

مقاله پژوهشی

در واکنش تابعی زمان محدودکننده است یا حد سیری؟

بررسی موردی: واکنش تابعی چند لکه‌ای سن شکارگر *Nesidiocoris tenuis* روی تخم بید گوجه‌فرنگی *Tuta absoluta*فاطمه شهریاری^۱، شهزاد ایرانی‌پور^۲، شهریار عسگری^۳

۱ و ۲- به ترتیب دانشجوی دکتری و استاد گروه گیاه‌پزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه تبریز، تبریز، ایران؛ ۳- استادیار مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان تهران، ورامین، ایران
(تاریخ دریافت: تیر ۱۳۹۹؛ تاریخ پذیرش: دی ۱۳۹۹)

چکیده

یکی از روش‌های بررسی کارایی شکارگر به‌عنوان عامل کنترل بیولوژیک، مطالعه‌ی واکنش تابعی می‌باشد. در واکنش تابعی کلاسیک دو فرض وجود دارد: ۱- شکار پراکنش مکانی تصادفی دارد ۲- نرخ شکارگری با زمان محدود می‌گردد. در این مطالعه عامل محدود کننده‌ی نرخ شکارگری پوره‌ی سن اول و پنجم و ماده‌ی بالغ *Nesidiocoris tenuis* روی تخم بید گوجه‌فرنگی، در قالب واکنش تابعی چندلکه‌ای بررسی شد. دو مجموعه تراکم طعمه در اختیار شکارگر قرار گرفت به‌طوری‌که بیشترین تراکم یا مجموع تراکم طعمه در همه لکه‌ها برابر با حد سیری شکارگر باشد. زمان آزمایش برای حشرات کامل ماده و پوره‌ی سن پنجم ۱، ۲ و ۳ ساعت و برای پوره سن اول ۱، ۱/۵ و ۲ ساعت بود. نتایج نشان داد که شکارگر قبل از آن‌که با زمان محدود شود با گنجایش معده‌ی خود محدود شده است. واکنش تابعی هر سه مرحله‌ی زیستی شکارگر از نوع دوم بود و فراسنجه‌های T_h و a' برای پوره سن اول و پنجم و ماده‌ی بالغ، به ترتیب، ۴/۰۳۳ دقیقه و ۰/۰۳۸۵ بر دقیقه، ۳/۵۱۷ دقیقه و ۰/۰۳۰۵ بر دقیقه و ۲/۵۱۲ دقیقه و ۰/۰۲۷۸ بر دقیقه برآورد شد. براین اساس، *N. tenuis* می‌تواند به‌عنوان یک عامل کنترل بیولوژیک کارآمد برای بید گوجه‌فرنگی در نظر گرفته شود.

واژه‌های کلیدی: زمان لکه، کنترل بیولوژیک، نرخ شکارگری

Is functional response a time-limited response or rather limited by satiation?

Case study: Multi patch functional response of predatory bug, *Nesidiocoris tenuis* on eggs of *Tuta absoluta*F. SHAHRIARI NASAB¹, S. IRANIPOUR², S. ASGARI³

1 & 2. Ph. D. student and Professor respectively; Department of Plant Protection, Faculty of Agriculture, University of Tabriz, Tabriz, Iran;

3. Assistant Professor, Agriculture and Natural Resources Research Center of Tehran, Varamin, Iran

Abstract

Functional response is one of the standard criterions to detect the efficiency of a predator as a biocontrol agent. Classic functional response experiments include two fundamental assumptions: 1) the prey is evenly distributed in space; 2) predation rate is often time-limited. In this article, the limiting factor of *Nesidiocoris tenuis* (Hem.: Miridae) was investigated on tomato leafminer eggs. Multi-patch functional response experiments were carried out using first and fifth instar nymphs and females of the predator. Two set of prey densities exposed to the predator included the upper density or the total number of prey available in all patches equated satiation level. Experiments were conducted by three available times; 1, 2 and 3h for fifth instar nymphs and females, and 1, 1.5 and 2h for the first instar nymphs. The results showed that the predator is limited by volume of its gut rather than by time. The functional response of all stages was from type II. The values of T_h and a' were estimated as 4.033 min and 0.0385 min⁻¹ for first instar nymph, 3.517 min and 0.0305 min⁻¹ for fifth instar nymph and 2.512 min and 0.0278 min⁻¹ for female. According to this study, *N. tenuis* could be considered as an efficient biocontrol agent of tomato leafminer.

Keywords: Biocontrol, patch-time, searching rate

مقدمه

قبل از رهاسازی دشمنان طبیعی در قالب یک برنامه‌ی کنترل بیولوژیک، بایستی کارایی آن‌ها برای کنترل آفات در محیط آزمایشگاه برآورد گردد (Waage, 1990). در برنامه‌های کنترل تلفیقی آفات معیارهای مختلفی برای ارزیابی و انتخاب عوامل کنترل بیولوژیک وجود دارد. یکی از روش‌های بررسی ویژگی‌های رفتاری شکارگرها، مطالعه‌ی واکنش تابعی آن‌ها می‌باشد. واکنش تابعی اولین بار توسط سولومون ارائه گردید (Solomon, 1949) و بعداً توسط هولینگ (Holling, 1959 a, b) توسعه یافت. دو پارامتر مهم در واکنش تابعی، قدرت جستجو^۱ و زمان دست‌یابی^۲ است (Holling, 1959 a).

مدل‌های واکنش تابعی موجود مانند مدل‌های هولینگ و ایولف^۳ نرخ شکارگری را تنها به‌عنوان تابعی از تراکم شکار بیان می‌کنند. اما این تنها زمانی می‌تواند صحیح باشد که شکار دارای پراکنش مکانی تصادفی باشد، در حالی که در دنیای واقعی چنین وضعیتی به‌ندرت رخ می‌دهد. بنابراین عملکرد شکارگران به پراکنش شکار آن‌ها و پاسخ شکارگران به این پراکنش بستگی دارد. بدون توجه به تأثیرات این موضوع خطای جدی در برآورد نرخ شکارگری در سطح جمعیت رخ می‌دهد که ممکن است منجر به خطای نتیجه‌گیری در باره‌ی توانایی شکارگران برای تنظیم تراکم شکار گردد (Nachman, 2006).

همچنین، در روش سنتی فرض می‌شود که شکارگران با زمان محدود می‌شوند، همانطور که در مدل دیسک هولینگ نرخ شکارگری با سرعت جستجو در تراکم پایین شکار و زمان دستیابی در تراکم بالای شکار محدود می‌شود (Holling, 1959a). اگرچه مدل‌های بودجه‌بندی زمانی هولینگ ساده هستند و منحنی واکنش تابعی بسیاری از شکارگران را به‌خوبی توصیف می‌کنند، اما ملزومات فرایند شکارگری را در نظر نمی‌گیرند. این مطالب به این دلیل است که شکارگران اغلب پیش از آن‌که با زمان محدود شوند، با گنجایش معده‌ی

خود محدود می‌شوند (van Rijn et al., 2005). هولینگ از نخستین کسانی بود که به این مشکل توجه کرد و گنجایش معده را به‌عنوان یک متغیر حدواسط مهم در نظر گرفت (Holling, 1966).

سن شکارگر *Nesidiocoris tenuis* Reuter (Hem.: Miridae) به‌عنوان یک دشمن طبیعی مؤثر برای سفیدبالک و اخیراً به‌عنوان عامل کنترل بیولوژیک بالقوه برای بیدگوجه‌فرنگی شناخته شده است. گزارشاتی در مورد بیولوژی، پرورش انبوه و کاربرد آن به‌عنوان عامل کنترل بیولوژیک برای کنترل بیدگوجه‌فرنگی و سفیدبالک در گل‌خانه‌ها وجود دارد (Hughes, 2010; Calvo et al., 2012; Duarte et al., 2014). واکنش تابعی کلاسیک *N. tenuis* روی تخم بید آرد (Martinou & Stavrinides, 2015; *Anagasta kuehniella* Zeller *Tuta absoluta* Meyrick، تخم Sharifian et al., 2016) و کنه‌ی دو نقطه‌ای *Tetranychus urticae* Koch (Gavkare et al., 2017) و سفیدبالک پنبه *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Ziaei Madbouni et al., 2017) بررسی شده است.

