الباب الثالث

بيولوجيا الحشرات الطفيلية والمفترسة

أولا: التزاوج والإخصاب

ثانياً: سلوك التغذية

ثالثاً: وضع البيض

رابعاً: النمو والإنشاء فى الأطوار غير الكاملة

خامساً: تعدد الأجنة فى الطفيليات الحشرية

سادساً: القدرة التناسلية

سابعاً: النسبة الجنسية

ثامناً: فترة حياة الحشرة الكاملة

تاسعاً: التطفل المتزايد

- فى الطفيليات الإنفرادية
- فى الطفيليات الجماعية

عاشراً: التطفل المتضاعف

حادى عشر: فرط التطفل والطفيليات المفرطة

بيولوجيا الحشرات الطفيلية والمفترسة

BIOLOGY OF PARASITIC AND PREDATORY INSECTS

أولاً: التزاوج والإخصاب Mating and Fertilization

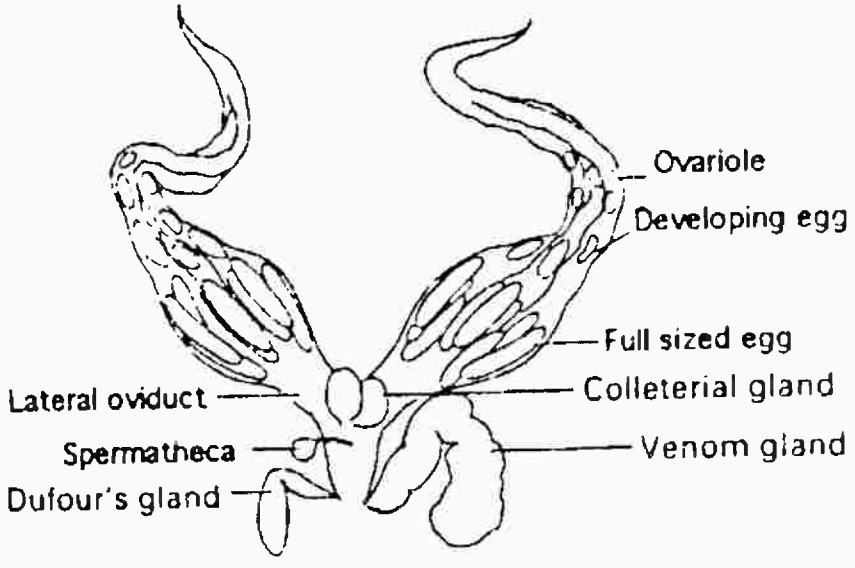
التزاوج عملية أساسية لحفظ النوع بين جميع الكائنات الحية، الراقية منها أو البدائية. وبالإضافة إلى هذه الغاية، فإن لدراسة سلوك التزاوج فى الحشرات أهمية خاصة من الناحية العملية تتضح من النقطتين التاليتين:

١- فى الإنتاج الكمى للحشرات المطلوبة بأعداد كبيرة فى وقت محدد، على سبيل المثال الإطلاق فى الحقل أو الصوب فى برامج المكافحة البيولوجية، نواجه بمشكلة كبيرة فى التربية الكمية للطفيليات وهو الإنتاج المتزايد من الذكور، لذا فإن دراسة سلوك التزاوج يمكن أن يميط اللثام عن أسباب هذه المشكلة فنصل إلى الحل الأمثل للإنتاج الأمثل من الذكور.

٢- التعريف الدقيق للأنواع النافعة التى تستورد كعناصر للمكافحة البيولوجية: فالتخصص العائلى من الأهمية بمكان فى هذا المجال بالنسبة لعديد من الأنواع ولابد للعاملين فى هذا المجال من التأكد الكامل من التعريف التقسيمى للنوع المراد إستيراده. فى الأنواع الطفيلية المتشابهة مورفولوجياً أو تكاد تكون متشابهة للدرجة التى يصعب فيها تعريفها وهو ما يعرف بالـ sibling species والشائعة فى طفيليات غشائية الأجنحة، يكون التعرف على السلوك التزاوجى هو الوسيلة الوحيدة للتمييز بين تلك الأنواع حيث، بصفة عامة، يكون التزاوج من خصائص النوع.

يعتبر التزاوج من ركائز التكاثر الجنسى sexual reproduction فى الحشرات، وهذا يتطلب وجود إختلافات مورفولوجية ووظيفية بين ذكورها وإناثها. وعن طريقه تنتقل الحيوانات المنوية من الذكور للإناث خلال آلة السفاد Genitalia. تحتفظ الأنثى بتلك الحيوانات المنوية فى قابلتها المنوية spermatheca (شكل ١:٣) لحين الحاجة إليها لإخصاب البيض أثناء وضعه وغالباً ما تتصل القابلة المنوية بمجموعة من العضلات التى تنقبض عند مرور البويضات فى قناة البيض المشتركة أمام القابلة المنوية أو قناة القابلة المنوية spermathecal duct مما يحفز غدة القابلة

المنوية spermathecal gland على إفراز أحد إفرازاتها التى تنشط الحيوانات المنوية المخزنة ليخرج إحداها لإخصاب البويضة. وغالباً ما تسكن الحيوانات المنوية spermatozoa بعد تخزينها مباشرة ويرجع ذلك لتراكم غاز ثانى أكسيد الكربون (CO_2) الناتج من عملية تنفسها مما يخدر الحيوانات المنوية ويجعلها غير نشطة، وغالباً ما يكون الإفراز الذى يفرز من غدة القابلة المنوية قلوى التاثير لتنشيط الحيوانات المنوية أثناء نزولها إلى قناة المبيض أو عندما تكون فتحة النقير micropile أمام فتحة قناة القابلة المنوية.



شكل (١:٣) رسم توضيحى لتركيب الجهاز التناسلى لإناث الطفيليات الحشرية

ولقد وجد أن الإفراز الذى تفرزه غدة القابلة المنوية له دور هام وفعال فى حالة الطفيل *Tiphia papillilvora* حيث يقوم بتنشيط وتنظيم الحيوانات المنوية الواجب خروجها من القابلة المنوية وقت نزول البيض فى قناة البيض المشتركة. تكون قناة القابلة المنوية فى هذه الحشرة مزودة بمجموعة من العضلات القوية والسميكة وتنحنى القناة حول نفسها لتكون صمام valve يعمل على منع خروج الحيوانات المنوية إلا عند الحاجة فقط. وعندما تبحث الأنثى عن عائلها وتجده نجد أن غدة القابلة المنوية تفرز إفرازاً غزيراً داخل الحوصلة المنوية مما يحدث ضغطاً هيدروليكياً يعمل على فتح الصمام الواقع بين الحوصلة والغدة المنوية وعند نزول البويضة يحدث إحتكاك فيؤثر على العضلات السميكة الملتفة حول القناة المنوية فتتلاشى الإنحناءات وينفتح

الصمام وتستقيم القناة المنوية وتمر الحيوانات المنوية بسهولة فى القناة المنوية لتدخل الى قناة البيض المشتركة لتخصيب البويضة ولا يحدث ذلك مطلقاً إلا عندما تكون الحوصلة المنوية تحت ضغط هيدروليكى قوى ناتج من الإفراز الغزير للغدة المنوية. وقد وجد أن النسبة الجنسية لذلك الطفيل عند تواجده مع عائله المفضل هى ٢ أنثى : ١ ذكر وتتغير هذه النسبة فى حالة ندرة عائله المفضل الى (١ أنثى : ٥ ذكور) ويرجع ذلك إلى ضعف التأثير على غدة القابلة المنوية وبالتالى نقص خروج الحيوانات المنوية لتخصيب البويضات لقلة العامل المحفز لخروجها.

تختلف الطفيليات الحشرية إختلافاً واسعاً فى فترة التزاوج حيث تتراوح، على سبيل المثال، تحت درجة حرارة ٢٢م بين ١٥-٢٠ ثانية فى الطفيل *Nasonia*، ٤٠-٨٠ ثانية فى طفيل *Lariophagus*، ٥-١٠ ثانية فى طفيل *Melittobia*، وقد تختلف هذه الفترات باختلاف درجة الحرارة. كما أن الطفيليات الحشرية تختلف فى قدرتها على التزاوج بعد الخروج من العذراء، فقد وجد أن بعض الطفيليات لها القدره على التزاوج بعد الخروج من العذراء مباشرة مثل الطفيل *Copidosoma desantisi* وكذلك طفيل الترايكوجراما *Trichogramma*، فى حين أن طفيليات عائلة Tachinidae ليس لها القدرة على التزاوج قبل مرور يوم أو يومين من الخروج من العذراء كما تتفاوت عملية الإمناء insemination والإخصاب من دقائق أو ساعات إلى سنين كما فى حالة نحل العسل.

بمجرد أن يتقابل الذكر مع الأنثى، لابد أن يكون هناك درجة من الإستعداد readiness قبل حدوث عملية التزاوج. وعلى أحد الطرفين أن يكون على إستعداد للعطاء والآخر على إستعداد للقبول، وبصفة عامة يكون الذكر هو الأكثر نشاطاً، محدثاً نوعاً من الملاطفة والمغازلة لكسب تلك الجولة. وقد لا يستطيع هذا الزوج إتمام عملية التلقيح دون قلق أو إزعاج غالباً ما يسببه ذكر منافس يظهر فجاة معقداً لهذا الموقف العاطفى. فقد تصبح الأنثى، بعد مغازلة الذكر وملاطفته لها، قابلة له ولكن قد تختطف أو تسرق عملية التلقيح بواسطة ذكر أخر منافس. هذا وقد لوحظ فى التربية المعملية للطفيل متعدد الأجنة *Copidosoma desantisi* وكذا فى حالة طفيل عذارى الذباب *Nasonia vitripennis* أحد الذكور وهو يحاول إنزال ذكر آخر عن الأنثى أثناء عملية التزاوج، كما قد يحاول ذكران جماع أنثى فى نفس الوقت. يرجع السبب فى تلك المنافسة إلى أنه فى العديد من الحشرات، تلقح الأنثى مرة واحدة فقط أو على الأكثر مرات قليلة ولهذا السبب تكون أعداد الإناث المتاحة للتلقيح أقل بكثير جداً من أعداد الذكور المهيئة لذلك مع الأخذ فى الإعتبار أن الذكر الواحد يمكنه أن يلقح أكثر من أنثى. وتكون نسبة هذه الذكور الباحثة عن تلقيح

الإناث المتاحة للتلقيح وهو ما يعرف بالنسبه الجنسية الفاعلة operational sex ratio متحيزة للذكور male-biased حتى فى تلك الحالات التى تنحرف فيها النسبة الجنسية الأولية (النسبة الجنسية للنسل أثناء وضع البيض) primary sex ratio إلى الاتجاه الآخر. فعلى سبيل المثال تكون النسبة الجنسية الأولية فى طفيل *Nasonia vitripennis* منخفضة بدرجة كبيرة بالنسبة للذكور إذ تصل نسبتها إلى ٠,١ % بينما تكون الذكور الباحثة عن الإناث المتاحة للتلقيح أكبر عدداً فى كل الأوقات.

وفى ذبابة السرفس *S. corollae* لوحظ أيضاً محاولة أكثر من ذكر تلقيح أنثى واحدة فى نفس الوقت، فبينما يمسك أحدهم بالأنثى، يحاول الآخر التزاوج معها، بينما يقاتل الثالث ليسقطهما معاً من على ظهر الأنثى. وهذا وقد لوحظ أيضاً فى بعض الحالات أن تعتلى الذكور ظهور بعضها وهذا غالباً ما يحدث فى غياب الأنثى.

حجم الجسم وعلاقته بسلوك التزاوج

الحشرات الطفيلية، كغيرها من الحشرات، بها درجة عالية من التفاوت حجماً بين جنسى النوع الواحد، فعادة ما تكون الذكور أصغر حجماً بكثير من الإناث. تحدد مثل هذه الإختلافات فيما بين الجنسين بكمية الغذاء المتاح أثناء فترة النمو اليرقى. قد يؤثر حجم الجسم فى سلوك التزاوج فالذكور الأصغر حجماً قد تكون أقل إثارة من الأكبر حجماً أو أقل قبولاً بالنسبة للإناث. وهذه نقطة يجب أن تؤخذ فى الإعتبار فى التجارب المعملية، ففى بعض التجارب قد يتطلب الأمر ذكوراً صغيرة الحجم، بينما يكون التفاوت فى الأحجام أمراً ضرورياً فى البعض الآخر. فى الطفيليات الإنفرادية التى تقتل فيها إناث الطفيل عائلها idiobiont والتى تتطفل على عوائل ذات أحجام متباينة، توزع الأنثى بيضها بطريقة إنتقائية (غير عشوائية) حيث يوضع معظم البيض غير المخصب (المنتج للذكور) فى العوائل الصغيرة بينما يوضع معظم بيضها المخصب (المنتج للإناث) فى العوائل كبيرة الحجم، ويكون النسل الناتج من الذكور أصغر حجماً من الإناث. والتفسير الواضح لهذه الظاهرة هو أن العوائل الصغيرة بها محتوى غذائى أقل من الكبيرة. وعلى العكس من ذلك، ففى الطفيليات الإنفرادية التى تستهلك فقط جزءاً بسيطاً من عائلها مثل أنواع جنس الطفيل *Splangia* spp. تكون الذكور فى متوسطها أقل حجماً من الإناث والسبب فى هذه الحاله أنه بالرغم من وجود وفرة من الغذاء فما تزال الذكور تستهلك كماً من الغذاء أقل من الإناث ولذا فإنها تنمو أسرع منها. وفى مثل تلك الأنواع، تعتبر هذه ميزة خاصة بالذكور حيث تخرج مبكراً عن إناثها وتكون جاهزة فى إنتظار خروج الإناث التى تخرج تباعاً لتلقيحها.

وهذا هو نفس الحال أيضاً فى الطفيليات الجماعية، ففيها تكون الذكور عادة أصغر حجماً من الإناث. ويظهر أن اليرقات المذكرة تتوقف عن التغذية وبالتالى تعذر مبكراً عن إناثها ولو أن العوامل التى تدفع الذكور إلى هذا التصرف ليست واضحة. وبذا يتوفر غذاء أكثر للإناث وبالتالى تكون أكبر حجماً و أكثر إنتاجية عنه فيما لو إستمرت يرقات الذكور فى التغذية. وبسبب أن رهان الفوز بالتزاوج فى الطفيليات الجماعية عادة ما يكون محدود للغاية، فان الذكور تضحى بأحجامها الكبيرة مقابل خروجها مبكراً حتى تكون الفرصة أكثر إتاحة لها لتلقيح إناثها الخارجة من نفس العائل.

البحث للتلقيح Searching for mates

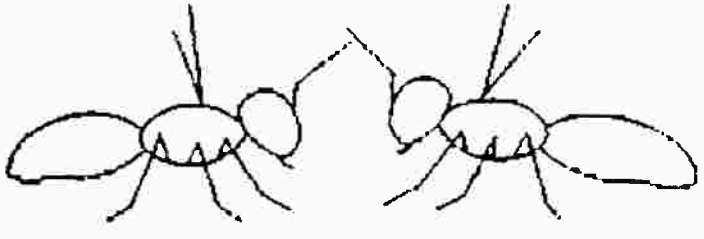
فى الطفيليات الحشرية، تكون الذكور هى الباحثة عن الإناث لتلقيحها والعكس ليس صحيح. وربما يرجع ذلك كنتيجة للنسبة الجنسية الفاعلة المتحيزة للذكور كما سبق أن ذكرنا. غالباً ما يتركز البحث فى المناطق التى يعلو فيها إحتمال القيام بعملية التلقيح كتلك التى تكون فيها الإناث إما خارجة من عوائلها أو تكون متغذية أو واضعة للبيض. تحاول الذكور أن تحتكر monopolize هذه المواقع سالكة بذلك سلوك التسيد المكانى territorial behavior، على أساس أن هذه المواقع فقيرة فى إمدادها الغذائى ومزدحمة بما فيه الكفاية. وفيما عدا ذلك فإن الطرفان يتقابلان كنتيجة لإرسال إشارات أو منبهات ولو أنه ليس من السهل أن نذكر بالضبط أى نوع من المنبهات يستجيب لها الذكور والإناث فى ملاقاة بعضهما طالما أن هناك عديد من مختلف المنبهات التى تسهم فى ذلك من منبهات كيميائية أو باللمس أو بصرية أو سمعية. لا تهيىء الإشارات الكيميائية المعلومات الدقيقة على موقع مرسل الإشارة، على الأقل فى المسافات الطويلة نسبياً. يمكن للاشارات السمعية أن تعطى معلومات دقيقة، لكن لأسباب فسيولوجية خاصة بالحجم، فإن الإناث الصغيرة تحتاج إلى معدل ترددات صوتية عالية جداً لكى يمكنها إتمام عملية الإتصال عبر مسافات فى الهواء تزيد مرات قليلة عن طول أجسامها. ومما لا شك فيه فإن عملية الإتصال فى الطفيليات تتم عبر مسافات قصيرة. لكن تحت الظروف البيئية المتباينة تركيبياً وحيث تتواجد مثل هذه الطفيليات عادة فى المناطق الخضراء المنزرعة، فإن الأصوات ذات الترددات العالية تكون غير مناسبة للإتصال عبر مسافات طويلة بسبب تشتتها وإنعكاساتها وتداخلاتها.

من المحتمل أن تكون الإشارات البصرية فعالة فقط عبر المسافات الأطول أثناء ساعات النهار وحيث تكون عوائق الرؤية بسيطة (على سبيل المثال، على أسطح المياه أو مسافات

مفتوحة). يتطلب الأمر فى حالة المسافات الأطول إمتلاك عيون كبيرة ذات حدة كافية كتلك التى توجد فى الرعاشات والذباب السارق من عائلة Asilidae. أما الزنابير الطفيلية مثل عائلات Cynpoidae و Chalcidídae فهى من الصغر بمكان لتدرك الإشارات البصرية على مدى طويل، فقط تستطيع ذلك عبر مسافات قصيرة بمعدل ١سم أو أقل. يمكن أن تكون الإشارات البصرية ذات تاثير من الناحية العملية، في حالات خاصة مثل ذباب الحرائق fire flies الذي يبعث وميضاً مميزاً للنوع. وقد يكتنف هذه الإشارات بعض المخاطر، فعلى سبيل المثال، فإن إناث بعض أنواع ذباب الحرائق تجذب ذكور أنواع أخرى بغرض إفتراسها والتغذية عليها وليس بهدف الجماع. فى حالة أنواع الطفيليات الجماعية التى تنمو ذكورها وإناثها على نفس العوائل فإنها لا تحتاج إلى عمليات البحث هذه. وعلى العكس من الطفيليات الإنفرادية التى تبذل ذكورها جهداً أكبر لملاقاة إناثها.

التسيد المكاني territoriality فى ذكور الطفيل *Nasonia*

تعتبر ذكور الطفيل *Nasonia* من الأمثلة التجريبية لتوضيح ظاهرة التسيد المكاني، فهى تخرج مبكراً عن الإناث ويبقى أول الذكور ظهوراً مقيماً على سطح محفظة العذراء puparium معسعساً إياها patrolling بصفة مستمرة، أما الدخلاء من الذكور فتبقى مراقبة إياه warded off، بينما بقية الذكور الملاصقة تماماً فتتصدى له مباشرة. تكون أجنحة الذكر المقيم منتصبة رأسياً، بينما تكون فكوكه العلوية فاغرة Agape (شكل ٢:٣). يمكن أن يتبع ذلك عملية هجوم أو إقتحام بإعتلاء الذكر لظهر الآخر، ويمكن أن تعض الذكور بعضها وتكون النتيجة أن أجزاء من قرون إستشعارها أو أرجلها يمكن أن تنزع. عندما يتم إستبعاد المنافسين بعيداً بواسطة الذكور الدائمة الباقية على محيط المحفظة، فإنها تصبح ذكوراً شريكة satellite ويمكن أن تعمل كذكور متسللة sneakers سارقة لعملية التزاوج. قد يحدث أن تخرج الأنثى من العائل أثناء إنشغال الذكر المقيم بإبعاد المنافس بعيداً وبذلك يمكن أن يفقد فرصة التزاوج معها.



شكل (٢:٣) يوضح وضع ذكور الطفيل *Nasonia* أثناء التنافس للفوز بتلقيح الإناث.

لو أن هناك ثقب خروج واحد فى محفظة عذراء العائل، فإن الإناث تخرج الواحدة تلو الأخرى من العائل، ولا يمكن للذكر المقيم أن يؤثر بأى وسيلة على توقيت الخروج، إذ يمكن للإناث أن تظهر بسرعة وفى تتابع مستمر يفشل معها الذكر المقيم فى إمنائهم جميعاً. يمكن لهذه الإناث التى فلتت missed أن تعترضها الذكور المشاركة ويتم إمنائها.

يمكن أن يكسر هذا النظام المكاني لطفيل العذراء *Nasonia* فى حالة تواجد عديد من الذكور المنافسة على رقعة وجود العائل host patch، الوضع الذى يمكن حدوثه مع أنواع العوائل المتغذية على الجيفة مثل ذبابة اللحم *Sarcophaga* أو ذباب المقابر *Calliphora*. تحت هذه الظروف تصبح ظاهرة الإختطاف Grabbling بين الذكور هى الإستراتيجية المربحة profitable. يعتبر الإختطاف هو الظاهرة الشائعة بين ذكور عائلة Pteromalidae التى فيها تخرج الذكور عادة فى أعداد كبيرة من عوائل كبيرة، على سبيل المثال خروج ذكور الطفيل *Pteromalus puparium* من عذارى أبى دقيقات من عائلة Pieridae. يحدث التحول من سلوك التسيد المكاني إلى السلوك الإختطافى بسبب أنه عند كثافة معينة حرجة من الذكور المتنافسه يزداد الضغط على الذكر المقيم المحتكر للموقع ويحرم من نجاح الدفاع المستمر عن موقعه عند ثقب الخروج وبذلك يفقد إحتكاره للمكان.

سلوك الأسراب Swarm Behavior

تطير أو تتجمع ذكور عديد من الطفيليات الإنفرادية فى أسراب مثل ذكور الأجناس *Copidosoma, Pachyneuron* وغيرها من طفيليات عائلتى Ichneumonidae, Braconidae وبعض من عائلتى Encyrtidae و Pteromalidae. تظهر هذه الأسراب فى نفس المواقع فى فترة قد تصل لعدة أسابيع وتشتمل هذه الأسراب على آلاف عديدة من أفراد كل نوع، وفى كل منها تكون الغالبية العظمى من الذكور، وغالباً ما تتواجد هذه الأسراب فى الصباح الباكر. تصل الإناث بهدف التزاوج، وعندها تحدث المغازلة وتكون الإناث قابلة للتلقيح وقت وصولها حيث تلقح مباشرة وعندما تلقح تفقد الرغبة فى الجماع. تطلق الذكور إشارات كيميائية مما يزيد من عملية الإنجذاب الجنسى. وبالرغم من وجود إشارات متعددة فى الأسراب التى تحوى عديد من ذكور الأنواع المختلفة، والتى قد تكون متشابهة إلى حد كبير، لكن حدوث التلقيح بين الأنواع المختلفة لا يحتمل حدوثه. وأغلب الإحتمالات أن طريقة الأسراب هذه ليست مهيأة لإستقبال إشارات فاعلة من مسافات طويلة بقدر ما هى أماكن معينة خاصة تجذب كلا الجنسين عندما يكونا فى حالة إستعداد للتزاوج. هذا وقد ذكر أن مثل هذه الأماكن ليست هى الفضلى كأماكن خاصة كمصدر

للغذاء أو وضع البيض مثلاً إذا ما قورنت بما يجاورها من مواقع، لكنها أماكن تتميز بوجود علامات وشواهد Landmarks محددة ودرجة معينة من الإحتماء من الرياح الشديدة.

عوامل إنطلاق المغازلة فى الدنابير Factors and release of display in wasps

فى كثير من الطفيليات الجماعية كطفيل *Nasonia vitripennis* تبقى الذكور الحديثة الخروج على أو قريبة من العائل وتبدأ فى المغازلة فور خروج الإناث مباشرة. تكون الذكور قادرة على ملاقاة الأنثى داخل محفظة عذراء العائل puparium بإستقبال منبه كيميائى، ويقف الذكر وقفة إستعداد على سطح محفظة العذراء لحين خروج الإناث. وعلى العكس من ذلك، فى أنواع قليلة أخرى مثل طفيل *Melittobia* تقترب الإناث من الذكور وكأنها تقدم نفسها للتزاوج. وعلى العكس من سلوك المغازلة فى الأنواع الأخرى، ففى هذا الطفيل يستغرق الذكر فترة طويلة قد تصل إلى نصف ساعة قبل أن يكون على إستعداد للتلاقح copulate. فى الطفيل *Melittobia* تخرج الذكور قبل الإناث حتى لو كانت أكبر منها حجماً (حيث من المتوقع أن تاخذ وقتاً أطول فى النمو) وتبقى داخل محفظة العذراء puparium أو داخل أى غطاء آخر. وغالباً ما يفوز أول ذكر يخرج بمعظم إن لم يكن كل التزاوجات بعد أن يكون قد قتل كل أخوته إما كعذارى او ككوامل خارجة بعده، حيث يدخل معها فى معركة شرسة. وبمجرد تلقيح الأنثى تصير سوجبة للضوء وتتحرك بعيداً تاركة عائلها. تكون النسبة الجنسية متحيزة للإناث بسبب قتل الذكور ويكون للذكور فرص عديدة للتزاوج. قد يصل الأمر فى ذكور بعض الطفيليات مثل طفيل (Mymaridae) *Anagrus* محاولاته فى أن يجامع حتى الفرشاة التى سبق وأن لامست أجسام الإناث من العذارى. وقد يصل الأمر إلى أن ذكور كثير من الأنواع الطفيلية تغازل الأنثى الميتة بنفس الأسلوب الذى تتبعه مع الإناث الحية وربما تحاول الجماع معها. وعادة ما تكون الإناث البكر virgin females أكثر تقبلاً للذكر بمجرد مغازلتها حتى مع أقل فترة من هذه المغازلة، أما الإناث التى سبق إسفادها فتتطلب وقتاً أطول من المغازلة.

يمكن للذكور، بصفه عامة، أن تتلاقح دون سابق مغازلة فلو حدث وتقابل مع أنثى فى وضع التلاقح copulation pasture فسوف يسلك فوراً مسلك التلاقح مستغنياً عن المغازلة. وتشكل هذه القدرة أساس إستراتيجية الذكور المتسللة والتى فيها لو حدث وتواجد ذكر لحظة وجود زوج متغازل courting couple فسرعان ما يمسك بنهاية بطن الأنثى وفى لحظة تقبلها يقوم بتلقيحها (شكل ٣:٣). تم تسجيل هذه الظاهرة، على سبيل المثال، فى الطفيل *Nasonia vitripennis* وكذلك فى الطفيل متعدد الأجنة *Copidosoma desantisi* المتطفل على دودة درنات البطاطس. وغالباً ما

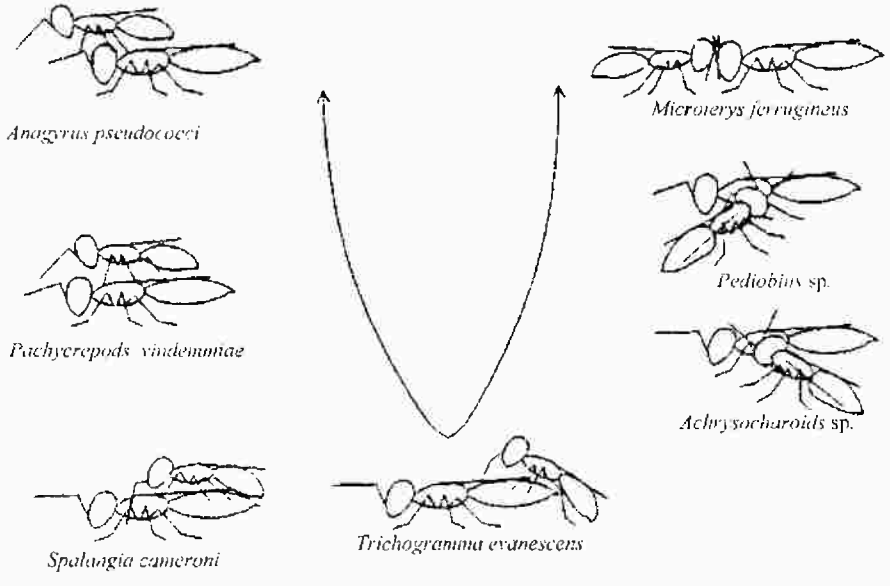
يعاود الذكر الأول المغازلة من جديد بعد حدوث الإسفاد وغالباً ما تعلن الأنثى تقبلها للمرة الثانية ولكن، على العكس من ذلك، لا يستجيب الذكر لهذه الإشارة الثانية من الأنثى بل يبقى فى وضعه ويستمر فى المغازلة لفترة قصيرة قبل أن ينزل من فوقها.

شكل (٣:٣) يوضح رسم تخطيطى لحالة الذكور المتسللة فى الطفيل *Nasonia vitripennis*

تمت محاولات كثيرة فى عديد من الطفيليات الحشرية لمعرفة مصدر الفيرومونات البادئة للمغازلة. فى الطفيل *Diaeretiella rapae*، المتطفل على حشرات المن، عندما فصلت بطن الأنثى وحدها أحدثت مغازلة للذكر دون باقى أجزاء الجسم الأخرى التى فشلت فى ذلك. أما فى الطفيل *Cotesia glomeratus* فينبعث الفيرومون من حلقة معينة من حلقات الجسم. وقد إتضح أنه فى عديد من أنواع جنس *Cotesia* يوجد زوج من الغدد فى الجهاز التناسلى للأنثى يكون مصدراً لهذا الفيرومون. وفى الطفيل *Aprostocetus hagenowii* (Eulophidae) ينبعث هذا الفيرومون من صدر الأنثى وليس من الرأس أو البطن. وفى محاوله للتمييز بين تأثير المنبهات الكيميائية والمرئية على إحداث المغازلة فى الطفيل *Anisopteromalus calandrae* (Pteromalidae) وجد أن العذارى تفرز فيرومون المغازلة الذى يكون فى أعلى تركيزه حول عيونها الحمراء، ويقل هذا التركيز مع العذارى الأكبر سناً، لكن يظهر تاثيرها ثانية فى كوامل الإناث بعد خروجها مباشرة. هذا وقد سجلت هذه الملاحظة فى عديد من حشرات حرشفية الأجنحة وغمدية الأجنحة.

الذكور المغازلة التابعة لفوق عائلة Chalcidoidea إما تعتلى الأنثى كما فى الطفيل *Nasonia vitripennis* (شكل ٤:٣)، أو تبقى بجانبها، أو تواجهها (شكل ٥:٣). فى حالة الطفيل *Nasonia* يعتلى الذكر الأنثى واضعاً رسغه الأمامى على رأس الأنثى، أما وضع بقية الأرساغ الأخرى فتعتمد على حجم كل من الذكر والأنثى (شكل ٤:٣).

شكل (٤:٣) يوضح رسم تخطيطى لوضع الذكر بالنسبة للأنثى فى الطفيل *Nasonia vitripennis*



المغازلة على ظهر الأنثى

المغازلة بجوار الأنثى

شكل (٥:٣) يوضح بعض الأوضاع المختلفه للمغازلة فى الطفيليات الحشرية سواء تمت فوق أنثى الطفيل أو بجوارها.

إنتاج المنبهات Stimuli production

بمجرد أن يوجه الذكر نفسه التوجيه الصحيح بالنسبه للأنثى وتصبح الأنثى ساكنة إستجابة لذلك، يبدأ فى عملية المغازلة. فى بعض المجاميع الخاصة من الطفيليات يكون سلوك المغازلة غير ظاهر للعيان، بينما فى البعض الأخر يكون محدداً وواضحاً .لابد من التركيز على أن بعض الحركات التى تؤدى أثناء المغازلة قد لا تثير الأنثى ويمكن أن يشار إليها أنها حركات إضافية. هناك من المؤثرات والمنبهات التى تلعب دورها فى سلوك المغازلة، قد تكون سمعية أو كيميائية أو غير ذلك.

أ- المنبهات السمعية Acoustic stimuli

تحرك ذكور عديد من الزنابير الطفيلية أجنحتها عند الإقتراب من الأنثى وأثناء مغازلتها، وترتبط حركات الجناح هذه بإنتاج تذبذبات صوتية علماً بأن الأجنحة ليست هى مصدر هذا الصوت الذى ربما يكون هوائى المصدر air-borne وليس مادى المصدر. يكون نمط هذه الأصوات المنبعثة أثناء المغازلة مميزاً جداً لكل نوع حشرى مما يؤكد أن لها دوراً هاماً فى سلوك المغازلة. تحرك الذكور المتقدمة فى العمر أجنحتها بدرجة أقل من تلك الحديثة وبالتالى تكون أقل قدرة ونجاحاً فى سلوكها التغازلى لقلة إنتاج تلك الأصوات وربما يكون أيضاً بسبب قلة فى إنتاج فيرومون المغازلة كما سيأتى ذكره بعد. كما يصدر كلا الجنسين من بعض أنواع ذباب السرفيس مثل *Syrphus corollae* و *Sphaerophoria flavicauda* و *Xanthogramma aegyptium* نغمات صوتية مميزة. وقد أشار هدسون Hodson، ١٩٣٢ فى دراسته على ذبابة النرجس الكبيرة *Merodon equestris* أن كلا الجنسين يدعو كل منهما الآخر عن طريق نغمات صوتية إهتزازية عالية التردد تصدر غالباً من الثغور التنفسية. هذا وقد سجل هيلينز Hellins، ١٨٨١ أن ذكور ذباب السرفيس من النوع *Sericomyia borealis* هو الجنس المغنى فى فترات راحته على الأحجار، لكنه ذكر أنه لم يتمكن من معرفة مصدر هذا الصوت.

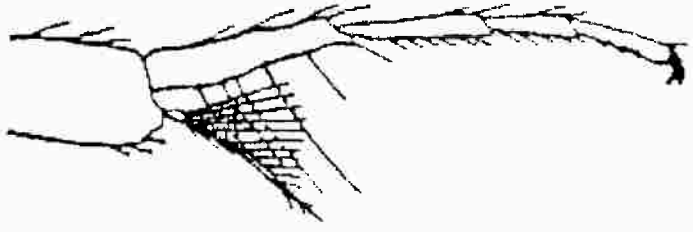
ب- المنبهات الكيميائية Chemical stimuli

يبدو أن المنبهات الكيميائية تلعب دوراً هاماً فى الإتصالات على مسافات قصيرة. وقد أوضحت التجارب ما لهذه المنبهات من أهمية فى إحداث تقبل الأنثى للذكر. فعلى سبيل المثال، كما فى الطفيل *Nasonia*، يرتبط بداية هذا القبول بإيماءة من رأس الذكر، ومع هذه الإيماءة تمتد أجزاء الفم إلى أعلى وتنسحب مع الإماءة السفلى. ويرتبط إمتداد أجزاء الفم

بإنسياب فيروموناً يعمل كمنبه كيميائى. ويظهر أن هذا السلوك يرتبط بعديد من طفيليات عائلة Pteromalidae. وتأسيساً على ما يحدث فى الحشرات الأخرى من غشائية الأجنحة مثل النمل والنحل، فإن مصدر هذا الفيرومون هو غدد الفكوك العلوية للذكر. هذا ويظهر أن فيرومونات الملامسة contact pheromones المتواجدة على سطح الكيوتيكل والتى تكون من الخصائص المميزة لكل نوع تلعب دوراً فى تعرف الزوج المتلاحم على بعضه ومع بداية المغازلة تلعب تلك الفيرومونات دوراً فى إستمراره.

جـ- أنواع المؤثرات الأخرى Stimuli of other kinds

ترتبط المغازلة فى العديد من أنواع الزنابير المتطفلة بحركات من الأرجل تشمل التطبيل drumming، والنقر tapping، والرفس kicking، والتمرجح swinging، وتستعمل كل هذه الأشكال من الحركات فى إثارة الأنثى باللمس. تمتلك ذكور بعض الأنواع أرجلاً واضحة الزخرفة. فعلى سبيل المثال، يمتلك ذكر الطفيل (Pteromalidae) *Mesopolobus* خصلاً من الشعيرات زاهية التلوين يحركها الذكر أمام العيون المركبة للأنثى أثناء عملية المغازلة. ومن المقترح أن يكون لها عمل مرئى فى ذلك السلوك. وفى الطفيل *Nesolynx albiclavus* (Eulophidae) يوجد تحور غير عادى فى الرجل الوسطية لذكره، إذ يحمل المهماز الساقى tibial spur إمتداد مثلثى الشكل يمتد منه شعيرات طويلة تأخذ شكل المروحة (شكل ٦:٣).



شكل (٦:٣) يوضح التحور المتواجد على المهماز الساقي للرجل الوسطية لذكر الطفيل *Nesolynx albiclavus*

ويعمل هذا التركيب على إحكام ملامسة الأنثى أثناء عملية التطبيل ولو أنه ليس من المعروف إن كان له أى دور فى سلوك الأنثى. كما أن لذكور الطفيل *Melittobia acasta* قرون إستشعار ذات شكل خاص تعمل كمقابض claspers للإمساك بقرن إستشعار الأنثى أثناء المغازلة، كما تكون عقلة الأمسل منتفخة تحمل ثقوباً قليلة بداخلها نسيج ذو طبيعة غدية مما يوضح أن

هناك منبه كيميائي يسهم فى هذا السلوك. كما يحرك الذكر عندما يمتطى ظهر الأنثى أرجله الوسطية والخلفية محدثاً رفسات فى مقدمة الأنثى عند مستوى عيونها أو خلفها. وحيث أن هذه الأرجل مزودة بشعيرات كيتينية فربما تعمل مثل هذه الحركات كمنبهات حسية.

إختيار الإناث للذكور Choice of male by females

يبدو أن الإناث من الزنابير الطفيلية لا تظهر أهمية فى إختيار ذكورها. فعادة ما تتزاوج الأنثى البكر مع أول ذكر من نوعها تتقابل معه. هناك أمثلة قليلة عن الإختيار الهادف بين الأعداء الطبيعية. تعتبر حشرة *Hylobittacus apicalis* (Mecoptera) إحدى هذه الأمثلة إذ فيها تقتنص كل من الأنثى والذكر فريسة غالباً ما تكون من رتبة ذات الجناحين بأحجام متفاوتة تثقبها بأجزاء فمها دافعة فيها مادة سامة لشلها مع إنزيمات هاضمة تحللها داخلياً. وبجانب التغذية على الفريسة، يمكن أن يقدم الذكر لأنثاه إحدى هذه الفرائس كهدية زواج nuptial gift تلتهمها الأنثى أثناء عملية التزاوج. أثناء تعلق الذكر بأرجله الأمامية يطلق فرموناً منبعثاً من غدد فى نهاية البطن. تتقدم الإناث التى تقبل التلقيح وتأخذ وضع التعلق مجاورة للذكر وتمسك بالفريسة وعندئذ يطلق الذكر الفريسة بمجرد ملامسته للفتحة التناسلية لها. تفضل الإناث الذكور التى تحمل فريسة أكبر ولو أن هذا التفضيل لا يعتبر برهاناً باتاً على إختيار التلقيح الهادف adaptive mate. تتواجد فرائس هذه الحشرة بأحجام متفاوتة فى الوسط المحيط بها، فالأنثى تصطاد صغيرها وكبيرها ولا تنبذ الصغير منها الذى تصطاده بنفسها، لكنها تنبذ الصغير منها وترفضه إذا قدم كهدية زواج من الذكر. تتغذى الأنثى على الفريسة خلال فترة الجماع. يجامع الذكر الذى قدم فريسة كبيرة أنثاه لمدة ٢٠ دقيقه أو أكثر وهو – وليس الأنثى – الذى ينهى الإتصال الجنسى. وعلى العكس من ذلك، فان الذكر صاحب الهدية الصغيرة الحجم لا يفوز بالإتصال الجنسى إلا لمدة ٥ دقائق على الأكثر، أو قد لا يحدث هذا الإتصال، والأنثى فى هذه الحاله هى التى تنهى الإتصال الجنسى وليس الذكر كما هو الحال فى الفريسة الكبيرة. هذا وقد وجدت أيضاً مثل هذه العلاقة الموجبة بين مدة الجماع وحجم الهدية المقدمة فى حشرة *Empis borealis* (Empididae). حيث وجد أن فترة التسافد لابد أن تزيد عن ٥ دقائق حتى يتمكن أى حيوان منوى من الإنتقال من الذكر للأنثى ولذا فإن تقديم الهدايا صغيرة الحجم لا تؤدى بالضرورة إلى عملية الإمناء insemination، وعلى العكس من ذلك فإن فترة التسافد الطويلة التى يفوز بها الذكر بتقديمه هدية كبيرة الحجم تؤدى إلى إتمام هذه العملية. وفى خلال الفترة من ٥–٢٠ دقيقه ترتبط كمية الحيوانات المنوية المنتقلة إرتباطاً موجباً مع وقت التسافد. وبعد إتمام عملية الإمناء الكاملة، فان الأنثى تبقى غير قابلة لأى تلقيح آخر لمدة ٤ ساعات، خلالها تضع حوالى ثلاث بيضات فى المتوسط.

