ζ] Weekly mean number of *Aphis gossypii*

[ϐ] Weekly mean number of *Aphidius matricariae*

[φ] Percentage parasitism of *Aphis gossypii* by *Aphidius matricariae*

[ϱ] *z values* are standard normal deviates (i.e., a number of standard deviations from the mean). In GLMs with family binomial (i.e., logistic analysis of deviance) or Poisson (i.e., log-linear models), *z values* are the values of *z* statistic (as a result of a χ^2 test)



شکل ۱- اثرات برهم‌کنش نیروهای رو به بالا و رو به پایین روی اندازه جمعیت شته جالیز (*Aphis gossypii*)

Figure 1. The interaction effects of bottom-up vs. top-down forces on *Aphis gossypii* population size

اثرات BU (کوددهی) در برابر TD (رهاسازی پارازیتوئید) بر فراوانی جمعیت زنبور *A. matricariae*

مدل‌های لگاریتمی-خطی تاثیر معنی‌دار (*df* = 1, *z-value* = 3.420, *P* < 0.001) رهاسازی پارازیتوئید بر فراوانی جمعیت زنبور *A. matricariae* را نشان داد (جدول ۱). مقایسه میانگین سطوح مختلف رهاسازی پارازیتوئید نشان داد که میانگین هفتگی تعداد زنبورهای بالغ *A. matricariae* در سطح بالای رهاسازی (۱۸/۱ در قفس) به‌طور معنی‌داری بیشتر از سطح پایین رهاسازی (۱۲/۶ در قفس) بود (جدول ۲)، ولی کوددهی (*df* = 2, *z-value* = 1.828, *P* = 0.068) و برهم‌کنش بین دو فاکتور (*df* = 2, *z-value* = 0.274, *P* = 0.784) هیچ تاثیر معنی‌داری بر فراوانی جمعیت زنبور *A. matricariae* نداشت (جدول ۱). میانگین هفتگی تعداد زنبورهای بالغ *A. matricariae* در سطوح مختلف کوددهی بین ۱۳/۸ و ۱۷/۵ در قفس متغیر بود و هیچ تفاوت معنی‌داری بین آن‌ها مشاهده نشد (جدول ۲).

اثرات BU (کوددهی) در برابر TD (رهاسازی پارازیتوئید) بر درصد پارازیتیسم شته جالیز توسط زنبور *A. matricariae*

تجزیه انحراف لجستیک نشان داد که هر دو فاکتور کوددهی (*df* = 2, *z-value* = 11.502, *P* < 0.001) و رهاسازی پارازیتوئید (*df* = 1, *z-value* = 5.273, *P* < 0.001) تاثیر معنی‌داری بر درصد پارازیتیسم شته جالیز توسط زنبور *A. matricariae* داشت (جدول ۱). مقایسه میانگین سطوح مختلف کوددهی نشان داد که میانگین هفتگی درصد پارازیتیسم شته جالیز در سطح بالای کوددهی (۱۴/۱) به طور معنی‌داری بیشتر از سطح پایین کوددهی (۷/۹) بود و هم‌چنین، میانگین هفتگی درصد پارازیتیسم شته جالیز در سطح پایین کوددهی به‌طور معنی‌داری بیشتر از سطح بدون کوددهی (۳/۶) بود (جدول ۲). مقایسه میانگین سطوح مختلف رهاسازی پارازیتوئید نشان داد که میانگین هفتگی درصد پارازیتیسم شته جالیز در سطح بالای رهاسازی (۸/۲) به طور معنی‌داری بیشتر از سطح پایین رهاسازی (۵/۱) بود (جدول ۲). علاوه بر این، تجزیه انحراف لجستیک نشان داد که برهم‌کنش بین دو فاکتور تاثیر معنی‌داری (*df* = 2, *z-value* = 1.858, *P* = 0.063) بر درصد پارازیتیسم شته جالیز ندارد (جدول ۱).

بحث

در مطالعه حاضر، در یک سیستم سه‌سطحی نقش نیروهای BU و TD بر اندازه جمعیت شته جالیز و پارازیتوئید آن (زنبور *A. matricariae*) و درصد پارازیتیسم شته جالیز با استفاده از کوددهی با یک کود کامل (حاوی عناصر ماکرو و میکرو) و رهاسازی زنبور پارازیتوئید مورد بررسی قرار گرفت. اثرات کیفیت گیاه میزبان روی حشره گیاه‌خوار و پارازیتوئید آن می‌تواند مثبت یا منفی باشد. در مطالعه حاضر کوددهی باعث تقویت گیاه میزبان شده و مقاومت آن را در برابر حشره گیاه‌خوار افزایش داده و بنابراین، جمعیت حشره گیاه‌خوار (شته) را کاهش داد؛ درحالی‌که بهبود کیفیت گیاه میزبان بدون تاثیر بر فراوانی جمعیت پارازیتوئید، میزان پارازیتیسم را افزایش داد. بنابراین، افزایش درصد پارازیتیسم احتمالاً در اثر کاهش جمعیت گیاه‌خوار نسبت به پارازیتوئید اتفاق افتاده است. احتمال دیگر نیز فرضیه "رشد آهسته، مرگ‌ومیر بالا" می‌باشد که با طولانی‌تر شدن دوره حساس به پارازیتوئید در میزبان، احتمال پارازیته شدن و مرگ و میر میزبان افزایش می‌یابد (Clancy and Price, 1987). مطابق با این فرضیه، این امکان وجود دارد که با افزایش کوددهی گیاه میزبان، رشد و نمو شته جالیز طولانی‌تر شده و در ادامه، زنبور *A. matricariae* فرصت بیشتری برای انتخاب و پارازیتیسم حشره گیاه‌خوار داشته است و مرگ و میر بیشتری در جمعیت شته ایجاد کرده است.