در این مطالعه با شبیه‌سازی آزمایشگاهی محیط چند لکه‌ای برای شکارگر، عامل محدودکننده‌ی نرخ شکارگری *N. tenuis* روی تخم بیدگوجه‌فرنگی *T. absoluta* بررسی شد. آزمایش طوری طراحی شد که اثر هر دو عامل محدودکننده‌ی زمان و حد سیری قابل تفکیک باشد. ضمناً توانایی شکارگر برای تصحیح و جبران انتخاب نادرست در آغاز آزمایش با در نظر گرفتن زمان مازاد در دو حالت ۱: یکی از لکه‌ها تراکمی تا حد سیری داشته باشد و ۲: تعداد طعمه در مجموع لکه‌ها در صورت ملاقات تمام آن‌ها شکارگر را به حد سیری برساند، بررسی شد.

مواد و روش‌ها

ایجاد کلنی و پرورش حشرات

مراحل مختلف بیدگوجه‌فرنگی (لارو و شب‌پره‌ی بالغ) از مزارع آلوده به بیدگوجه‌فرنگی و رامین جمع‌آوری و داخل قفس‌های پلی‌اتیلن با ابعاد ۳۰×۳۰×۵۵ سانتی‌متر که روی

^۱ Searching efficiency

^۲ Handling time

^۳ Ivlev

شرایط به‌گونه‌ای طراحی شد که رفع کامل گرسنگی و بهره‌برداری تا حد سیری مستلزم حرکت بیشتر برای بهره‌برداری از تمام زیستگاه‌ها باشد و معلوم شود آیا دشواری که از جستجو و حرکت بیشتر بین لکه‌ها در تراکم‌های پایین‌تر شکار حاصل می‌شود تأثیری در میزان بهره‌برداری شکارگر دارد یا خیر؟ بدین ترتیب، در دسته‌ی اول بیشترین تراکم و در دسته‌ی دیگر مجموع تراکم‌ها برابر با حداکثر شکارگری در یک وعده در نظر گرفته شد. انجام آزمایش در حالتی که مجموع تراکم‌ها برابر با حداکثر شکارگری در یک وعده باشد، برای پوره‌ی سن اول امکان‌پذیر نبود، زیرا میزان تغذیه‌ی این مرحله اندک می‌باشد و توزیع آن بین چندین لکه‌ی مختلف امکان‌پذیر نبود.

هر آزمایش در سه زمان ۱، ۲ و ۳ ساعت برای حشرات کامل ماده و پوره‌ی سن پنجم و ۱، ۱/۵ و ۲ ساعت برای پوره‌ی سن اول اجرا شد، به‌طوری‌که زمان میانی تقریباً برابر با زمان لازم برای بیشینه‌ی دست‌یابی در حالت دست‌رسی نامحدود به منابع در نظر گرفته شد و دو تیمار دیگر طوری در نظر گرفته شدند که در یکی زمان عامل محدود کننده برای دست‌یابی بیشینه باشد و در دیگری زمان مازاد در اختیار شکارگر باشد تا اثر زمان به‌عنوان یک عامل محدودکننده مشخص گردد. زمان آزمایش‌ها و حداکثر شکارگری نیز براساس مشاهدات مستقیم رفتار کاوشگری تعیین گردید. به‌منظور انجام آزمایش با هر سری از تراکم‌های یک آزمایش و در هر یک از زمان‌های مذکور، دیسک‌های برگ‌ی گوجه‌فرنگی به قطر ۱/۵ سانتی‌متر به تعداد تراکم‌های هر دسته بریده و دور پتری به قطر ۱۰ سانتی‌متر با فواصل مساوی چیده شدند و تخم بید گوجه‌فرنگی به تعداد لازم و با ترتیب تصادفی روی دیسک‌ها گذاشته شدند. هر یک از مراحل بالغ، پوره‌ی سن اول و پوره‌ی سن پنجم شکارگر، پس از گذراندن ۱۲ ساعت گرسنگی، به ظرف‌های آزمایش منتقل شدند. حشره از نقطه‌ای در وسط هر ظرف که با ماژیک علامت‌گذاری شده بود، رها شد. سپس تا پایان زمان آزمایش

درب آن‌ها سه دریچه به ابعاد ۱۱×۲۰ سانتی‌متر پوشیده با توری ارگانزا تعبیه شده بود، روی برگ‌های تازه‌ی گوجه‌فرنگی رقم *Early urbana*، در دمای 27 ± 1 درجه سلسیوس، رطوبت نسبی 70 ± 10 درصد و دوره‌ی نوری ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی در آزمایشگاه بخش گیاه‌پزشکی مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان تهران، پرورش یافتند.

سنین مختلف پورگی و حشرات بالغ سن شکارگر *N. tenuis*، از مزارع آلوده به بید گوجه‌فرنگی و رامین جمع‌آوری و در ظروف پلی‌اتیلن با ابعاد ۲۰×۱۳×۶ سانتی‌متر با پنج سوراخ تهویه به قطر سه سانتی‌متر پوشیده شده با توری ارگانزا، روی ساقه و برگ گوجه‌فرنگی رقم *Early urbana* با استفاده از تخم بید آرد *A. kuehniella*، در دمای 25 ± 1 درجه سلسیوس، رطوبت نسبی 65 ± 10 درصد و دوره‌ی نوری ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی پرورش یافتند.

آزمایش واکنش تابعی

واکنش تابعی در قالب آزمایش‌های چند لکه‌ی میزبان^۴ برای حشرات کامل ماده‌ی حداکثر سه‌روزه، پوره‌ی سن اول یک‌روزه و سن پنجم یک‌روزه‌ی *N. tenuis* با دو ترکیب مختلف از تراکم تخم بید گوجه‌فرنگی بررسی شد. تخم بید گوجه‌فرنگی به ترتیب در سری تراکم‌های ۱، ۲، ۴، ۸، ۱۶، ۳۲ و ۱، ۲، ۴، ۸، ۱۶ برای حشرات کامل ماده؛ ۱، ۳، ۶، ۱۲، ۲۵ و ۱، ۲، ۴، ۷، ۱۳ برای پوره‌ی سن پنجم و ۱، ۲، ۵، ۱۰ برای پوره‌ی سن اول به‌کار رفت. مجموعه‌ی تراکم‌ها به‌نحوی انتخاب شدند که در حالت اول معلوم شود، آیا شکارگر همیشه تراکمی را از میان تراکم‌های موجود انتخاب می‌کند که متضمن وعده‌ی غذایی کامل اوست و اگر در مواردی انتخاب اولیه غیر از آن باشد، آیا شکارگر با حرکت بین لکه‌های میزبانی تغذیه‌ی خود را تا حد سیری ادامه می‌دهد یا با رفع نسبی گرسنگی از جستجوی بیشتر دست بر می‌دارد؟ در حالت دوم نیز ضمن پاسخ مجدد به سؤال دوم مرحله‌ی قبل،

^۴ Multi-Patch

زمان دست‌یابی به‌عنوان خط مجانب افقی تابع توانی محسوب شد. با توجه به این‌که تخمین‌های این فراسنجه روی فراسنجه‌ی دیگر واکنش تابعی یعنی سرعت کاوشگری (a') اثر می‌گذارد، تخمین‌های مختلف از زمان لکه (شامل تخمین‌های سرانه و مجموع) با استفاده از مدل توانی و نیز میانگین‌های مشاهده شده بررسی شد و سرعت جستجو در طیفی از تخمین‌های T_h از صفر (مدل نیکولسون‌بیلی) تا بالاترین حد مجانب بین مدل‌های مختلف برای تخمین a' به‌کار رفت. ضمناً با توجه به فقدان روند مشخص (فقدان وابستگی به تراکم) در تغییرات بین لکه‌ای a' مقدار آن ثابت فرض شد و مقداری از T_h در طیف مذکور که منجر به شیب خط صفر a' با تراکم می‌شود به‌عنوان میانگین نهایی پذیرفته شد. برای تخمین a' از رابطه‌ی بازنویسی شده‌ی نیکولسون-بیلی (معادله‌ی ۱) (Hassel, 1978):

معادله‌ی (۱)

$$a' = \frac{1}{P_i T} \log_e \frac{N_t}{N_t - N_a}$$

برای تمام لکه‌ها به‌عنوان یک واحد آزمایشی، یا میانگین لکه‌های مختلف (معادله‌ی ۲):

معادله‌ی (۲)

$$a'_D = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left[\frac{1}{P_i T_i} \log_e \frac{N_i}{N_i - N_{ai}} \right]$$

برای لکه‌ی i ام و بالاخره از معادله‌ی واکنش تابعی نوع دوم شکارگر (معادله‌ی ۳):

معادله‌ی (۳)

$$N_a = N_t \{ 1 - \exp[-a P_i (T - T_h) N_a / P_i] \}$$

و شکل تغییر یافته‌ی آن (معادله‌ی ۴):

معادله‌ی (۴)

$$a' = \frac{1}{P_i (T - T_h N_a)} \log_e \frac{N_t}{N_t - N_a}$$

استفاده شد که تنها تفاوت آن وارد کردن زمان دست‌یابی T_h به معادله است. در معادلات فوق، T زمان کل، T_i زمان سیری شده در لکه‌ی i ام، N_t تراکم مجموع لکه‌ها (۱۸ برای پوره‌ی سن اول، ۴۷ یا ۲۷ در دو حالت آزمایش برای پوره‌ی سن پنجم و ۶۳ یا ۳۱ برای ماده‌ی بالغ شکارگر)، N_i تراکم لکه‌ی i ام، N_a و N_{ai} تعداد طعمه‌ی خورده شده به‌ترتیب در

ورود و خروج شکارگر به هر لکه و مدت حضور در آن مورد بررسی قرار گرفت. در پایان هر آزمایش زمان صرف شده در هر لکه برحسب ثانیه و تعداد تخم خورده شده در هر لکه ثبت شد. هر آزمایش در پنج تکرار انجام گرفت.