تعتمد إناث حشرة *Hylobittacus* بشدة على تغذية الذكور لها أثناء فترة وضع البيض. وقد سجل أن التغذية على هدية الزواج تكون هادفة حيث تقلل من إحتمال موت الأنثى إذ تكون أقل عرضة للإفتراس عما لو قامت بنفسها بصيد أو إقتناص فريسة للتغذية عليها، وبذا يزداد الإحتمال فى أن البيض المخصب بواسطة الحيوانات المنوية للذكر سوف يوضع فعلاً. هناك نقطة أخرى هامة وهى أن الفرائس كبيرة الحجم تكون متاحة بكميات محدودة ولذلك فإن نسبة قليلة من الذكور سوف تساهم فى الإنتاج reproduction. يحمل ٩٠% من الذكور المقدمة للهدايا فرائس كبيرة، بينما ١٠% منها تحمل فرائس صغيرة وهذه النسبة الأخيرة سوف تميز بواسطة الإناث. وقد إتضح أن الذكور التى تصيد فرائس كبيرة تكرر ذلك بإستمرار مما يفسر أن هذه الذكور التى تختار بواسطة الإناث ربما تختلف وراثياً عن تلك التى تحتقر أو ترفض spurned من الأنثى.

سجلت حالة أخرى من حالات إختيار الإناث لذكورها وما يتبعه من جوانب أخرى من إنتاج جيد فى حشرة الذباب العقربى *Panorpa vulgaris* (Mecoptera) وهى ليست بمفترسة ولكنها مترممة وتتغذى أساساً على الميت من مفصليات الأرجل. لا تمارس هذه الحشرة الاختيار الهادف لكى تتزاوج، إلا أنها تأخذ وقتاً أطول وتستقبل حيوانات منوية أكثر مع الذكور التى تقدم لها هدايا الزواج (وهو لعاب غنى بالبروتين) عن تلك التى لا تقدم شيئاً. تسمى الذكور الأولى بالذكور عالية التغذية nutritionally high males والأخرى بالذكور منخفضة التغذية nutritionally low males. وبسبب أن الذكور لابد لها من أن تتغذى حتى تبدأ فى إنتاج اللعاب وبسبب أن مصادر هذا الغذاء محدوداً مما يستلزم منافسة قوية، فقد أفترض أن الإختلافات فى إنتاج اللعاب يرتبط بالإختلافات فى القدرة على المنافسة والنضال. وبذا يمكن أن يكون إنتاج اللعاب هو القاعدة فى الإنتخاب الجنسى sexual selection فى هذه الحشرة بسبب العلاقة الموجبة بين الكمية المنتجة وفترة التسافد ونجاح الإخصاب. هذا وقد وجد أن أبناء الأباء عالية التغذيه لها القدرة أيضاً على المنافسة والنضال فى الحصول على الغذاء أكثر من أبناء الأباء منخفضة التغذية، كما أنها تفوز بالجماع ليس بسبب قدرتها التنافسية فقط بل بقدرتها على تتبع الإناث بقوة أكبر مع تفضيل الإناث للجماع معها.

تقبل الذكر والأوضاع المصاحبة Receptivity and associated postures

بصفة عامة، يصاحب تقبل الأنثى للذكر تغيرات فى وضع أجزاء من جسمها، فهى ترفع نهاية بطنها، فاتحة فتحة تناسلها. ربما يكون هناك تفاوت فى هذه الأوضاع وفقاً للمجاميع التقسيمية المختلفة. فعلى سبيل المثال، فى طفيليات عائلة Eulophidae، يرتخى وسط الأنثى مع رفع بطنها إلى أعلى موجهة الرأس وقرون الإستشعار إلى أعلى أيضاً. وفى طفيل *Nasonia*

والأنواع الأخرى القريبة له من عائلة Pteromalidae تخفض الأنثى الرأس مع سحب شماريخ قرون إستشعارها تجاه المنطقة الأمامية من الرأس، وبمجرد أن تظهر علامات الرضا والتقبل يتوقف الذكر عن المغازلة ويبدأ السلوك التسافدى، وهنا يطفو سؤال على السطح، ما هى الظواهر المسئولة عن هذا التغيير؟ هناك ظاهرتين لهذا التفسير، الأولى هى رفع الأنثى لبطنها مما يهيء تحفيز حسى للذكر المغازل الذى يعتليها، لكن هذا التفسير ليس هو السبب فى طفيليات أخرى مثل طفيل *Nasonia* والأنواع القريبة له وذلك بسبب الوضع الأمامى المتقدم له فوق الأنثى (شكل ٧:٣) مما لا يتيح له فرصة هذا التحفيز والتأثير عليه، ولذا فهناك تفسير آخر فى مثل هذه الحالات وهو إنثناء قرون إستشعار الأنثى لأسفل والذى يمكن أن يدرك بسهولة بواسطة الذكر.

شكل (٧:٣) رسم تخطيطى لوضع الذكر أثناء المغازلة فى طفيليات عائلة Pteromalidae

أثناء عملية التسافد، غالباً ما يكون الذكر ممتطياً ظهر الأنثى. في بعض الحالات يتلاقى طرفا البطن بحيث يصبح أحد الجنسين مضاداً لإتجاه الجنس الآخر tail to tail كما في حشرة إبرة العجوزة *Labidura riparia* (شكل ٨:٣)، وأيضاً فى ذبابة السرفيس كما فى *Sphaerophoria flavicauda* (عوض الله، ١٩٦٨).

شكل (٨:٣) يوضح التسافد في إبرة العجوزة *Labidura riparia* (عن الحسيني ١٩٦٩).

عادة ما يكون هذا التقبل الجنسى من إناث ذنابير الطفيليات محدد فقط بعدد من المرات وقد يصل لمرة واحدة فقط كما فى أنواع الطفيل *Melittobia* spp.. ترفض الأنثى عند نقطة معينة أى تزاوج آخر لعوامل تسهم فى جعل الأنثى رافضة، مؤقتاً أو دائماً، مؤثرات المغازلة. من هذه العوامل ما يتعلق بالإمناء insemination فالحيوانات المنوية المخزونة (إمتلاء القابلة المنوية) قد تكون هى السبب المباشر لذلك وهو السبب الأكثر قبولاً، أو قد يحتوى القذف على مواد أخرى بخلاف الحيوانات المنوية تفرز من الغدد الإضافية يكون لها تاثير غير مباشر ولو أن ذلك يصعب تأكيده.

فى عديد من المجموعات الأخرى من الحشرات، يكون العودة لتقبل الذكر تحت تحكم هرمونى مباشر يرتبط إما بنضج البيض أو وضعه ومثل هذه الإناث يمكن أن تتزاوج قبل وضع البيض مباشرة سواء يوجد أو لا يوجد حيوانات منوية فى قابلتها المنوية ومن أمثلة تلك الحشرات الرعاشات وذباب الروث وكذلك الطفيل *Goniozus legneri* حيث فى التربية المعملية كانت كل الأفراد المتاحة من هذا الطفيل إناث لم تلقح على الإطلاق وبدأت فى وضع البيض غير المخصب. أمكن حفظ تلك الإناث فى درجة حرارة ١٠ درجة مئوية بالمعمل لحين خروج الجيل الجديد من الذكور الذى لقح تلك الإناث وعاودت وضع البيض مرة أخرى، وكان النسل الناتج به ذكور وإناث على السواء.

هناك عامل آخر فى مجموعات عديدة من الذنابير الطفيلية يكون سبباً فى عملية الرفض أو التمنع هذه، وهو أن حدوث التقبل الواضح من جانب الأنثى للتلقيح قد يكون هو نفسه دافعاً لعدم العودة بسرعة إلى تقبل الذكر. فعلى سبيل المثال، فى طفيل *Nasonia* (وغيره من طفيليات عائلته) إذا حدث وكانت الأنثى فى حالة تقبل للذكر لكن لم يتم إسفادها بسبب إزاحة الذكر قبل أن يتلامس جنسياً يجعل الأنثى رافضة لأى ذكر بعد هذا الحدث. وقد لا يكون إزاحة الذكر فى أى وقت آخر غير هذا التوقيت الحرج له مثل هذا الرفض.

تكرار التزاوج وعمر الحشرة

يمكن أن يقصر التزاوج المتكرر من عمر الفرد. فى ذكور وإناث حشرة الدروسوفلا، توجد علاقة سالبة معنوية بين تكرار التزاوج وعمر الفرد سواء كان ذكراً أم أنثى. توجد مثل هذه العلاقة أيضاً فى الذنابير المتطفلة. سجل تناقص معنوى فى عمر ذكور الطفيل *Dibrachys* sp.(Pteromalidae) التى تزاوجت مع خمس إناث فى اليوم، مقارنة بتلك التى تزاوجت مرة واحدة

فقط في اليوم. فى عديد من الطفيليات، تستمر الذكور فى التلاقح لدرجة أنها تموت وهى فى ذات الفعل كما فى الطفيل *Melittobia acasta*.

التزاوج وسلوك وضع البيض

يتفاوت تأثير التزاوج فى سلوك وضع البيض فى الأنواع المختلفة من الطفيليات. ففى طفيل *Nasonia* وطفيل *Lariophagus* لا يوجد أى إختلاف فى سلوك وضع البيض بين الإناث البكر وتلك التى لقحت. أما إناث طفيل *Melittobia acasta* تستطيع، بمجرد تلقيحها، أن تضع بيضاً بمجرد وجود العائل المناسب ويصل معدل وضع البيض إلى أقصاه خلال يوم أو يومين. وعلى العكس من ذلك، فإن إناثه غير الملقحة عندما توضع مع العائل فانها توخزه بآلة وضع البيض بغرض التغذية فقط ولا تضع فيه بيضاً، ولكن بعد يوم أو يومين فإنها تضع بيضة أو عدد قليل جداً من البيض بالرغم من وجود بيض متاح فى مبايضها. وهنا يتضح تأثير التلقيح فى سلوك وضع البيض. تضع الإناث البكر لطفيل *Cotesia glomerata* وبصفه دائمة، عدداً من كتل البيض أقل من إناثه الملقحة سواء فى الحقل أو المعمل. وإذا لقحت هذه الإناث العذارى أثناء فترة حياتها، فى التجارب المعملية، تبدأ فى وضع كتلاً أكبر من البيض. كذلك فى عديد من طفيليات عائلة Aphidiidae وجد أن الإناث الملقحة تبقى لمدة أطول فى مكان العائل وتتطفل على عدد أكبر من أفراد المن فى وحدة الزمن وتضع عدداً أكبر من البيض فى العائل مقارنة بالإناث العذارى.

الإفتراس الذاتى الجنسى Sexual cannibalism

هناك مشكلة تواجه ذكور بعض المفترسات الحشرية إذ تعامل من جانب الإناث كفرائس وتقتل قبل أن يتم إتمام إحراز التلقيح. وهناك إستراتجيتين يمكن أن تقوم بها الذكور لتعظيم لياقتها فى مثل هذه الظروف.

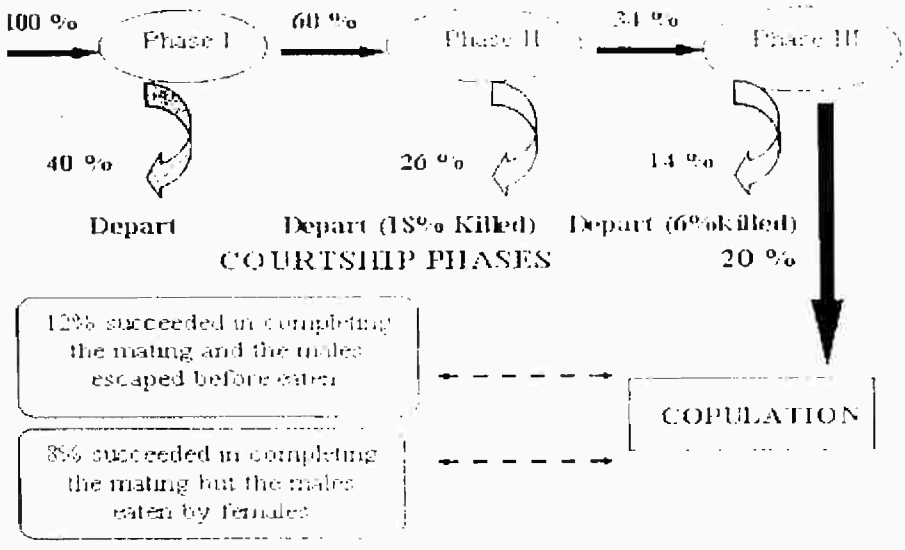
(١) تحاول الذكور أن تهدىء الإناث بتقديم الطعام أو أى مادة أخرى، أو عن طريق إشارات خاصة، ومثل هذه الإستراتيجية تتمثل فى أنواع الحشرات من عائلة Empididae من رتبة ذات الجناحين. وبداخل هذه العائلة يوجد تدرج فى السلوك كما يلى:-

أ- تلتهم الأنثى الفريسة دون أن يكون لها علاقة بالمغازلة، أى بدون تهدئة للأنثى، ومن أمثلة ذلك أجناس حشرات *Platypalpus, Hybos, Empis trigramma, Empis punctata*.

ب- تلتهم الأنثى الفريسة التى تقدم بواسطة الذكر أثناء عملية الجماع، ومن أمثلة ذلك العديد من أنواع جنس *Empis*.

جـ- الفريسه أو المادة التى تقدم بواسطة الذكر لا تتغذى عليها الأنثى بل تقوم بدور المنبه المؤدى إلى عملية الجماع. فى حشرة *Hilara* تغلف أى مادة غير حية فى نسيج حريرى تفرز خيوطه من غدد فى الرسغ الأمامى لرجل الذكر، وأحياناً قد يكون هذا النسيج فارغاً – كالبالون- من أى مادة فيه.

(٢) تخاطر الذكور لإتمام عملية التلامس الجنسى دون تهدئة للأنثى. وقد يقدم الذكر على ذلك فيما لو أن هذا التزاوج، الذى سيودى بحياته عندما تأكله الأنثى، سوف يؤدى إلى ترك ذرية أكبر عن تلك التزاوجات التى لا تكون مميتة. ومن أمثلة هذه الإستراتيجية ما يحدث لحشرات أفراس النبى. يعرف من مدة طويلة عن السلوك التزاوجى فى هذه المجموعة من الحشرات بحدوث ظاهرة الإفتراس الذاتى. يقترب الذكر من الأنثى من الخلف بخطوات محسوسة فى إتجاهها على غير عادته الطبيعية فى الحركة. وفجأة يقفز على ظهر الأنثى ممسكاً إياها بأرجله الأمامية المعدة للقنص. وبمجرد وصوله إلى أرجلها الأمامية المعدة للقنص يوجه آلة سفاده بالقرب من آلة وضع بيضها. ويتطلب الأمر من الأنثى أن ترفع آلة وضع البيض قبل أن يتمكن الذكر من جماعها بنجاح. وتحتاج عملية التزاوج الناجحة من ٤ – ٥ ساعات. وحين إكتمال الجماع يسقط الذكر من فوق الأنثى بعيداً قبل أن تدركه. ولكن قد يحدث أنه أثناء تواجد الذكر فوق الأنثى أن يفقد قبضته عليها وفى هذه الحالة يمكن للأنثى أن تضربه وتمسكه ملتهمة إياه وإلتهامه فى هذه المرحلة لا يستبعد إتمام عملية التلامس الجنسى والإمناء، لكن الإعتقاد السائد بفصل رأس الذكر كضرورة أولى لإحداث القذف غير صحيح، حيث تسلك الذكور السليمة نفس المسلك كتلك المفصولة رأسها. في دراسة على التزاوج في فرس النبي *Sphodromantis viridis* (يونس ٢٠٠٣م)، ذكر أن عملية المغازلة تمر بثلاث مراحل قبل بداية عملية التسافد وهي توجه الذكر، والقفز على ظهر الأنثى، ثم إستقرار الذكر وتلامس الأعضاء التناسلية. وجد أنه من بين ٢٠ زوجاً (تم إستخدامهم في التجربة) لم يتمكن ١٦ زوجاً (٨٠%) من إتمام المراحل الثلاث للمغازلة وإتمام عملية التلقيح. البعض منهم تم رفضهم بواسطة الأنثى وتمكنوا من الهرب، والبعض الآخر تم إلتهامهم بواسطة الأنثى. أما الأربعة أزواج الباقية (٢٠%) الذين تمكنوا من إتمام عملية التزاوج فقد تمكن ٨% منها من الهرب قبل أن تلتهمه الأنثى، ١٢% تم التهامها (شكل ٩:٣).



شكل (٩:٣) يوضح تتابع عملية المغازلة وسلوك التزاوج في فرس النبي لتوضيح نسبة الأفراد في كل مرحلة (يونس ، ٢٠٠٣).

كان هناك شك وجدل كثير حول الإفتراس الذاتى الجنسى فى حشرات فرس النبى. يرى البعض أن هذا السلوك يمليه التربية المعملية بسبب ظروف خاصة فى التغذية أو الحبس، بينما يرى البعض الآخر أن هناك من الظواهر بأن الأنثى تكون أكثر لياقة وبفارق معنوى بإلتهامها للذكر. فقد وجد فى حشرة *Herodula membrancea* أن إحتمال إفتراس الذكر يرتبط بشدة مع النظام الغذائى للأنثى. فالإناث التى تربى على ٠,١ جم وزن جاف من صراصير الغيط فى اليوم (وهو غذاء لا يكفيها) التهمت ١٢ ذكراً من ١٤ حالة. بينما تلك التى تمد بـ ٠,٤٢جم وزن جاف من صراصير الغيط فى اليوم التهمت ذكراً واحداً فقط من ٥ حالات، وكنتيجة لذلك كانت القدرة التناسلية (مقدرة بوزن كتل البيض) للإناث فى الحالة الأولى أعلى معنوياً من إناث الحالة الثانية. أيضاً لوحظ أن الذكور تتعامل بمنتهى الحرص فهى تقفز على ظهر الأنثى حريصة بأن لا تمسك الأنثى بها.

المغازلة كمصدر للصفات التقسيمية

يسبب التفاوت الواسع فى الذنابير الطفيلية تحديات كبيرة لعلماء التقسيم. قد تقدم العروض الخاصة بالسلوك التغازلى صفات خاصة مميزة لكل نوع. إذ تشتمل على مجموعة من الحركات التى يمكن إستخدامها فى أغراض التعريف. على سبيل المثال، كان يعتقد لفترة طويلة أن الطفيل

Muscidifaurax هو جنس وحيد المظهر يتبعه نوع واحد فقط وهو *M. raptor* ، لكن أثبتت الإختلافات فى السلوك التغازلى أن هناك ثلاث أنواع أخرى قريبة sibling species لهذا النوع، متمثلة فى حركة قرون الإستشعار، والفترات بين دورات المغازلة المتتابعة. وجدت نفس الحالة أيضاً فى طفيل *Nasonia vitripennis* إذ أمكن تمييز ثلاث سلالات لهذا النوع إعتماداً على سلوك المغازلة.

ثانياً: سلوك التغذية Feeding Behaviour

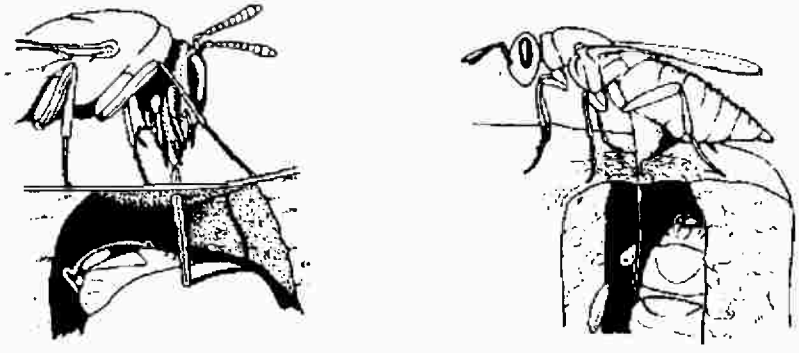
١- سلوك التغذية فى الطفيليات

من المعروف أن الغذاء ضرورى لكل الكائنات الحية بما فيها الطفيليات والمفترسات. تستطيع الحشرات الكاملة لبعض الطفيليات أن تتزاوج وتضع بيضاً داخل معامل الأبحاث دون أن تتناول غذاءً وربما يكون ذلك إضطرارياً لإشباع غريزة التكاثر. هناك العديد من المواد الغذائية التى تستخدم معملياً لتغذية الطفيليات مثل عسل النحل المخلوط ببروتين وكذلك المحاليل السكرية المركزة أو المخففة.

أ- التغذية على العائل (التغذية الحيوانية)

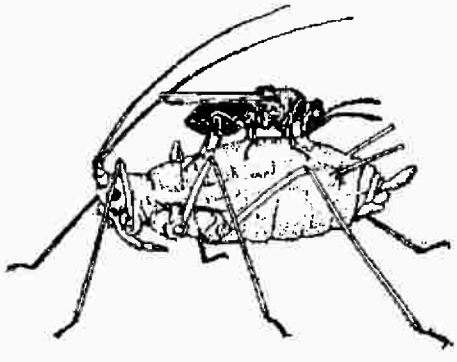
من المعروف أن إناث العديد من الطفيليات مستمرة تكوين البيض synovigenic parasitoids لا تتطفل فقط على عوائلها بل تتغذى أيضاً عليها. تمد هذه التغذية إناث الطفيليات بمواد بروتينية لضمان إستمرار إنتاجها للبيض. فى بعض الأنواع الطفيلية، قد تسبب هذه التغذية قتل العائل وهو ما يطلق عليه التغذية المهلكة للعائل destructive host feeding مما يجعله غير مناسب لوضع البيض. وحتى فى تلك الطفيليات التى تستنفذ - بتغذيتها - كمية قليلة من محتوى العائل أى التغذية غير المهلكة له non-destructive host feeding، فإن القيمة الغذائية للعائل اللازمة لنمو نسل الطفيل تكون قليلة وقد لا تضع الأنثى فيه أو عليه البيض على الإطلاق (أو تضع عدداً قليلاً جداً منه فى حالة الطفيليات الجماعية). يعتبر هذا سلوك إفتراسى من وجهة نظر المكافحة البيولوجية. تنتشر هذه الظاهرة فى طفيليات رتبة غشائية الأجنحة ولم يتم تسجيلها فى طفيليات رتبة ذات الجناحين حيث لا تمتلك إناث هذه الطفيليات آلة وضع بيض حقيقية قوية كما فى رتبة غشائية الأجنحة. ومن أمثلة تلك الطفيليات ما هو موجود فى الطفيل الخارجي الجماعي *Goniozus legneri* التابع لعائلة Bethylidae المتطفل على فراشة دقيق البحر الأبيض المتوسط *Anagasta kuehniella*، ودودة ورق الزيتون *Palpita unionalis* وكذلك دودة اللوز القرنفلية

Pectinophora gossypiella حيث تمتص الإناث سائل العديد من يرقات عائلها لإنضاج البيض. توجد هذه الظاهرة أيضاً فى الطفيل *Nasonia vitripennis* المتطفل على عذارى الذباب، وفى الطفيل *Dibrachoides dynastes* (Pteromalidae) الذى يتطفل على عذارى سوسة البرسيم *Hypera postica*، وفى الطفيل *Habrochytus cerealella* المتطفل على يرقة فراشة الحبوب (شكل ١٠:٣)، والطفيل *Aphidencyrtus aphidovorus* المتطفل على المن *Macrosiphum cornelli* (شكل ١١:٣). وقد وجد أن طفيليات الذباب الأبيض من جنسى *Encarsia* و *Eretmocerus* تقوم بالتغذية على العائل كمصدر رئيسى للغذاء. ومن المهم جداً الإشارة إلى أنه وجد أيضاً أن هذا السلوك هام جداً فى ضبط تعداد الذباب الأبيض فى الطبيعة بل أنه يفوق، فى بعض الأحيان، عملية التطفل نفسها. تتكون ثقوب التغذية feeding punctures إما فى بيض أو يرقات (شكل ١٠:٣) أو عذارى أو الأطوار الكاملة (شكل ١١:٣) لهذه العوائل، وعلى وجه التحديد فى الطور الذى تهاجمه أنثى الطفيل. فى حالة طفيليات *Nasonia* وكذلك *Dibrachoides* فإنه يحدث أن تتجول الأنثى باحثة بقرنى إستشعارها عن أنسب مكان تغرس فيه آلة وضع البيض وغالباً ما يكون أضعف مكان وهو الأغشية البينية intersegmental membrane الموجودة بين حلقات الجسم. تدفع الأنثى آلة وضع البيض فى هذا المكان المناسب من جسم العائل ثم تحركها حركة دائرية لمده دقيقتين إلى ثلاث دقائق ثم تسحبها إلى الخارج بحيث لا يبقى إلا نهايتها الطرفية المدببة فقط داخل العائل. يتبع ذلك إفراز سائل أبيض اللون يصل بين جدار العذراء من الداخل والسطح الخارجى لمحفظة العذراء puparium أو الشرنقة cocoon ويتجمد هذا السائل فى نصف دقيقة فقط. تدفع الأنثى بآلة وضع البيض ثانية داخل تلك المادة المتجمدة حتى تثقب جسم العذراء ثم تسحبها ببطء مرة أخرى تاركة خلفها أنبوبة مفتوحة الطرفين أحد طرفيها فى جسم العذراء والطرف الآخر أعلى سطح الشرنقة أو محفظة العذراء. وتلك هى أنبوبة التغذية feeding tube التى من خلالها تمتص أنثى الطفيل سائل العائل بواسطة أجزاء فمها. يكون للغدد الإضافية accessory glands دوراً فى تكوين هذه الأنبوبة من خلال إفراز السائل الأبيض.



(ب) (أ)

شكل (١٠:٣) يوضح شكل أنثى الطفيل *Habrochytus cerealella*: (أ) أثناء وضع البيض على يرقة فراشة الحبوب، (ب) أثناء التغذية على سائل يرقة العائل من خلال أنبوبة التغذية التى صنعتها بواسطة آلة وضع البيض (فولتون Fulton ، ١٩٣٣).



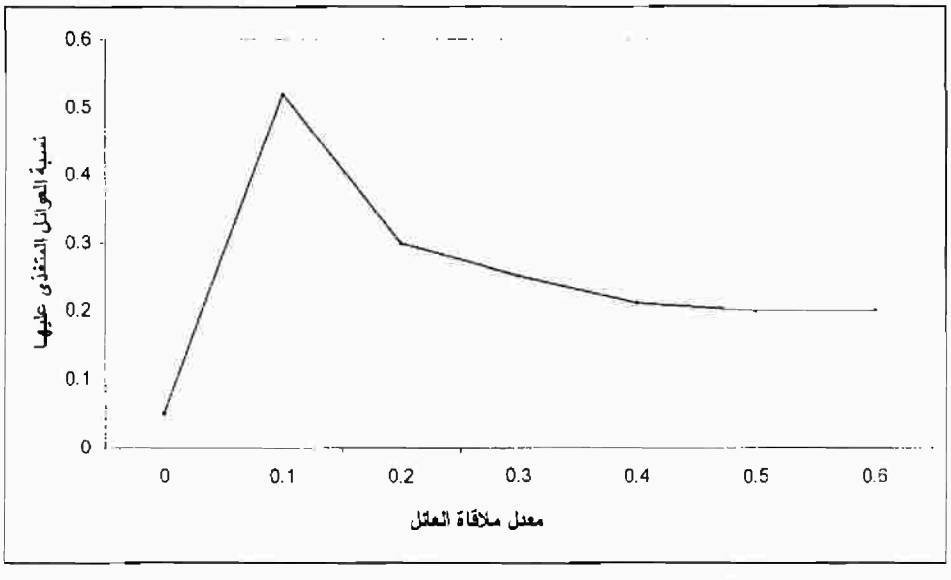
شكل (١١:٣) يوضح شكل أنثى الطفيل *Ahidencyrtus aphidovorus* أثناء التغذية على السائل المنبثق من جسم عائله *Macrosiphum cornelli* نتيجة الثقب المتكون من آلة وضع بيض الطفيل (جريسوود Griswood ، ١٩٢٢)

يعتبر هذا النوع من الغذاء النتروجينى هام وضرورى لإناث الطفيليات لإنضاج البيض قبل وضعه وقد ثبت ذلك بالفعل فى طفيل *Nasonia vitripennis* الذى يتطفل تطفلاً خارجياً على عذارى الذباب، إذ لا تضع أنثى الطفيل بيضاً قبل أن تتغذى على سائل عائلها، وعندما تمنع الظروف البيئية إناث الطفيليات من هذا الغذاء (وقت ندرة العائل)، تضمحل مبايضها بما فيها من بيض ويعاد امتصاص البيض مرة أخرى ويعود الطفيل ثانية إلى الغذاء الكربوهيدراتى (مثل رحيق الأزهار والندوة العسلية).

فى بعض الحالات، قد يحدث أن تتغذى أنثى الطفيل على عائل سبق أن وضعت فيه بيضاً ومن أمثلة ذلك، ما وجد فى الطفيل *Ephialstes instigator* حيث تحدث الأنثى ثقوباً فى عذارى عائلها كما سبق شرحه ولكن قبل ذلك تكون الأنثى قد وضعت بيضها على تلك العذارى مما يعرض ذريتها للهلاك ومما يوضح قلة التطور والرقى في هذا الطفيل عند مقارنته بسلوك غيره من الطفيليات مثل الطفيل *Goniozus legneri*.

يعتمد قرار التغذية على العائل أو وضع بيض فيه على عدد البيض الناضج الذى تحمله أنثى الطفيل أو بمعنى أخر حمل البيض egg load. من المتوقع أن الأنثى ذات الحمل الثقيل من البيض الناضج سوف تكسب من وضع بيضها فى أو على العائل أكثر من التغذية عليه، ولو أن هذا السلوك لا يتضح تماماً فى حالة العوائل صغيرة الحجم. أما فى حالة الإناث التى تكون قد إستنفذت بيضها الناضج فسوف تكسب أكثر من تغذيتها على العائل. وبوضوح كامل، فإن قرار التغذية على العائل يتوقف ديناميكياً على الحالة الداخلية لأنثى الطفيل وعلى عمر الأنثى إذ أن فترة حياة الأنثى تتناقص مع العمر.

ومن المتوقع فى سلوك التغذية المهلكة للعائل أن نسبة العوائل المتغذى عليها بواسطة أنثى الطفيل تزداد مع تناقص العوائل المتاحة (شكل ١٢:٣).



شكل (١٢:٣) يوضح العلاقة بين معدل ملاقاة العائل وإحتمالات التغذية عليه (تشان وجودفراى Chan and Godfray ، ١٩٩٣).

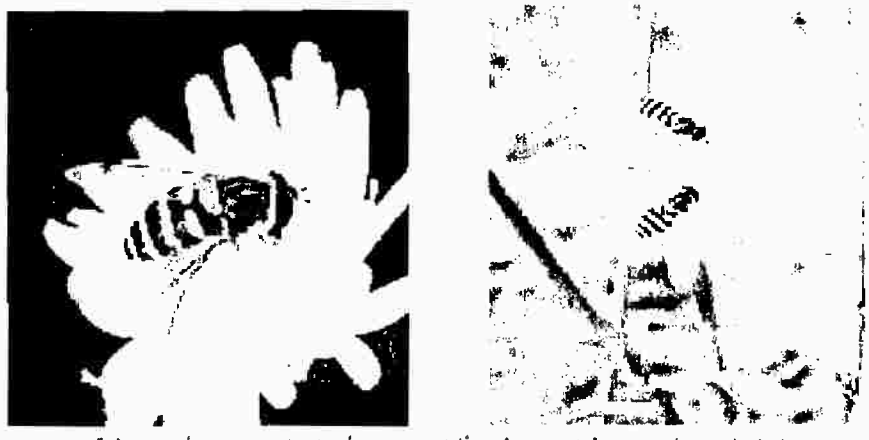
وإستناداً على أن الكفاءة واللياقة فى وضع البيض تتفاوت وفقاً لطور العائل، فإنه من الممكن أن يكون القرار الخاص بالتغذية على العائل أو وضع البيض فيه أو عليه يعتمد أيضاً على طور العائل. وقد أظهرت النتائج الخاصة بالتغذية المهلكة للعائل ميول الإناث فى التغذية على أطوار العائل المبكرة وتفضيل وضع البيض داخل أو على الأطوار المتقدمة. هذا وترتبط نفس هذه العلاقة أيضاً بأحجام العائل المتفاوتة.

أخيراً يمكن القول أن ظاهرة التغذية على دم العائل أو بمعنى أدق ظاهرة إفتراس العائل التى تلاحظ فى عديد من أنواع الطفيليات الكاملة من رتبة غشائية الأجنحة ما هى إلا إبقاء على عملية الإفتراس فى مظهرها الأولى والتى نشأت عنها ظاهرة التطفل.

ب- التغذية النباتية Phytophagy

ترتاد عديد من أنواع الأعداء الطبيعية الحشرية، فى مرحلة من مراحل دورة حياتها، مواد نباتية إضافة إلى المواد الحشرية متغذية عليها، إما بطريقة مباشرة أو غير مباشرة. فى التغذية المباشرة تلتهم هذه الأعداء الطبيعية رحيق الأزهار، وحبوب اللقاح (شكل ١٣:٣)، البذور (إما كلها أو أنسجة منها)، وبدرجة أقل شيوعاً على عصارة النبات (متضمنة عصارة الثمار)، والجراثيم الفطرية. أما فى التغذية غير المباشرة فتلتهم تلك الحشرات الندوة العسلية التى تفرزها حشرات المن والبق الدقيقى، والحشرات القشرية والذباب الأبيض التى تتغذى بدورها على النباتات.

يكون هذا هو الحال أيضاً للمفترسات التى تتغذى كواملها فقط تغذية نباتية مثل ذباب السرفس وأسد المن. لوحظ فى مفترس أبو العيد ذى الإحدى عشر نقطة *Coccinella undecimpunctata* أن كل من يرقاته وحشراته الكاملة تلتهم رحيق الأزهار. وبالنسبة للطفيليات، فكواملها، بصفة عامة، هى التى تتغذى تغذية نباتية فيما عدا بعض أنواع من عائلة Eurytomidae تكون كواملها مثل يرقاتها متغذيات حشرية نباتية Entomophytophagous تنمو فى البداية كطفيليات ثم تكمل نموها بالتغذية على أنسجة النبات.



شكل (١٣:٣) يوضح ذباب السرفس أثناء زيارته لأزهار النباتات من أجل التغذية.

تهتم معظم الدراسات التى تتناول السلوك السروحى فى الطفيليات أو المفترسات وكذا ديناميكيات التعداد ، فقط بالعلاقات بين العدو الطبيعى وعائله أو فريسته متجاهلة تماماً علاقاتها بمصادر التغذية الأخرى غير العائل أو الفريسة مثل علاقاتها مع الندوة العسلية مثلاً والتى تؤخذ فى الإعتبار فقط عند دراسة دورها الذى تلعبه ككيرومون عند مقابلة الفريسة أو العائل وليس دورها كمصدر غذائى. وبالمثل أيضاً فهناك معلومات كثيرة عن مدى أنماط الفرائس والعوائل التى تهاجم بالأعداء الحيوية مقارنة بتلك المتعلقة بأنماط المواد النباتية التى يمكن أن تلتهمها مثل تلك الحشرات. وهذا شئ متوقع طالما أن المشتغلين فى هذا المجال إما أنهم يتجاهلون دور مثل تلك المواد النباتية فى بيولوجية وإيكولوجية الأعداء الطبيعية، أو بميلهم إلى النظر إلى هذه المسألة على أنها مسألة سطحية مقارنة بما هو أهم حول دور هذه الأعداء الحيوية كمتغذيات حشرية. ومع ذلك، فإن هذا يعتبر تجاهلاً واضحاً طالما أن التغذية على هذه المواد النباتية من العوامل الهامة فى نمو ومعيشة وإنتاجية هذه الأعداء الطبيعية. والأكثر من هذا فإن فعالية المفترسات والطفيليات كعناصر لضبط التعدادات الحشرية يعتمد بدرجة كبيرة على نوعية الأغذية غير الحشرية وإمكانية الحصول عليها.

ما هى المواد النباتية التى تتغذى عليها الأعداء الطبيعية وما مصادرها ؟

هناك نقص فى المعلومات المتعلقة بمدى المصادر النباتية التى ترتادها، بغرض التغذية، معظم المفترسات وغالباً كل الطفيليات. وتعتبر الأزهار من أكثر المصادر الغذائية التى نالت حظاً من تلك الدراسات.

وهناك العديد من النقاط التى يجب أن تؤخذ فى الإعتبار عند مراجعة الدوريات التى تناولت زيارة الأعداء الطبيعية للأزهار مثل:-

١- لا يوضح بعض الباحثين ما هى المواد النباتية التى يتم التغذية عليها بواسطة الحشرة (رحيق أزهار أم حبوب لقاح أو كليهما) إذا كانت فعلاً تتغذى عليها. يمكن أن تزور الأعداء الطبيعية الأزهار إما صدفة أو لأغراض أخرى غير التغذية مثل الإحتماء sheltering أو تقابل للتزاوج أو ملاقاة عوائلها أو فرائسها.

٢- لا يذكر بعض الباحثين جنس sex الحشرات الزائرة مما يقلل من القيمة العلمية للمعلومة.

٣- فى بعض الأحيان قد يكون تعريف الحشرات الزائرة غير دقيق، وخصوصاً فى المراجع القديمة المتعلقة بالطفيليات، والتى يكتنفها كثيراً من الخطأ من الناحية التقسيمية.

يمكن تتبع الحشرات الزائرة إما بالملاحظة المباشرة لها direct أو الوسائل غير المباشرة indirect.

الوسائل (الملاحظة) المباشرة:

يمكن بسهولة ملاحظة الحشرات بما فيها الأنواع الطفيلية الصغيرة جداً فى الحجم (مثل معظم عائلة Cynipidae, Chalcididae) أثناء زياراتها للأزهار. ويجب أن يلاحظ تماماً فيما لو أن هذه الحشرات تقوم بالتغذية فعلاً أم لا، على الأقل فى حالة الرحيق المكشوف أو المعرض exposed floral nectars (كما هو الحال فى نوع النبات *Hedera helix* ونباتات العائلة الخيمية Umbelliferae)، والأزهار التى تفتقر إلى الرحيق (كما هو الحال فى عديد من الحشائش). فلو أن الحشرات قد أمكن رؤيتها (بالعين المجردة أو بواسطة عدسة) وهى تستعمل أجزاء فمها للتغذية على الرحيق أو حبوب اللقاح، فهذا دليل واضح على القيام بعملية التغذية. هذا ولابد من الحرص الكامل عند ملاحظة تلك الأنواع الحشرية التى تلامس بأجزاء فمها الندوة العسلية دون الإغتذاء عليها، كما فى الطفيليات التى تستعمل الندوة العسلية ككيرومونات تهتدى به إلى عوائلها. هناك العديد من الطفيليات والمفترسات التى تتغذى على رحيق الأزهار أو حبوب اللقاح مثل بق الزهور، والنمل، واليرقات والحشرات الكاملة لأسود المن، وأبو العيدات، والمفترسات من عائلتى Sphecidae,Vespidae. فى حالة النباتات ذات رحيق الأزهار المغطى coneealed، يكون من الصعب تحديد فيما لو أن التغذية قد أخذت مكانها وعلى أى من المواد قد تمت التغذية، بالرغم من إنه فى بعض الحالات يمكن إستنتاج ذلك من سلوك الحشرة. فعلى سبيل المثال، فى نبات

Ranunculus repens وغيره من الأنواع القريبة يوجد الرحيق فى قاعدة البتلات مغطى بشفة ترفع بواسطة رؤوس الطفيليات الصغيرة الحجم للتغذية على الرحيق.

يمكن أن يفسر نشاط الطفيليات غشائية الأجنحة صغيرة الحجم الزائرة للأنماط الأخرى من الزهور على أنه سلوك للبحث عن الرحيق. على سبيل المثال، فى حالة زهور النباتات *repens Convolvulus*، *Calystegia sepium* تزحف الطفيليات وحشرات النمل إلى أسفل من الممر الضيق المتواجد فى قاعدة التويج لتصل إلى مكان رحيق الأزهار.