جدول ۲- اثرات نسبی نیروهای رو به بالا در مقابل نیروهای رو به پایین روی شته جالیز (*Aphis gossypii*) و پارازیتوئید آن (*Aphidius matricariae*)

Table 2. The relative effects of bottom-up vs. top-down forces on *Aphis gossypii* and its parasitoid (*Aphidius matricariae*)

	Aphis gossypii population per week (mean ± SE)			
	Parasitoid initial release[§]			
Fertilization[†]	None	Low	High	Overall
None	536.2 ± 3.8	389.0 ± 10.2	357.8 ± 4.6	427.7 ± 23.7 A[ζ]
Low	270.0 ± 5.3	176.5 ± 1.7	169.0 ± 7.4	205.2 ± 14.1 B
High	218.0 ± 5.9	133.5 ± 4.5	79.8 ± 2.8	143.8 ± 17.3 C
Overall	341.4 ± 42.1 a	233.0 ± 33.8 b	202.2 ± 35.1 b	

	Aphidius matricariae population per week (mean ± SE)			
	Parasitoid initial release			
Fertilization	None	Low	High	Overall
None	-	11.7 ± 0.4	16.1 ± 0.5	13.8 ± 0.7 A
Low	-	12.1 ± 0.7	17.4 ± 0.4	14.7 ± 0.9 A
High	-	14.1 ± 0.5	20.9 ± 0.9	17.5 ± 1.1 A
Overall	-	12.6 ± 0.4 a	18.1 ± 0.7 b	

	Percentage parasitism of *Aphis gossypii* by *Aphidius matricariae* per week (mean ± SE)			
	Parasitoid initial release			
Fertilization	None	Low	High	Overall
None	-	2.9 ± 0.1	4.3 ± 0.2	3.6 ± 0.2 A
Low	-	6.4 ± 0.3	9.3 ± 0.3	7.9 ± 0.5 B
High	-	9.6 ± 0.3	20.7 ± 0.4	14.1 ± 1.7 C
Overall	-	5.1 ± 0.8 a	8.2 ± 2.1 b	

[†] Different levels of fertilization (i.e., none, low and high) denote 0, 0.5 and 1.0 g of Bavaria per plant, respectively.

[§] Different levels of initial parasitoid release (i.e., none, low and high) denotes 0, 2 and 10 one-day-old mated female *A. matricariae* per cage, respectively.

[ζ] Values marked with different capital letters within the last column or with different small letters within the last row are significantly different ($P < 0.05$, Tukey's HSD).

کوددهی علاوه بر افزایش تولید محصول می‌تواند بر جمعیت آفات اثرات مثبت یا منفی بگذارد (Arancon *et al.*, 2006). در واقع، عناصر غذایی می‌توانند بر کمیت ترکیبات دفاعی گیاهان و به دنبال آن، عملکرد فیزیولوژیکی و سازگاری اکولوژیکی حشرات گیاه‌خوار تاثیر بگذارند (Mardani-Talaee *et al.*, 2016). تاثیر کودهای شیمیایی حاوی عناصر ماکرو (یعنی نیتروژن، فسفر و پتاسیم) بر جمعیت آفات در پژوهش‌های متعدد گزارش شده است. بر اساس این پژوهش‌ها انتظار می‌رفت که در تحقیق حاضر با افزایش سطح عناصر ماکرو، فراوانی شته جالیز افزایش یابد، اما تاثیر منفی مصرف کود بر تعداد میانگین شته جالیز روی برگ‌های خیار مشاهده شد. از آنجا که مقدار نیتروژن در گیاه میزبان، به‌عنوان حیاتی‌ترین و محدودکننده‌ترین عامل برای حشرات گیاه‌خوار بر برهم‌کنش‌های گیاه-گیاه‌خوار تأثیر می‌گذارد، بسیاری از پژوهش‌ها بر تأثیر کودهای شیمیایی نیتروژنه متمرکز شده‌اند (Hosseini *et al.*, 2010; Shobana *et al.*, 2013; Blazhevski *et al.*, 2018). اگرچه افزایش مقدار کود نیتروژن به طور بالقوه رشد جمعیت حشرات گیاه‌خوار را افزایش می‌دهد (Bouchet *et al.*, 2016; Fallahpour *et al.*, 2019)، اما برخی از پژوهشگران نیز کاهش عملکرد حشرات گیاه-خوار روی گیاهان میزبان حاوی سطوح بالای نیتروژن یا

عدم ارتباط بین این دو عامل را گزارش کرده‌اند. به عنوان مثال، برخی از پژوهشگران هیچ ارتباط معنی‌داری بین استفاده از کود نیتروژن و عملکرد رشد و زنده‌مانی *A. gossypii*، *Lipaphis erysimi* (Kaltenbach)، *Aleurocanthus woglumi* Ashby، *Bemisia tabaci* Lindeman، *Bemisia argentifolii* Bellows and Perring و *Stephanitis pyrioides* (Scott) مشاهده نکردند (Blua and Toscano, 1994; Bethke *et al.*, 1998; Casey and Raupp, 1999; Ge *et al.*, 2003; Aslam *et al.*, 2004). مشابه نتایج به‌دست‌آمده در این پژوهش، استفاده از کود نیتروژنه در دو گیاه *Borrichia frutescens* (L.) DC. و *Salicornia virginica* L. باعث کاهش میزان زنده‌مانی زنجرک *Carneocephala floridana* Ball شد (Rossi *et al.*, 1996). باید این واقعیت را در نظر گرفت که جمعیت حشرات گیاه‌خوار ممکن است تحت تاثیر مجموعه‌ای از عوامل از جمله مقدار کل نیتروژن و سایر عوامل مانند مقدار نیترات، کربوهیدرات‌ها، نسبت کربوهیدرات به اسید آمینه یا غلظت مواد آللوکمیکال باشد که باعث بروز اثرات نامطلوب و یا عدم تاثیر مقدار نیتروژن گیاه روی جمعیت حشرات گیاه‌خوار می‌شود (Zhong-Xian *et al.*, 2007; Chen *et al.*, 2010).