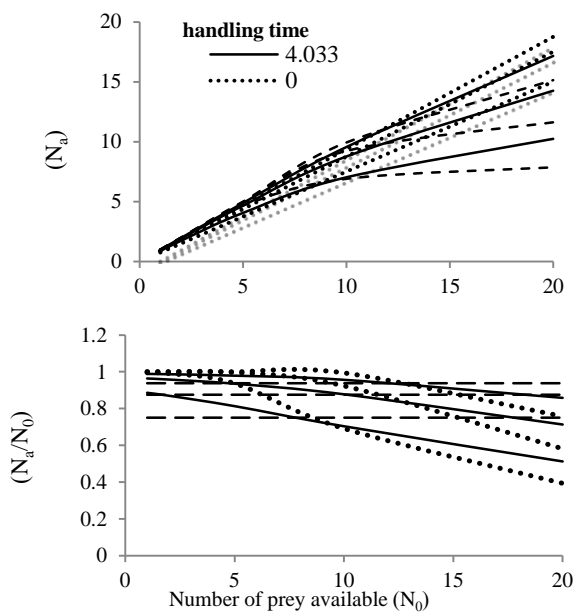
تجزیه‌ی داده‌ها

به‌منظور برآورد پارامترهای واکنش تابعی، ابتدا کل زمان آزمایش به دو جزء تقسیم شد. قسمت اول زمان صرف شده در بیرون لکه‌ها بود. قسمت دوم زمان صرف شده در داخل لکه‌ها که کل این زمان، به‌عنوان زمان لکه^۵ (دست‌یابی + جستجو) محاسبه شد و برای محاسبه‌ی زمان سرانه‌ی لکه، این زمان بر تعداد طعمه‌ی خورده شده تقسیم شد تا زمان لکه بر حسب یک طعمه به‌دست آید. تفاوت احتمالی این فراسنجه‌ها در بین تیمارهای آزمایش با استفاده از تجزیه‌ی واریانس یک‌طرفه در مورد پوره‌ی سن اول و دوطرفه‌ی 2×3 با دو عامل زمان آزمایش در سه سطح و تراکم کل در دو سطح برای پوره‌ی سن پنجم و ماده‌ی بالغ آزمون شد. میانگین‌ها با آزمون توکی در سطح احتمال ۰/۰۵ آزمون شد. علاوه بر این، با توجه به تفاوت زیاد واریانس تیمارهای مختلف (تا ۱۵ برابر اختلاف بین بزرگ‌ترین و کوچک‌ترین مقدار واریانس در پوره‌ی سن پنجم)، آزمون بارتلت مبنی بر تجانس واریانس‌ها انجام گرفت (Zar, 1984).

رابطه‌ی بین زمان سرانه‌ی لکه با تعداد طعمه‌ی خورده شده نیز با رگرسیون ساده‌ی خطی و تابع توانی $y = ax^b$ بررسی شد. این بررسی در دو حالت انجام شد. اول رابطه‌ی بین زمان سرانه‌ی لکه با تعداد طعمه‌ی خورده شده در هر لکه بررسی شد، سپس زمان سرانه به‌عنوان متوسط مجموع طعمه‌های خورده شده در تمام لکه‌های یک واحد آزمایشی تعیین و رابطه‌ی بین آن‌ها بررسی شد. مدل خطی بدلیل برآزش ضعیف‌تر و عدم کفایت مدل کنار گذاشته شد.

⁵ Patch time

تیمارهای مختلف برآورد و وابستگی آن به تراکم لکه با رگرسیون خطی بررسی شد. در هیچ‌یک از برآوردهای این دامنه رابطه‌ی مذکور معنی‌دار نبود که به معنی واکنش تابعی نوع دوم می‌باشد. به علاوه، در حدود $T_h=4/0.33$ دقیقه شیب دقیقاً صفر، در بالاتر از آن مثبت و پایین‌تر از آن منفی بود. بنابراین، این تخمین به عنوان برآورد زمان دست‌یابی و مقدار متناظر آن $0/0.385$ بر دقیقه به عنوان سرعت جستجوی پوره‌ی سن اول پذیرفته شد. منحنی واکنش تابعی شکارگر در یک محیط چند لکه‌ای ترسیم شد (شکل ۱).



شکل ۱- برآورد تعداد تلفات (N_a) (A) و نسبت تلفات (N_a/N_0) (B) تخم *Tuta absoluta* توسط پوره‌ی سن اول *Nesidiocoris tenuis* با احتساب سه مقدار مختلف برای زمان دست‌یابی و سه مقدار متناظر آن برای نرخ کاوشگری. در بین خطوط همسان، بالاترین خط، میانی و پایین‌ترین خط به ترتیب مربوط به زمان کل آزمایش دو، $1/5$ و یک ساعت می‌باشند.

Fig. 1. Estimation of number of mortality (N_a) (A) and mortality rate (N_a/N_0) (B) of *Tuta absoluta* eggs by first instar nymphs of *Nesidiocoris tenuis* by taking three different values for handling time and corresponding searching rates. The upper, median and lower lines among the similar patterns represents total time of 2, 1.5 and 1h respectively.

کل آزمایش و در لکه‌ی i ام و P_i تراکم شکارگر است که چون در آزمایش واکنش تابعی تنها یک شکارگر در هر واحد حضور دارد، مساوی یک بوده، حذف می‌شود. در نهایت با استفاده از تخمین‌های T_h و a' منحنی واکنش تابعی نیز ترسیم شد.

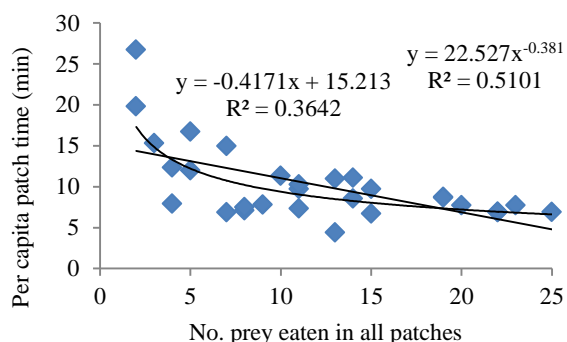
پوره‌ی سن اول

رابطه‌ی زمان لکه با تعداد طعمه‌ی خورده شده

با افزایش زمان صرف شده در لکه، تعداد طعمه‌ی خورده شده افزایش یافت ($F=25/19$, $df=1: 24$, $P<0/0001$). همچنین زمان سرانه‌ی لکه علاوه بر این‌که از تراکم طعمه در لکه متأثر شد، تحت تأثیر زمان آزمایش نیز قرار گرفت ($F=4/41$, $df=2: 16$, $P=0/0299$). آزمایش، برای تراکم لکه و زمان سرانه با تعداد طعمه‌ی خورده شده در چهار حالت، تعداد طعمه‌ی خورده شده در مجموع لکه‌ها با دو مدل خطی و توانی، رابطه‌ی توانی بین زمان سرانه با تعداد طعمه‌ی خورده شده و تعداد طعمه‌ی در دسترس در هر لکه بررسی شد که بالاترین ضریب تبیین با $0/5409$ مربوط به حالت دوم (مدل توانی برای مجموع لکه‌ها) به دست آمد.