فى عديد من النباتات التى تمتلك أزهاراً ذات رحيق أزهار مغطى وخصوصاً الأنواع ذات التويج الضيق (على سبيل المثال أنواع من العائلة المركبة Compositae) يكون من الممكن، فى بعض الحالات، التأكد مباشرة من المواد التى تتغذى عليها الحشرة (ليس هذا هو الحالة العامة مع طفيليات غشائية الأجنحة). إذ يمكن أن نستنتج ذلك من تركيب أجزاء فم الحشرة أو من سلوك الحشرة. فعلى سبيل المثال، تمتلك بعض الحشرات مثل الذباب من عائلات Tachinidae, Nemestrinidae وبعض الأنواع من عائلة Conopidae خرطوماً طويلاً إسطوانى الشكل مما يدل على إنها لا تبحث عن أى مادة أخرى سوى الرحيق فى الأزهار التى تزورها. وهذا هو الحال أيضاً فى عديد من طفيليات غشائية الأجنحة التى لها أجزاء فم متطاولة (على سبيل المثال أنواع من أجناس *Lapton*، *Gonolochus* (من عائلة Ichneumenidae) وأجناس *Agathis*، *Chelonus* (من عائلة Braconidae) وغيرها من الطفيليات التى تظهر تحورات أخرى فى أجزاء فمها للتغذية السائلة.

الوسائل غير المباشرة:

عندما لا يكون متاحاً ملاحظة الحشرات المتغذية على الرحيق أو حبوب اللقاح، يلزم البحث عن وسائل أخرى. يمكن عن طريق فحص سطح جسم الحشرة الزائرة بما فيها أجزاء الفم، الوقوف على وجود حبوب اللقاح. لكن ليس من الضرورة أن يبرهن هذا التواجد، حتى لو كان بأجزاء الفم، على أن الحشرة قد التهمت حبوب اللقاح بذاتها إذ يمكن أن تكون الحشرة قد تلوثت بتلك الحبوب أثناء تجوالها بين الأزهار بحثاً عن الرحيق. كما يلاحظ أيضاً أثناء جمع الحشرات الزائرة للفحص أن تعزل انفرادياً لمنع التلوث contaminated فيما بينها لو وضعت الحشرات مع بعضها. يمكن أن يفحص سطح الحشرة أيضاً للوقوف على تواجد الجراثيم الفطرية. إلا أن تواجد

مثل هذه الجراثيم لا يدل بالضرورة على أن الحشرة تتغذى على الفطر، فقد تلتصق مثل هذه الجراثيم صدفة بجسم الحشرة أثناء تجوالها بين الأجزاء الثمرية.

أيضاً يعتبر تشريح القناة الهضمية من إحدى وسائل تتبع وجود حبوب اللقاح. فقد أستعمل هذا التكنيك مع ذباب السرفس وطفيليات غشائية الأجنحة وخنافس أبو العيد وأسود المن. وحيث أن الأغطية الخارجية لحبوب اللقاح ذات تراكيب صلبة يبقى جزء من تراكيبها الأصلية في المعدة دون هضم ويمكن من خلاله التعرف على مصدره النباتي، ومن أمثلة ذلك ذباب السرفس الذى لا يستطيع طحن grind حبوب اللقاح.

ويعتبر التفريد الكهربائى electrophoresis لمحتويات القناة الهضمية من إحدى الوسائل الفعالة فى تتبع وجود حبوب اللقاح فى أغذية مفصليات الأرجل. هذا ويلاحظ أن اكتشاف أغلفة حبوب اللقاح فى القناة الهضمية لمفترس أو طفيل ما لا يعنى بالضرورة أن الحشرة قد تغذت مباشرة على مصادره (متك الزهرة anthers)، إذ ربما سقطت حبوب اللقاح من المتك وإختلطت فى الرحيق أو الندوة العسلية. فى بعض الأنواع، فإن إستهلاك consumption الرحيق أو الندوة العسلية تكون هى الوسيلة الوحيدة للحصول على حبوب اللقاح اللازمة لتكوين البيض. أيضاً فى بعض المفترسات مثل الخنافس الأرضية Carabidae تدخل حبوب اللقاح إلى قنواتها الهضمية من خلال فرائسها.

وليس من الضرورة أن تختلط trapped حبوب اللقاح بالندوة العسلية أو الرحيق حتى تحصل عليها الحشرة، إذ أن حبوب اللقاح التى تستقر على أسطح أوراق النبات تلتهم عمداً بواسطة بعض الحشرات مثل الحشرات البالغة لذباب السرفس *Xylota*.

أصبح من المؤكد إمكانية الكشف عن وجود الندوة العسلية فى القناة الهضمية للنمل كيميائياً بإستخدام إختبار أنثرون Anthron Test. حيث تجرش المعدة جيداً وتسخن مع الأنثرون (9-oxyanthracene) فى حمض الكبريتيك. إقتصرت هذه الطريقة على النمل فقط ولم تستخدم بالنسبة لغيرها من الحشرات. وبسبب هذه الإجراءات المعملية فلا يمكن تطبيقها خارج نطاق المعمل. ولذا ينصح بإستخدام إختبار Cold Anthron (فان هاندل Van Handle عام ١٩٧٢م) تحت الظروف الحقلية وقد استخدم هذا التكنيك أساساً للكشف عن جزئيات من الفركتوز فى القنوات الهضمية للذباب المتغذى على الدم haemophagous flies، لكن أمكن إستخدامه بالنسبة لحشرات أخرى. والهدف من هذا التكنيك هو أنه لو أمكن تتبع جزئيات سكر الفركتوز فى القناة الهضمية فإن هذا يعتبر دليلاً على إنها تغذت على مواد غنية به مثل الندوة العسلية والرحيق. ومن مزايا

الإختبار الأخير أنه بسيط وسريع ويمكن تطبيقه على عديد من الحشرات ويعتبر التكنيك الوحيد لإختبار السكر نوعياً qualitative تحت الظروف الحقلية. لكن لا يسمح هذا التكنيك بالتمييز بين الندوة العسلية والرحيق. ولذا فإن التكنيكات الكروموتوجرافية chromatographic techniques تستخدم لتحديد السكريات الموجودة فى أمعاء الحشرة. فعلى سبيل المثال إذا تواجد السكر الثلاثى ميليزيتوز melezitose من العينة المأخوذة من الحشرة فهذا دليل على أنها تغذت على ندوة عسلية.

ومن أبسط الوسائل غير المباشرة لتحديد فيما لو أن الأعداء الطبيعية قد إلتهمت ندوة عسلية أو رحيق أزهار هو تعليم mark مصادر الغذاء المحتمل زيارتها بالصبغات أو أى ملون آخر marker، ثم تختبر القنوات الهضمية للحشرات للكشف عن وجود مادة التعليم. إلا أنه يوجد مشاكل مصاحبة لهذا التكنيك منها:

١- من الضرورى إستخدام مادة التعليم marker لرحيق عدد كبير من أنواع الأزهار ولأكبر عدد من أماكن الندوة العسلية.

٢- يجب التأكد من أن المادة المستخدمة فى التعليم ليست سامة وليست طاردة.

هل تظهر الأعداء الحيوية تخصصاً فى مصادر الغذاء النباتية التى ترتادها ؟

بصفة عامة، يمكن توقع درجة من السلوك التخصصى بين الأعداء الطبيعية. فعلى سبيل المثال، فإن الأنواع الحشرية من ذباب السرفس ذات الخرطوم القصير تكون غير قادرة على ارتياد رحيق الأزهار ذات التويج الطويل. وبنفس الشئ، مع بعض الإستثناءات، تكون معظم الطفيليات من عائلة Ichneumonidae كبيرة الحجم وتفتقر غالباً إلى أجزاء الفم الطويلة ولذا يمكن إستبعادها من إمكانية إرتياد رحيق النباتات ذات التويج الطويل الأسطوانى الضيق مثل زهور العائلة المركبة Compositae وأيضاً الأزهار ذات التويج العريض والتى يكون رحيقها مقفلاً فى نهاية الممر الضيق للتويج مثل زهور العائلة الخبازية Convolvulaceae.

قد يكون من الممتع أن يربط ما بين الجذب النسبى لأنواع الزهور المختلفة للأعداء الطبيعية وبين تشريح الزهرة ومورفولوجياً أجزاء فم الحشرة. تم ذلك تجريبياً فى بعض أنواع طفيليات غشائية الأجنحة ، وكان من الصعوبة بمكان الربط ما بين معدل إنجذاب الطفيليات وتشريح زهرة النبات. أن مدى أنواع الزهور التى تزورها الحشرات الكاملة لذباب السرفس محدود نسبياً بسبب تركيب الزهرة من جانب ولونها من جانب آخر. ويرى البعض أن اللون

والرائحة هما القاعدة الأساسية لإنتقاء selection الزهور بواسطة هذا الذباب. تتفاوت أنواع ذباب السرفس فى إنتقائها للأزهار، فالبعض منها يرتاد نوعاً واحداً من الزهور أو أنواعاً محدودة للغاية، والبعض الآخر يرتاد عدداً كبيراً منها مثل النوع *Episyrphus balteatus*، ويستخدم المصطلحين عام generalist، متخصص specialist على هاتين المجموعتين من الحشرات.

إن تفضيل نوع من الحشرات لنوع معين من الزهور يمكن أن يتبدل altering لعدة أسباب منها:

١- حدوث إستجابة للحشرة تجاه تغيير أفضلية نوع معين من النباتات التى تدخل فى نطاق تغذيتها وذلك لسبب أو لآخر، منه إرتياد بعض الحشرات المنافسة لهذا المصدر من الغذاء أو لتغيير فى وفرة الزهرة وتوزيعها خلال الموسم أو تغيير فى معدل إفراز الرحيق أثناء النهار.

٢- تغيير فى المتطلبات الغذائية للحشرة ذاتها خلال دورة حياتها، فعلى سبيل المثال تحتاج الإناث حبوب لقاح اساساً أثناء فترات نمو مبايضها وترسيب المح.

٣- طالما أن الرحيق ليس مصدراً للطاقة فقط (سكريات) بل للمواد النيتروجينية أيضاً (يوجد الأحماض الأمينية فى رحيق عديد من الأزهار)، فإن التفضيل preference يمكن أن يعتمد أيضاً على المحصلة النهائية للإستفادة acquisition من تلك المواد.

٤- قد يكون للتفضيل قواعد أكثر تعقيداً مثل العلاقة بين تركيز كل من السكر والنيتروجين فى الرحيق.

٥- يمكن أن تتغير المفاضلة خلال الموسم.

٦- يمكن أن تتفاوت الأنواع المختلفة من النباتات فى معدل انتاجها لحبوب اللقاح أو الرحيق وأيضاً فى محتوياتهما البيوكميائية.

يتضح من هذا أن هناك العديد من التغيرات التى تسهم فى مفاضلة الزهور مما يجعل موضوع الإختيار لها من الأمور غاية الصعوبة خصوصاً إذا كانت الحشرة تستفيد من كل من حبوب اللقاح والرحيق. ولا يخفى أهمية التفضيل الزهرى بالنسبة للأعداء الطبيعية لما للتغذية النباتية من تأثير هام على ديناميكية تعداداتها، وبالتالى على معدلات تأثيرها على الآفات الحشرية. فمن المعروف فى عديد من برامج المكافحة البيولوجية أن مستويات التطفل أو الإفتراس يمكن تشجيعها بزراعة الحشائش المزهرة داخل أو حول المحصول النباتى المراد مقاومة الحشرات فيه، ومن هنا تظهر أهمية دراسة التفضيل الزهرى بالنسبة لتلك الأعداء

الطبيعية. ومن المهم أيضاً أن نربط مابين معدلات التغذية على مختلف حبوب اللقاح والرحيق وتأثيراتها على كفاءة ولياقة الحشرة وبصفة خاصة فيما يتعلق بعمرها وقدرتها الإنتاجية وبالتالى كفاءتها البحثية.

١- تغذية الطفيليات والمفترسات على حبوب اللقاح والرحيق

تلعب الكيميائيات ذات الأصل النباتي دوراً هاماً في التخصص العائلي وإختيار العائل في الحشرات المتغذية على النباتات، وكذلك تؤثر على قابلية أو مقاومة النباتات للحشرات. هناك مفهوم تم صياغته بواسطة العالم فرانكل Fraenkel على أن الكيميائيات المسئولة عن إنجذاب، وطرد واستحداث التغذية بواسطة الحشرات المتغذية على النباتات هي المواد النباتية الثانوية Secondary plant metabolites، وهى مجموعة من مركبات غير متشابهة لا يعرف لها دور محدد فى نمو النبات أو فى عملية التمثيل الغذائى ومنها مركبات Terpenoids، Alkaloids، Quinones، Essential oils، وقد تختلف العوائل النباتية لنوع أو جنس أو حتى عائلة حشرية من وجوه عدة ولكنها تشترك فى علاقة محددة مع مواد ثانوية خاصة بالنوع أو الجنس أو العائلة. ولهذه المواد النباتية الثانوية مجموعة من التأثيرات على سلوك الحشرات تقع فى قسمين:-

١- **تأثيرات فورية:** وهى أساساً إنعكاس على سلوك المستقبل. على سبيل المثال، ينجذب الطفيل الأولى لمن الكرنب للسنجرين (مادة ثانوية) التى تجذب العائل الحشرى للكرنب. كذلك لا تبدأ أناث فراشات جنس *Polyphemus* فى نداء الذكر للجماع إلا بعد تنبيهها بمادة تتسامى من عائلها النباتى وهو البلوط.

٢- **تأثيرات مؤجلة:** وهى غالباً فسيولوجية تحوى شذوذاً فى مظاهر الإنشاء developemnt أو حدوث تسمم أو تغييرات هرمونية. على سبيل المثال توجد نباتات لا تتعرض إلا لهجوم محدود لإحتوائها على مواد ذات طبيعة هرمونية مثل ألفا إكديسون α ecdysone أو هيدروكسى أكديسون hydoxy ecdysone وهما هرمونين رئيسيين للإنسلاخ وهى مواد تعمل كمضادات للتغذية ويكون لعدد محدود من الحشرات القدرة على تجاوز أثرها لإحتوائها على إنزيمات مضادة للتسمم detoxication وهى ميزة لا تتوافر لدى الحشرات متعددة العوائل.

وبذا فإن هذه المواد الثانوية الموجودة فى النباتات هى المطلوبة أيضاً للنمو والتكاثر لتلك الحشرات العاشبة المتغذية عليها، كما أن آكلات الحشرات تحتاج هى الأخرى لنفس هذه المواد التى تلعب دور الكيميائيات الوسيطة فى عملية البحث عن العائل.

تكون المواد النباتية الأولية primary plant metabolites مثل السكريات والأحماض الأمينية والدهون الموجودة في حبوب اللقاح والرحيق وكذلك في الندوة العسلية هي مصدر هام للطاقة لكثير من الحشرات الطفيلية والمفترسة بالإضافة إلى إعتماد عدد ليس بالقليل منها على الرحيق وحبوب اللقاح إلى جانب الندوة العسلية في إنتاج البيض. هناك علاقة وثيقة بين الرحيق الإضافى extrafloral nectarines في أكثر من ٦٨ عائلة نباتية والحشرات المتغذية على الحشرات.

من المهم القول أن المواد النباتية لها دور هام في مجال المكافحة البيولوجية. وبفرض أنه ليس هناك أعداء طبيعية في الوسط المستهدف فيه مكافحة آفة معينة نظراً لاستخدام النباتات المقاومة لها، ولكن الحقيقة أن الأعداء الطبيعية للآفات غير المستهدفة سوف تتأثر سلبياً بالتأكيد عند فقدها أيضاً للكيروموناتات التي تعتمد عليها في الوصول لعوائلها.

عند فقد المواد الكيميائية النافعة للأعداء الطبيعية عند إختيار العائل النباتي، فهناك إتجاه سائد الآن وهو إضافة مثل تلك المواد التي فقدت مثل الكيروموناتات أو مصدر الطاقة لجذب الأعداء الطبيعية وحجزها في المكان المستهدف، إذ أن إضافة تلك الكيروموناتات أو الغذاء لجذب أو حجز الأعداء الطبيعية سوف يزيد بلا شك من الخصوبة الفعلية للأعداء الطبيعية وبالتالي تحسين المكافحة البيولوجية للحشرات أو الأكاروسات.

مكونات رحيق الأزهار Floral neetar composition

كان هناك إعتقاد سائد حتى فترة قريبة أن الرحيق يحتوي فقط على الكربوهيدرات، ولكن بالتطور العلمى في مجال التحليل الطيفى تم التعرف على أحماض أمينية حرة، ودهون، ومضادات للأكسدة، وقلويدات alkaloids، وفينولات phenols، وفيتامينات vitamins، وصابونين saponin، وديكسترين dextrin، وكذلك مواد غير عضوية. تتراوح نسبة السكريات بين ١٥% – ٧٥% من الوزن، وهي غالباً سكروز وجلوكوز وفركتوز. وكانت نسبة السكريات الثنائية (السكروز) أكثر في الأزهار الأنبوبية tubular flowers مقارنة بالسكريات الأحادية hexoses. غالباً ما تكون هذه النسب ثابتة ومتقاربة لنفس النوع، ولكنها مختلفة بين الأنواع. أما بالنسبة للأحماض الأمينية الحرة، فإنها تتواجد في معظم أنواع الرحيق النباتى، وتتراوح نسبتها من ٠,١٩ – ٠,٧٤ ميكرو مول / مل في الأشجار الخشبية والشجيرات، ومن ٠,٣٧ – ٤,٦٩ ميكرومول / مل في الأنواع العشبية.

وتتواجد الحشرات مع رحيق يحتوي على تركيزات مختلفة من الأحماض الأمينية، فالرحيق الذي يتغذى عليه الذباب يكون تركيز الأحماض الأمينية فيه ٠,٥٦ ميكرو مول / مل، مقارنة ب ١٢,٥ فقط في الرحيق المستخدم بواسطة ذباب الجيفة وذباب الروث، أما الرحيق الذي يستخدمه الدبابير والنحل غالباً ما يكون ٠,٩١ و٠,٦٢ ميكرو مول / مل على الترتيب.

تزداد عدد الأحماض الأمينية في الهجن النباتية في الجيل الأول مقارنة بالآباء. وعموماً تتفق معظم الآراء على أن تركيب الرحيق متحكم فيه وراثياً وقلما يتواجد العشرة أحماض أمينية الأساسية في الرحيق وعلى ذلك فانها لا تمد الحشرات بوجبة غذائية متكاملة وعلى ذلك فإن الأعداء الطبيعية غير المفترسة في طورها الكامل تحتاج إناثها لمصدر آخر لإمدادها بالأحماض الأمينية الأساسية غير المتواجدة في الرحيق.

مكونات حبوب اللقاح Pollen composition

هناك ما يقرب من أربعة عشر نوع من السكريات في حبوب اللقاح خاصة السكريات الشائعة. يتواجد النشا في تركيب حبوب اللقاح والذي يتواجد غالباً كبديل للدهون وكمصدر لتخزين الطاقة الهامة لنمو حبوب اللقاح. تتواجد حبوب اللقاح الغنية بالدهون lipid- rich pollens غالباً في الأنواع النباتية التي يكون فيها حبوب اللقاح هي العائد الزهري floral reward، بينما تكون حبوب اللقاح المحتوية على النشا مركزة في النباتات التي تتلقح ذاتياً أو بالرياح. تتواجد معظم الأحماض الدهنية الأساسية مثل الإستيرولات sterols التي تحتاجها الحشرات في حبوب اللقاح. من الجدير بالذكر أن الترايكوزان Tricosane، وهو يستخدم ككيرومون بواسطة الطفيليات، يتواجد أيضاً في معظم حبوب اللقاح.

يتراوح البروتين الكلي من ٦-٣٥%، وغالباً ما تتواجد معظم الأحماض الأمينية في البروتين بنسب كبيرة باستثناء التريبتوفان Tryptophan وكذلك فينيل الانين Phenylalanine. تختلف نسبة الأحماض الأمينية الحرة في الأنواع المختلفة من النباتات وقد تصل من ٤-٢٠% في أصناف النوع الواحد من النباتات. يتواجد أيضاً كلاً من RNA & DNA. تتراوح نسبة الرماد من ١-٧% وقد يتواجد في بعض حبوب اللقاح ١٣ نوع من المعادن minerals وكذلك يتواجد فيتامين ب (B) وفيتامين ا (A)، وفيتامين ج (C)، وفيتامين هـ (E). على هذا قد تحتوي بعض أنواع حبوب اللقاح على المواد الغذائية الأساسية والرئيسية للنمو والتكاثر للأنواع المفترسة من الحشرات والأكاروسات، ولكن الطفيليات والحشرات الأخرى غالباً ما تفضل خلط الرحيق بحبوب اللقاح لإنتاج وجبة غذائية متكاملة.

رحيق الأزهار وحبوب اللقاح كمصدر غذائي للحشرات المتغذية على حشرات

تعتمد نسبة ليست بالقليلة من الأعداء الطبيعية، خاصة الحشرية منها، على حبوب اللقاح والرحيق كمصدر غذائي جيد سواء للبقاء (مصدر للطاقة) أو لإنتاج البيض أو زيادة كفاءة الطفيل. ذكر أن وجود مصدر للرحيق أدى إلى زيادة كفاءة الطفيل *Microplitis croceipes* من حيث نسبة التطفل وملاقاة العائل، وكذا الطفيل المتعدد الأجنة *Copidosoma koehleri* المتطفل على فراشة درنات البطاطس بصورة ملحوظة. هناك علاقة تطورية وثيقة بين شكل الزهرة، والرحيق، وتركيب حبوب اللقاح وجاذبيتها للحشرات الملقحة والعديد من الأنواع الحشرية النافعة من الطفيليات والمفترسات. تمتلك الحشرات المتغذية على أزهار أنبوبية أجزاء فم طويلة مقارنة بأجزاء الفم القصيرة الموجودة فى الحشرات المتغذية على الأزهار الوعائية Bowl flowers. تظهر العديد من الأعداء الطبيعية، خاصة المتغذية على الحشرات في الطور اليرقي، من رتبتى غشائية وثنائية الأجنحة تطوراً أو تحوراً هاماً جداً فى أجزاء الفم للإستفادة من التغذية على أنواع محددة من الأزهار. على سبيل المثال فى عائلة تاكينيدى (رتبة ثنائية الأجنحة)، والتى تتميز بكونها حشرات طفيلية فى طورها اليرقى، تتحور أجزاء الفم فى الحشرات الكاملة ليناسب تغذيتها. وفى دراسة على ٥١ نوع حشرى من هذه العائلة، تم تقسيمها إلى ثلاث مجاميع وفقاً لثلاث صفات هى طول الخرطوم، وإرتفاع الراس وطبائع التغذية وهى:-

١٨ نوع لها خرطوم طويل وتتغذى على الأزهار.

٩ أنواع لها خرطوم متوسط وتتغذى على الأزهار والرحيق الإضافى والندوة العسلية.

٢٤ نوع لها خرطوم قصير وتتغذى على الرحيق الإضافي والندوة العسلية فقط.

كذلك فإن الحشرات الكاملة لعائلة Sphecidae، وهى مفترسة لحشرات المن فى الطور اليرقى، تتغذى على حبوب اللقاح الهامة جداً لإنتاج البيض. فى الأنواع الكثيفة الشعر من هذه العائلة ذات الخرطوم الطويل تتغذى على الأزهار الحاملة لحبوب اللقاح، بينما فى الأنواع قليلة الشعر ذات الخرطوم القصير فإنها تتغذى غالباً على حبوب اللقاح المحمولة بالهواء Anemophilous pollens. لقد عزى، فى بعض الحالات، زيادة التطفل على سوسة القصب بواسطة أحد الطفيليات التابعة لعائلة Tachinidae فى مزارع القصب إلى تواجد أزهار نباتات بنت القنصل (*Euphorbia* sp.).

هناك العديد من الحشرات الطفيلية التابعة لرتبة غشائية الأجنحة التى تزور الأزهار والتى تعتبر من عوامل المكافحة الحيوية الهامة، (شكل ١٤:٣)، بل أن تواجد الأزهار أدى إلى تنوع

الأنواع الطفيلية فى العديد من الأوساط habitats. تم دراسة أهمية حبوب اللقاح والرحيق على فترة حياة الحشرات الكاملة وكذلك الخصوبة للعديد من الطفيليات فى المعمل.

شكل (١٤:٣) يوضح أحد طفيليات غشائية الأجنحة أثناء التغذية على رحيق الأزهار.

تكون معظم الأنواع التى تتغذى على حبوب اللقاح فى رتبة غمدية الأجنحة ملقحات. تم مؤخراً تسجيل العديد من الأنواع المفترسة التى تتغذى داخل الأزهار مثل عائلات Coccinellidae, Anthicidae, Cantheridae, Cleridae, Meloidae, Melyridae, Rhipphoridae. عند عدم توفر أو ندرة الفرائس، تتغذى معظم أنواع المفترسات على حبوب اللقاح والرحيق كمصدر للغذاء. أما فى أبي العيد *Coleomegila maculata*، وهو مفترس للمن فى طور اليرقة والحشرة الكاملة، تستطيع الأنثى تكملة حياتها بالتغذية على حبوب اللقاح فقط، وكانت حبوب اللقاح التى تؤخذ من النوعين النباتيين *Typha & Juglans* هما الأكثر كفاءة فى ذلك. فى رتبة شبكية الأجنحة، تم تسجيل العديد من الحشرات التابعه لعائلة أسد المن غير المفترسة فى طورها الكامل متغذية على حبوب اللقاح، والرحيق والندوة العسلية. وهو نفس الحال بالنسبة للمفترسات الأكاروسية التابعة لعائلة Phytoseidae إذ تتغذى على الرحيق وحبوب اللقاح عند عدم توفر الفرائس.

مكونات الرحيق الإضافي Extrafloral nectar composition

كان من المعتقد أن مكونات الرحيق الإضافى extrafloral nectarines مماثلة لمكونات الرحيق العادى nectars، لكن ثبت حديثاً أن مكونات السكريات الأكثر تواجداً فى الرحيق الإضافى هو السكروز والفركتوز والجلوكوز بالاضافة إلى سبعة أنواع أخرى من السكريات. فى بعض الحالات قد يتواجد السكروز فى الرحيق الإضافى ولا يتواجد فى الرحيق العادى. أوضحت الدراسات أيضاً إختلاف تركيب الرحيق العادى عن الرحيق الإضافى فى الأحماض الأمينية

خاصة مجموعة السيستين cysteine، اللايسين lysine، الأسبرحين asparagine، والتيروسين tyrosine والتى تتواجد بإستمرار فى الرحيق الإضافى مقارنة بالرحيق العادى. كانت نسبة البروتين فى الرحيق الإضافى لنفس النبات ثابتة، أما الأحماض الأمينية غير البروتينية non-protein amino acids فتتواجد غالباً بإنتظام فى الرحيق الإضافي ربما كدليل على إستخدامها ككيميائيات وسيطة Allelochemicals.

جدير بالذكر أن العشرة أحماض الأمينية الأساسية والهامة لنمو الحشرات قد تتواجد جميعها فى الرحيق الإضافى لبعض الأنواع النباتية. بالتاكيد قد تتواجد هذه الأحماض الأمينية الأساسية فى الرحيق لنفس العائل النباتى ولا تتواجد فى الرحيق الإضافي والعكس صحيح. فى حالة رحيق القطن، يغيب واحد أو إثنين من الأحماض الأمينية الأساسية عن مكونات الرحيق. من النادر أيضاً أن يتواجد كل الأحماض الأمينية الأساسية فى الرحيق العادى والرحيق الإضافى ولذلك يكون على الحشرات المتغذية على الرحيق أن تتحصل على الأحماض الأمينية الأساسية الغائبة فى الرحيق من مصدر غذائى أخر مثل الندوة العسلية أو التغذية على الحشرات أو عن طريق مساعدة المعاشرات الدقيقة داخل أجسامها. من المهم أن نذكر أيضاً أن النباتات ذات المحتوى العالى من السكريات فى رحيقها تضمن حراسة النمل لها وقد وجد أن تغذية بعض أنواع النمل على الرحيق لا يكون كاف لتغذية حضنة النمل (اليرقات) وبالتالى تكون مضطرة لاحقاً للتغذية على حبوب اللقاح للحصول على مزيد من الأحماض الأمينية والبروتين.

الرحيق الإضافي كغذاء للحشرات

تعتمد كثير من الحشرات في المناطق المناخية المختلفة على الرحيق الإضافي فى تغذيتها. في المناطق الاستوائية، يتغذى أكثر من ١٠٠ نوع حشري على الرحيق الإضافي الموجود على الأعناق والبتلات لأكثر من ٧٧ جنس نباتي تمثل حوالى ٤٠ عائلة نباتية. كانت أكثر الأنواع من رتبة غشائية الأجنحة ومنها ٢٤ نوع من النمل. في المناطق الحارة، وجد من جنس *Ipomola* عشرة أنواع من النمل، خمسة أنواع من عائلة Vespidae، ونوعين من عائلة Sphecidae متغذية على الرحيق الإضافي. في جزيرة هاواي، وجد ١٩ نوع من غشائية الأجنحة من أصل ٢٦ حشرة متغذية على الرحيق الإضافي لسبعة أنواع نباتية ومنها القطن. بعض الخنافس وأبو العيدات وأسد المن والطفيل البراكونيدي *Macrocentrus ancylivorus* كانت تشاهد متغذية على رحيق الخوخ، إلا أن هذا الرحيق لم يساعد على تكوين البيض في المفترس *Stethorus punctillum*.

الرحيق الإضافي للقطن كمصدر لغذاء للحشرات النافعة

يتواجد الرحيق الإضافي لنباتات القطن على الضلع الأوسط للسطح السفلي للورقة في مربع بين القنابات وقواعد السبلات. يظهر هذا الرحيق فى مراحل النمو المختلفة للقطن ويفرز رحيق الأوراق فى فترة طويلة. يختلف إنتاج رحيق الأوراق خلال اليوم الواحد وتزداد نسبة السكر فى الرحيق فى الصباح، ولكن الإفراز يكون مستمراً ليلاً. يزداد تركيز الفركتوز والجلوكوز عن تركيز السكروز فى رحيق نوعى القطن *Gossypium barbadense* و *G. hirsutum*، وكانت نسب تلك السكريات هى ٣٨، ٤٧، ١٥% على الترتيب فى صنف القطن *G. barbadense* مقارنة بـ ٣٦، ٤١ و ٤١ % على الترتيب فى النوع *G. hirsutum*. ينتج النوع الأول فى الحقل ما يعادل ٠,٦-٣,٨ لتر رحيق /هيكتار/يوم.

يعتبر نبات القطن هو أكثر النباتات على الإطلاق من ناحية دراسة إستخدام رحيقه كمصدر غذائى للحشرات العاشبة أو الأعداء الطبيعية. يعتقد أن هذه الغدد تفرز الرحيق الذى يجذب الحشرات الضارة أولاً ثم يجذب الأعداء الطبيعية لتلك الحشرات الضارة وذلك لنجدة نبات القطن وتخليصها من تلك الحشرات. فى خلال السنوات الأخيرة أمكن إنتاج أصناف قطن خالية من غدد الرحيق الإضافى وقد تم دراسة العلاقة بين الأصناف ذات الغدد وعديمة الغدد من خلال جاذبيتها للحشرات الضارة للقطن وأعدائها الطبيعية.

يتغذى العديد من الحشرات النافعة من طفيليات ومفترسات على الرحيق الإضافى لأصناف القطن، وبالتالى فإن وجود أو غياب الرحيق سوف يؤثر بلا شك على تعداد تلك الحشرات داخل حقول القطن. ثبت أن تعداد الأعداء الطبيعية فى حقول القطن كان ١٧-٣٥% أقل فى الأصناف عديمة الرحيق مقارنة بالاصناف التى تفرز رحيق. كانت بعض المفترسات مثل *Orius insidiousus*, *Hippodamia convergens*, *Chrysoperla carnea*, *Coleomegilla maculate* وكذلك مفترس النابس *Napis* spp. ذات تعداد منخفض فى الأصناف عديمة الرحيق، ولكن بعض المفترسات الأخرى مثل *Chrysoperla oculata*, *Chrysoperla rufilabris*, *Micromus sublantics*, *Scymnus loewii*, *Scymnus creerus*, *Diomus terminatus*, *Collops* sp., *Geocoris punctips* وذباب السرفيس لم يختلف تعدادها على الأصناف عديمة أو ذات الرحيق. بالنسبة للطفيليات، تأثرت فقط طفيليات عائلة Tachinidae وإنخفض تعدادها فى كلا النوعين من القطن. لم يتاثر تعداد الطفيلين *Apanteles marginiventris* و *Cardiochilis migriceips* فى الأصناف عديمة الرحيق أو ذات الرحيق. أما بالنسبة للطفيل *Micropletis croceipes* المتطفل على دودة الدخان

فكانت الحشرات الكاملة تعيش مدة أطول فى المعمل عند تغذيتها على رحيق لأصناف القطن السابق ذكرها. إتضح أيضاً فى تجارب الأقفاص فى الحقل، أن نسب التطفل ازدادت على دودة الدخان فى الأصناف ذات الرحيق مقارنة بالأصناف عديمة الرحيق خلال أربعة سنوات متتالية.

يعتبر الرحيق الإضافى في نباتات القطن مصدر مهم للطاقة بالنسبة للطفيليات الحشرية من عائلات مختلفة مثل Braconidae, Ichneumonidae, Trichogrammatidae والتى تستغل فى كثير من دول العالم في برامج المكافحة البيولوجية لديدان براعم ولوز القطن. وجد أن تعداد هذه الطفيليات كان أعلى مرتين عند المقارنة بأنواع القطن التى لا تحتوى على هذا المصدر للرحيق الغنى بالطاقة والأحماض الأمينية والذى يزيد من فترة حياة كوامل الطفيليات والمفترسات بما يعادل ثلاث مرات، كما أنه يساهم بالتالى فى زيادة التطفل على بيض حشرة دودة اللوز الأمريكية فى الأماكن القريبة من الرحيق الإضافى.

نخلص من ذلك أنه لتربية نباتات القطن المقاومة للآفات مثل التربس، أوالمن أو الحشرات القارضة، قد يكون من المهم جداً أن يكون الغرض هو انتاج أصناف مقاومة عديمة الرحيق. لكن وعلى المدى الطويل فإن وجود الأصناف ذات الرحيق هى مهمة للنمل والحشرات النافعة من طفيليات ومفترسات وبالتالى فإنه من المهم تواجد الرحيق من أجل ثبات وتوازن النظام البيئى الزراعى للقطن.

٢- التغذية على الندوة العسلية

- مكونات الندوة العسلية Honeydew composition

الندوة العسلية هى محلول مائى لزج غنى بالكربوهيدرات و فقير فى البروتين والفيتامينات، يتم إخراجه بواسطة الحشرات الثاقبة الماصة من رتبتى نصفية الأجنحة ومتشابهة الأجنحة Hemiptera & Homoptera المتغذية على لحاء كثير من النباتات. من المعروف أن مثل هذه الحشرات تلجأ الى إخراج هذه الندوة العسلية لضبط نسبة الكربوهيدارت / البروتين بما يتناسب مع إحتياجاتها الغذائية. عند إخراج الندوة العسلية فإنها تنساب على الأوراق السفلى (غالباً السطح العلوى) والبراعم والثمار مما يتسبب فى سهولة نمو فطريات العفن الهبابى (العفن الأسود) مثل *Capnodium citricola* و *Capnodium citri* وبالتالى التقليل من عملية البناء الضوئى، علاوة على أن وجود مثل هذه المواد على ثمار الخضر والفاكهة يقلل من جودة المنتج وتقليل قيمته التسويقية.

تحتوى الندوة العسلية على نسبة كبيرة من الكربوهيدرات وقليل من الأحماض الأمينية (بروتين) وبعض الفيتامينات والأملاح المعدنية إلا أنه ليس هناك ندوة عسلية واحدة تحتوى على كل الأحماض الأمينية العشرة الأساسية essential amino acid – مما يجعلها رغم سهولة الحصول عليها بواسطة الأعداء الطبيعية من طفيليات ومفترسات وجبة غذائية غير متكاملة. وعموماً ففى مجال المكافحة البيولوجية وجد أن الندوة العسلية لها دور هام وبارز من حيث العلاقة بالأعداء الطبيعية ويمكن أن يكون لها دور غذائى أو دور جاذب كمصدر للكيروموون.

– الندوة العسليه كمصدر غذائى Honeydew as food source

كما ذكرنا سلفاً، فإن الندوة العسلية لا تعتبر وجبة غذائية متكاملة لكثير من الأعداء الطبيعية وذلك لقلة تركيز الأحماض الأمينية إضافة إلى عدم وجود الأحماض الأمينية العشرة الأساسية فى أى من الندوة العسلية منفردة، ورغم ذلك فقد أظهرت الدراسات أن وجود الندوة العسلية وتوفرها فى البيئة الطبيعية للأعداء الطبيعية هو أول المصادر الطبيعية التى يعتمد عليها الأعداء الطبيعية كمصدر غذائى غالباً ما يكون فقط من أجل الأستمرار فى البقاء survive حيث أن كثيراً من الطفيليات أو المفترسات لا تستطيع أن تضع بيضا إلا عند التغذية على عوائلها أو فرائسها أولاً.

وعموماً فقد ثبت تغذية الكثير من المفترسات التابعة لعائلات Coccinellidae, Chrysopidae, Cantharidac بالإضافة إلى النمل ants وطفيليات حشرية تابعة لرتبة غشائية الأجنحة Hymenoptera (أكثر من ٢٠ عائلة)، وطفيليات تابعة لرتبة ذات الجناحين Diptera مثل عائلات Cryptochetidae & Tachinidae، ومفترسات تتبع نفس الرتبة أيضاً مثل عائلة Syrphidae، Asilidae تستخدم الندوة العسلية كمصدر أولى للغذاء بعد الخروج من العذراء.

فى بعض الحالات قد يتوقف نجاح الطفيليات فى التوطين والتطفل على عوائلها على وجود وفرة من الندوة العسلية فى البيئة المحيطة وبالتالى توفر مصدر الغذاء. على سبيل المثال كان الطفيل *Tiphia matura* ينتقل عبر مسافات طويلة إلى النباتات المصابة بالمن من أجل التغذية على الندوة العسلية. وأن نسبة التطفل على عوائلها – يرقات الخنفساء اليابانية – التى تأويها أيضاً هذه النباتات كانت كبيرة ومعنوية فى المناطق القريبة من الندوة العسلية.

وجد أيضاً أن نجاح إستيراد الطفيليات من جنس *Rhyssa* من أجل مكافحة إصابات حشرة *Sirex* sp. في أستراليا كان يعزى أساساً الى توفر مصادر الغذاء، مثل الندوة العسلية، فى البيئة الطبيعية المحيطة مما أدى الى زيادة فترة حياة الطفيل وزيادة نسبة التطفل. وعلى العكس من ذلك، فقد وجد أن الندوة العسلية كانت غذاءاً فقيراً جداً ولا يكفى الإحتياجات الغذائية لكل من

الطفيل *Eretmocerus* sp. nr. *furuhashi* والطفيل *Encarsia bimaculata* المتطفلان على الذباب الأبيض مقارنة بالسكروز والفركتوز والجلوكوز.

بالإضافة الى الندوة العسلية الطبيعية، فقد وجد أن معاملة بعض النباتات بندوة عسلية صناعية (غالباً ما كانت سكروز) أدت فى بعض الحالات الى زيادة تحسين السلوك البحثى للطفيليات والمفترسات مثل الطفيل *Micropletis croceipes* حيث وجد أن الطفيليات التى تم تجويعها لمدة يومين وأطلقت فى مساحات يتوفر فيها الندوة العسلية الصناعية (سكروز) أو الرحيق الطبيعى extrafloral nectar كانت تبقى فى هذه المناطق لمدة أطول ومن ثم زيادة نسبة التطفل أكثر منها فى حالة الطفيليات التى لم تتغذى مطلقاً. كذلك وجد زيادة في أعداد مفترسات أسد المن على نباتات الخوخ المرشوشة بمحلول سكرى ١٠% عن تلك التى لم تلق هذه المعاملة (إبراهيم وآخرون ١٩٩١).