در مطالعه حاضر، کاهش جمعیت شته جالیز در اثر افزایش مقدار کود می‌تواند به دلیل وجود فسفر، پتاسیم و عناصر میکرو باشد. سایر پژوهشگران نیز تأثیر برخی عناصر ماکرو و میکرو را بر عملکرد حشرات مختلف گیاه‌خوار نشان داده‌اند. به عنوان مثال، مشخص شده است که پتاسیم می‌تواند رشد دیواره‌های سلولی را تقویت کرده و مقاومت گیاه را در برابر کنه‌ها، آفات و بیماری‌ها افزایش دهد (Choudhary *et al.*, 2001; Sinha *et al.*, 2018; Khodayari and Abedini, 2019). همچنین، کاربرد کود پتاسیم و فسفر در یک پژوهش، موجب کاهش معنی‌دار جمعیت شته خردل *Lipaphis Erysimi* Kalt. شد (Sinha *et al.*, 2018). علاوه بر این، لونا (Luna 1988) نشان داد که استفاده از کلسیم می‌تواند فراوانی *Heliothrips haemorrhoidalis* Bouché و *Myzus persicae* (Sulzer) را کاهش دهد. در تحقیقی دیگر که توسط روحانی و همکاران (Rouhani *et al.*, 2012) انجام شد، اثر منفی کلسیم بر فراوانی پسیل پسته (*Agonoscena pistaciae* Burckhardt) گزارش شد. علاوه بر این، در پژوهش انجام‌شده توسط سرور (Sarwar, 2011) افزایش سطح کوددهی منجر به کاهش جمعیت گونه‌های *Scirpophaga* شد.

برخلاف نتایج به‌دست‌آمده در این پژوهش، داگرتی و همکاران (Daugherty *et al.*, 2007)، داگرتی (Daugherty, 2011) و فلاح‌پور و همکاران (Fallahpour *et al.*, 2019)، اثرات مثبت کوددهی را روی جمعیت دشمنان طبیعی گزارش کردند. جالب توجه است که بیشترین میزان پارازیتیسم شته جالیز توسط *A. matricariae* در سطح بالای کوددهی مشاهده شد. در واقع، نتیجه این آزمایش نشان داد که میزان کوددهی ممکن است به طور موثری رفتار جستجوگری *A. matricariae* را تحت تاثیر قرار دهد. استفاده از کود می‌تواند بر کیفیت تغذیه و وزن نهایی بدن حشرات گیاه‌خوار و به‌دنبال آن بر سطح تغذیه‌ای سوم تأثیر بگذارد (Aqueel *et al.*, 2014). علاوه بر این، استفاده از کود ممکن است ساختار گیاه را تغییر داده و بر کارایی جستجوگری آفات گیاه‌خوار و پارازیتوئیدهای آنها (Walters *et al.*, 2003) و توزیع و در دسترس بودن حشره میزبان و به‌دنبال آن، موفقیت پارازیتوئیدها در یافتن مکان مناسب روی بدن میزبان تأثیر بگذارد (Ulber *et al.*, 2006). عملکرد پارازیتیسم *Diadegma insulare* Cresson (Hymenoptera: Ichneumonidae) روی لارو *Plutella xylostella* (L.) در کلزای کوددهی‌شده بالاتر از گیاهان کلزایی بود که هیچ کودی روی آن‌ها استفاده نشده بود (Sarfraz *et al.*, 2009).

در یک آزمایش مزرعه‌ای در چند سامانه سه‌سطحی غذایی شامل سه رقم کلم‌پیچ (*Brassica oleracea* var. *capitata*) (از حساس تا به‌نسبت مقاوم به شته)، دو شته *Brevicoryne brassica* (L.) و *Myzus persicae*

(Sulzer) و دو زنبور پارازیتوئید *Diaeretiella rapae* (McIntosh) و *Aphidius* sp. مقادیر توصیه شده کود NPK حاوی ۹۵ کیلوگرم نیتروژن، ۷۸ کیلوگرم فسفر و ۷۸ کیلوگرم پتاس در هکتار در مقابل شاهد (بدون کود) آزمون شد. نتایج نشان داد که ارقام گیاهی می‌توانند بر شیوع شته و به دنبال آن سطوح پارازیتیسم تاثیر بگذارند، ولی تیمار کودی تنها تاثیر حداقلی روی آلودگی به شته و پارازیتیسم داشت (Kalule and Wright, 2002). در مطالعه‌ای دیگر، در یک سامانه سه‌سطحی غذایی مدل متشکل از کلم-پیچ (*Brassica oleracea* var. *capitata*)، بید کلم (*Plutella xylostella* (L.)) و زنبور پارازیتوئید *Cotesia vestalis* (Haliday) سه نوع کود شامل یک کود نیترات آمونیوم (دارای ۳۴/۵ ٪ نیتروژن)، یک کود متشکل از سم و شاخ، سنگ آهک، سوپرفسفات و سولفات پتاسیم (دارای ۵/۱ ٪ نیتروژن، ۷/۲ ٪ فسفر و ۱۰ ٪ پتاسیم) و یک کود مرغی ارگانیک (دارای ۴/۵ ٪ نیتروژن، ۲/۵ ٪ فسفر و ۲/۵ ٪ پتاسیم) آزمون شد. نتایج نشان داد که درصد پارازیتیسم لاروهای بید کلم تغذیه‌کرده از گیاهان تیمار شده با کود نیترات آمونیوم یا تیمار نشده (شاهد بدون کود) از لاروهای تغذیه‌کرده از گیاهان تیمار شده با دو کود دیگر بیشتر بود (Staley *et al.*, 2011).