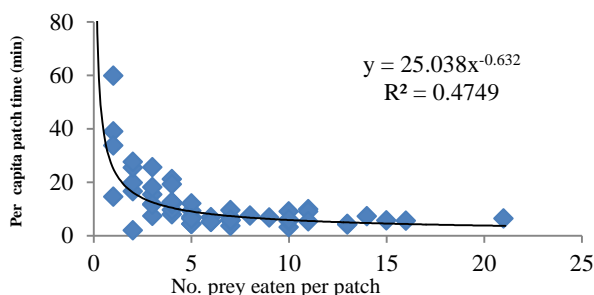
برآورد فراسنجه‌های واکنش تابعی

بر اساس برآورد مدل‌های توانی و خطی زمان سرانه‌ی پوره‌ی سن اول *N. tenuis* بسته به تراکم در دسترس یا تراکم خورده شده‌ی تخم *T. absoluta*، کلیه‌ی مقادیر T_h بین ۱۰-۵ دقیقه برای محاسبه‌ی سرعت جستجو مورد استفاده قرار گرفتند. زمانی‌که داده‌های هر لکه جداگانه لحاظ شد، برآوردهای بالاتر از $7/5$ دقیقه برای زمان دست‌یابی، منجر به سرعت کاوش منفی در برخی لکه‌ها شد. به علاوه با افزایش زمان دست‌یابی سرانه به بیش از هفت دقیقه، به دلیل افزایش زمان کل دست‌یابی و صفر شدن زمان باقی مانده برای جستجو، سرعت کاوش به بی‌نهایت میل می‌نماید. بنابراین تخمین‌های بیش از هفت دقیقه برای این فراسنجه غیر منطقی است. بنابراین در تمام دامنه‌ی صفر تا $7/5$ دقیقه مقدار a' برای



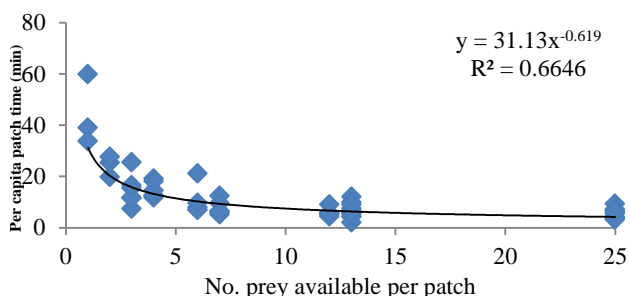
شکل ۲- کاهش زمان سرانه‌ی پوره‌ی سن پنجم *Nesidiocoris tenuis* با افزایش تعداد طعمه‌ی خورده شده (تخم *Tuta absoluta*) در مجموع لکه‌های یک واحد آزمایشی.

Fig. 2. Decreasing trend of the per capita patch time of fifth instar nymphs of *Nesidiocoris tenuis* by increasing number of prey eaten (*Tuta absoluta* egg) in all patches of an experimental unit.



شکل ۳- کاهش زمان سرانه‌ی پوره‌ی سن پنجم *Nesidiocoris tenuis* با افزایش تعداد طعمه‌ی خورده شده (تخم *Tuta absoluta*) در هر لکه

Fig. 3. Decreasing trend of the per capita patch time of the fifth instar nymphs of *Nesidiocoris tenuis* by increasing number of prey eaten (*Tuta absoluta* egg) per patch



شکل ۴- کاهش زمان سرانه‌ی پوره‌ی سن پنجم *Nesidiocoris tenuis* با افزایش تعداد طعمه‌ی در دسترس (تخم *Tuta absoluta*) در هر لکه.

Fig. 4. Decreasing trend of per capita patch time of fifth instar nymphs of *Nesidiocoris tenuis* by increasing number of prey (*Tuta absoluta* egg) available per patch.

پوره‌ی سن پنجم

رابطه‌ی بین زمان لکه و تعداد طعمه‌ی خورده شده

به طوری که انتظار می‌رفت، تعداد طعمه‌ی خورده شده با زمان سیری شده در لکه افزایش یافت ($R^2=0/۷۲۶$ ، ملاقات نشده، $F=۳۹۲/۲۵$ ، $df=۱: ۱۴۸$ ، $P<0/۰۰۰۱$ با احتساب لکه‌های ملاقات نشده، $R^2=0/۵۶۶$ ، $F=۸۸/۷۵$ ، $df=۱: ۶۸$ ، $P<0/۰۰۰۱$ با حذف لکه‌های ملاقات نشده). رابطه‌ی زمان سرانه‌ی صرف شده به ازای هر طعمه با تعداد طعمه‌ی خورده شده و در دسترس با استفاده از هر دو مدل خطی و توانی نشان داد که کاهش زمان سرانه با افزایش تعداد طعمه‌ی خورده شده معنی‌دار است ($F=۱۵/۴۷$ ، $df=۱: ۲۷$ ، $P=0/۰۰۰۵$ ؛ شکل ۲ برای مجموع لکه‌های یک واحد آزمایشی و $P<0/۰۰۰۱$ ، $df=۱: ۵۲$ ؛ شکل ۳ برای تک تک لکه‌ها). این می‌تواند به این مفهوم باشد که لکه‌ای که طعمه‌ی کمتری در آن حضور دارد، بهره‌برداری را به موازات افزایش زمان حضور در لکه افزایش نمی‌دهد. بازرسی لکه‌ها نشان داد که با افزایش زمان آزمایش، لکه‌های بیشتری مورد بازبینی قرار گرفته است، به طوری که در یک، دو و سه ساعت، متوسط دو آزمایش $1/3$ ، $2/5$ و $3/4$ لکه مورد بازبینی قرار گرفت. همچنین با افزایش زمان آزمایش، سرکشی شکارگر به تراکم‌های بالاتر با فراوانی و زمان بیشتری اتفاق افتاد. یعنی احتمالاً شکارگر ابتدا تصادفی لکه را انتخاب می‌کند، اما به تدریج مکان خود را به سمت علایم سودمندتر اصلاح می‌کند.

معلوم شد که تعداد طعمه‌ی خورده شده با تراکم مجموع لکه‌ها رابطه‌ی مستقیم دارد. بنابراین تغییرات زمان سرانه هم که از تعداد طعمه‌ی خورده شده تبعیت می‌نماید، باید تابع تراکم کل واحد آزمایشی و تراکم لکه‌های بهره‌برداری شده باشد. رابطه‌ی معکوسی بین زمان سرانه‌ی لکه و تعداد طعمه‌ی در دسترس در هر لکه وجود دارد و تابع توانی برازش قوی‌تر از مدل خطی و حتی رابطه‌ای قوی‌تر از زمان سرانه با تعداد طعمه‌ی خورده شده نشان می‌دهد ($P<0/۰۰۰۱$ ، $F=۲۲/۷۲$ ، $df=۱: ۵۲$ ؛ شکل ۴).

برآورد فراسنجه‌های واکنش تابعی

به‌منظور برآورد نرخ کاوشگری (فراسنجه‌ی 'a) که وابسته به زمان دست‌یابی است کلیه‌ی تخمین‌های واقع در دامنه‌ی ۶-۲/۵ دقیقه بررسی شد. در دامنه‌ی ۴/۵-۲/۵ دقیقه 'a مستقل از تراکم میزبان نشان داد (واکنش تابعی نوع دوم) و درست در ۳/۵۱۷ دقیقه شیب خط 'a با تراکم مساوی صفر شد، پایین‌تر از آن منفی و بالاتر از آن مثبت ولی غیر معنی‌دار بود. بنابراین، واکنش تابعی شکارگر از نوع دوم تعیین گردید و بهترین تخمین از فراسنجه‌های T_H و 'a نیز به ترتیب ۳/۵۱۷ دقیقه و ۰/۰۳۰۵ بر دقیقه بود (شکل ۵)، که با توجه به یافته‌ها نیز منطقی به‌نظر می‌رسد. برای نرخ کاوشگری با سه زمان دست‌رسی مختلف از یک تا دو ساعت، زمان‌های دست‌یابی با خطوط تو پر یا نقطه‌چین از هم جدا شده‌اند. زمان‌های آزمایش نیز با توجه به اختلاف ارتفاع منحنی قابل تفکیک می‌باشند. به‌طوری‌که در تمام موارد در بین خطوط همانند، پایین‌ترین خط مربوط به دست‌رسی یک ساعت و بالاترین خط مربوط به دست‌رسی دو ساعت می‌باشد.