٢- سلوك التغذية فى المفترسات

على العكس من الإفتراضات الشائعة، فإن عديداً من المفترسات الحشرية ليست متغذيات عامة، بل أن البعض منها ينتقي فرائسه بطريقة واضحة وجلية. ويمثل المدى الغذائي مكون هام في إيكولوجيا وسلوك المفترسات، وهو أيضاً عنصر أساسي ومحوري في تناول وإستعمال المفترسات في مجال المكافحة المتكاملة. فعلى سبيل المثال، يكون التخصص الفرائسي من العناصر المهمة عند إستعمال المفترسات في كل إتجاهات المكافحة البيولوجية، في الإستيراد كما في الإكثار والتداول. وبصفة عامة، يميل المشتغلون في مجال المكافحة البيولوجية عادة إلى إستعمال أعداء طبيعية متخصصة عائلياً، وعند إختيار الأعداء الطبيعية، فغالباً ما يؤخذ في الإعتبار أعلى مستوى من التخصص العائلي كصفة أساسية. هذا، وفي الحقيقة، فقد شمل النجاح الأول الكلاسيكي في مجال المكافحة البيولوجية مفترساً على درجة عالية من التخصص وهو خنفساء الفيداليا *Rodalia cardinalis*. لكن لا يكون التخصص الفرائسي ضرورياً بصفة دائمة في إدارة الآفات، إذ أن عديداً من الأنواع المفترسة التي يتم إكثارها كمياً بصفة دورية، ويتم إطلاقها في الحقول والبساتين ذات مدى فرائسي واسع نسبياً. يشمل ذلك، على سبيل المثال، بق الزهور *Orius insidiosus*، *O. tristicolor*، وأسود المن *Chrysoperla carnea*، *C. rufilabris*. قد يواجه التخصص الغذائي تحدياً هاماً في برامج المكافحة البيولوجية الكلاسيكية المتضمن للمفترسات المستوردة، إذ تتضمن الإحتياجات الغذائية لمثل تلك المفترسات عوامل لم تكن في الحسبان منها قبول أو تفضيل المفترس لفريسة جديدة في الموقع الجديد، أو الحصول على عناصر غذائية من كائنات دقيقة معاشرة، أو الإستفادة من أغذية إضافية مثل الإفرازات النباتية وحبوب اللقاح

والفطريات والرحيق. ويكون إستعمال المفترس لهذه المصادر الغذائية أهمية في إستقرار ديناميكيات الفريسة والمفترس وتأثير المفترس في مجال المكافحة.

التخصص الفرائسي والحفاظ على البيئة:

سوف يطرح إطلاق مفترسات حشرية ذات مدى فرائسي واسع تساؤلات هامة حول التأثيرات السالبة على الكائنات غير المستهدفة. من المحتمل أن تتحرك المفترسات المستوردة خارج نطاق مساحة المحصول المستهدف وتفترس أنواعاً غير فرائسها من الآفات (أنواع نادرة أو مهددة بالإفتراس). فعلى سبيل المثال، تم إختبار التأثيرات العكسية للمفترسات المستوردة في نوع واحد فقط. فقد إرتبط إنتشار أبو العيد *Coccinella undecimpunctata* المتغذى على عديد من أنواع المن بإنخفاض في تعداد نوعين من أبي العيدات المتوطنة في جنوب داكوتا Dakota، كما صحبه تأثيرات عكسية في المكافحة البيولوجية لسوسة البرسيم في أوتا Utah. لذلك فإن تقدير المدى الغذائي للمفترس يجب أن يكون جزءاً هاماً في تقويم المفترس قبل إطلاقه، خصوصاً عندما تكون الأنواع النادرة أو المهددة بالإفتراس في خطر من هذا الإطلاق.

تتميز المفترسات الحشرية بمجموعة من الصفات التي تميزها عن الطفيليات الحشرية. فهي غالباً ما تكون أكبر نسبياً من الفريسة، كما تتطلب أكثر من فرد من فرائسها لإكمال نموها، كما تكون أطوارها غير الكاملة المفترسة حرة المعيشة، ويكون عديد من أنواع المفترسات الحشرية مفترسات في طوريها غير الكامل والكامل. في معظم المفترسات الحشرية، تكون الفرائس من حشرات أخرى، لكن البعض منها يمكن أن يلتهم حيوانات من صفوف أخرى. وبإستثناء المفترسات الحشرية من غشائيات الأجنحة التي تزود عشوشها بالفريسة، تلتهم الحشرات المفترسة فرائسها مباشرة بعد مهاجمتها. تقع المفترسات الحشرية في حوالي ٢٠ رتبة حشرية. وتعتبر رتب الحشرات متساوية الأجنحة Isoptera، وملتوية الأجنحة Strepsiptera، والشبحيات Phasmatodea، ورتبة Phthiraptera من الرتب التي لا يعرف عنها أنها تحتوي على أنواع من المفترسات.

عادات التغذية في المفترسات الحشرية:

تتفاوت المفترسات الحشرية كثيراً في المدى الفرائسى لها. فالبعض منها مثل حشرة الفيداليا *Rhodalia cardinalis*، وأسد المن *Chrysopa slossonae* يكون على درجة عالية من التخصص متغذياً على نوع واحد فقط من الفرائس، وكذا الزنابير من جنس *Philanthus* التى تصطاد النحل

فقط رغم أنه يتجه نحو عديد من الحشرات المتحركة ذات الحجم الملائم، وكذلك دبابير عائلة Pomplilidae التى تأكل أنواع عناكب معينة، وكذا أنواع من جنس *Eumenes* التى تجمع يرقات حرشفية الأجنحة فقط من كل الأنواع لعشوشها. والبعض الآخر يشمل مفترسات المن مثل أبو العيدات *Hippodamia convergens* و *Adalia bipunctata* والتى تكون محدودة الفرائس oligophagous إذ تنحصر تغذيتها على أنواع قريبة تقسيمياً. أخيراً فالبعض الثالث، مثل بقة *Podisus maculiventris* وأبو العيد *Coleomegilla maculate* يكون متغذ عام polyphagous يلتهم أنواع عديدة من الفرائس وغير الفرائس من عصارة النبات وحبوب اللقاح. هذا ويجب أن يؤخذ فى الاعتبار أن العديد من الأنواع ذات المدى العوائلى الواسع تشتمل على طرز بيولوجية biotypes وعشائر تختلف فيما بينها فى إستجاباتها للفريسة، مثل العناكب القافزة Jumping spiders، وأسد المن *Chrysopa quadripunctata*.

فى بعض الحالات الخاصة قد تزود الكائنات الدقيقة المعاشرة للمفترس بإحتياجات غذائية لازمة لنموه وتكاثره. فعلى سبيل المثال، يعول أسد المن الأخضر *Chrysoperla carnea* أنواعاً من الخمائر (Torrulopsis) فى إمتداد بلعومى متطاول تمده بالأحماض الأمينية الضرورية التى تفتقر إليها أغذية أسد المن.

يمكن تقسيم المفترسات وفقاً لطور الفريسة التى تهاجمها، كأن يكون مفترساً للبيض مثلاً، أو وفقاً لإستراتيجية سروحه. فبعض المفترسات يقبع فى مكانه منتظراً فريسته مثل فرس النبى وبعض حوريات الرعاشات الكبيرة التى تنتظر فرائسها وهى ترقد مختفية فى وحل قاع بركة وتأسرها بواسطة قناعها الشفوى وهو تحور عن الشفه السفلى. والقليل من المفترسات تنصب الشراك لفرائسها مثل أسود النمل، والبعض الأخر يكون مطاردات نشطة مثل الحشرات الكاملة للرعاشات فهى صائدات ماهرات يطاردن الحشرات الأخرى أثناء الطيران والخنافس النمرية tiger beetles تصيد على الأرض، بينما البعض الأخر قد ينسج خيطاً حول فريسته.

من المعروف عن أنواع تحت عائلة Chilocorninae (Coccinellidae) أنها مفترسات للحشرات القشرية من رتبة متشابهة الأجنحة Homoptera، وكذا فإن معظم أنواع عائلة أبو العيدات مفترسات للمن، وأنواع تحت عائلة Stethorinae على أنها متخصصة على أنواع العناكب النباتية التغذية Tetranychidae. ومن العجيب أن الأنواع القريبة جداً sibling species يمكن أن تختلف فى مداها الفرائسى الذى تتغذى عليه مع نوعها المفضل. بمعنى أن تلك الأنواع قد تشتمل على نوع عام التغذية على المن وآخر متخصص على نوع معين منه.

وسائل تحديد المدى الفرائسى Methods for determining prey range

على العكس من الطفيليات التى تترك ورائها الغطاء الخارجى لجلد عائلها exoskeleton، فإن المفترسات لا تترك، غالباً أى دليل بعد إفتراسها للفريسة. وقد أستخدمت لمدد طويلة تحليلات القناة الهضمية للمفترس لتحديد ما يفترسه من الفرائس. بعض المفترسات مثل ذباب عائلة Asilidae والعديد من مفترسات Heteroptera تحقن فريستها بالإفرازات اللعابية التى تؤدى إلى قتلها ثم تتبع ذلك بالهضم خارج الأمعاء لمحتويات الفريسة، ثم تبتلع ما تم هضمه تاركة الغطاء الكيوتيكيلى للفريسة. بالنسبه للأنواع القارضة من المفترسات، فإن تحليل برازها يمكن أن يوضح أى من الفرائس إحتواه غذاء المفترس. وقد أدى التقدم العلمى الواضح فى التكنيكات السريولوجية إلى التعرف على المفترسات التى إفترست الآفات المستهدفة فى الحقل. وبالرغم من أن التحديد الكمى للفريسة التى أنتهمت من المشاكل الصعبه تقنياً إلا أنها ذات أهمية فى تحديد المفترسات الفاعلة key predators داخل المنظومة الزراعية agricultural system، وأيضاً لتقويم كفاءة عناصر المكافحة البيولوجية المرباة كمياً augmentative bioagents.

الأعداء الطبيعية المرتبطة بالفريسة:

من المسلم به أن كل الحيوانات تكون عرضة لمهاجمة الأعداء الطبيعية، فالمفترسات النشطة غالباً ما يمكن تتبعها ومهاجمتها بواسطة الطفيليات أو غيرها من المفترسات. لذلك فإن مدى ووفرة الأعداء الطبيعية التي ترتبط بمصدر غذاء المفترس يعتبر محدداً هاماً لمدى الغذاء. تتضمن دفاعات المفترس عدم التحرك متصنعة الموت، أو التواجد في أماكن محمية (مفترسات الكمائن مثل يرقات أسد النمل)، أو المحاكاة، أو السلوك الهروبي، أو إفراز مواد كيميائية ضارة. يمكن أن ينتج تطور دفاعات المفترس ضد الأعداء الطبيعية من خلال إستعاضات في تقليل وقت وكفاءة البحث، ومهاجمة الفريسة، وإلتهامها وتمثيلها.

تحسين أداء الأعداء الطبيعية بواسطة إضافة الغذاء والكيميائيات الوسيطة

مما لا شك فيه أن إضافة الغذاء أو المواد الكيميائية السلوكية behavioral chemicals سوف يجذب أو يحجز الأعداء الطبيعية وبالتالى قد يزيد من خصوبة الأعداء الطبيعية ويحسن من أدائها فى مكافحة الآفات النباتية. ربما تزداد أهمية إضافة الغذاء أو الكيميائيات السلوكية فى الأماكن التى تنعزل فيها الأعداء الطبيعية عن عوائلها أو فرائسها فى المكان أو الزمان أو يكون تعدادها منخفض للغاية وبالتالى لن تستطع منع الفوران التعدادى للآفة أو منع الضرر الإقتصادي على المحاصيل الزراعية.

غالباً ما يحدث ضعف التزامن بين الآفات الزراعية وأعدائها الطبيعية أو عدم التوازن بينهما فى النظم الزراعية وحيدة المحصول monoculture crop والتى يحدث فيها إنعزال للأعداء الطبيعية عن عوائلها بسبب:-

١- نقص أو عدم وجود الغذاء مثل الندوة العسلية أو الرحيق أو حبوب اللقاح.

٢- نفس الحالة تظهر عند إستخدام المبيدات فى الحقول.

٣- عند زيادة نسب التطفل أو الإفتراس على آفة معينة فى مكان معين بحيث يصل تعداد تلك الآفة إلى التعداد الذى لا يستطيع أن يحجز الأعداء الطبيعية بالمكان.

يمكن تصحيح الوضع فى هذه الحالات بإعادة إضافة الغذاء الناقص أو المواد الكيميائية السلوكية فى الوقت المناسب. يعتمد إستخدام هذه الطرق على نوع العدو الحيوى المستهدف بذلك، وكذلك معدل الهجرة الداخلية emigration المتوقع للمكان المعامل. عند إطلاق الأعداء الطبيعية صناعيا، قد يكون من المهم إضافة أو رش الغذاء أو الكيرومونات فى المناطق التى يتم فيها الإطلاق لتحسين كفاءة تلك الأعداء الطبيعية المزمع إطلاقها.

من المهم جداً معرفة بيولوجيا كل من الآفة والعدو الحيوى المراد إطلاقه. تحتاج المفترسات الحشرية مثلاً للتغذية على وجبة غذائية متكاملة (الفريسة) فى طورها الكامل المنتج للبيض، بينما فى الطفيليات الحشرية، غالباً ما تأخذ الحشرة الكاملة المواد الغذائية التى تحتاجها لإنتاج البيض من الطور اليرقى كما فى الطفيليات مسبقة وضع البيض proovigenic، على العكس من تلك الأنواع التى تتغذى على العائل للحصول على الغذاء كما فى طفيليات مستمرة تكوين البيض synoveginic. فى المفترسات التى تكون مفترسة فى طورها اليرقى وغير مفترسة فى طور الحشرة الكاملة، فإنه يمكن تغذية حشراتها الكاملة على السكريات أو الماء فقط ولكنها تحتاج لوجبة غذائية متكاملة لإنتاج البيض إلا إذا كانت تحتوى على معاشرات دقيقة سوف تمدها بذلك. لما كانت معظم الأنواع المفترسة تتغذى على الرحيق وحبوب لقاح والندوة العسلية فإنه يمكن إحتجاز تلك المفترسات برش الغذاء الصناعى فى الحقول ليماثل تلك المصادر الغذائية الطبيعية. فى بعض مفترسات أسد المن، يمكن عن طريق الندوة العسلية الصناعية (خليط الخميرة + السكر + الماء) ليس فقط حجز الحشرات الكاملة وتغذيتها ولكن أيضاً حثها على وضع البيض فى غياب الفرائس.

تحتوى المواد الغذائية التى تم تطبيقها حتى الآن على كيميائيات سلوكية. على سبيل المثال، محلول سكرى بسيط يمكن أن يعتبر ككيرمون إذا إستحث العدو الحيوى على التغذية عند

ملامسته. مثل هذا الغذاء يعمل على وقف حركة العدو الحيوى وإحتجازه فى مكان التغذية. كذلك تعتبر المواد التى تضاف للغذاء والمضافة للغذاء الصناعى والمحاكى للفريسة أو رائحة وسط تغذية الفريسة كيرمونات تعمل على تجميع الأعداء الطبيعية حول هذا الغذاء وبالتالى قد يكون من المهم تحسين سلوك الأعداء الطبيعية وكفاءتها بالحقل بإضافه الكيرومونات إلى مصادر الغذاء المضافة صناعياً بالحقل.

الأعداء الطبيعية كملقحات Natural enemies as pollinators

عند زيارة كوامل بعض المفترسات ،مثل ذباب السرفس، للزهور يعلق بأجسامها حبوب لقاح ولكن بكمية قليلة جداً لا تقارن بتلك المصاحبة للحشرات غير المفترسة أو ذات الشعيرات الكثيفة مثل حشرة *Eristalis tenax*.

الدور الذى تلعبه الطفيليات كملقحات أقل وضوحاً، فمثل تلك الحشرة وبصفة خاصة تلك الزائرة لأزهار ذات تويج من النوع الإسطوانى الضيق تتلامس عرضاً مع أسدية الزهرة anthers (فيما لو أنها لا تتغذى فعلاً على حبوب اللقاح)، ملتقطة لها. ويجب أن يلاحظ هنا أنه لكى تقوم بدورها فى التلقيح الخلطى cross pollination فعليها أن تزور أكثر من نبات أثناء سروحها، مظهرة درجة من الإستقرارية constancy على الزهرة. وعلى كل فإن الدور الذى تلعبه الطفيليات كملقحات متجاهل تماماً ربما للأسباب الآتية:

١- صغر الحجم المتناهى وعدم وضوحها تماماً.

٢- ميل بعض الأنواع الطفيلية الأكبر حجماً فى عدم التريث على النورات كما يحدث مع بعض حشرات النمل وأبى دقيقات والخنافس وذباب السرفس.

٣- صعوبة التعريف غالباً لمثل تلك الحشرات.

ثالثاً: وضع البيض Oviposition

تستطيع بعض إناث الحشرات الطفيلية والمفترسة أن تضع بيضاً بعد خروجها من العذراء مباشرة، لكن البعض الآخر قد لا يستطيع ذلك إلا بعد مرور فترة يطلق عليها فترة ما قبل وضع البيض preoviposition period وهى الفترة المحصورة بين خروج الأنثى الكاملة ووضع أول بيضة. في بعض الأنواع قد تكون إختيارية، وفي البعض الآخر قد تكون إجبارية. وعادةً ما يرتبط حدوث تلك الفترة بالإحتياجات الغذائية للأنثى الكاملة. تستمر الإناث فى وضع البيض خلال فترة يطلق عليها فترة وضع البيض oviposition period بعدها تموت الأنثى مباشرة أو قد

تعيش دون وضع بيض لفترة يطلق عليها فترة ما بعد وضع البيض postoviposition period. قد تطول أو تقصر تلك الفترات وفقاً لنوع الحشرة نفسها ووفقاً للظروف المناخية التى تعيش فيها الحشرة. يوضع البيض فردياً كما فى الطفيل *Copidosoma desantisi* المتطفل على فراشة درنات البطاطس أو فى كتل كما فى الطفيل *Nasonia vitripennis* المتطفل خارجياً على عذارى الذباب، إذ يتراوح عدد البيض فى كل كتلة بيض من ٢ إلى ٢٥ بيضة (شكل ١٥:٣).

يوضع بيض الطفيل فى العائل من الداخل فى الطفيليات الداخلية مثل طفيليات الترايكوجراما *Trichogramma* spp.، أو على العائل من الخارج فى الطفيليات الخارجية مثل الطفيل *Bracon hebetor*. بصفة عامة، هناك صعوبة فى وضع بيض الطفيليات الداخلية التطفل مقارنة بالطفيليات الخارجية التطفل. وتعتمد درجة هذه الصعوبة على عدد من العوامل منها حجم العائل بالنسبة لبيض الطفيل، وكمية النسيج الدهنى فى العائل، وفيما لو أن البيض سيوضع داخل أعضاء معينة أو فى تجويف الجسم، وحجم الأعضاء الأخرى، ودرجة سمك جدار الجسم.

شكل (١٥:٣) يوضح كتلة بيض الطفيل *Nasonia vitripennis*، يلاحظ وجود مكان ثقب آلة وضع البيض وتراص البيض حوله في شكل دائري (عوض الله ، ١٩٦٤).

يمكن أن تحدد الحالة الفسيولوجية للمبايض ما يلي:

١- فترة ما قبل وضع البيض بعد خروج الأنثى الكاملة.

٢- معدلات وضع البيض.

٣- فترات التوقف عن وضع البيض ومعدل تكرارها، كالتغذية على العائل مثلاً.

٤- إستجابة الأنثى للمؤثرات الخارجية، كالعوائل والروائح وغيرها.

إستمرارية وإستباقية وضع البيض Synovigeny and Provigeny

وفقاً لإستراتيجية وتكوين وضع البيض، تقع الأنواع الحشرية لرتبتى حرشفية الأجنحة وغشائية الأجنحة فى قسمين فقط على حسب التصنيف الذى وضعه فلاندرز Flanders عام ١٩٥٠ وهما الإناث مسبقة تكوين البيض pro-ovigenic females والإناث مستمرة تكوين البيض synovigenic females. تخرج إناث المجموعة الأولى من العذراء وهى غالباً مكتملة تكوين البيض أو على وشك ذلك، بينما تخرج إناث المجموعة الثانية غالباً من العذراء وبها جزء بسيط من البيض الناضج وتستمر فى تكوين البيض خلال فترة حياتها. فى الإناث مسبقة تكوين البيض تكتمل عملية تكوين البيض (oogenesis) إما قبل الخروج من العذراء أو بعد الخروج مباشرة من العذراء مستغلة فى ذلك المخزون الغذائى أثناء الطور اليرقى. ومثل هذه الإناث يمكن أن تتغذى من أجل بقائها فقط. على الجانب الآخر، فإن الإناث مستمرة تكوين البيض تحتاج إلى التغذية على العائل، أو الندوة العسلية أو حبوب اللقاح أو رحيق الأزهار وذلك لتكملة تكوين البيض وتحقيق كامل قدرتها التناسلية. أدخل على هذا التقسيم تعديل بواسطة جيرفز Jervis وآخرون عام ٢٠٠١ بإستخدام مصطلح مدلول التبويض (ovigeny index). وهذا يعنى أقصى نسبة من إكتمال نضج البيض الكامن للأنثى بعد خروجها إلى البيئة. وبالتالى فالأنواع التى لها مدلولاً قيمته ١ هى بالتأكيد إناث مسبقة تكوين البيض، أما تلك التى تمتلك مدلولاً أقل من ١، فهى إناث مستمرة تكوين البيض بدرجات متفاوتة. ولهذا المدلول تأثير كبير على القدرة التناسلية للإناث خصوصاً فى الفترات الأولى من عمر الإناث مع إفتراض وفرة مستمرة من العوائل المفضلة للطفيل، أو على الأقل زيادة يومية فيها. تحت مثل هذه الظروف، وجد أن الإناث مسبقة تكوين البيض تضع معظم بيضها خلال يوم أو يومين بعد خروجها كما أنها تكون أقصر عمراً من تلك مستمرة تكوين البيض. وعلى العكس من ذلك فإن الإناث التى لها مدلول تبويض قيمته صفراً (بمعنى عدم وجود بيض ناضج عند الخروج) تضع عدداً قليلاً جداً من البيض، إن وجد، خلال يوم أو اكثر بعد خروجها. وعندما يبدأ وضع البيض اليومى فإنها تستمر بنفس المعدل تقريباً لمدة زمنية طويلة نسبياً من حياتها. لذلك فإن نسبة البيض الممكن وضعه فى الأيام الأولى من حياة الأنثى ترتبط إيجابياً مع مدلول التبويض.

بالرغم من أن بعض الأنواع يمكنها أن تنضج عدداً قليلاً من البيض دون تغذية أولية وهى ما تعرف بالأنواع ذاتية تكوين البيض autogenous species، فإن أنواعاً أخرى يجب أن تتغذى أولاً ويطلق عليها الأنواع الإعتمادية (غير ذاتية) تكوين البيض anautogenous species. يمثل

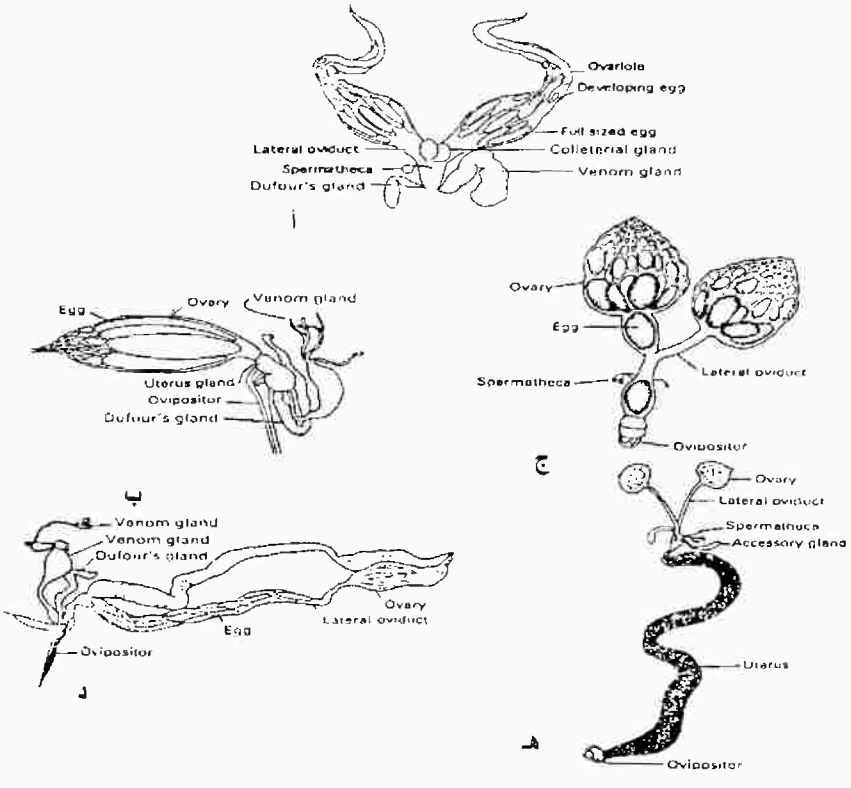
مجموعة الطفيليات مسبقة تكوين البيض عدد قليل من طفيليات رتبة غشائية الأجنحة التى تتبع عائلات Mymaridae و Eucharitidae و Trigonalyidae، إذ أن الغالبية العظمى من هذه الرتبة مستمرة تكوين البيض، ذاتية كانت أم إعتمادية التغذية. ومن أمثلة الحشرات إعتمادية تكوين البيض الطفيل *Cyzenis albicans* التابع لعائلة Tachinidae من رتبة ذات الجناحين، ويمثل المجموعة ذاتية التكوين أسد المن من النوع *Chrysoperla carnea* إذ تستطيع الإناث إنتاج عدد قليل من البيض دون تغذية أولية معتمدة فى ذلك على المعدلات الإفتراسية العالية أثناء طورها اليرقى، وعلى العكس من ذلك قد تحتاج بعض الأنواع التابعة لهذا الجنس إلى التغذية على غذاء بروتينى (مثل حشرات المن) لإنتاج أى بيض وبذلك تندرج تحت مجموعة الحشرات إعتمادية تكوين البيض.

ولتحديد ما إذا كان النوع تحت الدراسة مسبق أو مستمر تكوين البيض، يجب تشريح الأنثى حال خروجها من العذراء، فإذا إحتوت مبايضها على غالبية من البيض الناضج والباقى قريب من النضج، فإنها تكون مسبقة تكوين البيض، أما إذا إحتوت مبايضها على غالبية من البيض غير الناضج، فإنها تكون ممستمرة تكوين البيض.

ويجب أن ينظر إلى هذا التمييز بحظر شديد حيث هناك تداخل كبير بينهما، ففى بعض أنواع الطفيليات غشائية الأجنحة يعتقد أنها من النوع المسبق تكوين البيض proovigeny ولكنها فى حقيقة الأمر مستمرة وذاتية تكوين البيض synovigenic autogenous لها دورات فى إنضاج البيض أثناء فترة حياتها. ومن الأفضل أن نفترض أن هاتين المجموعتين هما الحدود القصوى والدنيا فى سلسلة متصلة وبينهما درجات متفاوتة من سلوك الأنواع الحشرية المختلفة، والنظر إليها أنها تحورات للإختلافات فى أنماط التوزيع الزمنى والفراغى للعوائل. فالعوائل المتواجدة فى مصادر سريعة الزوال (مثل يرقات الذباب فى أكوام السباخ) تتعرض للتطفل لفترة قصيرة ولذا فمن المناسب أنها تهاجم أساساً بطفيليات مسبقة تكوين البيض. وعلى العكس فإن العوائل المتواجدة فى مصادر طويلة الأمد (مثل العذارى التى فى سكون) سوف تتعرض للتطفل لفترة أطول ولذا فمن المتوقع أن تهاجم أساساً بطفيليات مستمرة تكوين البيض.

ذكر العالم فلاندرز Flanders عام ١٩٥٠ ودويل Dowell عام ١٩٧٨ أن هناك إستراتيجيتين هامتين فى تكاثر الطفيليات مستمرة تكوين البيض فى رتبة غشائية الأجنحة طبقاً لنوع البيض الناتج وقابليته للتخزين وقدرة الإناث على إعادة إمتصاص البيض مرة أخرى وهما:-

أ- **النوع غير المحب للماء Anhydropy:** فى هذا النوع من الطفيليات يكون البيض غنياً فى المح (yolk-rich (Lecithal، وكبير الحجم ولا يمكن تخزينه لفترة طويلة، ويكون للأنثى قناة مبيض جانبية صغيرة نسبياً ذات قدرة تخزينية بسيطة وعدد محدود من البيض. ويكون لكل مبيض عدد محدود من فريعات المبيض كما هو الحال في الطفيليات *Coccophagous atratus*، *Trachysphyrus albatorius* (شكل ١٦:٣ - أ ، ب)، وهنا يكون للأنثى القدرة على إعادة إمتصاص البيض الذى لم يتم وضعه فى أو على العائل وذلك لعدم توفر العائل المناسب بالعدد المناسب لفترة طويلة. وهنا، يتم إستخدام المواد الغذائية المعاد إمتصاصها من البيض لغرض البقاء والسماح لها بالحياة حتى تواجد العائل مرة أخرى. تتغذى عديد من إناث هذه المجموعة من الطفيليات على عوائلها host fed-species ومن أمثلة طفيلات تلك المجموعة *Bracon hebetor, Nasonia vitripennis, Aphytis* sp.



شكل (١٦:٣) الجهاز التناسلى لبعض الطفيليات الحشرية غشائية الأجنحة وثنائية الأجنحة.
(أ) الطفيل *Coccophagus atratus* (Aphelinidae)، (ب) الطفيل *Trachysphyrus albatorius* (Ichneumonidae)،
(جـ) الطفيل *Hyperecteina cinerea* (Tachinidae)، (د) الطفيل *Enicospilus americanus* (Ichneumonidae)،
(هـ) الطفيل *Leschenaultia exul* (Tachinidae).

ب- **النوع المحب للماء Hydropy**: فى هذا النوع من الطفيليات يكون البيض فقيراً فى المح (alecithal) yolk-poor، وصغير الحجم حيث يعتمد النمو الجنينى للطفيل على غمس بيض طفيليات هذه المجموعة داخل سائل العائل لأخذ إحتياجاته من المواد الغذائية اللازمة لذلك (النمو الجنينى، على سبيل المثال، فى طفيلات عائلة Encyrtidae كطفيل *Copidosoma desnatisi* & *Copidosoma floridanum* لا يبدأ إلا بعد وضع البيض داخل العائل بالقرب من الجسم الدهنى الذى يعتبر مصدر الغذاء المخزن بجسم العائل). وبصفة عامة تحتوى مبايض الإناث على عدد كبير من فريعات المبيض ويمكن تخزين عدد أكبر من البيض فى قنوات المبيض الجانبية المتسعة كما هو الحال في طفيل *Enicospilus americanus* (شكل ١٦:٣-د)، ونظراً لأن البيض صغير الحجم ويحتوى على كمية بسيطة من المواد الغذائية، فإنه لا يتم إعادة إمتصاصه. وفى معظم إناث هذه الأنواع لا يكون هناك تغذية على العائل بواسطة أنثى الطفيل. يكون مشاركة الأنثى الأم هنا فقط بإعطاء الأبناء عدد وفير من الريبوسومات والميتوكندريا التى تساعدها على تخليق البروتين خلال عملية نمو الجنين. على ذلك، فإن تغذية الأم على وجبة بروتينية ليست شرطاً ولا ضرورة لإنتاج البيض ويمكن أن يحدث ذلك خلال العمر اليرقى كما فى الطفيليات مسبقة تكوين البيض.

هذا ويجب توخى الحذر عند تناول هذا التصنيف إذ أن هناك العديد من الحالات الشاذة. على سبيل المثال، وجد أن الطفيل *Coccophagus atratus* ينتج بيضاً وفيراً وغنياً فى المح ولكن ليس لإناثه القدرة على إعادة إمتصاصه.

يمكن أن نستخلص مما سبق أن:-

١- من المتوقع أن أقصى حمل البيض egg load فى الأنواع غير المحبة للماء anhydropic species قليل نسبياً ولذلك تكون محدودة جداً فى وضع البيض مقارنة بالأنواع المحبة للماء hydropic species.

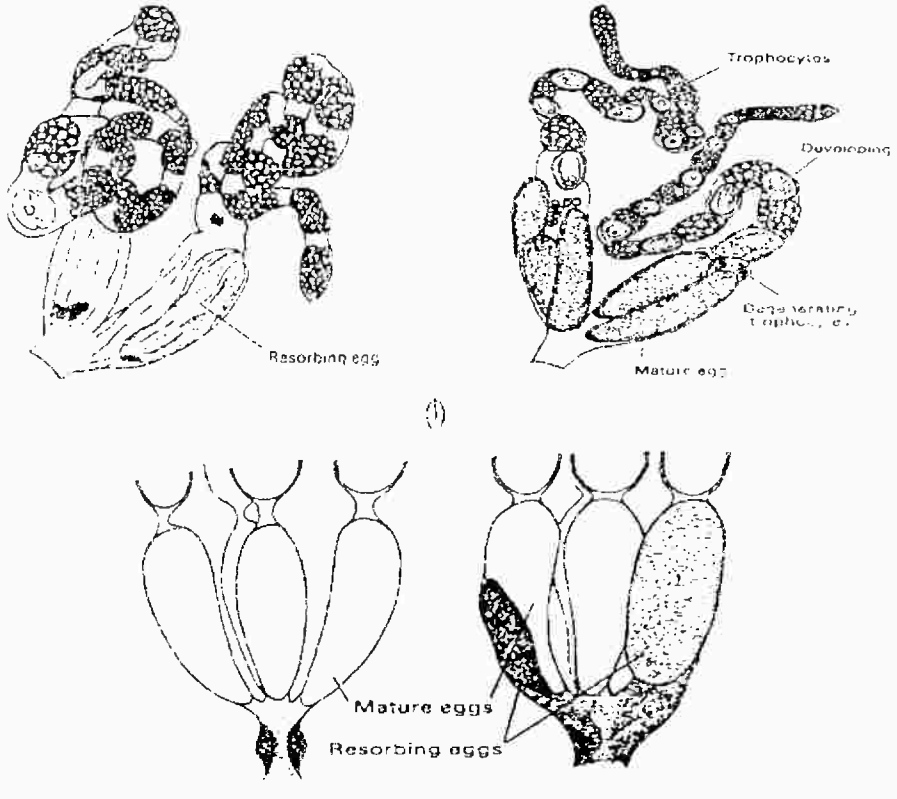
٢- فى الطفيليات مستمرة تكوين البيض غير المحبة للماء يكون أقصى عدد من البيض الناضج الذى يمكن أن يخزن فى كل فرع مبيض فى أى لحظة من الوقت بسيط جداً ولا يتعدى، على سبيل المثال، فى حالة الطفيل *Encarsia formosa* ثلاثة بويضات، وفى حالة الطفيل *Encarsia bimaculata* ستة بويضات. كما أن هذا البيض الناضج لا يتم دفعه مرة واحدة إلى قناة المبيض الجانبية ولكن على دفعات نظراً لصغر الحجم التخزينى للقناة. وعلى ذلك، فإنه يتم الإحتفاظ بالبيض لفترة وجيزة مقارنة بالمجموعة الأخرى، ثم يتم وضعه بالعائل لتستقبل قناة

البيض دفعة جديدة وهكذا. وفى حالة عدم توفر العائل لفترة طويلة (لندرته أو غيابه)، فإن الإناث لا تتعجل بإلقاء مثل هذا البيض أو التخلص منه، بل تبدأ بإعادة إمتصاصه مبتدأة بالبيض القديم ثم الأحدث فالأحدث وهكذا. وعن طريق إعادة إمتصاص البيض هذه، فإن المحتويات تعود للجسم وبالتالى فإن الأنثى لا تفقد سوى جزء بسيط من الطاقة والمواد الغذائية بدلاً من الفقد الكامل له فى حالة التخلص من حمل البيض بوضعه فى عوائل غير مناسبة.

٣- يمكن التعرف على البيض الممتص resorbed eggs عند النهايات القاعدية لفريعات المبيض بشكله غير الطبيعى مقارنة بالشكل العادى للبيض (شكل ١٧:٣- أ ، ب). فى بداية عملية الإمتصاص، تكون البيضة خالية جزئياً من الكوريون وبالتالى، وعلى العكس من البيض السليم، تزداد فى الحجم عند تشريحها فى محاليل فسيولوجية. وتقبل الصبغ بالصبغات مثل صبغة أسيتوكارمين acetocarmine بسرعه أكبر. ومع تمام عملية الإمتصاص، تصبح البيضة منكمشة ثم تختفى نهائياً تاركة ورائها فقط بقايا القشرة الخارجية. وفى بعض طفيليات عائلة Encyrtidae قد يبقى جزء من الكوريون (الصفيحة التنفسية) فى فريعات المبيض، أو قد تدفع فى تجويف الجسم. وتعتمد بداية الإمتصاص فى حالة الحرمان من العائل على كمية الغذاء المتاح فى جسم الأنثى. على سبيل المثال، فى حالة أنثى الطفيل *Nasonia vitripennis* (شكل ١٧:٣- ب) المحرومة من الغذاء تبدأ مبكراً فى إعادة إمتصاص بيضها فى حالة عدم توفر العائل المناسب مقارنة بتلك المتغذية على محلول عسل النحل. فى حالة هذا الطفيل، عندما يتم إعادة امتصاص البيض الطرفى فى أحد فريعات المبيض، يتبع بغيره فى الفروع الأخرى ومع إستمرار التجويع، تبدأ فى إعادة إمتصاص البيض فى الصف التالى للصف الطرفى فى كل فريعات المبيض وهكذا حتى إنتهاء عملية الإمتصاص للبيض الناضج فى مبيضى الأنثى. وتعتبر عملية إعادة إمتصاص البيض صورة أخرى من صور تحديد وضع البيض فى الطفيليات مستمرة تكوين البيض حيث أن الأنثى طالما أنها فى عملية إعادة الإمتصاص هذه لا تكون قادرة على وضع البيض حتى لو أصبحت العوائل متاحة لها.

٤- تقع عديد من المفترسات الحشرية تحت مجموعة الحشرات مستمرة تكوين البيض غير المحبة للماء. فمن المعروف بكل تاكيد أن إناث ذباب السرفس Syrphidae تعيد إمتصاص بيضها إذا لم يتح لها فرصة وضعه بجوار الفرائس المناسبة. وكذلك العديد من أبوالعيدات، فى غياب فرائسها، تضع البيض ثم تعيد التغذية عليه وكأنها تقوم بإعادة تدوير المواد

الغذائية recycling nutrient أو ما يعرفه المتخصصين فى مجال المكافحة البيولوجية بالإفتراس الذاتى auto-predation or cannibalism.

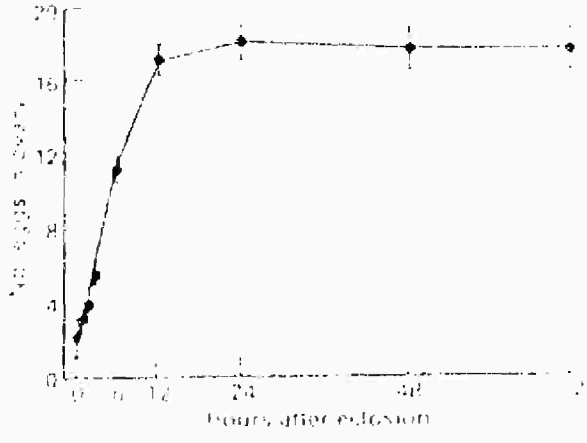


شكل (١٧:٣) عملية إعادة إمتصاص البيض فى الطفيليات الحشرية المستمرة تكوين البيض غيرالمحب للماء.
(أ) *Bracon hebetor* ، (ب) *Nasonia vitripennis*.

تحديد وضع البيض Egg limitation

يعتبر حمل بيض أنثى الطفيل من الأمور الهامة التي يجب أن تؤخذ في الإعتبار عند دراسة السلوك البروحي لها، بما لذلك من علاقة بكفاءتها البحثية ولياقتها. يحدد حجم حمل البيض egg load الذى تحمله الأنثى عدد البيض الذى يمكن أن تضعه فى لحظة محددة من الوقت. إذن ما هو العامل المسئول عن تحديد الحد الأقصى لهذا الحمل؟ هل هو معدل عملية التبويض oviginesis أم الكفاءة التخزينية storage capacity. فلو أنه فى نوع حشرى لا يقوم عادة بإعادة إمتصاص بيضه، لا يمكن أن نجد كل فريعات مبايضه محتوية على بيض ناضج فى

أى لحظة عندما تكون عملية التبويض فى أقصى معدلاتها (عن طريق تعريض الإناث لكثافات متفاوتة من العوائل وأنظمة الأغذية خلال فترة حياتها). بمعنى أنه لا يوجد تزامن بين فروع المبيض. ولذلك فإن سقف حمل البيض يحدد بمعدل التبويض وليس السعه التخزينية. على الجانب الأخر، فى حالة ما إذا كانت كل فروع المبيض، فى أى لحظة محددة، ممتلئة بالبيض الناضج وكذلك قنوات المبيض الجانبية، فى هذه الحالة فقط، تكون السعة التخزينية هى العامل المحدد الفعلى لسقف حمل البيض. وهنا يطفو سؤال على السطح وهو فم أى حالة تتوقف عملية التبويض عند الوصول إلى أقصى كفاءة تخزينية؟ ليس هذا من الوضوح بمكان فيما لو أن هناك أنواع يتحدد فيها الحد الأقصى للحمل بتوقف عملية التبويض. لكن يظهر أن الطفيل *Coccophagous atratus* هو نوع من طراز آخر، فلو أن إناث هذا النوع حرمت من العائل ولكن غذيت على عسل بعد الخروج مباشرة وتم التشريح على فترات متباينة، فإن حمل البيض يتزايد خلال ٢٤ ساعه الأولى من بداية حياتها ثم يبقى ثابتاً (شكل ١٨:٣). وطالما أن فى هذا النوع لا يوجد أى مظهر من مظاهر إعادة إمتصاص البيض، فإنه من المحتمل أن عدد البيض يحدد بالكفاءة التخزينية للمبايض وقناتى المبيض الجانبيتين والتوقف عن التبويض عندما لا يوجد متسع لبيض أكثر. وربما تكون هذه الحالة أيضا متواجدة فى الطفيل *Venturia (Nemaritus) canescens*. وقد يكون من الممتع الوقوف على ومعرفة التواتر frequency الذي به تستأنف أو تتوقف عملية التبويض في الطفيليات السارحة تحت الظروف الطبيعية.