در یک آزمایش مزرعه‌ای، سطح بالاتر کوددهی باعث افزایش عملکرد پارازیتیسم *Diadegma Insulare* (Cresson) روی بید کلم شد (Jansson *et al.*, 1991). علاوه بر این، میزان پارازیتیسم *Pissonotus quadripustulatus* van Duzee (Homoptera: Delphacidae) توسط پارازیتوئید *Anagrus armatus* Ashmead (Hymenoptera: Mymaridae) در گیاهان کوددهی‌شده به طور معنی‌داری بیشتر از گیاهان کوددهی-نشده بود (Moon *et al.*, 2000). از سوی دیگر، زلر و همکاران (Zaller *et al.*, 2009) دریافتند که استفاده از سطوح مختلف کود نیتروژن در کلزا تاثیر معنی‌داری بر عملکرد پارازیتیسم *Tersilochus obscurator* Aub. و *Tersilochus fulvipes* Grav. (Hymenoptera: Ichneumonidae) روی سرخرطومی ساقه (*Ceutorhynchus* spp.) نداشت.

در اینجا هم‌چنین نشان داده شد که رهاسازی پارازیتوئید (به‌عنوان نیروی TD) اثر معنی‌دار بر فراوانی جمعیت شته جالیز، فراوانی جمعیت زنبور *A. matricariae* و درصد پارازیتیسم شته جالیز توسط زنبور *A. matricariae* داشت. در واقع، رهاسازی پارازیتوئید اثر منفی بر رشد جمعیت شته جالیز، اثر مثبت بر رشد جمعیت زنبورهای *A. matricariae* و اثر افزایشی بر درصد پارازیتیسم شته جالیز داشت. پژوهشگران مختلف اهمیت نیروی بالا به پایین اعمال‌شده توسط دشمنان طبیعی را گزارش کرده‌اند. به عنوان مثال، هان و همکاران (Han *et al.*, 2014) تاثیر قابل توجه نیروی بالا به پایین زنبورهای پارازیتوئید Aphidiine و کفشدوزک‌های شکارگر Coccinellids را روی شته جالیز در مزرعه پنبه Bt در چین بیان کردند. همچنین، مشخص شده که پارازیتیسم لارو بالپولکداران ممکن است دفاع گیاه را سرکوب یا تقویت کند (Tan *et al.*, 2019). پلمن و همکاران (Poelman *et al.*, 2011) نشان دادند که پارازیتوئیدها می‌توانند به طور غیرمستقیم از طریق تغییر ترشحات دهانی (روشن‌تر شدن رنگ ترشحات) و رفتار تغذیه‌ای لاروهای آفت *Pieris rapae* (L.) موجب ایجاد واکنش‌های دفاعی بیشتر در گیاه کلم شوند (Poelman *et al.*, 2011). علاوه بر این، افزایش بیان ژن‌های متابولیک گلوکوزینولات و ترکیبات فرار منتشرشده از کلم در صورت تغذیه گیاه توسط لاروهای *Pieris* پارازیته‌شده در مقایسه با لاروهای غیرپارازیته مشاهده شده است (Zhu *et al.*, 2015). همچنین، مشخص شده است که در صورت تغذیه لاروهای *Helicoverpa zea* (Boddie) پارازیته‌شده از گوجه‌فرنگی در مقایسه با لاروهای پارازیته نشده، بیان ژن مرتبط با دفاع گوجه فرنگی و فعالیت‌های پروتئین دفاعی گیاه کاهش یافته و در نتیجه، میزان رشد لارو آفت پارازیته‌شده و به‌دنبال آن، شایستگی پارازیتوئید افزایش می‌یابد (Tan *et al.*, 2018). این مورد در لاروهای *P. rapae* پارازیته‌شده توسط زنبور پارازیتوئید

Cotesia glomerata (L.) نیز مشاهده شده است (Cusumano *et al*., 2018).