در نهایت، با تخمین‌های مذکور، نمودار تعداد و نسبت تلفات واکنش تابعی نوع دوم برای زمان‌های یک، دو و سه ساعت در تراکم‌های از یک تا ۱۰۰ ترسیم شد (شکل ۶). در این تخمین‌ها سه مقدار مختلف برای زمان دست‌یابی شامل ۲/۵، ۳/۵۱۷ و ۴/۵ دقیقه که با میانگین‌های نرخ کاوشگری ۰/۰۲۵۳، ۰/۰۳۰۵ و ۰/۰۴۳۴ بر دقیقه متناظر می‌باشند به‌کار رفت. نمودار تعداد طعمه‌ی خورده شده (شکل ۶-الف) نشان می‌دهد که:

۱- با افزایش زمان آزمایش از یک ساعت به دو ساعت و از دو به سه ساعت، تعداد تلفات افزایش می‌یابد و تفاوت بین ساعت اول و دوم بیش از ساعت دوم و سوم است. این موضوع با مشاهدات به‌ویژه در واحد آزمایشی ۴۷ تایی تأیید می‌شود، به‌طوری‌که در این واحد در یک تا سه ساعت به‌طور متوسط ۴/۴، ۱۲/۸ و ۲۱/۶ طعمه

خورده شده که در دو ساعت تقریباً سه برابر یک ساعت و در سه ساعت ۱/۷ برابر دو ساعت است. ۲- هرچه زمان دست‌یابی طولانی‌تر شده، تلفات کاسته شده است. این امر در هر سه زمان دست‌رسی یک تا سه ساعت دیده می‌شود و در تراکم‌های بیش از ۲۰ نمودار دارد. با افزایش تراکم هم اختلاف فزونی می‌یابد. تا تراکم ۲۵ (حد سیری که با خط عمود نشان داده شده)، تفاوت اندک و حداکثر ۲۰ درصد در زمان یک ساعت است. در دو و سه ساعت، این اختلاف تا تراکم مذکور حداکثر ۷ و ۲ درصد می‌باشد. بنابراین، می‌توان نتیجه گرفت که تخمین‌های زمان دست‌یابی در دامنه‌ی ۴/۵-۲/۵ دقیقه، اثر عمده‌ای روی تخمین تلفات و واکنش تابعی نداشته است. عملاً انتظار می‌رود که شکارگر واحد سیری مطابق الگوی مدل رفتار نماید و افزایش بعدی که در تعداد طعمه‌ی خورده شده در آزمایش‌های دو و سه ساعت دیده می‌شود به‌هیچ وجه مورد انتظار نیست. در واقع به دلیل وقوع سیری تغذیه ادامه نمی‌یابد.

۳- طبق برآورد مدل‌ها انتظار می‌رود در زمان آزمایش یک ساعت، حتی در صورتی که تراکم‌های چند برابر حد سیری در اختیار شکارگر باشد، هیچ‌گاه سیری حاصل نخواهد شد. در واقع در این حالت شکارگر با کم‌بود وقت برای تغذیه تا حد سیری مواجه خواهد شد. دو ساعت زمان مناسبی برای رسیدن به حد سیری است، ولی زمان دست‌یابی در حدوث آن مؤثر خواهد بود. به‌طوری‌که اگر زمان دست‌یابی ۴/۵ دقیقه باشد، تغذیه تا نزدیک حد سیری فقط در تراکم‌های بالاتر از ۸۰ حادث خواهد شد، هرچند که عملاً بالاتر از ۶۰ نیز به حد سیری خیلی نزدیک است. اگر زمان دست‌یابی تقریباً ۳/۵ دقیقه باشد، در تراکم‌های ۴۰ به بالا سیری حادث می‌شود و در ۲/۵ دقیقه نیز در تراکم ۳۰ سیری حادث خواهد شد. این

پارامترهای مدل با زمان کل دو ساعت حاصل شود. بر این اساس و با تکیه بر زمان دست‌یابی ۲/۵، ۳/۵ و ۴/۵ دقیقه، برآورد بیشینه‌ی نرخ حمله در دو ساعت (که آن را باید با یک شبانه روز برابر دانست زیرا بعد از دو ساعت دست‌یابی ادامه نخواهد یافت)، به ترتیب ۴۸، ۳۴ و ۲۷ تخم *T. absoluta* خواهد بود که برآورد سوم با واقعیت انطباق دارد. البته بدیهی است که چنین تخمین‌هایی برای یک لکه‌ی واحد^۶ می‌باشد. با توجه به این‌که به‌طور متوسط حدود ۲۰ دقیقه از وقت شکارگر در بیرون لکه‌ها صرف شده که در دو و سه ساعت حتی بیشتر از آن هم می‌باشد، برای حالت چند لکه‌ای با در نظر گرفتن ۲۵ دقیقه زمان بیرون لکه و ۹۵ دقیقه زمان کل واقعی که در دو ساعت ملاحظه شد، بیشینه‌ی نرخ حمله به ۳۸، ۲۷ و ۲۱ اصلاح می‌گردد که تخمین دوم با بیشینه‌ی آزمایش مقدماتی و تخمین سوم با بیشینه مشاهده شده در آزمایش (تیمار سه ساعت با ۴۷ تخم شکار) انطباق دارد.

ماده‌ی بالغ

رابطه‌ی بین زمان لکه و تعداد طعمه‌ی خورده شده

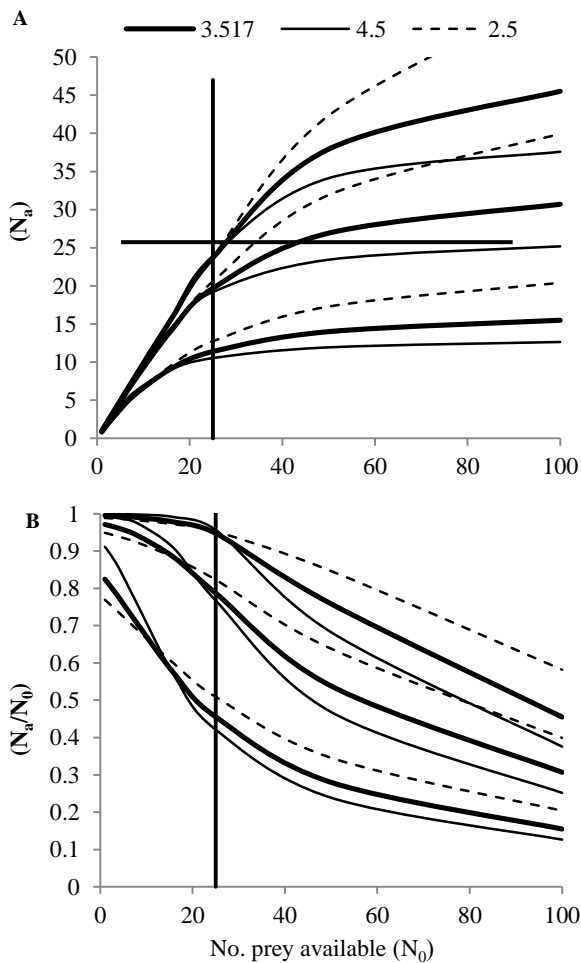
تعداد طعمه‌ی خورده شده با زمان سپری شده در لکه افزایش یافت ($R^2=0/677$, $P<0/0001$, $df=1$: ۱۶۳, $F=341/0$) با احتساب لکه‌های ملاقات نشده، $R^2=0/576$, $P<0/0001$, $df=1$: ۷۷ با حذف لکه‌های ملاقات نشده). همانند آنچه در مورد پوره‌ها گفته شد، نسبت دست‌آورد حشرات بالغ نیز در لکه‌های پر تراکم به نسبت زمان صرف شده بیش از لکه‌های کم تراکم بود.

کاهش معنی‌دار زمان سرانه‌ی صرف شده توسط ماده‌های بالغ شکارگر با افزایش تعداد طعمه‌ی خورده شده اتفاق افتاد ($P=0/0038$, $df=1$: ۲۵, $F=10/16$ ؛ برای مجموع لکه‌های یک واحد آزمایشی و $P=0/0006$, $df=1$: ۴۵, $F=13/59$ ؛ برای تک لکه‌ها). بازرسی لکه‌ها نشان داد که با افزایش زمان آزمایش، لکه‌های بیشتری مورد بازبینی قرار گرفته است، به‌طوری‌که در یک، دو و سه ساعت، متوسط دو آزمایش ۱/۸،

بدان معنی است که در دو ساعت تا زمانی‌که تراکم پایین باشد سرعت جستجوی پایین مانع از حداکثر دست‌یابی خواهد شد. در نهایت در سه ساعت، زمان دست‌یابی تأثیری در وقوع تلفات طعمه تا حد سیری نخواهد داشت و چون بعد از وقوع سیری نیز انتظار می‌رود تغذیه متوقف شود، لذا کلاً زمان دست‌یابی در وقوع تلفات بی تأثیر خواهد بود. در سه ساعت زمان دسترسی در حدی است که تلفات به‌صورت خطی افزایش می‌یابد و تقریباً تمام طعمه‌های در دسترس خورده می‌شوند. منحنی درصد تلفات (شکل ۶-ب) نیز این موضوع را تأیید می‌کند. تلفات در سه ساعت تا تراکم ۲۵، طبق برآورد مدل ۹۵ درصد و بیشتر است. کاهش نسبت تلفات با تراکم که از ویژگی‌های واکنش تابعی نوع دوم است، بعد از این تراکم دیده می‌شود و این تلویحاً به این معنی است که مدل واکنش تابعی نوع دوم، فرق اساسی با واکنش تابعی نوع اول ندارد. زیرا که تلفات مستقل از تراکم در حدودی از دامنه‌ی تراکم با واکنش تابعی نوع دوم نیز می‌تواند اتفاق افتد. در واقع زمانی‌که وقت کافی برای جستجو و دست‌یابی تمام طعمه‌ها در اختیار شکارگر باشد، تلفات نزدیک به ۱۰۰ درصد در تراکم‌های پایین حادث خواهد شد و این تا حدی از تراکم که زمان یا حد سیری محدود کننده نباشد مستقل از انبوهی طعمه اتفاق خواهد افتاد. چنین نتایجی را احمدپور نیز در مورد پارازیتوییدها (*Ooencyrtus fecundus* Feriere & Voegelé) مشاهده نمود (Ahmadpour, 2013).