شكل (١٨:٣) عدد البيض الناضج في مبايض أنثى الطفيل *Coccophagus atrantus* على فترات مختلفة من خروج الحشرة الكاملة.

الحافز لوضع البيض motivation to oviposition

يعتمد الحافز لوضع البيض على حمل البيض في الأنثى. وهنا يطفو سؤال على السطح وهو كيف تعرف أنثى الطفيل حجم حملها من البيض؟ في دراسة مستفيضة حول نشاط وضع البيض وديناميكيته في الطفيل *Coccophagus ratus*، إتضح أنه عندما تعرض الإناث لوفرة من العوائل فانها تضع البيض من خلال نوبات محددة أو نشاط لوضع البيض يبدأ فقط عندما يتراكم من ١٨ بيضة ناضجة في المبيض وهذه النتيجة توضح أن حمل البيض من المحتمل أن يحدد من خلال مستقبلات من قنوات المبيض الجانبية تحفز عملية وضع البيض.

رابعاً: النمو والإنشاء في الأطوار غير الكاملة Growth & Development in Immatures

النمو growth هو الزيادة في الكتلة الحيوية biomass للحشرة خلال الفترة من الفقس من البيضة إلى نهاية الطور اليرقي، وهو ما يتحقق إما بإنقسام الخلايا أو بزيادة حجمها أو عن طريق كلا الوسيلتين.

أما الإنشاء development فهو التغيرات المورفولوجية والتشريحية التي يظهرها الفرد من وقت وضع البيضة إلى وقت خروج الحشرة الكاملة.

جرت العادة على إستخدام الكلمة العربية "تطور" لتدل على معنى كلمة development، كما جرت العادة أيضاً على إستخدام نفس الكلمة "تطور" لتدل على معنى تطور evolution وهذا يجعل الأمر جديراً بالبحث عن كلمة أخرى لتدل على معنى development لأن لفظ تطور معبر دقيق علمياً لمعنى evolution. وعملياً فإن النمو growth هو عملية كيميائية لها عواملها المنظمة المستقلة بهرموناتها الخاصة، كما أن الـ development هو ما يصيب هذه الخلايا من تمييز وتكشف يؤدي إلى تعضونها ووسائله هي التكشف differentiation وله، بعيداً عن النمو، عواملة المنظمة المستقلة وهرموناته الخاصة. ولذا فإن كلمة development في معاجم المصطلحات العلمية تعني أنها سلسلة التحولات التي تصيب الناتج الخلوي للنمو مؤدية إلى اظهار وظيفة خاصة بها. وبالبحث عن كلمة عربية تعبر عن هذا المضمون فلا نجد أدق تعبيراً إلا ما ذكر في القرآن الكريم عن حالات متشابهة (الواقعة ٣٥، العنكبوت ١٩، النجم ٣١) حيث أستخدمت كلمة الإنشاء لتعبر عن المضمون العلمي لكلمة development، في حين أن التطور الذي يعني تحولات تصيب تراكيب ووظائف قائمة لتصير أكثر تلاؤماً هو الذي تعبر عنه معنى كلمة evolution. ويجب النظر إلى عملية الإنشاء بإعتبارها إستكمالاً للنمو حيث تشمل بناء تراكيب الفرد الكامل

من صورها الكاملة في اليراعم histogenesis، وتحلل الأنسجة غير الكاملة وغير المطلوبة في الشكل الكامل histolysis، ولذا فإن بناء نسيج أو تفكك نسيج آخر وبقاء نسيج ثالث هي أجزاء من نظام عام يهدف في النهاية إلى تحقيق شكل معين ببعض هذه الوسائل أو بها جميعاً.

في المفترسات، يشكل الطور اليرقي فترات طويلة من التغذية وفترات قصيرة من الإنسلاخ. وفي خلال كل عمر، تتزايد الكتلة البيولوجية بصورة مطردة steadily. تتناقص هذه الكتلة قليلاً في وقت الإنسلاخ بسبب فقد جلد الإنسلاخ وبعض الماء الذي لا يستعوض في حينه حيث لا تتغذى الحشرة. في بعض الحشرات المائية، لا يوجد تناقص في هذه الكتلة أثناء الإنسلاخ بل يحدث زيادة بسبب إمتصاص الماء إما من خلال جدار الجسم أو القناة الهضمية. تزداد هذه الكتلة بدرجة ملحوظة في الحشرة المائية *Notonecta glauca*.

في حالة المفترسات، يعبر عن الإنشاء اليرقي larval development ببساطة بالفترة المحصورة بين كل إنسلاخين متتابعين، أما النمو اليرقي larval growth فيمكن أن يقاس بالزيادة المكتسبة gained في الوزن الجاف أو الطازج متضمناً وزن جلد الإنسلاخ، أو الزيادة في حجم الجسم (معبراً عنه بعرض الرأس) بين الأعمار، ومعبراً عنه بالنسبة بين وزن أو حجم الجسم المكتسب إلى فترة العمر اليرقي. ويعبر بعض المشتغلين الآخرين عن معدل النمو بصورة مختلفة وهو معدل النمو النسبي relative growth rate (RGR) وهو الوزن الطازج المكتسب × متوسط الوزن الطازج للمفترس أثناء العمر مقسوماً على العمر اليرقي.

في الطفيليات، يبدو التعبير عن النمو والإنشاء أكثر تعقيداً مما في المفترسات. فالطفيليات الداخلية ذات مشكلة خاصة طالما أنه لا يمكن بسهولة قياس أوزان وأحجام اليرقات.

من النقاط الهامة المبدأية لدراسة كثير من الجوانب المتعلقة بالإنشاء اليرقي هي القدرة على التمييز بين الأعمار المختلفة في المفترسات والطفيليات. في بعض الحالات قد يمكن التعرف على العمر بسهولة نسبية بالإستعانة ببعض المظاهر مثل تراكيب أجزاء الفم، ودرجة نمو الجناح، وعدد وتوزيع الشعيرات والأسواك الدائمة وغيرها من تراكيب جدار الجسم، وتركيب القصبات الهوائية وما يرتبط بها من ثغور تنفسية، ولون الجسم. غير أنه في مفترسات أخرى قد تكون هذه الصفات المميزة غير واضحة، وهنا تحتاج الى إستعمال تكنيكات خاصة للقياسات المورفولوجية morphometric.

أ- تأثير العوامل البيولوجية على النمو والإنشاء:

١- إستهلاك الغذاء: Food consumption

تحتاج اليرقات المفترسة إلى أن تلتهم فرائس عديدة أثناء إنشائها، وسوف يظهر كل عمر من الأعمار المتتالية successive أقصى معدل من الإنشاء والنمو عند مستويات مختلفة من الفرائس المتاحة. وبصفة عامة، مع زيادة كثافة الفريسة تلتهم اليرقات المفترسة عدداً أكبر من الفرائس، وتنمو أسرع، وتحرز وزناً أعلى وبالتالي حجماً نهائياً أكبر، مقارنة بتلك التي يقدم لها كثافات قليلة من الفرائس. وبينما يتزايد معدل الإنشاء في علاقة غير خطية non- linearly relationship مع معدل إستهلاك الفرائس، فإن معدل الإنشاء يتوقف عن الزيادة فوق مستوى كثافة معينة من الفريسة، بينما يستمر النمو. كذلك يتفاوت أيضاً الإنشاء والنمو مع نوعية الفريسة prey quality.

٢- نوع الفريسة: Prey species

من المتوقع أن يتفاوت الإنشاء اليرقي كله والنمو مع نوع الفريسة. يتضح ذلك جلياً في أبي العيدات *Adalia bipunctata* ، *Coccinella septempunctata*، *Hippodamia sinuate*. في حالة النوع الأخير (*H. sinuate*) يتلاشى تأثير نوع الفريسة على معدل الإنشاء تحت درجات الحرارة التي تزيد عن ٢٠°م.

٣- التفاوت variation في الإنشاء والنمو بين الأعمار وداخل العمر الواحد:

تختلف منحنيات معدلات الإنشاء مع منحنيات المتاح من الفرائس في الأعمار المختلفة. وهذا من المتوقع بسبب الإختلافات بين الأعمار من حيث معدلات مهاجمة الفريسة والوقت المستغرق في الإلتهام ومعدلات التمثيل الغذائي التي تتزايد مع تقدم الأعمار.

٤- التغذية السابقة: Previous feeding history

هل تستطيع المفترسات أن تسترد عافيتها من التأثيرات الضارة على إنشائها ونموها بسبب ندرة فرائسها أثناء أطوار يرقية سابقة؟. في دراسة على فرس النبي *Tenodera sinensis* إتضح أن العمرين الأولين المتغذيين على كميات قليلة من الفرائس كانت أصغر حجماً وأمضيا فترة أطول في هذين العمرين عن تلك التي زودت بكميات كبيرة من الفرائس، لكن وجد في مجموعتين من ثلاث من هذا المفترس أن الأفراد التي ربيت في العمر الأول على غذاء فقير إستعادت عافيتها في العمر الثاني عندما تم تغذيتها على كمية أكبر من الغذاء حيث

زاد وزنها ونقصت فترة عمرها عن تلك التي غذيت أثناء هذا العمر على كمية كبيرة من الغذاء. كما أن الحوريات في أعمارها المتقدمة إستعاضت التغذية الفقيرة في أعمارها الأولى بزيادة أعلى في معدل إلتهامها للفرائس.

هذا وقد وجد نفس هذا السلوك أيضاً في حشرات أخرى مثل أسد المن *Chrysoperla carnea*، لكن خلال العمر اليرقي كله. فقد وجد أنه لا يوجد أي إختلاف معنوي في فترة العمر اليرقي الثالث بين مجموعتين من اليرقات إحداهما زودت بكمية كبيرة من الفرائس خلال أعمارها الثلاث اليرقية والأخرى زودت بكميات قليلة خلال العمرين الأولين وكمية كبيرة خلال العمر الثالث. لكن فترة النمو الكلية من لحظة الخروج من البيضة حتى التعذير كانت أطول معنوياً في المجموعة الثانية، بمعنى أن الإستشفاء recovery في معدل الإنشاء كان جزئياً. هذا وقد وجد أن الوزن الجاف المكتسب للعمر الثالث اليرقي لم يختلف معنوياً في كلا المجموعتين، وكذلك الحال أيضاً بالنسبة للوزن الكلي المكتسب خلال العمر اليرقي كله بمعنى أن الإستشفاء في النمو كان كاملاً. كما أن يرقات العمر اليرقي الثالث في المجموعة الثانية من التغذية التهمت من الفرائس كتلك في المجموعة الأولى من التغذية وكذلك الحال أيضاً في كل الأعمار اليرقية.

يطفو على السطح سؤال آخر وهو هل يمكن لليرقات التي لها معدل نمو أعلى في أحد الأعمار أن تبقى على هذه الميزة خلال الأعمار التالية؟؟. أظهرت النتائج - وعلى سبيل المثال - تلك التي أجريت على البقة المائية *Notonecta hoffmani* أنها تستطيع ذلك.

٥- الأغذية الأخرى خلاف الفرائس Non- prey foods

في حالة غياب الفريسة، تستطيع بعض المفترسات أن تكمل نموها اليرقي بالتغذية على أغذية أخرى غير الفرائس. من أمثلة تلك المفترسات بق الأزهار *Orius insidiosus* (Anthocoridae)، وأبو العيد *Coleomegilla maculate*. على العكس من ذلك، قد لا تستطيع البقة *Blepharidopterus angulatus* من إكمال نموها على غذاء من الندوة العسلية فقط، لكن الحوريات التي تمتكمل تغذيتها بعد العمر الثالث على غذاء من المن تستطيع أن تكمل نموها. كذلك وجد أن يرقات أسد المن التي زودت بالندوة العسلية بجانب الفريسة إستهلكت من الفرائس عدداً أقل معنوياً وأكملت نموها أسرع معنوياً وكان وزنها أكبر معنوياً عن تلك اليرقات التي زودت بالفريسة فقط.

٦- حجم العائل: Host size

أ- في حالة الطفيليات التي تميت عوائلها Idiobionts

في عديد من الأنواع الطفيلية التي تميت عوائلها، يحدد حجم العائل حجم (أو كتلة) الأفراد الكاملة الناتجة سواء في الطفيليات الإنفرادية أو الجماعية. في حالة الطفيليات ليس من الضرورة أن يرتبط معدل الإنشاء إيجابياً مع حجم العائل الذي وضع فيه البيض. فعلى سبيل المثال يكون معدل الإنشاء في الطفيل *Trichogramma evanescens* أعلى في البيض المتوسط الحجم وأقل في البيض الصغير أو الكبير الحجم. بينما في الطفيل *Bracon hebetor* لا يتأثر وقت الإنشاء بحجم اليرقة العائله. في حالة الطفيليات التي تميت عوائلها ربما يكون عمر العائل من الأمور المحيرة confounding factor، فعلى سبيل المثال تستطيع الطفيليات التي تنمو في عذارى العائل أن تستفيد تماماً من كل من العذارى الحديثة التكوين وتلك التي يكون فيها الحشرة الكاملة للعائل قد قاربت على التكوين. وقد يكون لهذين النمطين المختلفين نفس المقاسات الخارجية ونفس الكتلة mass، لكنهما مختلفان في كمية المصادر الغذائية.

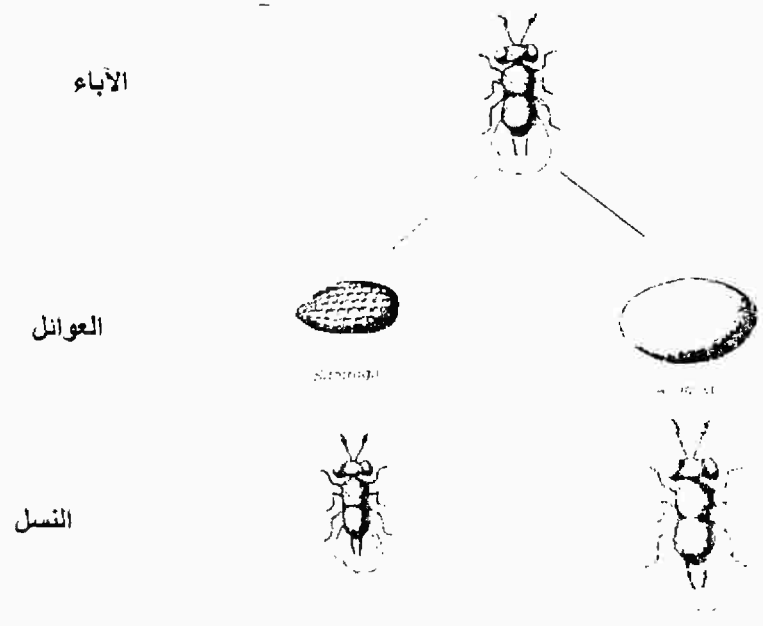
ب- في حالة الطفيليات التي لا تميت عوائلها Koinobionts

في هذه المجموعة من الطفيليات، تستمر عوائلها في التغذية والنمو. وإذا فليس من المتوقع وجود نفس العلاقة المتواجدة في طفيليات المجموعة الأولى، التي تميت عوائلها، بين حجم الذرية وحجم العائل أثناء وضع البيض بسبب التفاوت في نمو العائل أثناء النمو اليرقي للطفيل. من المعروف أن التطفل يؤثر على إستهلاك العائل لغذائه (كمية الغذاء أو معدل إستهلاك الغذاء)، فإما أن يقللة كما هو الحال غالباً في الأنواع الطفيلية الإنفرادية أو يزيده كما هو الحال غالباً في الأنواع الطفيلية الجماعية. فقد وجد مثلاً في حالة الطفيلين *Aphidius ervi*، *Venturia canescens* أنه لا يوجد علاقة خطية linear relationship بين حجم الطفيل الكامل وحجم عائله أثناء وضع البيض بالرغم من أنه توجد زيادة خطية linear increase في كلا النوعين بين حجم الطفيل وتقدم العمر اليرقي للعائل حتى العمر اليرقي قبل الأخير، إذ بعده لا يحدث مثل هذه الزيادة.

تتفاوت العلاقة بين معدل الإنشاء وحجم العائل أثناء وضع البيض، فإما أن تكون علاقة خطية مع كل الأحجام المتاحة للعائل ليصل إلى أعلى مداه في العوائل الكبيرة، أو علاقة غير خطية non- linear.

٧- نوع العائل: Host species

من المسلم به أن الأنواع المختلفة من العوائل تختلف في مصادرها الغذائية كماً ونوعاً، ولذا فإنه من المتوقع أن يتفاوت إنشاء ونمو الطفيل وفقاً لنوع العائل المتطفل عليه. فعلى سبيل المثال يختلف حجم نسل الطفيل *Trichogramma evanescens* بإختلاف نوع العائل الحرشفي الأجنحة المتطفل عليه والذي تنمو في بيضته يرقة الطفيل، إذ يكون أكبر حجماً في حالة بيض فراشة دقيق البحر الأبيض المتوسط *Anagasta kuehniella* الأكبر حجماً عنه في حالة بيض فراشة الحبوب *Sitotroga cerealella* الأصغر حجماً (شكل ١٩:٣).



شكل (١٩:٣) التفاوت في حجم إناث الطفيل *T. evanescens* في الجيل المربى على أحجام متفاوتة من العوائل.

كذلك وجد أن الإنشاء والنمو يظهران إختلافاً متضاداً controversy في علاقتهما بنوع العائل. ففي حالة الطفيل *Telenomus lobatus* (Scelionidae) كان معدل النمو أسرع في بيض أنواع جنس *Chrysoperla* عن بيض أنواع جنس *Chrysopa* بالرغم من أن الكوامل الناتجة كانت أكبر حجماً في حالة أنواع الجنس الأخير إذ أن بيضه أكبر حجماً عن بيض أنواع جنس *Chrysoperla*.

٨- السموم المتواجدة في النبات المتغذى عليه العائل الحشري: Toxins in the host's food plant

من المتوقع أن نوع النبات الذي يتغذى عليه العائل الحشري يكون له تأثير غير مباشر على إنشاء ونمو الطفيل من خلال تأثيره على حجم العائل الحشري أو قد يكون له تأثيراً مباشراً بسبب وجود مواد سامة به. فعند تربية يرقات العائل *Helicoverpa zea* المتطفل عليه بالطفيل *Hyposoter exiguae* (Ichneumonidae) على بيئة صناعية تحتوي على نسب متفاوتة من مادة alkaloid α tomatine المتواجدة في الطماطم، وجد أن يرقات الطفيل النامية في عوائل غذيت على نسب متوسطة من هذه المادة نمت أبطأ وكان وزن كواملها أصغر عن تلك التي نمت في عوائل غذيت على بيئة خالية من هذه المادة. وقد وجد نفس التفاوت أيضاً في فترة عمر العذراء.

كذلك وجد أن نمو الطفيل *Campoletis sonorensis* (Ichneumonidae) (وكذلك عائله *Heliocverpa virescens*) تحسن عند إضافة كميات قليلة من مادة الجوسيبول gossypol في البيئة الصناعية للعائل. أما التركيزات الأعلى من المادة فقد أدت إلى إنخفاض النمو في كل منهما.

٩- التطفل المتزايد: Superparasitoidism

التطفل المتزايد هو وضع بيضة واحدة (في حالة الطفيليات الإنفرادية) أو عدد من البيض (في حالة الطفيليات الجماعية) في عائل سبق التطفل عليه. في حالة الطفيل الإنفرادي تعيش يرقة واحدة فقط في كل عائل سبق التطفل عليه، لكن في الطفيل الجماعي يعتمد عدد اليرقات العائشة survivors في العائل الواحد على عوامل منها:-

١- العدد الكلي للبيض الموجود داخل العائل أو خارجه.

٢- حجم العائل السابق التطفل عليه.

سوف نتناول بالشرح في هذا الجزء تبعات لياقة اليرقات الطفيلية العائشة وإلى أي مدى يمكن أن يتأثر النمو اليرقي بالتطفل المتزايد.

أ- في الطفيليات الإنفرادية Solitary

يفترض أن التطفل المتزايد ليس له تبعات على لياقة اليرقات العائشة، بمعنى أنه لا يزيد فترة النمو اليرقي ولا يقلل من حجم الطفيليات الكاملة الناتجة. وقد يبدو هذا الإفتراض

مقبولاً طالما أن اليرقات الزائدة عن العدد المحدد أو المطلوب supernumerary larvae (وهي اليرقات الزائدة عن أقصى عدد يمكن أن يعيش، أي يكمل نموه)، عادة ما يتم التخلص منها قبل أن يستفيد من كمية مناسبة من المصادر الغذائية للعائل. فعلى سبيل المثال، وجد أنه ليس هناك من الدلائل ما يوضح أن كوامل الطفيل *Leptopilina heterotoma*، كمقياس للنمو اليرقي، الخارجة من عوائل مفردة التطفل singly parasitized تكون أكبر حجماً من نظيراتها الخارجة من عوائل متزايدة التطفل. إلا أنه ربما يكون التطفل المتزايد تأثيراً على لياقة يرقات بعض الأنواع الطفيلية الأخرى. فعلى سبيل المثال، تستغرق يرقات كل من الطفيلين *Venturia canescens* (Ichneumonidae) و *Microctanus vittatae* (Braconidae) وقتاً أطول في نموهما في العوائل المتزايدة التطفل عن تلك المفردة التطفل. كذلك وجد أنه عند تعريض أفراد عائل الطفيل *Cardiochiles nigriceps* إلى مرات متباينة من غرزات وضع البيض، وجد أنه كلما زاد معدل التطفل المتزايد كلما طال متوسط فترة النمو اليرقي لليرقة العائشة. في حالة الطفيليات التي تسمح لعائلها بالنمو koinobionts لا بد أن يكون لدى اليرقة العائشة القدرة على تعويض نموها اليرقي المنخفض أثناء نموها الجنيني واليرقي المبكر (حيث التنافس مع اليرقة المنافسة على مصادر العائل الغذائية) وذلك بزيادة النمو ومعدله في أعمارها التالية. فقد وجد أنه عند تعريض أفراد السن إما لغرزة واحدة فقط أو لعدة غرزات (تطفل متزايد) من وخزات الطفيل *Aphidius ervi* أن الوزن الجاف للفرد الناتج من عوائل متزايدة التطفل زاد بمعدل ١٤% أكثر من ذلك الخارج من عوائل مفردة التطفل singly، بمعنى أن النمو اليرقي growth قد تحسن مع التطفل المتزايد ولم يأخذ وقتاً طويلاً في نموه، وأن معدل النمو اليرقي لم يتأثر. وربما يكون التفسير المقبول لهذه النتائج وذلك التأثير أن العوائل متزايدة التطفل يزداد معدل إغتذائها. في هذه التجربة، تم إستخدام إناث غير ملقحة بهدف إستبعاد إحتمال التميز الناتج عن إختلاف النمو (والمعيشة) بين اليرقات الذكور والإناث. هذا وقد سبق أن ذكر أيضاً أن حجم الطفيل *L. heterotoma* لم يتأثر بالتطفل المتزايد. وفي مثل هذه الحالة إما أن يكون التعويض كاملاً أو لا يحدث نقص في النمو اليرقي بسبب التطفل المتزايد. يمكن أن يتأثر معدل النمو اليرقي أيضاً بظاهرة التطفل المتزايد غير المتجانس heterospecific superparasitoidism (التطفل المتعدد multiparasitoidism).

ب- في الطفيليات الجماعية: Gregarious

من المتوقع أن تنعاظم المنافسة بين اليرقات الطفيلية على المصدر الغذائي للعائل بسبب التطفل المتزايد فيقل النمو اليرقي ومعدل الإنشاء للأطوار غير الكاملة للطفيل، ولو أنه قد وجد في حالة الطفيل *Cotesia glomerata* أن زيادة الكثافة اليرقية في العائل قد أبطأت النمو بدرجة بسيطة جداً، بل بالعكس فإن معدل الإنشاء في حالة الطفيل *Pteromalus puparium* يميل إلى الزيادة. كذلك لا يوجد تناقص معنوي في حجم الجسم مع زيادة عدد أفراد الطفيل *C. glomerata* المتطفل على العائل *Pieris brassicae* ولو أن هذا التأثير قد ظهر عند التطفل على العائل *Pieris rapae*.

١٠- تاريخ حياة الطفيل: Parasitoid life- history

هناك بعض الإختلافات بين الطفيليات المميتة لعوائلها idiobionts وتلك التي تسمح لها بالنمو koinobionts فيما يتعلق بالنمو والإنشاء، وكذا بعض الظروف الأخرى المتعلقة بتاريخ حياة الطفيليات يمكن تلخيصها كما يلي:-

١- تقصر فترة حضانة البيض في الطفيليات ذات العوائل غير المحكمة poorly concealed عن تلك التي تكون عوائلها جيدة الإحكام.

٢- تطول فترة التعذير وكذا فترة النمو الكلية (من وضع البيض إلى خروج الحشرة الكاملة) في الطفيليات غير المميتة لعوائلها koinobionts عن الطفيليات المميتة لعوائلها idiobionts مثل طفيليات اليرقة الخارجية larval ectoparasitoids.

٣- تطول فترة النمو الكلية في أنواع طفيليات المناطق المعتدلة الحرارة temperate عن تلك في المناطق الإستوائية tropical regions.

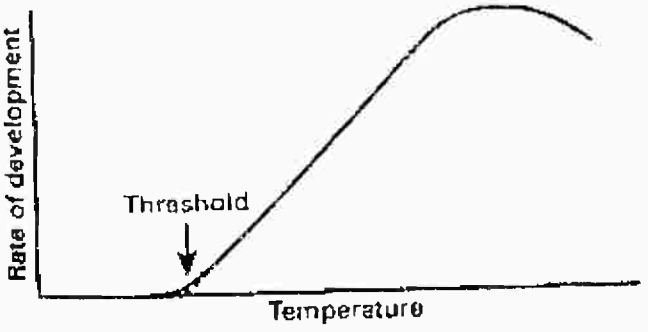
٤- تطول فترة النمو الكلية في طفيليات البيض عن تلك في طفيليات العذارى.

ب- تأثير العوامل الطبيعية على النمو والإنشاء:

١- درجة الحرارة:

أ- معدل الإنشاء

لكل حشرة حد أدنى من درجات الحرارة، أقل منه يقف النمو، ويشار إليه في بعض الحالات بالمصطلح صفر الإنشاء development zero (شكل ٣: ٢٠).



شكل (٣: ٢٠) معدل إنشاء الحشرة وعلاقته بدرجة الحرارة

هناك أيضاً حد أعلى لدرجات الحرارة، إذا زيد عنه يحدث زيادة طفيفة في معدل الإنشاء. بصفة عامة، فإن العلاقة بين درجات الحرارة ومعدل الإنشاء ليست خطية non- linear relationship، لكن في الحدود الوسطية لدرجات الحرارة عادة ما يتزايد معدل الإنشاء في علاقة خطية مع درجات الحرارة. وهذا شئ غامض إذ أن معدل النشاط الإنزيمي (من المفترض أنه مرتبط بالإنشاء) يتزايد بإرتفاع درجات الحرارة في علاقة غير خطية بل في علاقة أسية sponentially. تتوقف التأثيرات السيئة للحد الأقصى لدرجة الحرارة على مدة تعرض الحشرة لها.

يمكن للمشتغلين في مجال المكافحة البيولوجية من الإستفادة من البيانات المعملية عن تأثير درجات الحرارة على فترة النمو الكلي في إتخاذ القرارات المتعلقة بإستيراد أنواع أو سلالات الطفيليات والمفترسات إلى المناطق الجديدة. وعادة ما تستورد الأعداء الطبيعية من مناطق لها نفس الظروف المناخية بقدر الإمكان مع ظروف المنطقة المزمع إطلاق هذه الأعداء فيها. وفي حالة ما إذا كان هناك أنواع عديدة أو سلالات يختار منها، فالأصلح منها هي تلك التي تكون درجة الحرارة المثلى لنموها أقرب ما يكون لظروف منطقة الإستيراد. ومن الأمثلة الكلاسيكية على فشل المكافحة البيولوجية الناتج عن عدم تكيف النوع الحشري المستورد مع ظروف البيئة الجديدة هو إستيراد سلالة فرنسية من الطفيل *Trioxys pallidus* إلى كاليفورنيا لمكافحة حشرة المَنّ جوز الهند، إذ كان تأقلمه مع الظروف المناخية ضعيفاً جداً ولم يستطع أقلمة نفسه خصوصاً في وسط كاليفورنيا حيث درجات الحرارة العالية والرطوبة المنخفضة في الصيف. وعلى العكس من ذلك فقد تأقلمت السلالة الإيرانية بدرجة عالية جداً عند إستيرادها.

هذا ويمكن أيضاً الإستفادة من العلاقات بين درجات الحرارة ومعدلات النمو في التنبؤ بديناميكية التعدادات الحشرية والقمم التعدادية peaks لنشاط الطفيليات، والتزامن بين خروج الطفيل وعائله كما في حالة الطفيل *Copidosoma koehleri* المتطفل على فراشة درنات البطاطس.

ب- معدل النمو: Growth rate

معظم الدراسات التي تمت عن تأثير درجات الحرارة كانت مع فترة الإنشاء متجاهلة تأثيرها على معدل النمو growth. يتم تحديد العلاقة بين معدل النمو ودرجة الحرارة بالتقدير المباشر للزيادة مع إرتفاع درجات الحرارة في حدود المدى الحراري الذي ترتبط معه بعلاقة خطية.

ج- العلاقة بين درجة الحرارة ومعدل الإستهلاك: Consumption rate

بينما تؤثر درجات الحرارة على معدلات الإنشاء والنمو تأثيراً مباشراً على المفترسات، فإنها أيضاً يمكن أن تؤثر على معدل الإستهلاك. يرتبط معدل مرور الغذاء في القناة الهضمية إرتباطاً موجباً مع درجات الحرارة وهذا بالتالي سوف يؤثر على معدل الإستهلاك من خلال تأثيره على جوع الحشرة، إذ يرتبط جوع الحشرة إرتباطاً مباشراً مع درجة تفريغ المعدة من الغذاء.

٢- العوامل الطبيعية الأخرى:

يرقات المفترسات النهارية، مثلها مثل حشراتها الكاملة، يتناقص معدل إستهلاكها اليومي مع إنخفاض فترة الإضاءة، وهذا سوف ينعكس على معدلات الإنشاء والنمو. كذلك فإن يرقات المفترسات الأرضية، مثلها مثل حشراتها الكاملة، يزداد معدل إستهلاكها الغذائي مع إنخفاض درجة الرطوبة مما يدفعها للنمو البرقي الأكبر والأسرع. يمكن أن تنمو يرقات المفترسات بدرجة أسرع في الحضانات عن حجرات التربية الواسعة حتى لو كانت درجات الحرارة متساوية وذلك بسبب إنخفاض الرطوبة في الحالة الأولى.

خامساً: تعدد الأجنة في الطفيليات الحشرية Polyembryony in Insect Parasitoids

تعتبر ظاهرة تعدد الأجنة Polyembryony في الطفيليات الحشرية من ظواهر التكاثر غير العادية والتي تتميز بها الطفيليات الداخلية عن غيرها، وفيها ينمو من البيضة الواحدة أكثر من

جنين واحد. تتواجد هذه الظاهرة في أربعة عائلات حشرية فقط من الطفيليات الداخلية هي Dryinidae، Braconidae، Encyrtidae وأخيراً Platygasteridae. في مثل هذه الطفيليات التي تتكاثر بتعدد الأجنحة، تضع الأنثى بيضاً قفيراً في المح وغالباً صغير الحجم جداً. تتواجد هذه الظاهرة أيضاً في معظم طفيليات حشرات فوق عائلة الجراد Acridoidea. غالباً ما تكون هذه الطفيليات صغيرة في الحجم لا يتعدى طولها ١-٢ مم، معدنية اللون ونشيطة الحركة.

تنضج البيضة داخل العائل إثر إنقسامين متتاليين لنواتها. الأول إنقسام ميوزي والثاني إنقسام ميتوزي لينتج عنها أربعة أنوية بكل نواة نصف عدد الكروموسومات (١ ن). يهاجر ثلاثة منهم إلى المنطقة العليا وتسمى بالأنوية القطبية polar nuclei لتكون بعد ذلك ما يعرف بالمنطقة القطبية polar region أو الجسم القطبي والذي يرتبط في مرحلة تالية بالجزء الأكبر من سيتوبلازم البيضة ليكون الرهل المغذي trophamnion الذي يقوم بتغذية الأجنة. أما النواة الرابعة فتهاجر إلى أسفل وترتبط مع باقي السيتوبلازم لتكوين المنطقة الجنينية embryonic region والتي غالبا ما تحاط بالرهل المغذي. تنقسم نواة المنطقة الجنينية إنقسامات متتالية وسريعة غالباً ما تستغرق ساعتين بين كل إنقسام وآخر، ثم بعد ذلك تحاط كل نواة بجزء من الرهل المغذي وذلك لتكوين جنين مستقل. غالباً ما يمر الغذاء المطلوب من العائل للجنين من خلال هذا الرهل المغذي.

غالباً ما تحدث معظم هذه الإنقسامات المتتالية السريعة بعد وضع البيض مباشرة داخل بيض العائل الحشري المتطفل عليه. على سبيل المثال، وجد سرحان وآخرون (١٩٩٧) أنه في حالة الطفيل متعدد الأجنة *Copidosoma desantisi* الذي يتطفل على بيض فراشة درنات البطاطس (الأشكال من٣:٢١ – ٣:٣٥)، تحدث الإنقسامات السريعة بصورة متلاحقة ويتغير شكل البويضة من الشكل الإنسرتي encyrtiform المعتاد (شكل ٣:٢١)، والذي غالبا مايكون له ساق stalk مملوءة بالمح والسيتوبلازم، إلي شكل مختلف بعد الوضع مباشرة، إذ تتكمش الساق crumbled stalk وتخلو من المح (شكل ٣:٢٢) وتبدأ الإنقسامات في الظهور (شكل ٣:٢٣ – ٣:٢٧)*. بعد حوالى ٩ ساعات تفقد البيضة ساقها (شكل ٣:٢٨) وتستدير وتظهر فيها المناطق الجنينية محاطة بالسيتوبلازم، ثم تفقد البويضة القشرة chorion وتصبح بدون قشرة chorionless وذلك لإعطاء مساحة أكبر لبيضة الطفيل للإنقسام والزيادة في الحجم (شكل ٣:٢٩). عند فقس بيضة العائل المتطفل عليه تكون بيضة الطفيل مرتبطة بالجسم الدهني fat body الموجود في

* قد يحدث الإنقسام بوسط البيضة (شكل ٣:٢٣)، أو بالطرف العلوي لها (شكل ٣:٢٤).

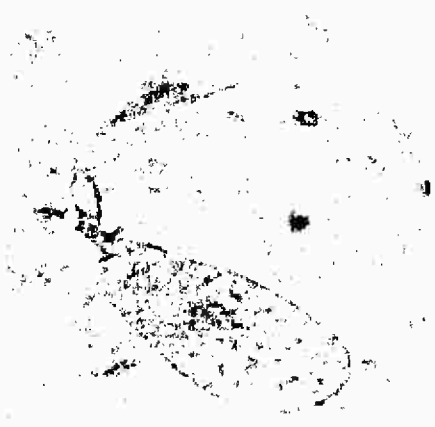
الناحية الظهرية لمنطقة المعى الأمامي stomadaeum ليرقة العائل ويكون من الصعب العثور عليها. بعد تحرر الأجنة من القشرة فإنها تزداد تدريجياً في الحجم لتعطي الشكل التوتي المميز للنمو المتعدد الأجنة (الشكل٣:٣٠ – ٣:٣٣). تبدأ هذه الأجنة الكثيرة في أخذ إحتياجاتها الغذائية من العائل وخاصة من الجسم الدهنى، كما أنها تحصل علي إحتياجاتها التنفسية من القصبات الهوائية للعائل (شكل ٣:٣٢). غالبا ما يبدأ ظهور الأجنة النامية للطفيل في العمرين الأخيرين للعائل وخاصة العمر الثالث وتبدأ ظهور منطقة الرأس والصدر والبطن للطفيل. يتزامن تحرر يرقات العمر الأول للطفيل غالباً مع وصول يرقة العائل إلى العمر اليرقى الأخير الذي يتسع لكل هذه اليرقات الطفيلية.

عند تغذية يرقات العمر الأول للطفيل وتقدمها فى النمو تنسلخ لتعطى العمر الثانى (فى معظم الحالات بعد ٤٨ ساعة) والذى بدوره يكتمل نموه بعد أقل من يومين مما يؤدى لإستهلاك محتويات العائل الداخلية مثل الأجهزة الداخلية (قناة هضمية، وعاء موى، جهاز عصبى، جسم دهنى ... إلخ) ولا يتبقى من العائل سوى جدار الجسم الخارجى والقصبات الهوائية الرئيسية.

عند إكتمال نمو يرقات الطفيل فإنها تُخرج محتويات قنواتها الهضمية داخل يرقات العائل مما يؤدى إلى موت العائل نتيجة للتسمم الحادث بسبب الإخراج defecation. عند ذلك تتحول يرقات الطفيل إلى طور ما قبل العذراء prepupa وهو طور أبيض اللون صغير الحجم. وبعد يوم واحد تقريباً، يتحول الطفيل إلى طور العذراء والذى يكون بداية أبيض اللون ثم ما يلبث أن يتحول إلى اللون الأسود شيئاً فشيئاً حتى تصبح عذارى الطفيل كلها سوداء اللون متراصة داخل يرقات العائل، ويكون من السهل تمييز أفراد الطفيل داخل جلد العائل حيث يظهر كل فرد كنتوء protuberance بداخله. وهنا تتحول يرقات العائل إلى مومياوات mummies يتراص بداخلها عذارى الطفيل فى شكل هندسى جميل (شكل ٣:٣٤).

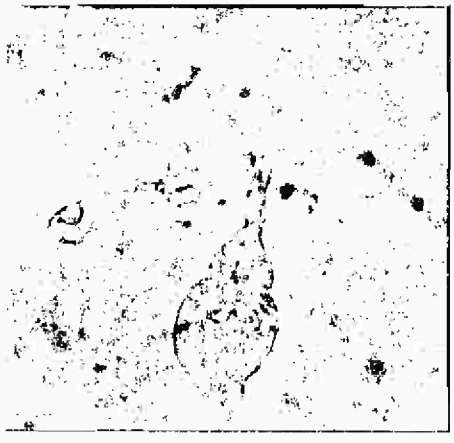
تعتبر فترة العذراء فى الطفيليات متعددة الأجنة فترة طويلة نسبياً (أكثرمن ١١ يوم) عند مقارنتها بفترة الطور اليرقى التى لا تتعدى (٣-٤ يوم) وذلك عند درجة حرارة قدرها ٢٥°م. عند إكتمال النمو العذرى لتلك الطفيليات، تبدأ الحشرات الكاملة فى الخروج، وذلك عن طريق قطع جزء من جدار جسم العائل (الهش جداً والضعيف) وتكوين ثقب الخروج emergence hole. غالباً ما تبدأ الذكور بالخروج أولا ثم تلحقها الإناث. يصل عدد ثقوب الخروج فى المومياء الواحدة إلى أكثر من ٣٠ ثقب خروج.