افزایش میزان پارازیتیسم ممکن است موجب حفاظت گیاه از آسیب حشرات آفت و در نهایت، افزایش سازگاری گیاه به دلیل کاهش جمعیت آفات گیاه‌خوار شود. این مزیت دشمنان طبیعی بر سازگاری گیاهان در چندین پژوهش مشاهده شده است. به عنوان مثال، روابط سه‌سطحی ذرت- لاروهای آفت *Spodoptera littoralis* (Boisduval) و زنبور پارازیتوئید *Cotesia marginiventris* (Cresson) (Hoballah and Turlings, 2001) و روابط سه‌سطحی گیاه خردل (*Sinapis arvensis* L.)، لارو *Pieris brassicae* L. و زنبورهای پارازیتوئید *Hyposoter ebeninus* (Grav.) یا *C. glomerata* (Gols *et al*., 2015). نکته قابل توجه این است که پارازیتیسم موجب کاهش جمعیت آفت و در نهایت، کاهش حمله به گیاه و افزایش سازگاری و دفاع گیاه در برابر آفت می‌شود. در واقع، گیاهان می‌توانند آسیب ناشی از حشرات آفت پارازیته‌شده و نشده را تشخیص داده و پاسخ‌های دفاعی خود را بر این اساس تغییر دهند. پارازیتیسم به‌عنوان یک اثر بالا به پایین موجب سرکوب تغذیه و کاهش جمعیت حشرات آفت و در نتیجه، کاهش دفاع و افزایش تناسب گیاه می‌شود (Tan *et al*., 2020). نتایج به‌دست‌آمده نشان داد که فراوانی شته جالیز به‌طور معنی‌داری تحت‌تأثیر تعداد متفاوت پارازیتوئید رهاسازی‌شده است، که با نتایج حیدری و کریم‌زاده (Heidary and Karimzadeh, 2014) که تأثیر تعداد متفاوت پارازیتوئید رهاسازی‌شده *Cotesia vestalis* (Haliday) بر میزان پارازیتیسم بید کلم را بررسی کرده بودند، در تضاد است. همچنین، نتایج این پژوهش نشان داد که تعداد مختلف پارازیتوئید رهاسازی‌شده تاثیر معنی‌داری بر میانگین تعداد زنبور پارازیتوئید *A. matricariae* و درصد پارازیتیسم شته جالیز توسط زنبورهای بالغ *A. matricariae* دارد.

علاوه بر اثر مستقل فاکتورها، برهم‌کنش بین دو فاکتور (کوددهی و رهاسازی پارازیتوئید) اثر معنی‌داری روی فراوانی جمعیت شته جالیز داشت، ولی تاثیر معنی‌داری بر فراوانی جمعیت زنبور *A. matricariae* و درصد پارازیتیسم شته جالیز توسط زنبور *A. matricariae* نداشت؛ به‌طوری‌که شیب و روند کاهش جمعیت شته جالیز در اثر افزایش تعداد پارازیتوئید رهاسازی شده در تیمارهای کوددهی مختلف متغیر بود (شکل ۱). مطالعه حاضر نشان داد که علاوه بر رهاسازی زنبور پارازیتوئید، استفاده بهینه از کود می‌تواند نقش اساسی در سرکوب جمعیت شته جالیز داشته باشد و بنابراین، در تولید محصول سالم با بکارگیری راهکارهای مدیریتی پایدار سودمند باشد. البته، ضرورت انجام بررسی‌های بیشتر در مورد روابط سه‌سطحی خیار–شته جالیز–زنبور پارازیتوئید *A. matricariae* در شرایط مزرعه بدیهی است که هدف پژوهش‌های بعدی در آینده می‌باشد.

References

Aqueel, M. A., Collins, C. M., Raza, A. M., Shehbaz, M., Tariq, M. and Leather, S. R. 2014. Effect of plant nutrition on aphid size, prey consumption and life history characteristics of green lacewing. **Rice Science** 21(1): 74–82.

Arancon, N. Q., Edwards, C. A., Yardim, E. N., Oliver, T., Byrnem, R. J. and Keeney, G. 2006. Suppression of two-spotted spidermite (*Tetranychus urticae*), mealy bugs (*Pseudococcus* sp.) and aphid (*Myzus persicae*) populations and damage by vermicomposts. **Crop Protection** 26: 29-39.

Aslam, M., Razaq, M. and Maalik, A. 2004. Effect of nitrogen fertilizer application on population of mustard aphid (*Lipaphis erysimi* Kalt.) on different canola varieties. **Pakistan Journal of Entomology** 26: 115–11.

Bernays, E. and Graham, M. 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. **Ecology** 69: 886–892.

Bethke, J. A., Redak, R. A. and Schuch, U. K. 1998. Melon aphid performance on chrysanthemum as mediated by cultivar, and differential levels of fertilization and irrigation. **Entomologia Experimentalis et Applicata** 88: 41-47.

Blazhevski, S., Kalaitzaki, A. P. and Tsagkarakis, A. E. 2018. Impact of nitrogen and potassium fertilization regimes on the biology of the tomato leaf miner *Tuta absoluta*. **Entomologia Generalis** 37(2): 157–174

Blua, M. J. and Toscano, K. 1994. *Bemisia argentifolii* development and honeydew production as a function of cotton nitrogen status. **Environmental Entomology** 23: 316-321.

Bouchet, A. S., Laperche, A., Bissuel-Belaygue, C., Snowdon, R., Nesi, N. and Stahl, A. 2016. Nitrogen use efficiency in rapeseed. A review. **Agronomy for Sustainable Development** 36: 18–38.

Casey, C. A. and Raupp, M. J. 1999. Supplemental nitrogen fertilization of containerized azalea does not affect performance of Azalea lace bug. **Environmental Entomology** 28: 998-1003.

Chen, Y., Olson, D. M. and Ruberson, J. R. 2010. Effects of nitrogen fertilization on tritrophic interactions. **Arthropod**-Plant **Interactions** 4: 81–94.

Choudhary, A. K., Ramesh, L. and Sharma, V. 2001. Incidence of mustard aphid (*Lipaphis erysimi* Kalt and *Myzus persicae* Sulzer) in *Brassica* species at varying fertility levels in the mid-hill zone of Himachal Pradesh. **Insect Environment** 7(2): 58–59.

Clancy, K. M. and Price, P. W. 1987. Rapid herbivore growth enhances enemy attack: sublethal plant defenses remain a paradox. **Ecology** 68: 733-737.

Crawley, M. J. 2013. The R book. Chichester: Wiley.