بر اساس مشاهدات مستقیم، دو ساعت زمان کافی برای دسترسی تا حد سیری است. نتایج مدل هم این موضوع را تأیید می‌کند. بنابراین افزودن زمان بیشتر به مدت آزمایش نمی‌تواند به موازات آن دست‌یابی را افزایش دهد. بنابراین به‌نظر می‌رسد بهترین تخمین از بیشینه‌ی نرخ حمله با

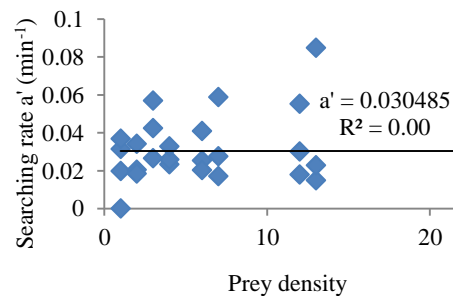
⁶ Single patch



شکل ۶- برآورد تعداد تلفات (N_a) (A) و نسبت تلفات (N_a/N_0) (B) تخم *Tuta absoluta* توسط پورهی سن پنجم *Nesidiocoris tenuis* با احتساب سه مقدار مختلف برای زمان دست‌یابی و سه مقدار متناظر آن برای نرخ کاوشگری با سه زمان دست‌رسی مختلف از یک تا سه ساعت. خطوط قائم و افقی معرف حد سیری شکارگر می‌باشند. زمان‌های دست‌یابی با خطوط توپر یا نقطه چین جدا شده‌اند. زمان‌های آزمایش نیز با توجه به اختلاف ارتفاع منحنی قابل تفکیک می‌باشند. به‌طوری‌که در تمام موارد در بین خطوط همانند، پایین‌ترین خط مربوط به دست‌رسی یک ساعت و بالاترین خط مربوط به دست‌رسی سه ساعت می‌باشد.

Fig. 6. Estimation of mortality number (N_a) (A) and mortality rate (N_a / N_0) (B) of *Tuta absoluta* eggs by fifth instar nymphs of *Nesidiocoris tenuis* by taking three values for handling times and corresponding searching rates. The upper, median and lower lines among the similar patterns represents total time of 3, 2 and 1h respectively.. Vertical and horizontal lines represent the satiation limit of the predator. Handling times are separated by line patterns.

۲/۹ و ۳/۲ لکه مورد بازبینی قرار گرفت که در ۴۰ درصد آن‌ها تغذیه‌ای صورت نگرفت!
مانند پوره‌ها در حشرات کامل ماده نیز رابطه‌ی معکوسی بین تعداد طعمه‌ی در دست‌رس و زمان سرانه‌ی لکه وجود داشت و تابع توانی برازش قوی‌تری نسبت به خطی و رابطه‌ی زمان سرانه با تعداد طعمه‌ی خورده شده نشان داد ($F=10/80$, $df=1$: ۴۵, $P=0/002$).

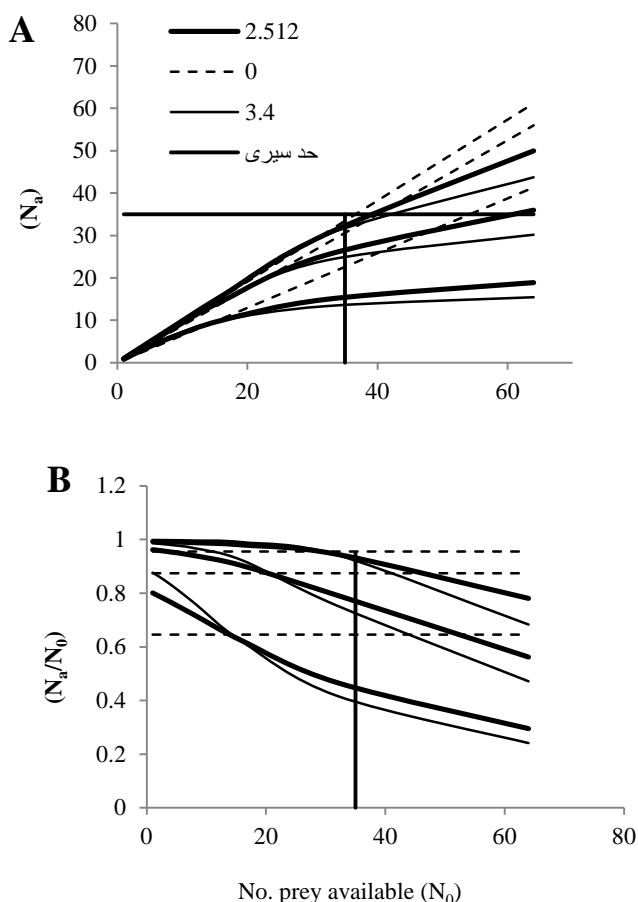


شکل ۵- رابطه‌ی نرخ کاوشگری پورهی سن پنجم *Nesidiocoris tenuis* با تراکم تخم *Tuta absoluta* بر اساس تخمین زمان دست‌یابی ۳/۵۱۷ دقیقه‌ی به‌دست آمده از شش آزمایش مختلف با سه زمان دست‌رسی و دو تراکم مختلف در واحد آزمایشی.

Fig. 5. Relationship between searching rate of the fifth instar nymphs of *Nesidiocoris tenuis* and *Tuta absoluta* egg density based on the estimated handling time=3.517 m obtained from six experiments by including three levels of available time and two levels of prey densities.

برآورد فراسنجه‌های واکنش تابعی

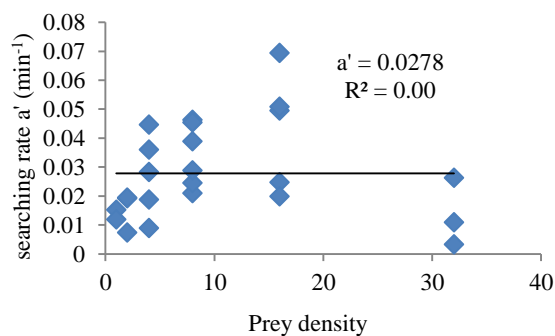
با هر یک از چهار رابطه‌ی فوق (یک رابطه‌ی خطی و سه رابطه‌ی توانی)، زمان سرانه‌ی لکه در لکه‌های مختلف برآورد شد. کلیت نتایج و تخمین مدل‌ها، خیلی نزدیک به پورهی سن پنجم بود. به‌منظور برآورد نرخ کاوشگری (فراسنجه‌ی a') بالاترین حد تغذیه از طعمه ۳۵ در نظر گرفته شد و مانند پورهی سن پنجم کلیه‌ی تخمین‌های واقع در دامنه‌ی ۲-۶ دقیقه که برآورد مدل‌ها از بالاترین تراکم می‌باشد، آزمون شد. تخمین‌های a' در محدوده‌ی زمان دست‌یابی ۰/۲ تا ۳/۴ دقیقه، مستقل از تراکم نشان دادند (واکنش تابعی نوع



شکل ۸- برآورد تعداد تلفات (A) و نسبت تلفات (B) تخم *Tuta absoluta* توسط ماده‌ی بالغ *Nesidiocoris tenuis* با احتساب سه مقدار مختلف برای زمان دست‌یابی و سه مقدار متناظر آن برای نرخ کاوشگری با سه زمان دست‌رسی مختلف از یک تا سه ساعت. خطوط قائم و افقی معرف حد سیری شکارگر می‌باشند. زمان‌های دست‌یابی با خطوط توپر یا نقطه چین جدا شده‌اند. زمان‌های آزمایش نیز با توجه به اختلاف ارتفاع منحنی قابل تفکیک می‌باشند، به طوری که در تمام موارد در بین خطوط همانند، پایین‌ترین خط مربوط به دست‌رسی یک ساعت و بالاترین خط مربوط به دست‌رسی سه ساعت می‌باشد.