شكل ٣:٢١: بيضة الطفيل *C. desantisi* داخل مبيض الأنثى. (C) قشرة البيضة ، (ST) ساق البيضة



شكل ٣:٢٢: بيضة الطفيل *C. desantisi* بعد وضعها مباشرة داخل بيضة العائل

شكل ٣:٢٣: بيضة الطفيل *C. desantisi* بعد ساعتين من وضعها داخل بيضة العائل



شكل ٣:٢٤: بيضه الطفيل *C. desantisi* بعد ساعتين من وضعها داخل بيضة العائل

شكل ٣:٢٥: بيضة الطفيل *C. desantisi* بعد ٤ ساعات من وضعها داخل بيضة العائل

شكل ٣:٢٦: بيضة الطفيل *C. desantisi* بعد ٦ ساعات من وضعها داخل بيضة العائل

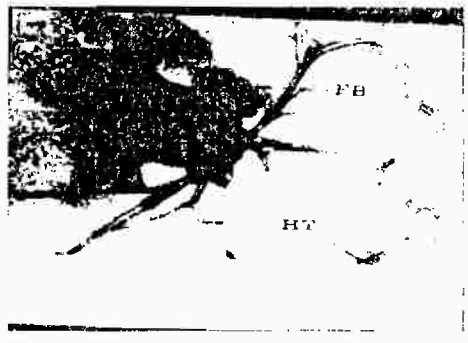
شكل ٣:٢٧: بيضة الطفيل *C. desantisi* بعد ٨ ساعات من وضعها داخل بيضة العائل

شكل ٣:٢٨: بيضة الطفيل *C. desantisi* بعد ٩ ساعات من وضعها داخل بيضة العائل

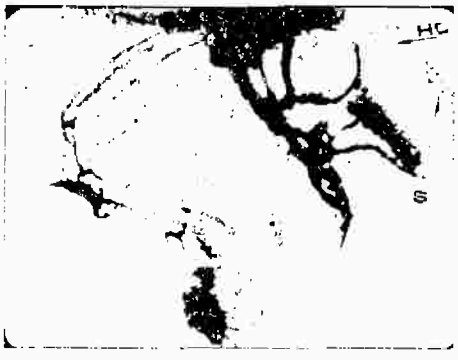
شكل ٣:٢٩: بيضة الطفيل *C. desantisi* بعد ٢٤ ساعة من وضعها داخل بيضة العائل

شكل ٣:٣٠: الجسم التوتى الأولى Primary polymorulae للطفيل *C. desantisi* داخل العمر اليرقى الثانى لفراشة درنات البطاطس.

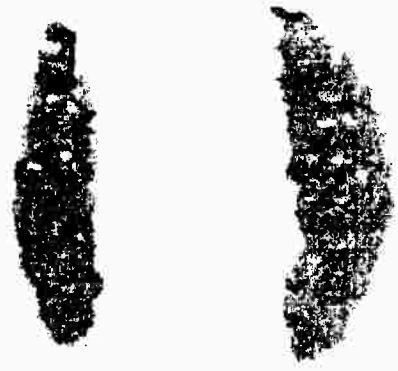
شكل ٣:٣١: الجسم التوتى الأولى Primary polymorulae للطفيل *C. desantisi* داخل العمر اليرقى الثالث لفراشة درنات البطاطس. (E) تعنى جنين



شكل ٣:٣٢: الجسم التوتى الثانوي secondary polymorulae للطفيل *C. desantisi* داخل العمر اليرقى الثالث لفراشة درنات البطاطس. (FB) الجسم الدهنى، (HT) القصبة الهوائية للعائل.



شكل ٣:٣٣: الجسم التوتى الثانوي secondary polymorulae للطفيل *C. desantisi* داخل العمر اليرقى الثالث لفراشة درنات البطاطس. (S) تعنى التحليق ، (HC) علبة الرأس لبرقة الطفيل



شكل ٣:٣٤: عذارى الطفيل *C. desantisi* داخل العمر اليرقى الأخير لفراشة درنات البطاطس والذى تحول إلى مومياء. لاحظ أن كل بروز هو عبارة عن عذراء للطفيل

شكل ٣:٣٥: اليرقه اللاجنسية أو الدفاعية asexual or defender larvae للطفيل *C. desantisi* والتى تتواجد داخل الأعمار اليرقية للعائل.

تتميز هذه المجموعة من الطفيليات عن غيرها فى وجود ما يعرف باليرقات المبكرة precocious larvae أو اللاجنسية asexual larvae أو يرقات الدفاع defender or soldier larvae (شكل ٣:٣٥) وكلها مسميات مختلفة لنفس اليرقات. ومثل هذه اليرقات لم يسجل وجودها حتى الآن إلا فى هذه المجموعة من الطفيليات وهو ما يعبر عنه علمياً بأنها صفة فوق عادية extraordinary attribute. تتميز هذه اليرقات مورفولوجياً عن غيرها فى شكلها الثعبانى serpentine shape الذى يسهل من حركتها داخل تجويف دم العائل، وكذلك بإمتلاكها لفكوك قوية وكبيرة الحجم مقارنة باليرقات الجنسية، كما أنها تتميز أيضاً عن اليرقات الجنسية زمانياً فى كونها تتواجد فى الفترة التى يكون فيها بيضة الطفيل لازالت فى طور الجسم الكوتى الأولى أو الثانوى. عند التشريح، يمكن ملاحظة هذه اليرقات داخل تجويف دم يرقة العائل بداية من العمر اليرقى الأول وحتى الأخير. وعند وصول يرقات الطفيل الجنسية لاكتمال النمو وتحررها من الجسم الكوتى الثانوى، فإن هذه اليرقات اللاجنسية تموت أو تستهلك بواسطة اليرقات الجنسية التى سوف تنمو وتعطى أفراداً للطفيل، أما تلك اليرقات اللاجنسية فإنها لا تنمو أو تتطور لتعطى أية أفراد بل تموت غالباً عند تحرر اليرقات الجنسية للطفيل داخل تجويف العائل.

وحتى الآن، فإن منشأ هذه اليرقات غير محدد علمياً بدقة، كما أن طبيعة النمو ودوافعه غير معروفة على النحو الدقيق. تعتبر الوظيفة الأساسية لتلك اليرقات هى وظيفة دفاعية ضد هجوم الطفيليات المنافسة. فكما ذكر فى هذا المجال، أنه نظراً لطول فترة حضانة بيضة الطفيل داخل

العائل والتى تربو على أكثر من ٢٠ يوم تحت درجة حرارة ٢٥ °م، فإن مثل هذه الطفيليات تلجأ لتكوين اليرقات الدفاعية أو اللاجنسية حتى تقوم بالدفاع عن العائل المتطفل عليه وعدم استغلاله بواسطة أى طفيل آخر. ومما يدلل على ذلك، أنه فى بعض الدراسات الحديثة، وجد أنه عند دراسة المنافسة الداخلية intrinsic competition بين طفيل اليرقة الداخلى *Glyptapanteles pallipes* مع الطفيل متعدد الأجنة *Copidosoma floridanum* داخل يرقات العائل *Trichoplusia ni*، أظهرت النتائج أن جميع اليرقات التى كانت متطفل عليها بكلا الطفيلين نمت وتطورت لتعطى فقط *C. floridanum* وأن بيض ويرقات الطفيل الأخر كانت مدمرة تماماً بواسطة اليرقات الدفاعية للطفيل المتعدد الأجنة. تم التوصل لنفس النتائج فى حالة دراسة المنافسه الداخلية بين طفيل اليرقة الداخلى الإنفرادي *Micropletis demilitor* والطفيل *C. floridanum* داخل يرقات العائل *Trichoplusia includens* حيث وجد أن جميع أفراد العائل المتطفل عليها قد أعطت أفراداً من الطفيل المتعدد الأجنة *C. floridanum*، وقد عزى السبب فى هذا إلى مهاجمة يرقات الطفيل الإنفرادى بواسطة اليرقات الدفاعية للنوع المتعدد الأجنة. من ناحية أخرى، وفى دراسة حديثة، وجد أن طفيل البيضة *Trichogramma evanescens* يتفوق كلية على الطفيل متعدد الأجنة *Copidosoma desantisi* وقد عزيت هذه النتائج إلى عدم وجود اليرقات الدفاعية أو اللاجنسية خلال طور بيضة العائل ووجودها فقط خلال الطور اليرقى للعائل مما يجعل التفوق على طفيل بيضة أمراً مستحيل الحدوث.

أما الوظيفة الأخرى لهذه اليرقات، فهى قتل يرقات الذكور داخل العائل المتطفل عليه kill male siblings، والذى بدوره يغير من النسبة الجنسية النهائية الناتجة من اليرقة الواحدة من مومياوات العائل. فى حالة الطفيليات متعددة الأجنة التى تضع بيضة واحدة مخصبة داخل الفرد الواحد من العائل، فإن اليرقات الدفاعية هذه يكون وظيفتها الأساسية هو الدفاع عن اليرقات الأنثى ضد هجمات الطفيليات الأخرى المنافسة داخل يرقات العائل الحشرى، أما فى حالة الأنواع من الطفيليات التى تضع أكثر من بيضة منها المخصب وغير المخصب، فإن اليرقات الدفاعية هنا يكون وظيفتها الأساسية هى قتل الكثير من يرقات الذكور وبالتالى تكون نسبة الإناث فى النسل الناتج من مومياوات مختلطة الجنس (تحتوى على ذكور وإناث) غالباً ما تصل إلى ٩٥%.

عموماً فإن عدد هذه اليرقات اللاجنسية يختلف تبعاً لعدد بيضات الطفيل التى تم وضعها داخل العائل المتطفل عليه حيث لم يزد هذا العدد عن يرقتين فقط فى حالة الطفيل *C. desantisi* المتطفل على فراشة درنات البطاطس مهما كان عدد البيض الموضوع داخل العائل، بينما يصل

هذا العدد إلى أكثر من ٣٠ يرقة لا جنسية (دفاعية) داخل يرقة حشرة *Trichoplusia includens* المتطفل عليها بواسطة الطفيل *C. floridanum*. هذا ويكون تكوين تلك اليرقات فى حالة وضع بيض مخصب داخل العائل أسرع وأكثر عدداً مقارنة بالبيض غير المخصب لنفس نوع الطفيل. يتوقف أيضاً تعداد تلك اليرقات فى الطفيل *C. floridanum* على حالة العائل الحشرى المتطفل عليه، فلا يزيد نسبة تلك اليرقات الدفاعية إلى اليرقات الجنسية عن ٤% فى العوائل غير المعرضة للهجوم بطفيليات أخرى، بينما تزيد هذه النسبة إلى ٢٤% فى حالة العوائل التى تهاجم بطفيليات منافسة أخرى.

يكون للطفيليات متعددة الأجنة قدرة تناسلية واقعية realized fecundity (عدد البيض الموضوع فعلياً داخل العائل) منخفضة نسبيا عند مقارنتها بالكثير من الطفيليات الأخرى. وهذا بلاشك هو نتيجة إمتلاك هذه الطفيليات لخصوبة عالية fertility (عدد الأفراد الناتجة من الأنثى الواحدة طوال حياتها) والتى تجعل مثل هذه الطفيليات متفوقة عن غيرها من الطفيليات بيولوجيا.

تتميز مثل هذه الطفيليات بطول فترة حضانة البيض incubation period إذ تكون هذه الفترة هى الأطول فى كل دورة حياة الطفيل حيث فيها يحدث الإنقسامات المتتالية والسريعة للبيضة لتعطى العشرات بل المئات والألوف من الطفيليات. وصلت هذه الفترة فى الطفيل *C. desantisi* إلى ما يقرب من ٢٠ يوم تحت درجه حراره ٢٥ م° وأكثر من ٣٧ يوم على ١٥م°. أما بالنسبة للأعمار اليرقية (غالبا عمرين فقط فى جنس *Copidosoma*) فهى سريعة نسبياً ولا تتعدى الخمسة أيام. تكون فترة العذراء طويلة نسبياً وتكون تقريباً ضعف فترة النمو اليرقى (تصل الى عشرة أيام). عند تمام النمو اليرقى للعائل، غالبا ما يسمح الطفيل للعائل ببداية غزل شرنقة العذراء فقط والنزول للتعذير بالتربة، ولكن لا يسمح له بالتحول إلى عذراء حقيقية. ثم ما يلبس أن تتحول يرقة العائل داخل الشرنقة إلى موميياء محتوية على عذارى الطفيل.

أثبتت الدراسات أن هذه الطفيليات تستطيع أن تحدث تغيرات فسيولوجية وبيولوجية فى عائلها، حيث وجد أن الطفيل *Copidosoma floridanum* يغير من تركيز ونسب هرمون الأنسلاخ (molting hormone= MH) وهرمون الشباب أو الحداثة (juvenile hormone = JH) مما يؤدى إلى إطالة فترة نمو الأعمار الحديثة للعائل بصورة معنوية عند مقارنتها باليرقات غير متطفل عليها. فى هذه الأثناء، لا تظهر تغيرات مورفولوجية جوهرية يمكن ملاحظتها بالعين المجردة على العائل. يمكن تمييز يرقات فراشة دربات البطاطس المتطفل عليها بطفيل *C. desantisi* فقط خلال العمرين الأخيرين (الثالث والرابع) حيث أنها تكون أسمن وزائدة فى الحجم. أيضاً وجدت بعض

الفروق المورفولوجية فى يرقات *Trichoplusia ni* المتطفل عليها ولكن هذه الفروق كانت غالباً فى عرض منطقة الرأس والصدر وليست فى البطن. ومما لا شك فيه، أن زيادة فترة نمو الأعمار اليرقية للعائل، تعطى الطفيل ميزة إضافية لتكملة نموه بصورة جيدة وهذا ما يعرف علمياً بظاهرة تنظيم العائل host regulation ليناسب ويلائم نمو الطفيل داخل عائله.

التطفل المتزايد فى الطفيليات متعددة الأجنة:

تظهر فى مثل هذه الطفيليات، خاصة طفيليات عائلتى Encyrtidae & Platygasteridae صفة التطفل المتزايد superparasitoidism والذى يكون فى هذه الحالة من الصفات الهامة والمساعدة فى زيادة تعداد الطفيل داخل العائل. على سبيل المثال، وجد أن الطفيل *Copidosoma desantisi* المتطفل على فراشة درنات البطاطس يفتقد القدرة العالية لتمييز العائل host discrimination إذ تستمر نفس الأنثى فى وضع البيض فى العائل المتطفل عليه رغم توفر العوائل غير المتطفل عليها. مثل هذه الظاهرة فى الطفيليات الإنفرادية solitary parasitoid هى صفة غير مرغوب فيها بالتأكيد حيث تزيد من الفاقد من النسل وتزيد من شدة التنافس بين الأطوار غير الكاملة للطفيل الواحد داخل العائل، ولكن فى الطفيليات المتعددة الأجنة فتعتبر صفة مطلوبة وميزة فى نفس الوقت، حيث وجد أنه فى الطفيل *C. desantisi* يحتوى الجسم التوتى الثانوى secondary polymorulae على ٢٤-٢٨ جنين فقط بالرغم من أن يرقة العائل يمكن أن تتسع لنمو ما يربو على ٦٨ فرد داخلها، وبالتالى تقوم أنثى الطفيل بالتطفل المتزايد لتزيد من إستغلال العائل exploitation بصورة سليمة. وكنتيجة متوقعة للتطفل المتزايد فى مثل هذه الطفيليات والذى يصاحبه وضع بيض مخصب وغير مخصب، يظهر النسل المختلط mixed sex broods للطفيل من نفس العائل الحشرى. أثارت مثل هذه النقطة بعض التضارب ولكن ثبت بما يدع مجالا للشك أن النسل الناتج من البيضة الواحدة كله يتبع جنس واحد وأن هذه الظاهرة (النسل المختلط) هى عملية طبيعية للتطفل المتزايد بحيث أن البيضة المخصبة تنتج إناثا وغير المخصبة تنتج ذكوراً.

لا يكون السلوك البحثى لمثل هذه الطفيليات بالدرجة العالية إذا ما قورن بالطفيليات الإنفرادية حيث أن ملاقاة عدد قليل جداً من العائل يكون كاف بلا شك لتكوين جيل كامل من الطفيل.

يعتمد عدد الأفراد الخارجة من العائل الحشرى على:

أ- **عدد البيض الموضوع** بواسطة أنثى الطفيل داخل بيضة العائل.

ب- **حاله النمو للأطوار اليرقية للعائل** حيث أنه فى اليرقات الأكبر حجما يكون هناك متسعاً من المكان والمواد الغذائية لتغذية عدد أكبر من يرقات الطفيل.

ج- **نوع الطفيل وحجم يرقة النوع الحشرى المتطفل عليه**، على سبيل المثال، كان أكبر عدد من الطفيليات الخارجة من العائل الواحد فى طفيل *C. desantisi* المتطفل على فراشة درنات البطاطس هو ٧٢ فرداً ، بينما كان عدد الأفراد الخارجة من العائل الواحد من طفيل *Copidosoma* sp. المتطفل على دوده *Heliothis zea* هو ٣٤٧ (٢٠-٦١٥) فرداً، أما الأكثر على الإطلاق فهو الطفيل *Pentalitomastistix* المتطفل على دودة البرتقال أبو صرة navel orange worm إذ يخرج أكثر من ألف فرد من مومياء العائل الواحد.

سادساً: القدرة التناسلية Fecundity

بداية لابد من التفريق بين مصطلحين هامين جداً دائماً ما يحدث تداخل فيما بينهما حتى فى المقالات العلمية المنشورة، وكثيراً ما يستخدم أحدهما ليشير للآخر، وهما القدرة التناسلية fecundity والخصوبة fertility. فالقدرة التناسلية تشير إلى الناتج التناسلي reproductive output لأنثى الكائن الحى بمعنى العدد الكلى للبيض المنتج أو الموضوع. أما الخصوبة fertility فتشير إلى عدد النسل الناشىء من العدد الكلى للبيض، وعليه تكون الأعداد عند مصطلح الخصوبة أقل بكثير من نظيرتها عند مصطلح القدرة التناسلية بسبب موت العديد من الأفراد أثناء نمو الأطوار غير الكاملة. ويعتبر مصطلح الخصوبة، من الناحية الديناميكية للعشائر الحشرية، هو المعيار الأكثر أهمية إذ يعتبر مؤشراً دقيقاً على تعداد أفراد الكائن الحى فى الجيل التالى.

هذا ويلزم التنويه أيضاً عن التمييز بين مصطلحين آخرين للقدرة التناسلية، وهما القدرة التناسلية الكامنة potential fecundity (المحتملة)، والقدرة التناسلية الحقيقية realized fecundity. فالقدرة التناسلية الكامنة هى أقصى عدد من البيض يمكن أن تنتجه أنثى واحدة من الطفيل أو المفترس، ويمكن حسابها عن طريق تشريح الإناث حديثة الخروج وفحص مبايضها وعد جميع البيض الموجود بفريعات المبيض. أما القدرة التناسلية الحقيقية فهى العدد الفعلى من البيض الموضوع خلال حياة الطفيل أو المفترس مع وفرة عوائلها أو فرائسها تحت الظروف المعملية. ومما لا شك فيه فإن هذه القدرة تقل عن القدرة التناسلية الكامنة وقد يكون الفارق بينهما كبيراً إذا تم التقدير تحت الظروف الحقلية. وعن طريق كلا المصطلحين ربما يتم معرفة الفاقد الفعلى فى كمية البيض وخصوبة الأنثى والتى قد ترجع إلى ما يأتى:-

* موت الأنثى فى بعض الحالات قبل إكتمال عملية وضع كل البيض الموجود داخل مبايضها.

* عدم توفر العائل المناسب الذى قد يدفع الأنثى إلى الإحتفاظ ببعض البيض مما يحدث خطأ فى حساب القدرة التناسلية الحقيقية.

* تؤثر حالة تغذية الأنثى بلا شك فى حساب الخصوبة الحقيقية لإعتماد عملية التبويض ovigenesis على الحالة الغذائية للإناث.

* تكون أنثى الطفيل فى كثير من الحالات أمام معادلة صعبة عند ندرة العائل فهى توازن بين خيارين كلاهما صعب وهو البقاء (التغذية على العائل المتاح) أو حفظ النوع (وضع البيض فى العائل) وهذه الظاهرة تظهر على أشدها فى الطفيليات المتغذية على العائل خاصة عند الكثافات المنخفضة جداً من العائل.

تتفاوت القدرة التناسلية بين الأنواع الطفيلية، إذ تتأثر بالعديد من العوامل الداخلية intrinsic والخارجية extrinsic (طبيعية أو حيوية). وينطلب تقويم أى من الأعداء الطبيعية فى مجال المكافحة البيولوجية دراسة تأثير تلك العوامل، مع إحتمال التأثيرات المتداخلة بينها interaction effects، على القدرة التناسلية الكامنة والحقيقية، وعلى الخصوبة أيضاً إن أمكن. يمكن إستخدام هذه البيانات فى تقدير معدل إزدياد تعداد هذا النوع. وتعتبر القدرة التناسلية أيضاً مقياساً لصلاحية وملائمة الأفراد.

عند تقدير تأثير عامل حيوى معين على القدرة التناسلية الكامنة فى حياة الطفيل يجب تحديد إلى أى مدى يمكن أن يفسر التفاوت فى هذه القدرة بالتفاوت فى عمر الأنثى. فعلى سبيل المثال، عندما يؤخذ فى الاعتبار العلاقة الموجبة بين حجم الأنثى والقدرة التناسلية، فإن العمر الأطول للإناث الأكبر حجما مقارنة بتلك الأصغر حجماً يمكن أن يكون السبب الرئيسى فى أن الإناث الأكبر حجما تكون أكثر إنتاجاً، بدلاً من النظر إلى حجم الأنثى ذاته. هذا وبمكن أن تتساوى الإناث فى معدل المتوسط اليومى لعدد البيض بصرف النظر عن حجم أجسامها، لكن تلك الأطول عمراً تضع بيضاً أكثر خلال فترة حياتها.

العوامل المؤثرة فى القدرة التناسلية للأعداء الحيوية

أولاً: العوامل الحيوية Biotic factors

١) كثافة عائل الطفيل Host density

مما لاشك فيه، أن كثيراً من إناث الطفيليات تضع متوسطاً يومياً من البيض أعلى فى حالة توفر الكثافات الأعلى من العائل عنه عند الكثافات الأقل. بمعنى أن العلاقة بين كثافة العائل

ومعدل وضع البيض في الأنثى تكون علاقه موجبة. وكذلك الحال في المفترسات، فقد وجد أنه عند تغذية أنثى المفترس *Notiophilus biguttatus* (Carabidae) إما على فردين إثنين من فريسته في اليوم أو على وفرة منه أثناء فترة حياتها، أن الإناث في الحالة الأولى من التغذية وضعت كمية أقل من البيض عن تلك في الحالة الثانية من التغذية. يتفاوت شكل هذه المنحنيات مع كثافة العائل، وقد يكون هناك خروجاً في جدول القدرة التناسلية عن هذه العلاقة مع إناث الطفيليات التي تميل إلى تركيز وضع البيض في الفترة الأولى من حياتها. أيضاً في حالات الكثافة العالية للعائل، يكون معدل ملاقاة العائل rate of encounter عالياً جداً مما يسهل على الطفيل مهمته، بينما تحت الكثافات المنخفضة يكون معدل وضع البيض بالضرورة أقل حيث تبذل الأنثى وقتاً أطول وتبحث في مساحات أكبر للوصول للعائل، مما يستنفذ طاقتها التي من المفروض أن تستغلها في عمليتي التبويض ovigenesis ووضع البيض oviposition، وغالباً ما تكون العلاقة بين كثافة العائل ومعدل وضع البيض تابعة للإستجابة الوظيفية من النوع الثاني (Type II) curvilinear shape أو من النوع الثالث (Type III) sigmoid shape .

من الصعاب التي يمكن أن تنشأ في حالة الكثافات المنخفضة من العائل قتل البيض ovicide أي إزالة البيض من العوائل المتطفل عليها خاصة في الطفيليات الخارجية وقليل من الطفيليات الداخلية مثل طفيل *Encarsia formosa* حيث يكون للأنثى القدرة على قتل البيض الموضوع إما بواسطتها self-specific ovicide أو بواسطة أنثى أخرى من نفس النوع conspecific ovicide حتى يتسنى لها وضع البيض في نفس العائل المتطفل عليه مسبقاً. جدير بالذكر أن مثل هذه الظاهرة موجودة أكثر في المفترسات الحشرية عنه في الطفيليات، خاصة في مفترسات أبو العيدات وكذلك أسود المن Chrysopids. إذ من المعروف عن الإناث المفترسة لأسود المن وأبو العيدات أنها تأكل بيضها في التربية المعملية. وعندما يكون هذا متوقعاً فإن الإستعانة بكاميرات فيديو يمكن أن يسهم في تحديد عدد البيض المفقود في تجارب حساب القدرة التناسلية.

٢) إستهلاك الغذاء

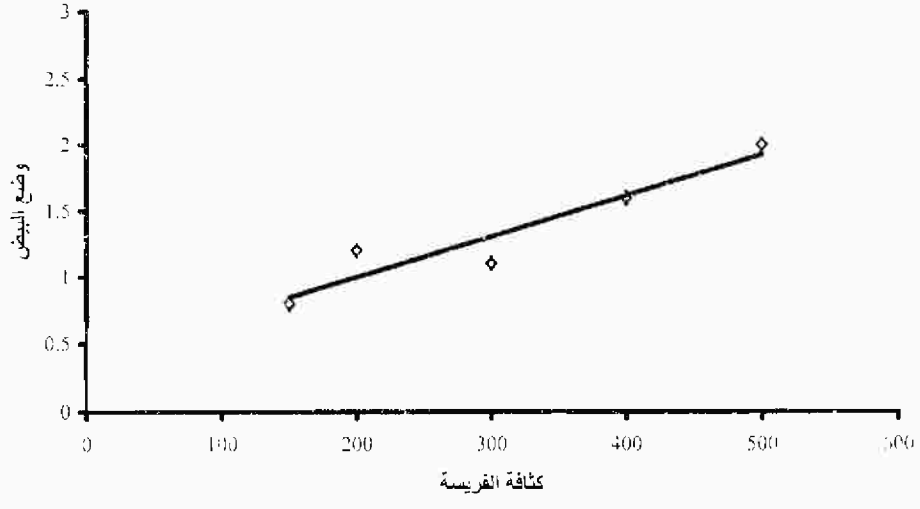
أ- في حالة الإناث غير المفترسة:

تتغذى كوامل إناث عديد من الطفيليات، وبعض كوامل أنواع المفترسات (مثل أسد المن)، وكوامل كل أنواع ذباب السرفس على مواد نباتية الأصل مثل الندوة العسلية، والرحيق، وحبوب اللقاح، كما تتغذى في المعامل على بدائل أخرى مثل العسل المخفف. عندما تحرم مثل تلك الإناث من هذه الأغذية أو لا تأخذ كفايتها منها كأن تعطى ماء

فقط، فإنها تضع عدداً من البيض أقل من نظيراتها المتغذية أو قد لا تضع بيضا على الإطلاق. ولبعض هذه الأغذية تأثير أكبر على القدرة التناسلية للأنثى أكثر من البعض الأخر.

ب- في حالة الإناث المفترسة:

في حالة الإناث المفترسة لعوائلها، فمن المتوقع أن تأثر القدرة التناسلية لها تأثيرا قويا بعوائلها المتاحة. هناك كثير من المفترسات تخضع لعلاقة إيجابية بين كمية الغذاء (الفرائس) المتاحة والمتغذى عليها بواسطة أنثى المفترس وبين عدد البيض الموضوع، كما هو الحال في أبو العبد ذو الإحدى عشر نقطة *Coccinella undecimpunctata aegyptiaca* وكذلك مفترس أبو العيد السيتيسورس *Stethorus gilvifrons* (شكل ٣٦:٣). وعلى العكس من ذلك فقد وجد في بعض المفترسات الأخرى مثل مفترس أبو العيد السمسي أن الإستجابة ليست خطية حيث لم يزد عدد البيض تحت كثافات الفريسة العالية أو المنخفضة، بل كانت في أعلى معدلاتها عند الكثافات المتوسطة من الفريسة.



شكل (٣٦:٣) معدل وضع البيض بواسطة أبو العيد السيتيسورس *Stethorus gilvifrons* كإستجابة لكثافات مختلفة من الفريسة (الباشا و مندور ، ٢٠٠٥).

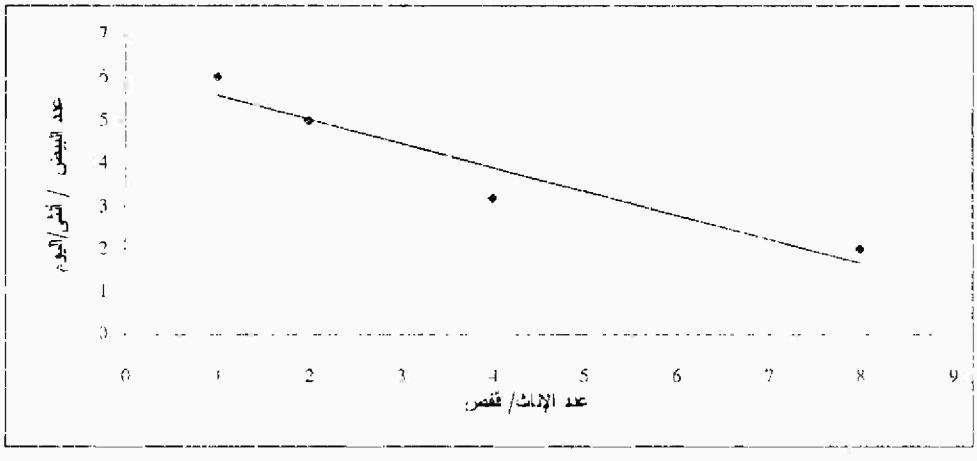
٣) نوعية العائل أو الفريسة *Prey or host quality*

تؤثر نوع الفريسة وكذا درجة إتاحتها availability على القدرة التناسلية للأنثى كما فى أبي العيدات وطفيليات عائلة Aphelinidae المتغذية على عوائلها. لا تستطيع بعض أنواع أبو العيدات أن تضع بيضاً على الإطلاق لو إنحصرت تغذيتها فى نوع واحد من الفرائس. فكوامل أبو العيد *Adalia bipunctata* المتغذية على من الفول *Aphis fabae* أثناء نمو الطور اليرقى وكذا أثناء حياة الحشرة الكاملة تقل قدرتها التناسلية إلي أقل من النصف عن تلك التى تتغذى على من الخوخ الأخضر *Myzus persicae* ، كما يكون بيضها أقل حجماً وحيوية viability. كذلك ثبت من التجارب المعملية أن أبوالعيد ذو الإحدى عشر نقطة تكون قدرته التناسلية منخفضة جداً عند تغذيته على من الدورانتا *Aphis durantae* أو من التفلة مقارنة بمن البقول *Aphis craccivora*، وأن من الخوخ الأخضر *M. persicae* ومن الكرنب *Brevicoryne brassicae* يكون تأثيرهما وسطاً بين كليهما. أيضاً فإن نوع الغذاء أثناء فترة الطور اليرقى له تأثير معنوى على القدرة التناسلية حيث أنها تؤثر على حجم الأنثى وبالتالى حجم المبيض وعدد فروع المبيض والبيض بداخلها. ولو أن Blackman عام ١٩٦٧ ذكر أن القدرة التناسلية تعتمد بشدة على النوع الذى تتغذى عليه الكوامل وأنه لا تأثير للنوع الذى تتغذى عليه اليرقة أثناء نموها. هذا وقد تطول فترة ما قبل وضع البيض فى المفترسات، كما فى أبي العيدات، وفقاً لنوع الفريسة التى تتغذى عليها الكوامل.

٤) التداخل التبادلى *Mutual interference*

تميل بعض الطفيليات والمفترسات فى أن تتوقف عن البحث وأن تترك موقعاً معينا بعد ملاقاتها بأفراد من نفس نوعها فى هذا الموقع. درس هذا الميول تجريبياً على أساس قياس معدلات الهجرة وعلاقتها بكثافة الطفيل، ووجد أن نسبة إناث الطفيليات التى تترك موقعاً ما لعائلها ذا كثافة ثابتة تزداد معنوياً مع زيادة أعداد الطفيليات. كما لوحظ أيضاً أن إناث الطفيل عندما تتقابل مع فرد من العائل متطفل عليه فعلاً أو به رائحة طفيل سابق من نفس النوع فإنها تتحرك بعيداً عن هذا الموقع الذى حدثت فيه فعلاً هذه الملاقاة. ويطلق على أى من هذه التداخلات السلوكية المختلفة والتى تؤدى إلى إنخفاض فى الكفاءة البحثية للطفيل ظاهرة التداخل التبادلى mutual interferenc . ويعتبر العالمان Hassel & Varley عام ١٩٦٩ أول من لاحظ وجود هذه العلاقة العكسية بين الكفاءة البحثية للطفيل وكثافة الطفيليات الباحثة. هذا ويجب توقع مثل هذه العلاقة، إذ مع زيادة كثافة الطفيل يزداد معه الوقت الضائع فى البحث عن العائل عند

ملاقاة أفراد من نفس النوع. ومن الطبيعي أن يؤدى هذا الإنخفاض فى الكفاءة البحثية إلى إنخفاض فى معدل وضع البيض أو بمعنى آخر فى القدرة التناسلية لها. ولقد لوحظت هذه الظاهرة أيضاً فى بعض المفترسات إذ تنخفض تلك القدرة فى البق المفترس *Anthocoris confusus* مع زيادة كثافة إناثه بالرغم من وجود الفريسة بكثافة عالية فى كل الأوقات مما يستبعد معه أن هذا الإنخفاض فى معدل الإنتاج يمكن أن يعزى إلى الوقت المستنفذ فى ملاقاة الفريسة (شكل ٣٧:٣). قد يتبادر إلى الذهن أن هذا السلوك ربما بسبب تواجد عدد من أفراد المفترس فى حيز محدود، لكن التجارب أثبتت أن هذا السلوك قائم حتى لو وضعت المفترسات فى أقفاص كبيرة تسمح للأفراد بحرية كاملة فى الحركة من نبات لآخر، إذ قد حدث هذا الإنخفاض المعنوى فى القدرة التناسلية مع زيادة كثافة المفترس. هذا ولا يجب أن يعمم هذا السلوك فى كل المفترسات، فعلى سبيل المثال وجد أنه لا يوجد أى ظواهر لحدوثها فى كوامل ثلاث أنواع تابعة لجنس أبو العيد *Chilocorus* حيث لم تتناقص معدلات التغذية ولم يزد معدل الإنتشار مع زيادة كثافة الخنافس فى وحدة المساحة.



شكل (٣٧:٣) العلاقة بين القدرة التناسلية وكثافة المفترس *Anthocoris confusus*.

٥/ حجم الأنثى *Female size*

فى عديد من أنواع الطفيليات والمفترسات، ثبت أن هناك علاقة موجبة بين حجم جسم الأنثى أو وزنها وعدد فروع المبيض كما فى ذبابة السرفيس *Metasyrphus corollae*، والطفيل *Encarsia formasa*. كذلك وجدت هذه العلاقة أيضا مع القدرة التناسلية الكامنة (حمل البيض) (مقدرة بعد خروج الحشرة الكاملة مباشرة أو بعدها بفترة قصيرة) كما، على سبيل المثال، فى

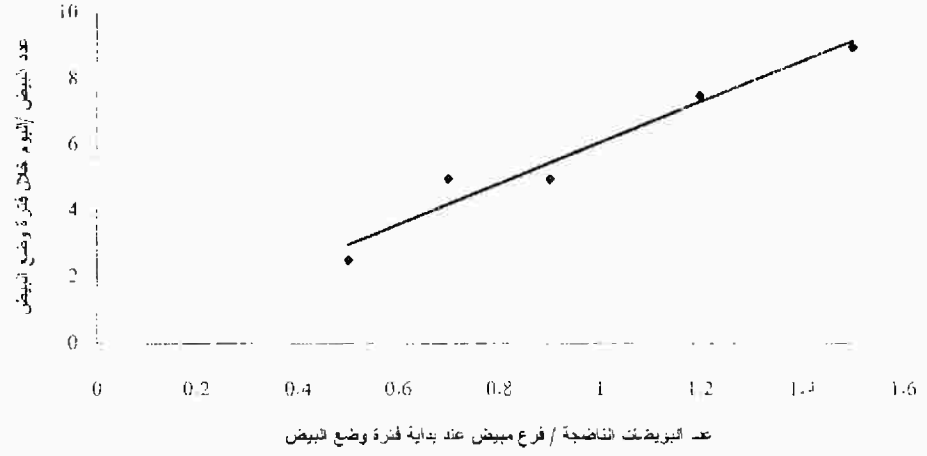
الطفيليات *Aphidius sanchi* و *Cotesia glomerata* (Braconidae) و *Venturia canescens* (Pteromalidae) *Nasonia vitripennis* و *Muscidifurax raptor* (Ichneumonidae) و *Aphytis melinus* (Aphelinidae) و *Trichogramma evanescens* (Trichogrammatidae) و *Goniozus legneri* (Bethylidae) والمفترس *Brachinus lateralis* (Carabidae). كذلك وجدت مثل هذه العلاقة الموجبة بين حجم الأنثى والقدرة التناسلية الحقيقية كما، على سبيل المثال، فى حالة مفترس أسد المن *Chrysoperia carnea*، والطفيليات *Notiophilus bigutatus*، *Dighyphus begini*، *Goniozus nephantidis*. ويعتبر كل من حمل البيض وعدد فروع المبيض من المقاييس الهامة والقاطعة فى كثير من الحالات فيما يتعلق بالقدرة التناسلية الكامنة (شكل ٣٨:٣) وليس للقدرة التناسلية الحقيقية التى تتطلب حرصاً شديداً فى إتخاذ بياناتها كمقياس أكيد لها. كذلك فى المفترسات، وجد أن الإناث الأكبر حجماً لها فترة ما قبل وضع بيض أقصر عن تلك الأصغر حجماً وهذا بالتالى يمكن أن يسهم فى قدرة تناسلية حقيقية أعلى. عادة ما يعبر عن حجم الجسم بعرض أو طول بعض أجزاء الجسم مثل الرأس أو الصدر أو الساق الخلفية، وقد يستعمل بعض الباحثين وزن الجسم الجاف. يتأثر وزن أو حجم الجسم بعوامل كثيرة منها:

أ- **تاريخ التغذية أثناء طور اليرقة:** كوفرة الفرائس، وحجم العائل، وأنواع العوائل أثناء نمو الطفيل، ونوعية تغذية العائل، وفرط التطفل.

ب- **درجة الحرارة أثناء النمو اليرقى:** وجد أنه مع إنخفاض درجة الحرارة تطول فترة النمو اليرقى ويزداد وزنها.

لو أن هناك من التجارب التى تجرى لأى غرض تتطلب إناثا من أحجام مختلفة، فإن أسهل السبل لذلك هو أن يتم العزل أثناء طور العذراء وهنا نتفادى أية صعوبات أو تأثيرات ضارة ترتبط بالتعامل مع الحشرات الكاملة.

هناك إستثناءات لإمكانية تعميم العلاقة بين حجم الجسم والقدرة التناسلية كما فى الطفيل *Brachymeria intermedia* (Chalcididae)، والطفيل *Edovum puttevi* (Eulophidae)، والطفيل *Trichogramma maidis* (Trichogrammatidae). وإذا أخذنا فى الإعتبار أن هذه العلاقة بين حجم الجسم والقدرة التناسلية ليست علاقة خطية non-linear فى الطفيليات، فربما يرجع السبب فى عدم وجود هذه العلاقة فى مثل تلك الطفيليات إلى أخطاء فى قياس بعض أجزاء الجسم.



شكل (٣٨:٣) العلاقة بين عدد البيض الموضوع لليوم وعدد البويضات الناضجة لكل فرع مبيض عند بداية فترة وضع البيض في الطفيل *Encarsia formosa*.

٦) التزاوج *Mating*

في إناث العديد من المفترسات وطفيليات ذات الجناحين غير الملقحة أو المفتقرة إلى الحيوانات المنويةsperm depleted قد تضع عدداً قليلاً من البيض غير المخصب أو لا تضع بيضاً على الإطلاق كما في أبي العيدات. ولكي تصل الأنثى إلى كامل قدرتها التناسلية، قد تحتاج إناث بعض الأنواع إلى التلقيح مرات عديدة. وعلى العكس من ذلك، فلو أن أنثى طفيل من رتبة غشائية الأجنحة إفتقرت إلى الحيوانات المنوية لأى سبب من الأسباب فإنها تكون قادرة على وضع بيض غير مخصب منتجاً للذكور، ولذا فإن قدرتها التناسلية أو خصوبتها لا تتأثر بالتزاوج. وقد ثبت أن الإناث غير الملقحة تضع مجموعات من البيض أصغر بكثير من الإناث الملقحة سواء في الحقل أو المعمل كما في حالة الطفيل *Cotesia glomerata*. هذا وقد وجد تجريبياً أن الإناث غير الملقحة إذا لقحت في خلال فترة التجربة فإنها تبدأ في وضع كتلة بيض كبيرة، مما يوضح أن للحيوان المنوى تأثير مشجع لعملية تكوين البيض.

٧) مكان تغذية العائل

قد تختلف القدرة التناسلية باختلاف مكان تغذية العائل، فقد وجد أن متوسط هذه القدرة في النوع *Orgilus jennieae* المتطفل على فراشة درنات البطاطس هو ٣٧٥,٢ فرداً عندما تتطفل على يرقات داخل درنات البطاطس، مقابل ٤٣٦,٨ فرداً عند حدوث التطفل على يرقات تعيش داخل الأنفاق في الأوراق.