Cuevas-Reyes, P., Quesada, M., Hanson, P. and Oyama, K. 2007. Interactions among three trophic levels and diversity of parasitoids: a case of top-down processes in Mexican tropical dry forest. **Environmental Entomology** 36: 792–800.

Cusumano A., Zhu, F., Volkoff, A. N., Verbaarschot, P., Bloem, J., Vogel, H., Dicke, M. and Poelman, E. H. 2018. Parasitic wasp-associated symbiont affects plant-mediated species interactions between herbivores. **Ecology Letters** 21(7): 957-967.

Daugherty, M. P. 2011. Host plant quality, spatial heterogeneity, and the stability of mite predator–prey dynamics. **Experimental and Applied Acarology** 53: 311–322.

Daugherty, M. P., Briggs, C. J. and Welter, S. C. 2007. Bottom-up and top-down control of pear psylla (*Cacopsylla pyricola*): fertilization, plant quality, and the efficacy of the predator *Anthocoris nemoralis*. **Biological Control** 43: 257–264.

Fallahpour, F., Ghorbani, R., Nassiri- Mahallati, M. and Hosseini, M. 2019. Plant fertilization helps plants to compensate for aphid damage, positively affects predator efficiency and improves canola yield. **Journal of Pest Science** 93: 251–260.

Fernández, C. and Nentwig, W. 1997. Quality control of the parasitoid *Aphidius colemani* (Hym.: Aphidiidae) used for biological control in greenhouses. **Journal of Applied Entomology** 121: 447–456.

Ge, F., Liu, X., Li, H., Men, X. and Su, J. 2003. Effect of nitrogen fertilizer on pest population and cotton production. **Chinese Journal of Applied Ecology** 14(10): 1735-8.

Gols, R., Wagenaar, R., Poelman, E. H., Kruidhof, H. M., van Loon, J. J. A. and Harvey, J. A. 2015. Fitness consequences of indirect plant defence in the annual weed, *Sinapis arvensis*. **Functional Ecology** 29(8): 1019-1025.

Gonzaga, J. V., Ramalho, F. S. and Santos, J. W. 1991. Distribuicao de *Aphis gossypii* no algodoeiro nos sistemas de plantio solteiro e consorciado. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira** 26: 1839–1844.

Hairston, N. G., Smith, F. E. and Slobodkin, L. B. 1960. Community structure, population control, and competition. **American Naturalist** 94: 421–425.

Han, P., Niu C. Y. and Desneux, N. 2014. Identification of top-down forces regulating cotton aphid population growth in transgenic bt cotton in central China. **Plos One** 9(8): e102980.

Heidary, M. and Karimzadeh, J. 2014. Relative influences of plant type and parasitoid initial density on host–parasitoid relationships in a tritrophic system. **Archive of Phytopathology and Plant Protection** 47(19): 2392–2399.

Hoballah M. E. F. and Turlings, T. C. J. 2001. Experimental evidence that plants under caterpillar attack may benefit from attracting parasitoids. **Evolutionary Ecology Research** 3: 553-565.

Hosseini, A., Hosseini, M., Michaud, J. P., Awal, M. M. and Ghadamyari, M. 2019. Life history responses of *Hippodamia variegata* (Coleoptera: Coccinellidae) to changes in the nutritional

content of its prey, *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae), mediated by nitrogen fertilization. **Biological Control** 130: 27-33.

Hosseini, M., Ashouri, A., Enkegaard, A., Weisser, W. W., Goldansaz, S. H., Nasiri Mahalati, M. and Sarraf Moayeri, H. R. 2010. Plant quality effects on intraguild predation between *Orius laevigatus* and *Aphidoletes aphidimyza*. **Entomologia Experimentalis et Applicata** 135: 208–216.

Hullé, M., Chaubet, B., Turpeau, E. and Simon, J. 2020. Encyclop' Aphid: a website on aphids and their natural enemies. **Entomologia Generalis** 40, 97–101.

Jafari, Kh., Fathipour, Y., Bagheri, A. and Talebi, A. A. 2020. Tritrophic interactions in a wheat (*Triticum aestivum*), aphid (*Rhopalosiphum padi*) and parasitoid (*Aphidius matricariae*) system. **Crop Protection** 130: 105076.

Jansson, R. K., Leibee, G. L., Sanchez, C. A. and Lecrone, S. H. 1991. Effects of nitrogen and foliar biomass on population parameters of cabbage insects. **Entomologia Experimentalis et Applicata** 61: 7–16.

Kalule, T. and Wright, D. J. 2002. Tritrophic interactions between cabbage cultivars with different resistance and fertilizer levels, cruciferous aphids and parasitoids under field conditions. **Bulletin of Entomological Research** 92: 61–69.

Karimzadeh, J. and Besharatnejad, M. H. 2019. Ecological control of *Plutella xylostella* (Lepidoptera, Plutellidae) using trap cropping and Bt applications. **Archives of Phytopathology and Plant Protection** 52(19-20): 1326-1347.

Karimzadeh, J. and Wright, D. J. 2008. Bottom-up cascading effects in a tritrophic system: interactions between plant quality and host-parasitoid immune responses. **Ecological Entomology** 33: 45-52.

Karimzadeh, J., Bonsall, M. B. and Wright, D. J. 2004. Bottom-up and top-down effects in a tritrophic system: the population dynamics of *Plutella xylostella* (L.)-*Cotesia plutellae* (Kurdjumov) on different host plants. **Ecological Entomology** 29: 285-293.

Karimzadeh, J., Hardie, J. and Wright, D. J. 2013. Plant resistance affects the olfactory response and parasitism success of *Cotesia vestalis*. **Journal of Insect Behavior** 26: 35–50.