Fig. 8. Estimation of mortality number (N_a) (A) and mortality rate (N_a / N_0) (B) of *Tuta absoluta* eggs by females of *Nesidiocoris tenuis* by taking three values for handling times and corresponding searching rates. The upper, median and lower lines among the similar patterns represents total time of 3, 2 and 1h respectively. Vertical and horizontal lines represent the satiation limit of the predator. Handling times are separated by line patterns.

دوم) و درست در $T_H=2/512$ دقیقه (در مقایسه با $3/517$ دقیقه برای پوره‌ی سن پنجم) شیب خط 'a' با تراکم مساوی صفر شد. بنابراین، واکنش تابعی شکارگر از نوع دوم تعیین گردید و بهترین تخمین از فراسنجه‌های T_H و 'a' نیز به ترتیب $2/512$ دقیقه و $0/278$ بر دقیقه (در مقایسه با $0/305$ در پوره‌ی سن پنجم) بود (شکل ۷). گفتنی است مانند پوره‌ی سن پنجم، حذف کامل زمان دست‌یابی منجر به کاهش معنی‌دار نرخ کاوشگری با تراکم شد (وابسته به تراکم معکوس). در نهایت، با تخمین‌های مذکور، نمودار تعداد و نسبت تلفات واکنش تابعی نوع دوم برای زمان‌های یک، دو و سه ساعت در تراکم‌های از یک تا ۶۴ ترسیم شد (شکل ۸). نتایج حاصل از این بررسی نیز در تأیید کامل نتایج پوره‌ی سن پنجم می‌باشد. با کاهش زمان دست‌یابی رفتار مدل به حالت خطی یعنی واکنش تابعی نوع اول نزدیک می‌شود. براساس مشاهدات مستقیم، دو ساعت زمان کافی برای دست‌رسی تا حد سیری است. بنابراین بهترین تخمین از بیشینه‌ی نرخ حمله با پارامترهای مدل با زمان کل دو ساعت حاصل می‌شود.



شکل ۷- رابطه‌ی نرخ کاوشگری ماده‌ی بالغ *Nesidiocoris tenuis* با تراکم تخم *Tuta absoluta* بر اساس تخمین زمان دست‌یابی $2/512$ دقیقه‌ی به دست آمده از شش آزمایش مختلف با سه زمان دست‌رسی و دو تراکم مختلف در واحد آزمایشی.

Fig. 7. Relationship between searching rate of the females of *Nesidiocoris tenuis* and *Tuta absoluta* egg density based on the estimated handling time= 2.512 m obtained from six experiments by including three levels of available time and two levels of prey densities.

دست‌یابی، فقط بعد از تراکم مذکور سبب کاهش تعداد و درصد طعمه‌ی خورده شده است که به سبب کاهش زمان در دست‌رس برای جستجوی طعمه‌های بیشتر است. محل تلاقی سه منحنی مربوط به سه زمان دست‌یابی مختلف در آزمایش یک ساعت زیر تراکم ۱۰، و در دو تیمار دیگر بالای تراکم ۱۰ می‌باشد. پایین‌تر از نقاط تلاقی شکارگر با سرعت جستجوی بیشتر مزیت می‌یابد زیرا در واحد زمان طعمه‌ی بیشتری به دست می‌آورد. اما بالاتر از آن وضع برعکس می‌شود و شکارگر با زمان دست‌یابی کمتر مزیت می‌یابد زیرا طعمه فراوان و یافتن آن آسان است و شکارگری که سریع‌تر می‌خورد، سریع‌تر به طعمه‌ی بعدی دست می‌یابد، نه شکارگری که سریع‌تر می‌دود و به طعمه‌ی بعدی می‌رسد (Royama, 1971; Fellowes *et al.*, 2007; Smout *et al.*, 2010).

اگر زمان دست‌یابی هفت دقیقه در نظر گرفته شود، یک ساعت زمان کافی برای رسیدن به حد سیری نیست، ولی با این حال، چنانچه تخمین چهار دقیقه را به‌عنوان زمان دست‌یابی بپذیریم، حتی یک ساعت هم برای رسیدن به حد سیری کافی خواهد بود. در این صورت، بیشینه‌ی تئوریک نرخ حمله ۱۵ تخم شکار خواهد بود و فرض می‌شود که بعد از آن به دلیل سیری تغذیه متوقف می‌شود، حتی اگر زمان بیشتری در اختیار شکارگر باشد. تا تراکم ۲۰ فقط واکنش تابعی نوع اول (افزایش خطی) تغذیه‌ی بیش از حد سیری را در تراکم‌های بالا پیش‌بینی می‌نماید و آن هم از فرض غلط نامحدود بودن اشتها شکارگر حاصل می‌شود (Franke *et al.*, 2006; Kaboodvandpour & Leung, 2010). وارد کردن زمان دست‌یابی ثابت (واکنش تابعی نوع دوم) منجر به کاهش تغذیه در تراکم‌های بالاتر می‌شود، لذا تا تراکم مذکور هیچ احتمالی برای تغذیه بیش از حد سیری وجود ندارد، ولی تراکم‌های بیشتر خواهد توانست حتی در این تیمارها نیز تغذیه را تا قبل از رسیدن به حد مجانب به بیش از حد سیری افزایش دهد. بنابراین، شکارگر قبل از آن‌که با زمان محدود شود با سیری و گنجایش معده‌ی خود محدود خواهد شد.

بر این اساس و با تکیه بر زمان دست‌یابی ۱/۵، ۲/۵ و ۳/۴ دقیقه، برآورد بیشینه‌ی نرخ حمله در دو ساعت، به ترتیب ۸۰، ۴۸ و ۳۵ تخم *Tuta absoluta* خواهد بود که برآورد سوم با واقعیت انطباق دارد. با توجه به این‌که به‌طور متوسط حدود ۱۴ دقیقه از وقت شکارگر در بیرون لکه‌ها صرف شده، برای حالت چند لکه‌ای با در نظر گرفتن ۱۸ دقیقه زمان بیرون لکه و ۱۰۲ دقیقه زمان کل واقعی که در دو ساعت ملاحظه شد، بیشینه‌ی نرخ حمله به ۶۸، ۴۰ و ۳۰ اصلاح می‌شود که تخمین سوم با بیشینه‌ی آزمایش مقدماتی انطباق دارد.

بحث

تخمین اولیه از حد سیری پوره‌ی سن اول ۱۰ تخم شکار می‌باشد، ولی مجموع طعمه‌ی خورده شده در برخی تکرارها تا ۱۲ نیز رسیده است. حتی می‌توان حد سیری را بیش از آن هم در نظر گرفت، چرا که محیط چندلکه‌ای با صرف وقت شکارگر در حرکت بین لکه‌ها از یک طرف و احتمال فرود آمدن در لکه‌ی کم تراکم که سبب صرف وقت شکارگر بدون دست‌آورد متناسب با آن می‌شود (به عنوان مثال در مورد *Trissolcus vassilievi* (Mayr) در بررسی‌های بنامولایی چنین موردی مشاهده شد) (Bena Molaei, 2014)، ممکن است حد نهایی را تحت تأثیر قرار داده باشد. در هر حال، کاهش شکار طعمه در یک ساعت در اثر کم‌بود وقت شکارگر می‌باشد، اما در دو تیمار دیگر که وقت برای دست‌یابی کافی بوده، از عوامل دیگر نشأت می‌گیرد که سبب اختلافی کمتر از تیمار یک ساعت شده است. این در مورد دو مرحله‌ی زیستی دیگر هم صادق است. در دو ساعت که وقت شکارگر مزاد بر مقدار مورد نیاز برای حداکثر دست‌یابی پیش‌بینی شده بود، انتظار می‌رود که به حد سیری رسیده باشد که عملاً هم ۹/۸ شکار خورده شده معادل برآورد اولیه‌ی حد سیری است. ضمناً تا این تراکم، درصد تلفات طعمه عملاً بیش از ۹۵ درصد است که نزدیک به بهره برداری کامل را توسط مدل پیش‌بینی می‌نماید که کاملاً منطقی است. افزایش زمان

شده و شکارگر مستقیماً در لکه‌ی پر تراکم فرود نیامده است و حضور در سایر لکه‌ها کارایی شکارگری را کاهش داده است (Bena Molaei, 2014).