٨) تأثير العائل النباتى

قد تشجع أو تثبط بعض النباتات وضع البيض فى الطفيليات، فعلى سبيل المثال، نادراً ما تتطفل طفيليات البيض *Trichogramma* spp. على بيض دودة اللوز الأمريكية *Heliothis armigera* على النبات *Cajanus cajan* ، بينما تكون مستويات التطفل أعلى بكثير إذا تواجد هذا البيض على عوائل نباتية أخرى. بنفس الشىء أيضاً تكون نسبة تطفل بيض الحشرة النصفية الأجنحة *Leptocarsia oratorius* (Alydidae) بالطفيل *Gryon nixoni* (Scelionidae) اعلى بدرجة كبيرة عند تواجده على نبات الأرز عنه اذ كان موضوعاً على عوائل نباتية أخرى لهذه الآفة. تتضمن خصائص نبات *C. cajan* التى تثبط عملية التطفل مركبات طيارة تنبعث من أوراق وبراعم هذا النبات تكون طاردة للطفيليات إضافة إلى تواجد شعيرات Trichomes على أوراق النبات تعيق من السلوك البحثى لهذا الطفيل. وإلى إفرازات نباتية تصطاد كوامل الطفيليات.

يؤثر التلف الناتج للنبات، من جراء التغذية عليه بواسطة الآفات، فى سلوك الطفيليات. فعلى سبيل المثال، فقد سجل إنجذاب الطفيل *Cotesia glomerata* (Braconidae) إلى نباتات الكرنب التالفة بيرقات عائله *Pieris rapae*.

ثانياً العوامل غير الحيوية Physical or Abiotic factors

أ- الحرارة:

تتفاوت القدرة التناسلية للطفيليات والمفترسات وفقاً لدرجات الحرارة. من المعروف أن هناك مدى حرارى أمثل لكل نوع، خارجه قد لا تستطيع الحشرة الإستمرار فى تكوين البيض ووضعه، أو قد لا تكون قادرة على أن تفعل ذلك مطلقاً. وبالرغم من التفاوت الكبير من نوع إلى آخر، فإن الحدود المثلى لوضع البيض غالباً ما تكون أضيق من تلك الخاصة بالتبويض. وجد فى حالة أبو العيد *Adalia bipunctata* أن القدرة التناسلية للأنثى تتزايد حتى ٢٠°م مرتبطة تماماً بزيادة الإستهلاك الإفتراسى، لكن فوق هذه الدرجة تتناقص هذه القدرة بالرغم من إستمرار زيادة الإستهلاك الإفتراسى. ومن جانب آخر، قد تؤثر درجات الحرارة بصورة قاطعة على الكفاءة البحثية لأنثى الطفيل وبالتالى على قدرتها التناسلية كما فى الطفيل *Encarsia formosa*.

ب- شدة وطول فترة الإضاءة Length and intensity of photoperiod

يؤثر كل من شدة الضوء ونوعه وطول الفترة الضوئية على بيولوجيا ونشاط معظم الحشرات. فالكثافة الضوئية العالية تزيد من النشاط العام للطفيليات والمفترسات وبالتالى القدرة

التناسلية لها. فعلى سبيل المثال، يكون مفترس الكربتوليمس *Cryptolaemus montrozieri* أكثر نشاطا بدرجة ملحوظة تحت ظروف الضوء الساطع عنه فى الضوء الخافت. كذلك وجد أن معدل حمل البيض فى إناث طفيل البيض *Ooencyrtus kuvanae* (Encyrtidae) يزداد بسرعة أكبر فى حالة الإناث المرباة تحت ظروف النهار الطويل مقارنة بتلك المرباة تحت ظروف النهار القصير، وهذا يؤدى إلى إختلاف فى النسل الناتج. يمكن أن تؤثر أيضا طول الفترة الضوئية على النمو اليرقى ومعدلات النمو فى يرقات المفترسات والتى بالتالى تؤثر على القدرة التناسلية ومعدلات التبويض لإناثها. كذلك قد تؤثر طول الفترة الضوئية على دخول بعض المفترسات فى طور سكون مؤقت، خاصة عندما يحدث ذلك خلال طور الحشرة الكاملة مما يؤثر على معدل وضع البيض.

جـ- الرطوبة Humidity

تعتبر الرطوبة الجوية من العوامل الطبيعية الهامة المؤثرة على معدل التبويض وخصوبة الأعداء الحيوية على الرغم من أنها لم تلق الإهتمام الكافى مقارنة بالحرارة. فى بعض المفترسات، يمكن أن تؤدي الرطوبة المنخفضة إلى زيادة معدل إستهلاك الفرائس وبالتالى زيادة القدرة التناسلية.

سابعاً: النسبة الجنسية Sex Ratio

تعتبر النسبة الجنسية من أهم الخصائص البيولوجية للأعداء الطبيعية، والتى غالباً ما يهتم بها المشتغلون بعلم المكافحة البيولوجية عند تقييم كفاءة العدو الحيوى. هناك نوعان من النسبة الجنسية هما:-

١- النسبة الجنسية الأولية (أو الإبتدائية) primary sex ratio وهى النسبة الجنسية للنسل أثناء الإخصاب أو بمعنى أشمل أثناء وضع البيض.

٢- النسبة الجنسية الثانوية secondary sex ratio وهى النسبة الجنسية فى المراحل المتقدمة من النمو عند الفقس، التعذير، خروج الحشرات، التزاوج و النضج الجنسي لكوامل الحشرات.

طرق التعبير عن النسبة الجنسية Ways of expressing sex ratio

هناك عدة طرق للتعبير عن النسبة الجنسية وهى:-

١- نسبة الذكور : نسبة الإناث
٢- نسبة الإناث : نسبة الذكور
٣- عدد الذكور لكل ١٠٠ أنثى
٤- عدد الذكور : عدد الإناث
٥- عدد الذكور / عدد الإناث

مثال: لنفترض أن عدد الذكور فى الجيل الحالى الناتج من أنثى معينة من طفيل ما هى ٢٥ ذكر و٧٥ أنثى. على ذلك يمكن التعبير عن النسبة الجنسية كما يلى:

١- ٢٥% ذكور أو ٢- ٧٥ % إناث أو

٣- ١:٣ أنثى : ذكر أو ٤- ١/٣ عدد الذكور : عدد الإناث

٥- ٣٣,٣ ذكر لكل ١٠٠ أنثى

إلا أن أكثر الطرق شيوعاً وتعارفاً فى مجال الحشرات هى نسبة الذكور ونسبة الإناث.

لماذا كانت النسبة الجنسية ١:١ هى الأكثر شيوعاً بين المجموعات الحشرية؟

كان العالم فيشر Fisher عام ١٩٣٠ هو أول من تعرض لشرح هذه الظاهرة كنتيجة للمساهمة المتساوية للجنس مع جينات الجيل التالى. بمعنى أنه اذا كان أى من الجنسين أقل فى تعداده، فيجب أن يساهم هذا الجنس بدرجة أكبر (كمجموعة) فى الجيل التالى. لذلك فإن معطيات الجنس الأقل تصبح أفضل تمثيلاً فى الأجيال التالية، بمعنى أن الجينات التى تشجع Promote أو تسمح بإنتاج الجنس الأقل عدداً لابد أن تكون أكثر تسيداً حتى يتساوى هذا الجنس الأقل عدداً مع جنسه الآخر. ويعتبر هذا نموذجاً لما يعرف بإنتخاب الإرتباط التكرارى frequently-dependent selection. أي الإنتخاب الذى يصبح فيه الأليل الأندر rarer أكثر تزايداً فى الإنتاج لأفراد هذا الأليل.

المنافسة المحلية للتزاوج Local mate competition

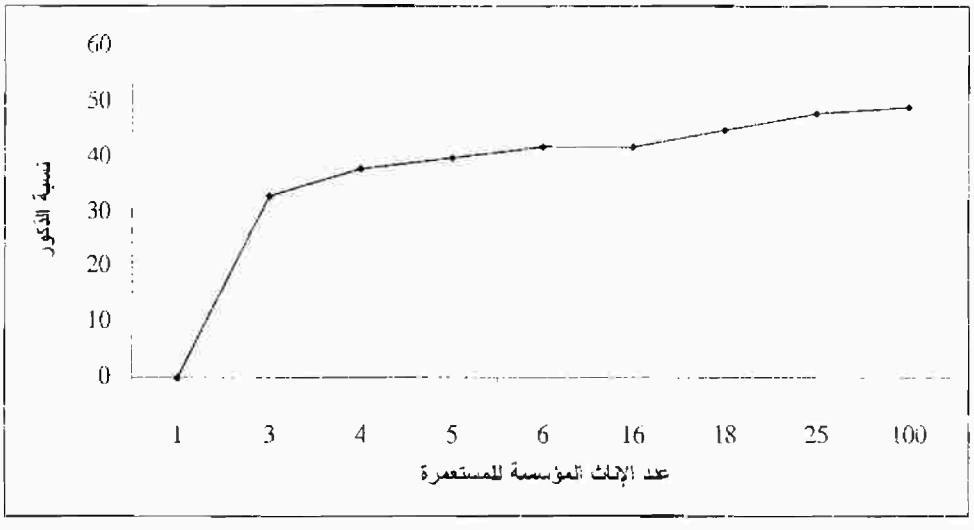
هناك إفتراض بوجود منافسة قوية من أجل التزاوج. فقد لاحظ هاملتون Hamilton عام ١٩٦٧ أنه فى عديد من الحشرات والأكاروسات أن أنثى واحدة أو عدد قليل من الإناث المؤسسة foundress females للمستعمرة تتمركز colonize فى مواقع محلية local من بيئتها، وأن النسل الناتج يتزاوج فى هذا الموقع قبل أن ترحل الإناث لتتمركز فى مواقع جديدة من البيئة. وهنا يحدث نوع من المنافسة المحلية للتزاوج بين أفراد المستعمرة الواحدة أو المستعمرات القريبة. فلو كان هناك أنثى واحدة مؤسسة لمستعمرة ما، فإن الذكور الناتجة فى الجيل التالى تكون كافية لإخصاب كل الإناث. لكن لو كان هناك أكثر من أنثى مؤسسة ومستعمرات متكافئة (شكل ٣٩:٣)، فقد لاحظ هاملتون أن الذكور الناتجة تدخل فى منافسة محلية أشبه ما يكون بالمباراة gamelike وبالتالى أمكن حساب النسبة الجنسية المطلوبة فى هذه الحالة بالمعادلة الآتية:

نسبة الذكور = ن - ١ / ٢ن

حيث أن ن= عدد الإناث المؤسسة للمستعمرات

فمثلاً عندما تكون ن = ٢ فإن نسبة الذكور المطلوبة = ٢-١/٢×٢=٤/١= ٢٥% ذكور

عندما تكون ن = ٣ فإن نسبة الذكور = ٣-١/٢×٣=٦/٢= ٣/١ = ٣٣,٣٣% ذكور.



شكل (٣٩:٣) يوضح شكل العلاقة بين عدد الإناث المؤسسة للمستعمرة ونسبة الذكور فى النسل الناتج.

وعندما تزداد عدد الإناث بدرجة كبيرة، فإن نسبة الذكور لابد أن تقترب من ٥٠% (شكل ٣٩:٣).

العوامل المؤثرة فى النسبة الجنسية Factors affecting sex ratio

١- حجم العائل وجودته Host size and its quality

من المعروف أن يرقات الطفيليات الحشرية تنمو بالتغذية على أجسام عوائلها سواء كان ذلك داخلياً أو خارجياً. أيضاً من المسلم به فى معظم الطفيليات المسجلة حتى الآن، أن الطفيل يكمل دورته فى أو على فرد واحد من العائل، ولذا فإن حجم الطفيل الناتج يعتمد على حجم عائله الذى نمى عليه أو بداخله، يعتقد أن الإناث تستفيد بدرجة أكبر من الأحجام الكبيرة للعائل أكثر من الذكور، وعلى ذلك فإنه من الأفضل لأنثى الطفيل أن تضع البيض المنتج للأناث فى العوائل الكبيرة الحجم والبيض المنتج للذكور فى الأفراد صغيرة الحجم. ومن أمثلة ذلك ما وجد فى

الطفيل *Dolichomitus* sp. الذى يتطفل على العائل *Niphades variegates*، هذا وقد لوحظ هذا الإتجاه أيضاً فى عديد من الأنواع الحشرية الطفيلية، الأمر الذى يوضح إلى أى مدى يمكن لأنثى الطفيل أن تتحكم فى النسبة الجنسية لذريتها وفقاً لحجم العائل.

أيضاً من المتعارف عليه أن دور حجم العائل فى ضبط النسبة الجنسية للطفيليات الحشرية يختلف من طفيل لأخر. ففى بعض الطفيليات مثل تلك التى فيها تقتل الأنثى عائلها أو تشله شللاً دائماً عند وضع البيض idiobionts، فإن حجم العائل سوف يكون دليلاً هاماً على نوع النسل الناتج من الطفيل، بينما فى طفيليات أخرى مثل إناث تلك الطفيليات التى لا تقتل عوائلها بل تسمح له بالنمو koinobionts، فإن العائل ينمو ويكبر فى الحجم وبالتالى لا يعتبر حجم العائل هنا دليلاً يعتمد عليه فى التوقع بنوع النسل الناتج. على ذلك، فإن الطفيليات التى تقتل عوائلها عند وضع البيض فيه أو عليه يكون لديها القدرة على ضبط النسبة الجنسية أو ما يعرف بالنسبة الجنسية الإختيارية facultative sex ratio، مقارنة بالطفيليات التى لا تقتل عوائلها.

أما عن جودة العائل، وهى مرتبطة بلا شك بحجم العائل، فقد وجد أن إناث الطفيليات تفضل وضع البيض المخصب فى العائل ذى الجودة العالية أو الحجم الكبير لإحتوائه على مواد غذائية أكثر وهنا يكون معدل الإستفادة للأنثى incremental gain أعلى عما لو وضع بيض غير مخصب. وربما يرجع هذا ببساطة إلى أن الحجم الكبير للعائل مرتبط بحجم أكبر لأنثى الطفيل النامية داخل العائل، كما أن حجم الأنثى ولياقتها هو أيضاً مرتبط بالتالى بحجم المبايض وعدد فريعات المبيض وكمية البيض المتاح وكذلك القدرة على التزاوج، بخلاف الذكر الذى تنحصر لياقته فى القدرة على التزاوج فقط. أما فى حالة عدم توفر العوائل كبيرة الحجم ذات الجودة العالية، فإن الأنثى تكون مضطرة لوضع البيض المخصب داخل عوائل صغيرة ذات جودة أقل لإنتاج الإناث. هناك أيضاً ملحوظة هامة وهو أنه فى حالة ما اذا كان هناك وفرة عددية فى العوائل كبيرة الحجم مع نفاذ الحيوانات المنوية داخل القابلة المنوية، فإن إناث الطفيليات تفضل هنا وضع البيض الغير مخصب والمنتج للذكور فى تلك العوائل.

لا يقتصر هذا الاتجاة السلوكى على الطفيليات الأولية فقط بل يتواجد أيضاً فى الطفيليات الثانوية، ففى كثير منها مثل الطفيل الثانوى *Dendrocerus carpeniri* (Pteromalidae) الذى يتطفل على الطفيل الأولى *Aphidius ervi* المتطفل على المن *Acyrthosiphon pisum* لوحظ فيه، من خلال التجارب المعملية، أن البيضة الأولى للطفيل الثانوى توضع مخصبة اذا كان العائل ذا جودة عالية (مومياء كبيرة الحجم) وغير مخصبة إذا كان العائل ذا جودة منخفضة (مومياء صغيرة

الحجم). أما البيضة الثانية فتكون عادة عكسية للأولى. أما البيضات التى توضع بعد ذلك فتتفاوت بارتباطها بحجم العائل مع المحافظة على وضع البيض المخصب فى العوائل ذات الجودة العالية جداً. وربما يوضح هذا المظهر الثنائى فى حجم الجنس sexual size dimorphism فتكون الذكور بصفة عامة أصغر حجماً من إناث نفس النوع، ولذا فمن الصالح لإناث الطفيل أن توزع معظم نسلها الأنثوى على العوائل كبيرة الحجم ذات الجودة العالية جداً التى تهيىء مصادر أكبر للتغذية اللازمة للنمو. هذا وقد أيدت الملاحظات الحقلية تلك التجارب المعملية، فقد تبين بالحصر الحقلى أن نسبة الإناث كانت ٥٠% من مومياوات المن الصغيرة الحجم مقابل ٧٥ % فى تلك الكبيرة الحجم. هذا وقد سجلت حالات أخرى مشابهة فى عديد من طفيليات غشائية الأجنحة.

٢- المستويات الحرارية Temperature levels

تلعب درجة الحرارة والبرودة دوراً هاماً فى التأثير على النسبة الجنسية للحشرات. فعلى سبيل المثال، تمت دراسة الحدود الحرارية القصوى والدنيا الثابتة منها والمتغيرة على النسبة الجنسية فى نسل الجيل الأول لنوعين شديدى القرابة من الطفيليات وهما الطفيل *Aphytis melinus* & *A. lingnanensis*. أظهر كلا النوعين انخفاض معنوى فى النسبة المتوقعة لإناث الجيل الأول عند تعرض الأباء إلى درجة حرارة ٣٢ °م أثناء النمو ويزداد هذا الإنخفاض عندما يحدث التزاوج أو وضع البيض أو كليهما على هذه الدرجة. الأكثر من هذا فإن تعرض إناث كلا النوعين لدرجات الحرارة القصوى أو الدنيا أثناء فترة ما قبل وضع البيض يقلل من نسبة الإناث المتوقعة. وبصفة عامة فإن النسبة الجنسية فى النوع *A. melinus* كانت أقل تأثرا بهذه المعاملات عن تلك فى النوع الآخر. هذا وقد سجل تأثير مثل هذه الدرجات القصوى والدنيا على النسبة الجنسية فى أنواع أخرى من الطفيليات. ربما تلقى هذه النقطة الضوء على التحمل الحرارى لنوع من الطفيليات مما يفيد فى عمليتى إستيراد وأقلمة الأعداء الطبيعية. ولعل السؤال الهام الآن هو الكيفية التى تؤثر بها درجات الحرارة العالية على النسبة الجنسية وخصوصاً النسبة الجنسية الإبتدائية. وقد أقترح أن الحدود الحرارية القصوى والدنيا تقلل من حيوية وحركة الحيوان المنوى، كما يمكنها أيضاً أن تؤثر سلبياً على السلوك التزاوجى والإخصاب.

٣- نوع العائل النباتي Type of host plant

تتأثر النسبة الجنسية للطفيل باختلاف العائل النباتى المتغذى عليه عائله الحشرى. فقد وجد أن الطفيل *Habrolepis rouxi* ينتج ذرية أغلبها من الذكور فى حالة تطفله على الحشرة القشرية الحمراء *Aonidiella aurantii* على نباتات القرع، وتقل نسبة الذكور عندما ينمو الطفيل على نفس

العائل الحشرى على أشجار الليمون. قد تختلف النسبة الجنسية أيضاً تبعاً لاختلاف مكان وجود العائل الحشرى داخل العائل النباتى، حيث بلغت النسبة الجنسية فى النوع *Orgilus jennieae* المتطفل على فراشة درنات البطاطس إلى ٢٣,٦% إناث فقط عند التطفل على عوائل داخل الدرنات، بينما كانت ٢٨,٤% إناث عند التطفل على يرقات تعيش داخل الأوراق أو فى المجموع الخضرى.

٤- تكرار التزاوج Surplus mating

تؤثر عملية التزاوج بشكل ملحوظ على النسبة الجنسية، كما أن تكرار عملية التزاوج فى بعض الأحيان قد يكون لها تأثيراً نافعاً فى حالة إناث الطفيليات التى تمتلك إناثها أكثر من قابلة منوية (كما فى إناث عائلة Tachinidae)، وعلى العكس من ذلك، قد يكون هناك تأثير سلبى لتكرار التزاوج على النسبة الجنسية كما فى حالة الطفيل *Macrocentrus ancylivorus* المتطفل على فراشة درنات البطاطس. يفرز ذكر هذا الطفيل حيواناته المنوية داخل حامل منوى spermatophore منه تنتقل هذه الحيوانات المنوية إلى الأنثى، وعلى ذلك يجب على الذكر أن يحكم من وضع هذا الحامل المنوى داخل مهبل الأنثى حتى تستطيع الحيوانات المنوية أن تهاجر منه بسهولة إلى قابلتها المنويه spermatheca. قد يَحُول التزاوج المتكرر من وضع الحامل المنوى فى الموضع الصحيح وبالتالى لا تنجح الحيوانات المنوية من الإنتقال منه إلى القابلة المنوية، ومن ثم تتكاثر هذه الإناث بكرياً منتجة للذكور رغم إتمام عملية التزاوج.

٥- توفر الطور المفضل من العائل Availability of preferred host stage

تتأثر النسبة الجنسية بدرجة تواجد وتوفر الطور المفضل من العائل للتطفل عليه، إذ عند تواجد هذا الطور تتنبه غدة القابلة المنوية ويزداد إفرازها ويزداد تبعاً لذلك كمية ما تفرزه هذه القابلة المنوية من الحيوانات المنوية وبالتالى تزداد النسبة الجنسية المتوقعة للإناث فى النسل الناتج. وبناء على ذلك يكون إنتاج الذكور مضموناً فى الطفيليات الإنفرادية عند وضعها البيض فى عوائل غير مفضلة، وفى الطفيليات الجماعية أثناء وضعها لعدد كبير من البيض فى فرد واحد من العائل.

٦- عمر الأنثى Female age

قد يكون لعمر الأنثى تأثيراً على النسبة الجنسية فى النسل الناتج. فقد وجد فى حالة الطفيل الثانوى *Asaphes vulgaris* (وهو طفيل على الطفيل الأولى *Lysiphlebus cardui* المتطفل على من

القول *Aphis fabae*) أن نسبة الذكور فى النسل الناتج تزيد مع تقدم الإناث فى العمر. كذلك ففي الطفيل *Copidosoma desantisi* المتطفل على فراشة درنات البطاطس تميل النسبة فى آخر عمر الأنثى لصالح الذكور وذلك لنضوب القابلة المنوية من الحيوانات المنوية. أيضاً فإن ملكات نحل العسل المتقدمة فى العمر تعطى حضنة من الذكور للسبب ذاته.

٧- كثافة الطفيل Wasp density

طبقاً لقاعدة هاميلتون عام ١٩٦٧، فإن الطفيليات تنتج نسبة عالية من الذكور مقارنة بنسبة الإناث وذلك عند الكثافة العالية من الطفيل في مكان محدد Patch وربما يكون ذلك منطقي ومتوقع في الطفيليات التي تقتل عوائلها قبل وضع البيض لقدرتها على تحديد حجم العائل. وربما يفسر ذلك العامل لماذا تكون دائماً النسبة الجنسية لصالح الذكور في التربية المعملية المكثفة ووجود عدد كبير من الإناث في أقفاص التربية.

٨- حجم كتلة بيض العائل Size of host egg mass

درس تسلسل وضع الذكور والإناث فى النسل الناتج للطفيل السيكليوندي *Gryon pennsylvanicum(=atriscapus)* (Sceleonidae) في كتل البيض للعائل، إذ ترك البيض للنمو وبالتالي قدر نوع الجنس الناتج ووجد أن في كل كتلة من كتل بيض العائل تضع الأنثى ذكراً واحداً فقط (غالباً في بداية وضع البيض) ثم يليها وضع بيض منتج للإناث. وفي حالة كتل البيض الكبيرة يكون هناك ذكر آخر عند نهاية كتلة البيض وتعمل نظرية الذكر أولاً هذه male first على ضبط النسبة الجنسية منتجة عدداً كبيراً من الإناث.

٩- التنافس بين الطفيليات State of competition among parasitoids

تتأثر النسبة الجنسية فى كثير من الطفيليات بدرجة المنافسة بين الطفيليات المتواجدة فى مكان معين والمرتبطة بنفس العائل، حيث لدى كثير من الطفيليات القدرة الاختيارية على إنتاج إناث على حساب الذكور فى حالة إشتداد المنافسة.

١٠- نوع التكاثر Type of reproduction

تختلف النسبة الجنسية فى الطفيليات الحشرية بالتأكيد طبقاً لنوع التكاثر السائد فى النوع. يكون لطفيليات غشائية الأجنحة القدرة على التكاثر عذرياً دون إخصاب، وبالتالى يؤثر ذلك على النسبة الجنسية ومن طرق التكاثر العذرى:-

أ- التكاثر العذرى (البكرى) المنتج للذكور Arrhenotoky

هذا النوع هو الأكثر شيوعاً فى معظم طفيليات غشائية الأجنحة. وفى هذه الحالة تتكاثر الإناث تكاثراً عذرياً إختيارياً بمعنى أن هذه الإناث تستطيع أن تتكاثر جنسياً أو عذرياً حيث يعتمد ذلك على الظروف التى تسمح أو لا تسمح بإخصاب البيضة. وتحت هذه الظروف تصبح البيضة المخصبة ثنائية الكروموسومات diploid وتعطى فرداً أنثوياً ثنائى الأبوين bi-parental، أما البيضة الغير مخصبة فتكون أحادية الكروموسومات haploid وتنمو إلى فرد ذكر أحادى الأبوين uni-parental. تتحكم الإناث فى جنس نسلها أثناء وضع البيض عن طريق إنسياب الحيوانات المنوية من قابلتها المنوية. غالباً ما يطلق على القاعدة التى تطبق على هذه الأنواع قانون دزيارزون Dzierzon's law نسبة إلى القس Dzierzon الذى كان مهتماً بالنحالة وأعلن فى عام ١٨٤٥م أن ذكور النحل تنتج من بيض غير مخصب، بينما الشغالات الأنثى والملكات تأتى من بيض مخصب. وفى الحالات العادية للأنواع التى تتكاثر بهذا الأسلوب يمكن تحديد النسبة الجنسية الإبتدائية بالتقنية السيتولوجية للبيض حديث الوضع. يوضع البيض فى نقطة من محلول لاكتوسيتات الأورسين ٢% lacto acetic orcein وهو صابغ للكروموسومات ثم يغطى البيض بغطاء شريحة cover حيث يهرس squashed جيداً ليشكل البيض طبقة واحدة ثم يقفل الغطاء بلفه بطلاء الأظافر وتترك فى الصبغة لمدة ٢٤ ساعة تحت درجة حرارة الغرفة ثم تفحص بعد ذلك لمعرفة عدد مجموعات الكروموسومات التى فى طور الإنقسام الخلوى الغير مباشر metaphase. يظهر الإختلاف واضحاً بين البيضة المؤنثة المزدوجة الكروموسومات وتلك المذكرة أحادية الكروموسومات. يتفاوت الوقت الأمثل لهرس البيض بين الأنواع المختلفة من الطفيليات. فعلى سبيل المثال وجد أنه يتراوح بين ١٨-٢٤ ساعة بعد وضع البيض فى النوع *Epidinocarsis lopezi* ولذلك يستلزم إجراء تجارب مبدأية فى أوقات متفاوتة بعد وضع البيض لمعرفة الوقت المناسب لهذه العملية.

هناك عديد من طفيليات غشائية الأجنحة تنتج ذكوراً ثنائية عدد الكروموسومات diploid males مثلما تنتج ذكور أحادية عدد الكروموسومات haploid males. ترتبط هذه الظاهرة بصفة خاصة بطفيليات عائلتى Braconidae & Ichneumonidae حيث تنتج طفيلياتها ذكوراً ثنائية عدد الكروموسومات نتيجة لما يعرف بميكانيكية تحديد الجنس الأحادى الموقع single-locus sex determination mechanism، فالأفراد أحادية الكروموسومات الناتجة من بيض غير مخصب لها أليل واحد فقط one allele فى الموقع الجنسى sex locus وتكّون ذكوراً. أما الأفراد ثنائية الكروموسومات الناتجة من بيض غير مخصب يكون لها أليلان على الموقع الجنسى يكونا إما

متماثلين homozygous مثل AA أو BB وهذه تكون ذكوراً أو مختلفين heterogenous مثل AB أو AC وهذه تكون إناثاً. وعادة ما تكون الذكور ثنائية الكروموسومات أكبر حجماً من الأحادية منها، كما تكون الأشواك المنتشرة على الجسم أكثر كثافة بسبب كبر حجم الخلايا التى تمتلكها. فعلى سبيل المثال تكون الخلايا الجسمية somatic cells فى ذكور الطفيل *Bracon* أحادية الكروموسومات فى نفس الحجم تقريباً مع تلك فى إناثها ثنائية الكروموسومات. أما الذكور ثنائية الكروموسومات فتكون خلاياها أكبر حجماً بدرجة ملحوظة.

ب- التكاثر البكرى المنتج للإناث فقط Thelytoky أو إناث مع قليل من الذكور Deuterotoky

هناك القليل من الأنواع الطفيلية التى تتكاثر بطرق عذرية مختلفة مثل التكاثر العذرى المنتج للإناث فقط Thelytoky أو مع قليل من الذكور Deuterotoky (يسمى أيضاً Amphitoky). فى الحالة الأولى لا توجد ذكور إذ يعطى البيض الغير مخصب إناثاً ثنائية الكروموسومات ويكون التكاثر العذرى هنا إجبارياً بواسطة إناث غير مخصبة تخلف جيلاً كل أفراده إناثاً ومن ثم تصبح الذرية أحادية الأبويين Uniparental أو قد يطلق عليها Impaternate. غالباً ما تكون هذه الظاهرة شائعة فى طفيليات فوق عائلة Chalcidoidea وفوق عائلة Ichneumonoidea. أما فى الحالة الثانية من التكاثر العذرى وهى Deuterotoky، فيمكن أن ينتج نسلاً من الذكور. وعلى كل فإن الفصل بين كلا النوعين من التكاثر العذرى مبهم ويكتنفه الكثير من الغموض، إذ أن بعض الأنواع التى كان ينظر إليها أنها منتجة للإناث فقط وجد أنها يمكن أن تنتج قليلاً من الذكور. وقد اتفق على أنه اذا كانت نسبة الذكور فى مثل هذه الحالات أقل من ٥% من النسل فان النوع يقع تحت المجموعة التى تتكاثر عذرياً منتجة للإناث فقط. وقد كان يعتقد أن هذه الذكور ليست لها القدرة على التلقيح، إلا أنه وجد فى حالات كثيرة أن لها القدرة على التلقيح بل والقدرة أيضاً على نقل وتمرير جيناتها الوراثية الى النسل الذى ينتج إناثاً فقط Thelytoky.

يعتبر التهجين بين الأنواع interspecific hybridization أحد أسباب التكاثر العذرى المنتج للاناث فقط، على سبيل المثال عند تزاوج أنثى الطفيل من النوع *Trichogramma perkensii* مع ذكر الطفيل من النوع *T. californicum* كان النسل الناتج هو أنثى واحدة منتجة للإناث وسبع إناث منتجه للذكور وعشرة ذكور. وهناك سبب آخر وهو وجود بكتريا من جنس *Wolbachia* غالباً ما تصاحب التكاثر البكرى *Wolbachia* parthenogenesis-inducing والتى غالباً ما تتدخل فى جنس النسل الناتج من البيض. حيث ثبت بما لا يدع مجالاً للشك أن بعض الأنواع التى كان يعتقد أنها من النوع Deuterotoky هى فى الأصل من النوع Thelytoky ولكنها محتوية على هذه البكتريا

مما يسبب عدم إستقرار فى تعريف هذه المجاميع، حيث تنمو البيضة غير المخصبة وغير المحتوية على هذه البكتريا الى ذكور بينما تنمو تلك الغير مخصبة والمحتوية على البكتريا إلى إناث. على الرغم من ذلك فقد تم تسجيل حالة واحدة من الطفيليات التى تمتلك ظاهرة الـDeuterotoky وهو الطفيل *Pteroptrix orientalis* حيث تضع بيضة الذكر والأنثى داخل جسم حشرة الخوخ القشرية البيضاء ويتأخر نمو الذكر لينمو كطفيل ثانوى. وفى هذا الطفيل تنتج كل من الإناث الملقحة وغير الملقحة نفس العدد من الذكور الا أن النسبة الجنسية فى الأنثى الملقحة تكون فى صالح الإناث لأنها تنتج عدداً أكبر من الأفراد.

من المهم ان نذكر أن هناك دليل علمى قوى على أن هناك ميكروبات تقوم بالتدخل فى النسبة الجنسية، حيث وجد من الممكن إنتاج ذكور فى بعض الطفيليات المتكاثرة عذرياً منتجة للاناث فقط عند تعرضها لدرجات الحرارة العالية أو التغذية على غذاء يحتوى على مضادات حيوية تقتل البكتريا المسئولة عن قتل الذكور.

ومن المهم أن نذكر أيضاً أنه خلال السنوات الأخيرة وجد العديد من السلالات الجغرافية لبعض الطفيليات الحشرية المعروفة بأن نوع التكاثر العذرى فيها من النوع المنتج للذكور Arrhenotoky يوجد لها سلالات تتكاثر بكرياً منتجة للإناث فقط ومنها الطفيل *Eretmocerus mundus* المتطفل على الذبابة البيضاء، وكذلك الطفيل *Epidinocarsis diversicornis* المتطفل على بق الكسافا الدقيقى *Phenococcus manihoti*.

الأنماط الشاذة (المنحرفة) للنسبة الجنسية Distorted sex ratio

بالإضافة إلى التكاثر العذرى المنتج للذكور أو المنتج للإناث او المنتج للاناث وقليل من الذكور، هناك مجموعة من الإنحرافات فى النسبة الجنسية للطفيليات الحشرية منها:-

١- العنصر الأبوى الأنانى Paternal sex ratio (psr) element (selefish element)

كان يطلق عليه فى البحوث الأولى عديم الأخوات daughterless (dl). منشأ هذا العنصر الأبوى الأنانى كروموسومى، ولكنه جزء أنانى selfish من الحمض النووى DNA. وجد فى ذكور الطفيل *Nasonia vitripennis* (النوع الوحيد الذى سجل فيه هذه الظاهرة حتى الآن) الذى يحمل هذا الجزء الأنانى أنه عند تزاوجه مع الإناث ينتج نسلاً كله من الذكور فقط حتى ولو حدث إخصاب بحيواناته المنوية للبيضة. وتحمل كل بيضة مخصبة مجموعة الكروموسومات الأحادية من الأم مع هذا العنصر الأنانى من الحيوان المنوى وتنمو إلى ذكر حاملاً لهذا العنصر بمعنى أن البيض المخصب يعطى ذكوراً ويمكن أن يورث هذا العامل (Psr) من الذكر من جيل لآخر.

٢- العامل الأمومى Maternal sex ratio (msr) factor

سجلت هذه الظاهرة أيضاً فى الطفيل *Nasonia vitripennis* وتبدو هذه الظاهرة متسببة عن عنصر كروموسومى زائد extrachromosomal element، فالإناث البكر (العذراء) virgin females التى تحمل هذا العامل (msr) تنتج نسلاً من الذكور فقط، وبعد تزاوجها يكون نسلها، كله من الإناث. وجد أن الإناث المصابة تنتج نسلاً ذو نسبة جنسية متحيزة للإناث بدرجة كبيرة. وتخصب الإناث المحتوية على هذا العامل الأمومى كل بيضها تقريباً، وبذا فمن المقترح أن هذا العامل يؤثر على سلوك التوزيع الجنسى sex allocation لهذا الطفيل بالرغم من عدم الوقوف على ميكانيكية هذا العامل تماماً. أيضاً لم يعرف بعد طبيعة هذا العامل. أكتشف هذا العامل فى عديد من تعدادات هذا الطفيل ووصلت معدلات تكراره إلى ١٧%.

٣- قاتل الإبن Son killer (sk)

وجدت هذه الظاهرة أيضاً فى الطفيل *N. vitripennis* ويتسبب فى هذه الظاهرة نوع من البكتريا وصفت حديثاً فى جنس جديد هو *Arsenophonus nasoniae* (Enterobacteriaceae). تنتج إناث هذا الطفيل الحاملة لهذه البكتريا ذرية متحيزة للإناث. إذ يموت الغالبية من ذكورها أثناء الطور اليرقى ومن المحتمل أن يحدث النقل البكتيرى من خلال تغذية اليرقة على دم العائل المتطفل عليه، إذ تحقن الأنثى المصابة بتلك البكتريا فى عذراء العائل أثناء وضع البيض، ولذلك فإن هذه الظاهرة تؤثر على النسبة الجنسية الثانوية.

وجد أنه إذا تم التطفل على عذراء العائل تزايدياً بواسطة أنثى طفيل غير مصابة، فإن نسلها يصاب أيضا، ولذلك فإنه يحدث نقل أفقى horizontal ورأسى vertical transmission لهذا العامل. يصل كفاءة كلا الأسلوبين من النقل إلى حوالى ٩٥%. سجلت هذه البكتريا من عدد من تعدادات الطفيل *N. vitripennis*، لكن بمعدلات منخفضة (٢-٤%). ليس من الواضح تماماً لماذا تموت الذكور فقط بسبب هذا العنصر، أو ما هى الميزة الناتجة، إن وجدت، من إهلاك الذكور بواسطة هذه البكتريا. إن موت الذكور لا يزيد مباشرة من نقل هذا العنصر بسبب أن الموت يحدث بعد وضع البيض ولا تستطيع الإناث الأم للطفيل أن تعوض هذا الفاقد من بعض ذريتها بإنتاج بيض أكثر. لكن قد يكون هناك ميزة غير مباشرة حيث تتنافس اليرقات الذكور مع مثيلاتها الإناث على موارد الغذاء المحدودة داخل العائل، ويؤدى موتها إلى نمو إناث مصابة أكبر حجماً وأكثر لياقة. لكن مقابل هذه الميزة تقف خطورة فشل الإناث المصابة فى التزاوج (جودفراى Godfray، ١٩٩٤). هناك فى المراجع ملاحظة عجيبة لها نفس التفسير تتعلق بالطفيل

Caraphractus cientus (Mymaridae) الذى يتطفل على بيض الخنافس المائية، حيث وضعت الإناث البكر بيضها بطريقة عادية وكان نسلها يتكون فقط من الذكور، غير أن الإناث البكر من سلالة واحدة منحدرة من أنثى برية واحدة تحمل هذا العامل وضعت بيضاً كالمعتاد لكن مات معظم بيضها. وعند تزاوج هذه السلالة مع ذكر من سلالة عادية أخرى أمكنها إنتاج نسل سليم كله تقريباً من الإناث. هناك تفسير واحد لهذه النتائج وهى أن أنثى الطفيل تحمل عاملاً مميتاً للذكور يسبب موت معظم ذكورها من النسل.

٤ – Non- Reciprocal cross incompatibility (NRCI)

يتسبب فى هذه الظاهرة إنتقال بكتيريا شبيهة بالريكتسيا Rickettsia-like bacterium بين السلالات فى تزاوجات غير تبادلية (Non- reciprocal). حيث تكون البيضة الخالية من هذه البكتيريا قابلة للإخصاب فقط وبنجاح من حيوان منوى من ذكر غير مصاب بهذه البكتيريا، بينما البيضة الحاملة البكتيريا، فيمكن إخصابها بحيوان منوى من ذكور حاملة أو غير حاملة للبكتيريا على السواء. فى طفيل *N. vitripennis* ينتج نسل كله ذكور عند التزاوج بين إناث غير حاملة للبكتيريا وذكور حاملة للبكتيريا ويمكن أن يحد من هذه الظاهرة بواسطة المعاملة بالمضادات الحيوية. أيضاً فى حالة الطفيل *Trichogramma deion* وجد أن سبب هذه الظاهرة لا يرجع الى البكتيريا بل إلى عامل أمومى وراثى يرتبط بجينات فى النواة ويسمى بالعامل المورث من الأم maternal inherited factor.

هذا وقد سجلت حالات للإنحرافات فى النسبة الجنسية التى تشابه حالات NRCI، SK، MSR فى عدد من الأنواع الطفيلية الأخرى، ولكن لم يحدد بعد العامل المسبب فى كل حالة. لذا يلزم على كل باحث يحصل على ذكور فقط وبصفة مستمرة فى نسل أى من الأنواع الطفيلية أن يتأكد من أن ذلك يرجع إلى عدم إخصاب الأنثى وذلك بتشريحها وفحص القابلة المنوية للتأكد من عدم إحتوائها على هذه الحيوانات المنوية، آخذاً فى الاعتبار أن الإناث الملقحة قد تفرغ من حيواناتها المنوية قرب نهاية حياتها.

عوامل الموت المحددة للنسبة الجنسيه الثانوية:

١ – فى الطفيليات

قد يكون عامل قاتل الابن son killer سبباً فى إختلافات النسبة الجنسية الثانوية عن تلك الأولية فى الطفيليات. إضافة إلى أن هناك عوامل أخرى حيوية وطبيعية مسببة للموت فى

اليرقات إلا أن إحتمال أن بعض هذه العوامل يمكن أن تؤثر على النسبة الجنسية بدرجة كبيرة يحتاج إلى دراسات أدق.