Kersting, U., Satar, S. and Uygun, N. 1999. Effect of temperature on development rate and fecundity of apterous *Aphis gossypii* Glover (Homoptera: Aphididae) reared on *Gossypium hirsutum* L. **Journal of Applied Entomology** 123: 23-27.

Khodayari, S. and Abedini, F. 2019. Effect of Fosfalim-k foliar spray in cucumber on some characteristics of host plant and life table parameters of two-spotted spider mite. **Plant Pest Research** 9(2): 1-13. (in Farsi)

Leite, M. V., dos Santos, T. M., Souza, B., Calixto, A. M. and Carvalho, C. F. 2006. Biologia de *Aphis gossypii* Glover, 1877 (Hemiptera: Aphididae) em abobrinha cultivar Caserta (*Cucurbita pepo* L.) em diferentes temperaturas. **Ciencia e Agrotecnologia** 32: 1394–1401.

Luna, J. M. 1988. Influence of soil fertility practices on agricultural pests. In: Proceedings of the Sixth International Science Conference of IFOAM on Global Perspectives on Agroecology and Sustainable Agricultural Systems, Santa Cruz, CA, pp. 589-600.

Mardani-Talaee, M., Zibaee, A., Nouri-Ganblani, G. and Razmjou, J. 2016. Chemical and organic fertilizers affect physiological performance and antioxidant activities in *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae). **Invertebrate Survival Journal** 13: 122-133.

Moon, D. C., Rossi, A. M. and Stiling, P. 2000. The effects of a biotical induced changes in host plant quality (and morphology) on a salt marsh plant hopper and its parasitoid. **Ecological Entomology** 25: 325–331.

Mooney, K. A., Pratt, R. T. and Singer, M. S. 2012. The tri-trophic interactions hypothesis: interactive effects of host plant quality, diet breadth and natural enemies on herbivores. **PLoS ONE** 7(4): e34403.

Oltean, I., Covaci, A. A., Florian, T. and Matei, C. 2012. Frankliniella occidentalis (Thysanoptera: Thripidae) population dynamics on cucumber crop. **Bulletin of the University of Agricultural Sciences and Veterinary Medicine Cluj-Napoca** 69(1): 77-80.

Pinto, Z. V., Rezende, J. A. M., Yuki, V. A. and Piedade, S. M. S. 2008. Ability of *Aphis gossypii* and *Myzus persicae* to transmit Cucumber mosaic virus in single and mixed infection with two Potyviruses to zucchini squash. **Summa Phytopathologica** 34(2): 183–185.

Poelman E. H., Zheng, S. J., Zhang, Z., Heenskerk, N. M., Cortesero, A. M. and Dicke, M. 2011. Parasitoid-specific induction of plant responses to parasitized herbivores affects colonization by subsequent herbivores. **Proceedings of the National Academy of Science of the United State of America** 108(49): 19647-19652.

Price, P. W., Bouton, C. E., Gross, P., Mc Pheron, B. A. N., Thompson, J. N. and Weis, A. E. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics** 11: 41–65.

Rezaei, M., Talebi, A. A., Fathipour, Y., Karimzadeh, J. and Mehrabadi, M. 2019. Foraging behavior of *Aphidius matricariae* (Hymenoptera: Braconidae) on tobacco aphid, *Myzus persicae* nicotianae (Hemiptera: Aphididae). **Bulletin of Entomological Research** 109(6): 840-848.

Rossi, A. M., Brodbeck, B. V. and Strong, D. R. 1996. Response of xylem-feeding leafhopper to host plant species and plant quality. **Journal of Chemical Ecology** 22(4): 653-671.

Rouhani, M., Samih, M. A. and Esmaeilizadeh, M. 2012. Evaluation of effects of two spring applications of micronutrients on the population density of common pistachio psylla (*Agonoscena pistaciae*) in pistachio orchards. **Journal of Plant Protection Research** 52(3): 314-318.

Sarfraz, M., Dosdall, L. M. and Keddie, B. A. 2009. Host plant nutritional quality affects the performance of the parasitoid Diadegma insulare. **Biological Control** 51: 34–41.

Sarwar, M. 2011. Effects of Zinc fertilizer application on the incidence of rice stem borers (*Scirpophaga* species) (Lepidoptera: Pyralidae) in rice (*Oryza sativa* L.) crop. **Journal of Cereals Oilseeds** 2(5): 61-65.

Shobana, S., Krishnaswamy, K., Sudha, V., Malleshi, N. G., Anjana, R. M., Palaniappan, L. and Mohan, V. 2013. Finger millet (Ragi, *Eleusine coracana* L.). A review of its nutritional properties, processing, and plausible health benefits. **Advances in Food and Nutrition Research** 69: 1–39.

Sial, M. U., Zhao, Z., Zhang, L., Zhang, Y., Mao, L. and Jiang, H. 2018. Evaluation of insecticides induced hormesis on the demographic parameters of *Myzus persicae* and expression changes of metabolic resistance detoxification genes. Sci. Rep. UK 8, 16601.

Sinha, R., Singh, B., Rai, P. K., Kumar, A., Jamwal, S. and Sinha, B. K. 2018. Soil fertility management and its impact on mustard aphid, *Lipaphis erysimi* (Kaltenbach) (Hemiptera: Aphididae). **Food Science and Technology** 4: 1450941.

Staley, J. T., Girling, R. D., Stewart-Jones, A., Poppy, G. M., Leather, S. R. and Wright, D. J. 2011. Organic and conventional fertilizer effects on a tritrophic interaction: parasitism, performance and preference of *Cotesia vestalis*. **Journal of Applied Entomology** 135: 658–665.