احتمالاً تلفات بیشتر طعمه توسط ماده‌ی بالغ نسبت به پوره‌ی سن آخر به تحرک بیشتر حشرات کامل مربوط می‌شود که ضمن این که سرعت جستجو را در داخل لکه‌ها بالا می‌برد، زمان حرکت بین لکه‌ها را نیز کاهش می‌دهد و برای شکارگر این امکان را فراهم می‌سازد که زمان بیشتری را درون لکه‌ها سپری نمایند (Dostalkova et al., 2002). نتایج زمان بیرون لکه‌ها هم در تأیید این فرض است. به طوری که متوسط زمان سپری شده در بیرون لکه‌ها در حشرات بالغ شش دقیقه کوتاه‌تر بوده است.

سپاسگزاری

این پژوهش با حمایت مالی دانشگاه تبریز و مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی استان تهران واقع در ورامین انجام شده است که بدین وسیله تشکر و قدردانی می‌گردد.

این اشکالی است که برای کلیه‌ی انواع واکنش تابعی گرفته شده و معمولاً در روش معمول برآورد فراسنجه‌ها منجر به تخمین بالاتر از حد واقعی زمان دست‌یابی می‌شود (Jeschke et al., 2002; van Rijn et al., 2005). ولی در روش تجزیه‌ای که در اینجا اتخاذ شده، چون امکان تخمین غیرواقعی زمان دست‌یابی کاهش می‌یابد، لذا تخمین تعداد تلفات به‌طور غیرواقعی افزایش می‌یابد، مگر آن‌که تراکم نهایی را حد سیری شکارگر در نظر بگیریم نه حد مجانب مدل واکنش تابعی. در واقع بهتر است نمودار با رسیدن به حد سیری متوقف شود و یک خط برش مشخص با حد سیری داشته باشد که در مورد پوره‌ی سن پنجم و حشرات ماده این خطوط ترسیم شده است (شکل‌های ۶ و ۱۱) و بعد از آن اجازه‌ی افزایش تا حد مجانب داده نشود.

تفاوت‌های مشاهده شده بین نتایج آزمایش و تخمین‌های مدل از نظر تعداد طعمه‌ی خورده شده، به صرف زمان بیشتر در لکه‌های با تراکم کمتر بر می‌گردد. بدین معنی که تخمین بیشینه‌ی نرخ حمله در یک آزمایش واکنش تابعی تک لکه‌ای می‌باشد، حال آن‌که آزمایش در یک فضای چند لکه‌ای پیاده

References

- AHMADPOUR, S. 2013. Effect of super parasitism on reproductive potential and foraging behavior of *Ooencyrtus fecundus* (Hym.: Encyrtidae), egg parasitoid of sunn pest (in Persian with English summary), in M. Sc. Thesis on Agricultural Entomology, The university of Tabriz, Iran, 105 pp.
- BENA MOLAEI, P. 2014. Comparison of biological, demographic and behavioral characteristics of two populations of *Trissolcus vassilievi* (Hym.: Scelionidae) egg parasitoid of sunn pest on two populations of the pest (in Persian with English summary), in the Ph. D. thesis on Agricultural Entomology, The University of Tabriz, Iran, 222 pp.
- CALVO, F. J., M. J. LORENTE, P. A. STANSLY and J. E. BELDA, 2012. Preplant release of *Nesidiocoris tenuis* and supplementary tactics for control of *Tuta absoluta* and *Bemisa tabaci* in greenhouse tomato, *Entomologia Experimentalis et Applicata*, No. 143: 111–119.
- DOSTALKOVA, I., P. KINDLMANN and A. F. G. DIXON, 2002. Are classical predator–prey models relevant to the real world?, *Journal of Theoretical Biology*, No. 218: 323–330.
- DUARTE, L., R. PACHECO, M. QUIÑONES, M. A. MARTÍNEZ and V. H. P. BUENO, 2014. *Nesidiocoris tenuis* (Hem.: Miridae) and *Cycloneda sanguinea limbifer* (Col.: Coccinellidae): behaviour

- and predatory activity on *Myzus persicae* (Hem.: Aphididae), *Revista de protección vegetal*, No. 29(2):99-105.
- FELLOWES, M. D. E., J. J. M. VAN ALPHEN and M. A. Jervis, 2007. Foraging behaviour. In: Jervis, M. A. (eds.). *Insects as natural enemies*. Springer, Dordrecht.
- FRANKE, A., T. CAELLI, G. KUZYK and R. J. HUDSON, 2006. Prediction of wolf (*Canis lupus*) kill-sites using hidden Markov models, *Ecological modelling*, No. 197: 237–246.
- GAVKARE, O., P. L. SHARMA, J. A. SANCHEZ and M. A. SHAH, 2017. Functional response of *Nesidiocoris tenuis* (Hem.: Miridae) to the two-spotted spider mite, *Tetranychus urticae*, *Biocontrol Science and Technology*, No. 27(9): 1118-1122.
- HASSEL, M. P. 1978. *The Dynamics of arthropod predator-prey systems*. Princeton University Press, New Jersey, 237pp.
- HOLLING, C. S. 1959a. Some characteristics of simple types of predation and parasitism, *The Canadian Entomologist*, No. 91: 385-398.
- HOLLING, C. S. 1959b. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly, *The Canadian Entomologist*, No. 91: 293-320.
- HOLLING, C. S. 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density, *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, No. 48: 1-86.
- HUGHES, G. E. 2010. Thermal biology and establishment potential of two non-native candidate biological control agents, *Nesidiocoris tenuis* (Hem.: Miridae) and *Lysiphlebus testaceipes* (Hym.: Braconidae), in the Ph. D. thesis on Entomology, The University of Birmingham, U.K., 141pp.
- JESCHKE, J. M., M. KOPP and R. TOLLRIAN, 2002. Predator functional responses: discriminating between handling and digesting prey, *Ecological Monographs*, No. 72: 95-112.
- KABOODVANDPOUR, Sh. and L. K. P. LEUNG, 2010. Managing crop damage caused by house mice (*Mus domesticus*) in Australia, *Integrative Zoology*, No. 1: 2-14.
- MARTINO, A. F. and M. C. STAVRINIDES, 2015. Effects of sublethal concentrations of insecticides on the functional response of two mirid generalist predators, *Public Library of Science one*, No. 10(12): e0144413. doi:10.1371/journal.pone.0144413.
- MICHAELIDES, G., S. SFENTHOURAKIS, M. PITSILLOU and N. SERAPHIDES, 2017. Functional response and multiple predator effects of two generalist predators preying on *Tuta absoluta* eggs, *Pest Management Science*, No. 74: 332-339.
- NACHMAN, G. 2006. A functional response model of a predator population foraging in a patchy habitat, *Journal of Animal Ecology*, No. 75: 948–958.
- ROYAMA, T. 1971. A comparative study of models for predation and parasitism, *Population Ecology*, No. 13(1): 1-91.
- SHARIFIAN, I., Q. SABAHİ and J. KHOSHABI, 2016. Functional response of *Macrolophus pygmaeus* and *Nesidiocoris tenuis* feeding on two different prey species, *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 2016, <http://dx.doi.org/10.1080/03235408.2016.1143579>.
- SMOUT, S., C. ASSEBURG, J. MATTHIOPOULOS, C. FERNANDEZ, S. REDPATH, S. THIRGOOD and J. HARWOOD, 2010. The functional response of a generalist predator, *Public Library of Science ONE*, No. 5(5): e10761. doi:10.1371/journal.pone.0010761.
- SOLOMON, M. E. 1949. The natural control of animal populations, *Journal of Animal Ecology*, No. 18: 1-35.
- VAN RIJN, P. C. J., F. M. BAKKER, W. A. D. VAN DER HOEVEN and M. W. SABELIS, 2005. Is arthropod predation exclusively satiation-driven? *Oikos*, No. 109: 101-116.
- WAAGE, J. 1990. Ecological theory and the selection of biological control agents, In: Mackauer, M., L. E. Ehler and J. Roland, (eds.). *Issues in Biological Control*. Intercept press, Andorer, UK, pp.: 135-157.
- ZAR, J. H. 1984. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, NY, USA. 944pp.

ZIAEI MADBOUNI, M. A., M. A. SAMIH, P. NAMVAR
and A. BIONDI 2017. Temperature-dependent
functional response of *Nesidiocoris tenuis* (Hem.:
Miridae) to different densities of pupae of cotton
whitefly, *Bemisia tabaci* (Hem.: Aleyrodidae),
European Journal of Entomology, No. 114: 325-331.