Tan, C. W., Peiffer, M. L., Ali J. G., Luthe, D. S. and Gray, W. 2020. Top-down effects from parasitoids may mediate plant defense and plant fitness. **Functional Ecology** 34(9): 1767-1778.

Tan, C. W., Peiffer, M., Hoover, K., Rosa, C. and Felton, G. W. 2019. Parasitic wasp mediates plant perception of insect herbivores. **Journal of Chemical Ecology** 45: 972-981.

Tan, C. W., Peiffer, M., Hoover, K., Rosa, C., Acevedo, F. E. and Felton, G. W. 2018. Symbiotic polydnavirus of a parasite manipulates caterpillar and plant immunity. **Proceedings of the National Academy of Science of the United State of America** 115(20): 5199-5204.

Tazerouni, Z., Talebi, A. A. and Rezaei, M. 2019. Functional response of parasitoids: its impact on biological control. In: Donnelly, E.(Ed.) Parasitoids: Biology, behavior, and ecology, Nova Science Publishers. pp 35-58.

Tazerouni, Z., Talebi, A. A., Fathipour, Y. and Soufbaf, M. 2017. Age-specific functional response of *Aphidius matricariae* and *Praon volucre* (Hym.: Braconida) on *Aphis gossypii* (Hem.: Aphididae). **Journal of Entomological Society of Iran** 36(4): 239–248.

Ulber, B., Eickermann, M. and Mennerich, D. 2006. The parasitism of ceutorhynchid stem weevils onBrassica host plants. Proceedings Symposium on Integrated Pest Management in Oilseed Rape, 3–5 April 2006, Göttingen, Germany.

Vidal, M. C. and Murphy, S. M. 2018. Bottom-up vs. top-down effects on terrestrial insect herbivores: A meta-analysis. **Ecology Letters** 21(1): 138–150.

Walters, K. F. A., Young, J. E. B., Kromp, B. and Cox, P. D. 2003. Management of oilseed rape pests. In: Alford, D. V. (Ed) Biocontrol of oilseed rape pests. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp 43–71.

White, T. C. R. 1978. The importance of a relative shortage of food in animal ecology. **Oecologia** 33: 71–86.

Yuan, H.B., Li, J.H., Liu, Y.Q., Cui, L., Lu, Y.H., Xu, X.Y., Li, Z., Wu, K.M. and Desneux, N. 2017. Lethal, sublethal and transgenerational effects of the novel chiral neonicotinoid pesticide cycloxaprid on demographic and behavioral traits of *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae). **Insect Science** 24: 743–752.

Zaller, J. G., Moser, D., Drapela, T., Schmöger, C. and Frank, T. 2009. Parasitism of stem weevils and pollen beetles in winter oilseed rape is differentially affected by crop management and landscape characteristics. **Biological Control** 54: 505–514.

Zhong-Xian, L. U., Xiao-Ping, Y. U., Kong-Luen, H. and Cui, H. U. 2007. Effect of nitrogen fertilizer on herbivores and its stimulation to major insect pests in rice. **Rice Science** 14(1): 56–66.

Zhu F., Broekgaarden, C., Weldegergis, B. T., Harvey, J. A., Vosman, B., Dicke, M. and Poelman, E. H. 2015. Parasitism overrides herbivore identity allowing hyperparasitoids to locate their parasitoid host using herbivore-induced plant volatiles. **Molecular Ecology** 24(11): 2886-2899.

Plant Pest Research
2022- 12 (1): 27-41

Research paper

The role of nutrients and parasitoid on the interaction between the cotton aphid and the parasitoid wasp *Aphidius matricariae*

S. Firoozi[1], J. Karimzadeh[2]* and A. Sahragard[3]

1. Department of Plant Protection, University Campus, University of Guilan, Rasht, Iran; 2. Department of Plant Protection, Isfahan Research and Education Center for Agriculture and Natural Resources, AREEO, Isfahan, Iran; 3. Department of Plant Protection, Faculty of Agricultural Sciences, University of Guilan, Rasht, Iran

(Received: March 12, 2022- Accepted: May 21, 2022)

Abstract

To have a better understanding of sustainable management strategies of *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae), it is necessary to determine the role of bottom-up vs. top-down forces on its population dynamics. The present study examined the effect of fertilization (bottom-up force) and parasitoid release (top-down force) on population fluctuations of *A. gossypii* and its parasitoid (*Aphidius matricariae* Haliday (Hymenoptera: Braconidae)). A factorial experiment was carried out with two factors: fertilization (0, 0.5 and 1.0 g per plant per time with a fertilizer consisted of macro- and microelements) and initial parasitoid release (0, 2 and 10 1-day-old mated females of *A. matricariae* per cage). The experiment was started with a 5-week-old cucumber and 10 newly emerged *A. gossypii* adults. After one generation of *A. gossypii*, *A. matricariae* females were introduced into cages. The treatments replicated four times in a randomized complete block design, and maintained under a standard constant environment. The number of live *A. gossypii* and *A. matricariae* adults was weekly recorded until two generations of the parasitoid had been completed. The results indicated that an increase of nutrition increased aphid density and its percentage parasitism but did not affect the parasitoid population size. In addition, parasitoid release resulted in higher parasitoid density and percentage parasitism but a reduction of aphid population size. The interaction between factors influenced the aphid population only. These findings indicated that bottom-up and top-down forces play an important role in population regulation of *A. gossypii*, and hence, must be considered in the pest management.

Key words: Bottom-up forces, Population dynamics, Sustainable pest management, Top-down forces

*Corresponding author: j.karimzadeh@areeo.ac.ir