٢- فى المفترسات

عادة ما يعتبر التزاوج عاملاً حاسماً وضرورياً لإنتاج ذرية متباينة من الذكور والإناث فى كل المفترسات الحشرية وكذلك فى الطفيليات التابعة لرتبة ثنائية الأجنحة فهى حشرات مزدوجة الكروموسومات وتقترب النسبة الجنسية فيها من التماثل. رغم ذلك، فقد تم تسجيل نسب جنسية متحيزة للإناث فى نوعين من مفترسات أبو العيد هما *Coccinella undicempunctata* و *Adalia bipunctata*. وجد أن هناك عوامل سيتوبلازمية موروثة cytoplasmically inherited agent (من المحتمل أن تكون بكتريا) مسئولة فى بعض الحالات على الأقل عن قتل البيض المنتج للذكور. يمر هذا العامل من الأنثى ويؤدى إلى فشل ما يربو على نسبة ١٠٠% من البيض المنتج للذكور فى أن يفقس، مؤثراً بذلك بالطبع على النسبة الجنسية الثانوية.

ثامناً: فترة حياة الحشرة الكاملة Longevity

تعتبر فترة حياة الحشرة الكاملة adult life time أو ما يطلق عليها longevity من أهم الفترات على الإطلاق عند دراسة بيولوجيا أى حشرة، خاصة الأعداء الحيوية النافعة. قد يتخلل تلك الفترة فترة سكون إجبارية obligatory أو إختيارية facultative فتطيلها لمدد متفاوتة. تتفاوت تلك الفترة، كما هو الحال فى القدرة التناسلية، بين الأنواع الحشرية المختلفة، متأثرة بالعديد من العوامل الحيوية والطبيعية. فى معظم الدراسات التى تتم على الأعداء الطبيعيه يتم حساب تلك الفترة تحت الظروف المعملية، إذ هناك قلة من البحوث لقياسها تحت الظروف الطبيعية عن طريق تكنيك تعليم marking الأفراد. يمكن دراسة فترة حياة الحشرة الكاملة من وجهات نظر متباينة، بيولوجية كانت أم بيئية. ولذلك ترجع أهمية دراسة تلك الفترة إلى ما يلى:-

١- تعتبر هذه الفترة هى إحدى مقومات لياقة الفرد. فبالنسبة للذكور، كلما طال عمر الذكر كلما زادت فرصته لملاقاة وتلقيح عدد أكبر من الإناث وبالتالى عدد البيض المخصب وبالتالى زيادة نسبة الإناث فى الجيل التالى، علاوة على زيادة التنوع الجينى أو الوراثى للأفراد الناتجة وبالتالى زيادة قوة جمهور العدو الحيوى.

٢- وبالنسبة للإناث فكلما طالت حياة الأنثى كلما زاد عدد البيض الذى يمكن أن تضعه خلال تلك الفترة.

٣- تتحدد كفاءة أى عدو حيوى ناجح على كفاءة الإناث فى الوصول إلى العائل أو الفريسة خلال حياتها الكاملة، وبالتالى القدرة على حفظ النوع وبناء تعداد مناسب للضبط البيولوجى للآفة المستهدفة. وحيث أن العبء الأكبر يقع على الأنثى فى البحث عن العائل أوالفريسة فكلما عاشت فترة أطول زادت فرصتها وكفاءتها فى ملاقاة عوائلها أوفرائسها.

٤- فى حالة المفترسات الحشرية التى تكون مفترسة فى طور الحشرة الكاملة مثل أبو العيدات وبق الزهور (الأوريوس)، تزداد قدرة الحشرة ضد تعداد الآفة المستهدفة مع طول حياة الحشرة الكاملة حيث تستهلك عدداً أكبر من الفرائس فتقل تعداده، كما تستطيع من ناحية أخرى وضع عدد أكبر من البيض فتزداد بذلك قدرتها التناسلية.

٥- فى حالة الطفيليات الحشرية خاصة التى يلزمها التغذية على مواد نباتية مثل رحيق الأزهار وحبوب اللقاح أو الندوة العسلية، أو حتى التى تتغذى على العائل، هنا لابد أولاً للأنثى من البحث عن مصدر الغذاء كما أنه لابد لها أيضاً من التزام التوازن الدقيق بين البحث عن الغذاء food searching والبحث عن العائل host searching. ولما كانت فترة حياة الحشرة الكاملة لمعظم الطفيليات هى أيام معدودة، فإن قصر حياة الحشرة الكاملة غالباً ما يضعف من قدرة الحشرة فى البحث عن العائل فى مناطق أخرى، خاصة إذا كانت مناطق تواجد الغذاء food habitat مختلفة وبعيدة عن أماكن تواجد العائل الحشرى host habitat.

٦- من المعروف أنه كلما طالت فترة حياة الحشرة الكاملة، كلما كانت هناك فرصة أكبر لإناث الطفيليات لملاقاة الذكور والتلقيح وبالتالى زيادة خصوبته، علاوة على أنه كلما طالت تلك الفترة، كلما زادت فرصة الإناث لإستكشاف مواقع habitats أخرى مجاورة لمواقع خروجها eclosion habitat وبالتالى تكون الفرصة متاحة لتكوين تعداد من الطفيل فى مناطق أخرى لم تكن بها من قبل. فعلى سبيل المثال، نظراً لطول فترة حياة الحشرة الكاملة لمفترسات أبو العيدات، فإن ذلك يعطى لها ميزة عالية فى التنقل بين المحاصيل المجاورة لأماكنها الأصلية وبالتالى القدرة على تكوين عشائر لها فى أماكن أخرى لم تكن بها من قبل.

٧- فى حالة تعذر التلقيح فى الفترات الأولى من حياة الحشرة الكاملة، فإن طول عمر الأنثى يتيح فرصة كبيرة لتلك الإناث فى ملاقاة الذكور فى وقت لاحق وبالتالى التلقيح مرة أخرى. فعلى سبيل المثال، فقد وجد أنه نظراً لطول حياة الحشرة الكاملة لطفيل *Goniozus legneri* فإنه تم الإحتفاظ بالإناث فى المعمل لفترة أطول من أسبوعين وحتى ظهور جيل جديد من الذكور وتم تلقيح تلك الإناث والحفاظ على هذا الطفيل فى المعمل.

تحليل نسبة بقاء الحشرات الكاملة Survival Analysis of adult's longevity

هناك طريقتين فقط لعرض فترات حياة الحشرة الكاملة:

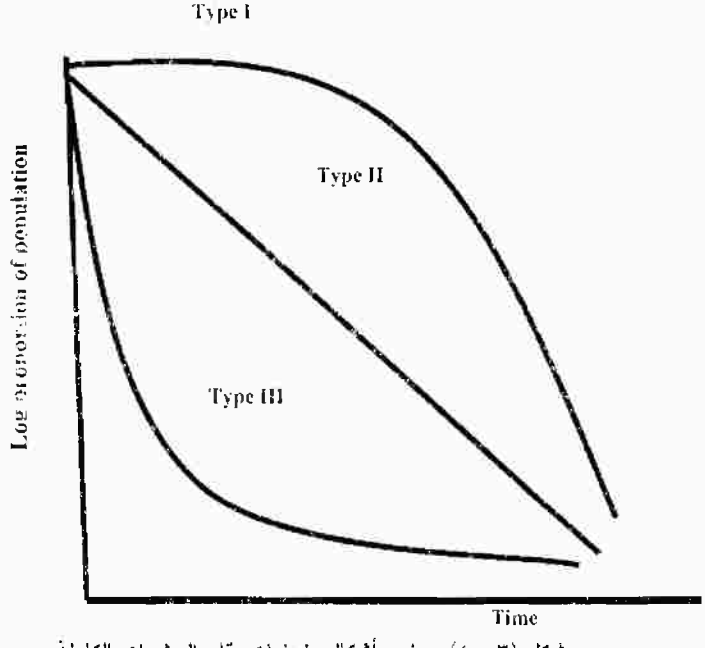
١- عرض متوسط حياة الحشرة الكاملة بالإضافة الى الخطأ القياسي أو الخطأ التجريبي standard error، إلا أنه فى هذه الطريقة عندما نتم مقارنات إحصائية بين المعاملات، يتغاضى الباحثون عن حقيقة أن البيانات الدالة على طول حياة الحشرات الكاملة نادراً ما تكون موزعة توزيعاً طبيعياً.

٢- عرض النتائج فى صورة تحليلية كاملة عن طريق تحليل بقاء الحشرة الكاملة من خلال ما يعرف بمنحنى بقاء المجموعة cohort survival curve. وهذه الطريقة هى الأقل شيوعاً رغم أنها أكثر دقة وتعطى مؤشراً واضحاً وقوياً عن نسبة بقاء أفراد المجموعة فى أى وقت خلال فترة حياتها كما هو موضح فى شكل (٤٠:٣)، وتقع هذه المنحنيات فى ثلاث نماذج:

(١) النموذج الأول Type I : وفيه تقل فرصة التعرض للموت risk of death فى العشيرة مع تقدم العشيرة فى العمر.

(٢) النوع الثانى Type II : وفيه تكون فرصة التعرض للموت ثابتة نسبياً مع العمر.

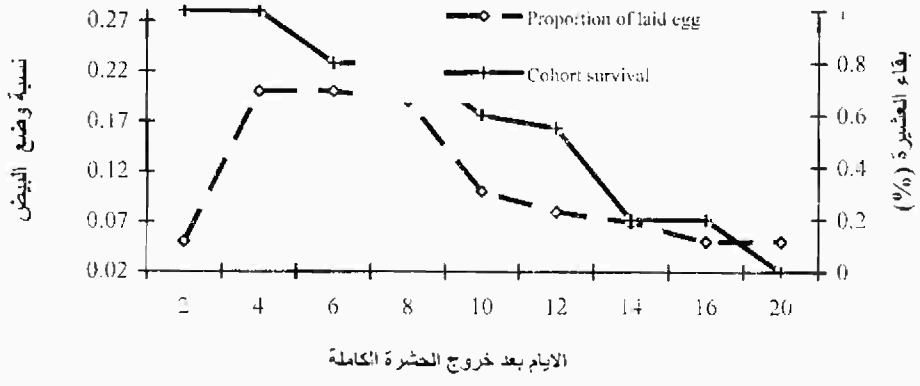
(٣) النوع الثالث Type III : وفيه تزداد فرصة التعرض للموت بتقدم الحشرات الكاملة فى العمر.



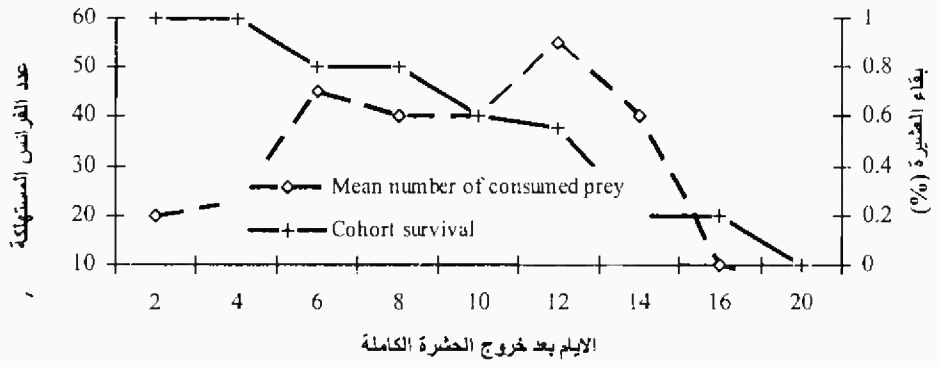
شكل (٤٠:٣) يوضح أشكال منحنيات بقاء الحشرات الكاملة

وعند عرض مثل هذا الشكل، فإنه يلزم تحويل نسبة الموت الى رقم لوغاريتمى ثم رسم العلاقة بين قيمة الرقم اللوغاريتمى مع الزمن وبالتالى يمكن حساب الوقت الذى يموت فيه ٥٠% من التعداد (LT_{50}) لكل معاملة وبذلك يمكن قياس وتحديد الفروق المعنوية بين المعاملات المختلفة فى تأثيرها على حياة الحشرة الكاملة.

وجدير بالذكر أنه ليس من المهم عرض نتائج طول حياة الحشرة الكاملة هل هى شهر أم أسبوع أم بضع ساعات، بقدر المهم أن يصاحب عرض تلك الفترات نسبة البيض الموضوع (شكل ٤١:٣) وبالتالى يمكن حساب قيم جداول الحياة لتلك الحشرات وبناء عليه تقييم كفاءتها من حيث القدرة على بناء تعداد عال من نسله قادر على كبح جماح الآفة المستهدفة. ويمكن أيضاً عرض نتائج طول فترة حياة الحشرة الكاملة فى صورة علاقه بين عمر الحشرة أو نسبة بقاء عشيرة الحشرة وعلاقتها مع عدد الفرائس المستهلكة (شكل ٤٢:٣).



شكل (٤١:٣): يوضح أسلوب عرض حياة الحشرة الكاملة للحشرات النافعة مع التركيز على نسبة البقاء ونسبة البيض الموضوع خلال الفترة بعد الخروج من العذراء.



شكل (٤٢:٣): يوضح أسلوب عرض حياة الحشرة الكاملة للحشرات النافعة مع التركيز على نسبة البقاء للعدو الحيوي و عدد الضحايا المستهلكة بواسطة إناث أحد المفترسات.

فترات حياة الحشرة الكاملة

هناك ثلاث فترات، من الناحية البيولوجية، فى حياة الحشرات الكاملة لأى من الطفيليات والمفترسات الحشرية وهى:

أ- فترة ما قبل وضع البيض Pre-oviposition period

وهى الفترة من خروج الحشرة الكاملة من طور العذراء وحتى وضع أول بيضة. وهذه الفترة تطول أو تقصر تبعاً لنوع الطفيل أو المفترس الحشرى، لنوع العائل أو الضحية المتغذى عليها أو المتطفل عليها، درجات الحرارة، الرطوبة، والإضاءة أو على حسب الموسم عند دراستها حقلياً خارج المعمل Outdoors. خلال هذه الفترة تقوم الإناث بالمهام التالية:

١- البحث عن الذكور وذلك لإتمام عملية التلقيح.

٢- إدراك مكان تواجدها بروائح معينة تمكنها من تحديد الاتجاه فى الحركة.

٣- التغذية، سواء على الرحيق، حبوب اللقاح، الندوة العسلية، أو العائل الحشرى أو الحيوانى وذلك لإنضاج البيض خاصة فى الطفيليات والمفترسات مستمرة تكوين البيض Synovigenic.

٤- بداية البحث عن العائل أو الفريسة المناسبة داخل وسط الانتشار والتى يؤثر عليها عوامل كثيرة.

تطول فترة ما قبل وضع البيض فى المفترسات الحشرية عند مقارنتها بالطفيليات الحشرية حيث تصل إلى أسبوع أو أكثر فى أبو العيدات. أما فى الطفيليات فتصل هذه الفترات إلى عدة ساعات فى بعض الطفيليات أو أكثر من يوم فى البعض الآخر مثل طفيل *Phanerotoma ocularis*.

ب- فترة وضع البيض Oviposition period

وهى الفترة من وضع أول بيضة إلى أخر بيضة داخل فريعات مبيض الأنثى. وهذه هى الفترة الأهم على الإطلاق والتى غالباً ما تستخدم بواسطة المشتغلين بالعلوم البيولوجية خاصة المكافحة البيولوجية عند تقييم الأعداء الحيوية من طفيليات ومفترسات. فى هذه الفترة، تكون الإناث جاهزة للتعامل مع العائل أو الفريسة من حيث التغذية ووضع البيض والتوازن بينهما. كما أن البحث عن العائل يصل إلى ذروته خلال هذه الفترة.

ثبت علمياً أنه عند نضج البيض داخل مبايض الأنثى، فإن السلوك البحثى للإناث يتغير جذرياً وتبدأ بسرعة فى البحث عن العائل من حيث الإستجابة العالية لكثير من المنبهات الكيميائية والفيزيائية التى لم تكن تستجيب لها من قبل مثل طفيليات جنس *Encarsia* المتطفلة على الذباب الأبيض.

تزداد خبرة الإناث فى البحث والاستجابة للروائح المختلفة مع زيادة خبرتها مع العائل حتى ولو بوضع بيضة واحدة وبالتالى نتوقع إرتفاع تدريجى فى السلوك البحثى وكفاءتها بزيادة تعامل الطفيل أو المفترس مع عائله أو ضحيته.

فى إناث الطفيليات المتغذية على العائل، تكون عملية التوازن بين وضع البيض أو التغذية على العائل فى قمتها خاصة عند تواجد العائل بكثافة منخفضة.

جـ - فترة ما بعد وضع البيض Post oviposition period

وهى الفترة من وضع أخر بيضة حتى الموت. مما لاشك فيه أن هذه الفترة هى أقل الفترات الثلاثة أهمية من حيث الناحية التطبيقية وكثيراً ما تهمل بواسطة المشتغلين فى برامج المكافحة البيولوجية لعدم تكاثر الطفيل أو المفترس فيها. خلال هذه الفترة تكون إستجابة الطفيل لكل من الذكور للتزاوج أو العائل من أجل التكاثر ضعيفة جداً وفى أدنى مستوياتها لعدم وجود الحافز لذلك وخلو المبايض من البيض. أما فى حالة المفترسات التى تكون مفترسة خلال طورها الكامل، فإن هذه الفترة لها أهمية تطبيقية، حيث أنها تستمر فى التغذية والإفتراس وبالتالى تساعد فى خفض تعداد الآفة المستهدفة بالمكافحة رغم عدم وضعه للبيض فى تلك الفترة. تختلف هذه

الفترة من طفيل لآخر وتصل لعدة ساعات فى طفيليات الترايكوجراما أو أكثر من يوم فى طفيل *Copidosoma* أو لعدة أيام أو أكثر من أسبوع فى المفترسات.

العوامل المؤثرة على حياة الحشرة الكاملة

أولاً: العوامل الحيوية Biotic factors

١ – كثافة العائل أو الفريسة Prey or host density

بصفة عامة، قد يكون لكثافة العائل الحشرى أو الفريسة تأثير طفيف، أو قد لا يكون له تأثير بالمرة على طول حياة الحشرة بين مجموعات الطفيليات والمفترسات التى لا تكون إناثها مفترسة. أما فى حالة الأنواع التى تكون إناثها مفترسة فى طورها الكامل، فإن غالبية المعلومات تتعلق بالحالات التى يقارن فيها النتائج التجريبية بين فترة حياة الإناث التى حرمت كلياً أو جزيئياً فى فترة من حياتها من عائلها أو فريستها وبين تلك التى لم تحرم. ومن المتوقع أن تقصر تلك الفترة فى الإناث الأولى. هناك عدد قليل من البحوث المنشورة التى فيها ترتبط فترة حياة إناث الحشرة الكاملة المفترسة بكل من العوائل أو الفرائس المتاحة أو معدل الإستهلاك. توجد علاقة موجبة بين طول فترة حياة الحشرة الكاملة ومعدل الاستهلاك الغذائى فى الإناث البياضة لحشرة أبو العيد ١١ نقطة تحت كثافات متباينة من الفريسة. كما توجد أيضاً علاقة موجبة بين القدرة التناسلية وبين معدل البقاء فى طفيل *Trichogramma minutum* والذى قد يسلك أحياناً مسلك المتغذى على العائل، تحت ظروف كثافات متباينة. فى حالة الإناث غير البياضة للمفترس *Thanasimus dubus* (Cleridae) تتأثر فترة حياة الحشرة الكاملة بطريقة مباشرة بكثافة الفريسة فقط عند المستويات المنخفضة من الفرائس المتاحة. وجدت علاقة متشابهة أيضاً فى الإناث البياضة للطفيل *Dicondylus indianus* الذى يتغذى على عائله. ومن المحتمل أن يرجع السبب فى عدم وجود علاقة بين المستويات الأعلى من الفرائس أو العوائل المتاحة وفترة حياة الحشرة الكاملة فى الحالتين السابقتين أنه عند هذه المستويات من الكثافة التى تظهر فيها العلاقة تكون متطلبات الطفيل أو المفترس كافية لتغذيتها.

هذا وقد وجد أن الفترة المتوقعة لحياة الحشرة الكاملة تتناقص مع زيادة العوائل أو الفرائس المتاحة. فعند تغذية إناث خنافس *Notiophilus biguttatus* (Carabidae) إما على فردين أثنين من فريسته (الحشرات ذات الذنب القافز spring tail) فى اليوم أو التغذية على وفرة منه أثناء حياتها وجد أن إناث الخنافس فى الحالة الأولى عاشت فترة معنوية أطول من الثانية بالرغم من أنها

وضعت كمية أقل من البيض. ويعتبر هذا مثال آخر واضح للإستعاضة Trade-off بين الإنتاج والفترة المتوقعة لحياة الحشرة الكاملة.

٢- نوعية الفريسة أو العائل Prey or host quality

أ- **الغذاء المستمد من العائل أو الفريسة:** هناك علاقة إيجابية بين نوع الفريسة وطول حياة الحشرة الكاملة للمفترس. فعلى سبيل المثال عند تغذية مفترسات أبو العيدات على من النفلة، فإن طول حياة الحشرة الكاملة تكون أقصر ما يمكن وكذلك معدل التبويض ووضع البيض وذلك مقارنة بمن البقول، أما من الخوخ الأخضر فهو حالة وسطية بين كلاً النوعين. أما فى حالة الطفيليات التى تتغذى على عوائلها، فعلى سبيل المثال، فإن فترة حياة الطفيل *Goniozus legneri* تكون أطول عندما تتغذى الحشرة الكاملة للطفيل على يرقات فراشة الدقيق *Ephestia kuehniella* مقارنة عند تغذيتها على يرقات دودة أوراق الزيتون *Palpita unionalis*، بل أن عمر الحشرة الكاملة وقدرتها التناسلية تختلف بإختلاف العمر اليرقى ليرقات فراشة الدقيق المتغذى عليها.

ب- **نوع الغذاء الصناعى المستخدم معملياً أو النباتى حقلياً:** أوضحت كثير من الدراسات أنه فى غياب الفريسة أو العائل، فإن الطفيليات والمفترسات التى تعطى أغذية غنية بالكربوهيدرات مثل محاليل العسل تكون أطول عمراً من التى تعطى ماء فقط أو التى تحرم من التغذية. هذا وقد وجد أنه بينما تطيل السكريات الأحادية والفركتوز من حياة الحشرة الكاملة للطفيل *Nasonia vitripennis* فإن السكريات العديدة Polysaccharides يكون لها نفس القيمة إذا تم تحليلها فقط بواسطة إنزيم alpha glucosidae مؤكداً بذلك أن هذا الإنزيم فقط هو المحلل للكربوهيدرات بالنسبة لهذا الطفيل. كذلك فإن مثل هذه الحشرات التى تتغذى على محاليل سكرية تكون أطول عمراً عن تلك التى تتغذى على العائل حيث أن المحاليل السكرية أو السكريات عموماً ترتبط بعملية البقاء survival أكثر من إرتباطها بعملية التبويض ووضع البيض. كذلك وجد أن الطفيليات والمفترسات الحشرية التى تتغذى فى الحقل على رحيق الأزهار، تعيش أطول من تلك التى تتغذى على الندوة العسلية أو حبوب اللقاح.

٣- حجم الجسم

وجد أن هناك علاقة إيجابية معنوية بين حجم الجسم وطول حياة كوامل الحشرات (فى بعض الحالات تكون فى الذكور كما فى الإناث) فى عديد من الأنواع الطفيلية مثل طفيليات *T.*

platneri , *Trichogramma evanescens*, *Pteromalus puparum* , *Venturia canescens*. هناك من الطفيليات ما يشذ عن هذه القاعدة مثل طفيليات *Encarsia formosa* وكذلك *Trichogramma maidis* والتى لا توجد فيها علاقة معنوية. هذا وقد وجد فى حالة الطفيل *Goniozus nephantidis* بأن إناثه الأكبر حجماً تعيش فترة أطول من تلك الأصغر حجماً فى حالة إمدادها بالعائل، أما فى حالة حرمانها من العائل، فإن الإناث الأصغر حجماً تعيش فترة أطول نسبياً من تلك الأكبر حجماً.

٤- التزاوج

ثبت أن هناك علاقة عكسية بين تكرار التزاوج وطول عمر الحشرة الكاملة ذكوراً كانت أم إناثاً. فقد سجل تناقص معنوى فى عمر ذكور الطفيل *Dibrachys boarmiae* (Pteromalidae) التى تزاوجت مع خمس إناث فى اليوم كما نضبت حيواناتها المنوية نهائياً مقارنة بتلك التى تزاوجت مرة واحدة فى اليوم. أيضاً تم تسجيل تأثير التزاوج على العديد من المفترسات الحشرية من أجناس *Stethorus* , *Coccinella* , *Blaptostethus* , *Orius*.

٥- عدد الطفيليات النامية داخل الفرد الواحد من العائل

وجد أن طفيليات *Copidosoma desantisi* النامية داخل يرقات فراشة درنات البطاطس يكون حجمها صغيراً عندما تكون اليرقة ممتلئة بيرقات الطفيل وتقصر حياة كواملها.

ثانياً العوامل غير الحيوية Abiotic factors

١- الحرارة

هناك مدى حرارى أمثل لكل نوع حشرى، خارج نطاقه يتأثر عمر الحشرة بشدة. وبصفة عامة تتناقص هذه الفترة، فى كل من الذكور والإناث، مع زيادة درجات الحرارة فى حدود هذا المدى. تشمل معظم الدراسات والتجارب التى صممت لتبيان تأثير درجات الحرارة على عمر الكوامل تعريض الحشرات لدرجات حرارة ثابتة متجاهلة بذلك أن هذا لا يحدث فى الطبيعة التى فيها تتذبذب درجات الحرارة أثناء اليوم وتكون فى أقل معدلاتها أثناء الليل.

٢- الرطوبة

تلعب الرطوبة النسبية أيضاً دوراً مؤثراً وفعالاً فى فترات حياة الحشرات الكاملة للطفيل أو المفترس ويتضح تأثيرها أكثر مع درجات الحرارة العالية. بالرغم من أنه قد يبدو سهولة دراسة

إجراء تجارب عن تأثير الرطوبة على طول حياة الحشرات، لكن هناك مشكلة في إبقاء الحشرات لفترات طويلة كافية تسمح بالمقارنات الإحصائية، فالحشرات التى تحرم من غذائها تموت بسرعة ملحوظة، علاوة على أنه تحت الظروف المعملية يتم تغذية الطفيليات أو المفترسات فى معظم الحالات على محاليل سكرية الأمر الذى يصعب معه الفصل بين تأثيرات المحتوى المائى للهواء وذلك فى الغذاء على طول حياة الحشرة الكاملة.

٣- فترات الإضاءة

هناك قليل من المعلومات حول تأثير فترات الإضاءة على حياة كوامل الحشرات. فلو أخذنا فى الإعتبار أن فترة حياة كوامل الإناث من المفترسات تتأثر بمعدل الإستهلاك الفرائسى وأن بعض الحشرات تكون نشطة (بمعنى إفتراسها للفريسة) فقط أثناء فترات معينة من اليوم، فلابد أن نتوقع أن طول حياة الحشرة تتأثر بفترة الإضاءة، ومع ملاحظة أن بعض العائلات من الطفيليات والمفترسات الحشرية ليلية النشاط مثل Vespidae, Pompilidae، وبعض الأنواع من عائلة Ichneumonidae. فى حالة الطفيل *Ooenocyrtus kuvanae* فإن فترة الضوء التى تتعرض لها الحشرة أثناء خروجها تؤثر على كل من فترة حياة الحشرة الكاملة ومعدل القدرة الإنتاجية. فالإناث التى تتعرض لظروف النهار القصير تكون أطول عمراً وأقل إنتاجاً. هذا وهناك إرتباط بين فترات الإضاءة والسكون فى الحشرات الكاملة أو السكون الوظيفى كما فى عائلة بق الأزهار Anthocoridae. أيضاً فى حشرات أسود المن تكون فترات حياة الحشرات فى الأنواع التى تدخل فى بيات إنتاجى reproductive diapause تكون أطول عمراً بلا شك وقد يستغرق هذا التوقف عن التكاثر والإنتاج فترة طويلة تحت ظروف الحقل كما فى أسد المن *Chrysoperla carnea* مما ينسبب عنه إطالة عمر الأنثى لأكثر من ٩ شهور. وبالمثل البيات الصيفى فى نوع أسد المن *Nineta flava* الذى يتسبب فى إطالة عمر الأنثى إلى ٧ شهور.

تاسعاً: التطفل المتزايد Superparasitoidism

في الأدبيات، هناك جدل كثير حول المفهوم الدقيق للتطفل المتزايد. إذ على سبيل المثال، إستخدم فيسك Fiske سنة ١٩١٠ هذا المصطلح ليعبر عن كل من التطفل المتزايد بمفهومه الحالي والتطفل المتضاعف multiparasitoidism (mixed superparasitoidism) الذي فيه تتم الغرزة الثانية بواسطة أنثى طفيل من نوع آخر كما سيأتي ذكره فيما بعد. وفي عام ١٩١٦ قام العالم سميث Smith بفصل كلا المصطلحين عن بعضهما وقدم تعريفاً للتطفل المتضاعف على أنه تلك الحالة التي يحدث فيها التطفل من نوعين مختلفين. وأصبح تعريف التطفل المتزايد، وفقاً للعالمين

Waage و Dijken سنة ١٩٨٧ على أنه وضع كتلة clutch من البيض (من الطبيعي أن هذه الكتلة قد تحتوي على بيضة واحدة فقط) على أو في عائل سبق التطفل عليه بنفس الأنثى self-specific أو بأنثى أخرى من نفس النوع conspecific. تعرف كتلة البيض على أنها البيض الموضوع أثناء غرزة واحدة فقط بآلة وضع بيض الأنثى. ومن الأمثلة الصارخة لحدوث التطفل المتزايد هو ما سجله توثيل Tothill سنة ١٩٣٠ عن وجود ٧٢ بيضة من الطفيل التاكيندي الإنفرادي *Ptychomyia remota* على يرقة الفراشة *Levuana iridescens* (Zygaenidae). يمكن لأنثى الطفيل أن تتجنب حدوث التطفل المتزايد عندما يمكنها فقط التعرف على العائل الذي سبق التطفل عليه وهو ما يطلق عليه قدرة تمييز العائل host discrimination، كما سيأتي شرحه فيما بعد. وعادة ما ينظر إلى التطفل المتزايد على أنه خطأ في مرحلة من مراحل حياة أنثى الطفيل.

عادة ما يكون نسل أنثى الطفيل الثانية المتطفلة تزايدياً في حالة منافسة ليست في صالحه، مقارنة بنسل أنثى الطفيل الأولى first. في أنواع الطفيليات الإنفرادية، فإنه من المحتمل غالباً أن تفشل يرقات الأنثى الثانية في النمو، أما في حالة الطفيليات الجماعية، فإنها تدخل في منافسة شديدة مع اليرقات الأكبر عمراً الناتجة عن كتلة البيض الأولي والتي غالباً ما تستنفذ الكثير من المصادر الغذائية للعائل. وأمام مواجهة مثل هذه الأضرار، يتولد لدى أنثى الطفيل الإحساس الوجداني في أن تكون قادرة على التمييز بين العوائل المتطفل عليها وتلك غير المتطفل عليها. يسمح هذا التمييز بأن تتجنب أنثى الطفيل وقتها الضائع وبيضها المفقود على عوائل تكون لذريتها فيها قدرة ضعيفة على المعيشة. بالإضافة إلى ذلك، عندما يكون العائل قد سبق التطفل عليه بنفس الأنثى، فإن القدرة على التمييز سوف يجنبها مخاطر إهلاك العائل بتعرضه لهجمات إضافية further attacks. أكد لانتيرن Van lantern سنة ١٩٨١ على أن حدوث التطفل المتزايد لا يعني بالضرورة أن أنثى الطفيل غير قادرة على التمييز بين نوعي العوائل المتطفل عليها والسليمة، وهو ما سبق وأشار إليه Salt سولت سنة ١٩٣٤، إذ أن هناك كثير من الأنماط models التي كشفت عن الظروف التي عندها يكون التطفل المتزايد محبباً لطفيليات قادرة على التمييز.

١- التطفل المتزايد في الطفيليات الإنفرادية Superparasitoidism in solitary parasitoids

من المفترض أن الطفيليات الحشرية تحاول أن تُعظم من أكبر قدر ممكن من الإستفادة من عوائلها، فتتعامل مع العوائل التي سبق التطفل عليها على أنها عوائل فقيرة في نوعيتها. ويجب أن لا يحدث التطفل المتزايد إلا تحت ظروف متشابهة لتلك التي تشجع وضع البيض في عوائل فقيرة في نوعيتها.

١- يجب أن لا يحدث تطفلاً متزايداً عند توافر عوائل سليمة غير متطفل عليها.

٢- العوائل المتطفل عليها إما أن تقبل دائماً أو يتم تجاهلها دائماً، وهو ما يطلق عليه (the zero–one rule).

٣- عندما تكون القدرة على تمييز العائل سريعة، فإن قرار التطفل المتزايد يجب أن يعتمد فقط على وفرة العوائل السليمة وليس على معدل تكرار الإلتقاء بالعوائل المتطفل عليها. أما عندما يتطلب معرفة العوائل المتطفل عليها وقتاً طويلاً، فإن القرار يتأثر بوفرة العوائل المتطفل عليها. وعندما تكون الطفيليات قادرة على تقدير عدد البيض فى العائل، فإنها يجب أن تكون أقل رغبة فى أن تتطفل تزايدياً على عوائل تحتوى على إثنين أو ثلاث بيضات، مقارنة بتلك التى تحتوى على بيضة واحدة.

في العديد من الطفيليات، يكون حمل البيض عاملاً محدداً لحدوث التطفل المتزايد أكثر من عامل الوقت. يعتمد القرار الأمثل في أن تتطفل أنثى طفيل تطفلاً متزايداً على الحالة الداخلية لها مثل عدد البيض الذي تحمله. على سبيل المثال، فقد أظهرت الدراسات التي أجريت على إستراتيجيات التطفل المتزايد في إناث الطفيليات التي يكون فيها حمل البيض عاملاً محدداً، أن هذا النوع من التطفل يكون أكثر تكرارية عندما تمتلك الطفيليات كمية كبيرة من البيض الناضج داخل مبايضها. في حالة مثل هذه الطفيليات، إذا كان موتها مُحققاً بدون وضع بيض، فإن الأمر يستوى عندها في أن تفقد بيضها من خلال تطفل متزايد حتى ولو كان أمام نسلها إحتمال ضئيل جداً في أن يعيش.

هناك مشاكل أخرى تواجه التطفل المتزايد، إذ يمكن أن تؤثر الإستراتيجية المؤداة بواسطة أنثى الطفيل على التواجد النسبي لأنماط العائل، فعند مهاجمة أنثى الطفيل عائلاً سليماً غير متطفل عليه، فإنها هنا لا تستبعد فقط فرداً ذو جودة عالية فى نمطه (الأفراد غير المتطفل عليها)، بل ستضيف عضواً آخر إلى أعداد أفراد العائل ذات الجودة الأقل جودة (الأفراد المتطفل عليها). تتعقد هذه المشكلة حينما يكون هناك عدد من الإناث الأخرى الباحثة معها لدرجة أن الإستراتيجية المثلى للتطفل المتزايد تعتمد على أداء مثل تلك الطفيليات الأخرى.

عندما يؤخذ في الإعتبار أن أنثى طفيل أو أكثر تبحث معاً، وتتطفل على أفراد عائل في رقعة معينه patch، ومع إفتراض أن هذه الطفيليات يحكمها عامل الوقت، وأن أفراد هذه الرقعة من العائل سوف تُستنزف depleted بواسطة الطفيليات الباحثة، وأن الطفيليات سوف تهجر هذه الرقعة عند المستوى الذي فيه تكتشف إنخفاض أعداد العائل إلى قيمة ثابتة تحددها نوعية البيئة quality of the environment، فإن الطفيل يمكن أن يمارس إستراتيجيات مختلفة من التطفل

المتزايد، يتأثر عائدها بإستراتيجيات الطفيليات الأخرى الباحثة في نفس الرقعة. يفترض أن إناث الطفيليات تكون قادرة على تقدير عدد المرات التي تعرض فيها العائل للتطفل، إذ تتناقص فرصة نمو البيضة الموضوعة لاحقاً مع زيادة عدد البيض المتواجد فعلاً داخل العائل.

من المتوقع أن أنثى الطفيل الباحثة بمفردها لا تراهن مطلقاً never engage بتطفل متزايد، لكن قد يكون التطفل المتزايد محبباً لو أن إثنين أو أكثر من الإناث تبحث معاً. في الحالة الأخيرة، تقبل الطفيليات أولاً التطفل فقط على الأفراد السليمة من العائل، ثم تتحول إلى قبول أفراد منه تحتوي على بيضة واحدة فقط، ثم بعد ذلك تقبل تلك الأفراد المحتوية بالتتابع على أكثر من بيضة إلى أن تهجر هذه الرقعة من العائل host patch. عادة ما تركز أنثى الطفيل أولاً على أفراد العائل غير المتطفل عليها، مهاجمة أكبر عدد ممكن منها قبل أن تتقابل إناث أخرى مع أفراد هذه الرقعة من العائل. يعتبر كل من عامل طول الفترة المطلوبة للتعامل مع العائل handling time، وإحتمالية معيشة البيضة التي توضع في عائل سبق التطفل عليه من المعايير الحرجة التي تؤثر على وقتية التحول إلى حدوث التطفل المتزايد. حينما يبحث طفيل واحد فقط بمفرده بين أفراد تجمع من عائل، فإن التطفل المتزايد لا يمكن حدوثه بسبب أن أنثى الطفيل سوف لا تجني أية فائدة no increment of fitness من خلال إضافة بيضة أخرى لعائل سبق أن هاجمته. أما عندما تتواجد إناث أخرى، فقد يكون من الأجدى وضع بيضة في عائل سبق التطفل عليه بسبب أن هذا العائل ربما يكون قد سبق مهاجمته بأنثى أخرى، وهذا طبعاً مع إفتراض أن البيضة الثانية ربما قد يهيأ لها بعض الفرص لمعيشتها. عند تواجد إناث أخرى، قد تقوم أنثى الطفيل بإضافة بيض إلى فرد من العائل يحتوي فعلاً على بيضة أو أكثر من بيضها فيما لو أن هذا سيزيد من إحتمالية أن تفوز ذريتها في النهاية. ربما تفسر القيمة المتزايدة increased value للعوائل السابق التطفل عليها سر بقاء الإناث فترة أطول في رقعة يتواجد بها إناث أخرى من نفس نوعها.

مع إفتراض أن أنثى طفيل ما يمكن أن تتعرف detect على عدد البيض المتواجد فعلاً في عائل، وأيضاً مع إفتراض التعرف على عدد إناث الطفيل الباحثة في رقعة العائل، وأيضاً أنه كلما زاد عدد بيض الطفيل التي يعولها العائل كلما زاد إحتمال موت كل أفراد الطفيل، فإن الأنثى الباحثة بمفردها، مع كل هذه الإفتراضات، لا يمكن أن تتطفل تزايدياً، لكن من المسلم به أن مرات تكرار حدوث التطفل المتزايد وكذلك عدد البيض في كل عائل من المتوقع لابد أن يتزايد مع زيادة عدد الإناث الباحثة. وهناك عاملان رئيسيان يحددان عدد المرات التي يجب أن يُهاجم فيها عائل ما وهما:

١- خطورة قتل العائل بسبب إضافة عدد أكبر من البيض.

٢- خسارة البيض المفقود على عوائل متطفل عليها مسبقاً، والتي من المفترض أن توضع على عوائل سليمة غير متطفل عليها إما في أفراد رقعة العائل الحالية أو المستقبلية.

يحدث التطفل المتزايد الذاتي self superparasitoidism فيما لو أن أنثى طفيل تهاجم عائل سبق أن تطفلت هي عليه. وفي الوقت الذي يسهل فيه الإتفاق على أن التطفل المتزايد موحد النوع conspecific superparasitoidism يمكن، تحت ظروف خاصة، أن يزيد من لياقة الطفيل. إلا أن التطفل المتزايد الذاتي self superparasitoidism يكون بصفة دائمة تقريباً ضياعاً لكل من الوقت والبيض الموضوع. قد يكون للتطفل المتزايد الذاتي عيب أخر عندما، على سبيل المثال، يكون هناك خطورة من وجود يرقتين معاً في عائل واحد يُهلك كل منهما الآخر. هناك بعض الظروف التي عندها يمكن للطفيل الإنفرادي من أن يستفيد من وضع بيضتين في عائل واحد، حيث أن وجود بيضتين يمكن أن يساعد في التغلب على نظام دفاع العائل، كما أنه يزيد من إحتمالية أن واحداً على الأقل من نسله سوف يهزم الأفراد المنافسة له داخل عائل متطفل عليه تزايدياً. وعموماً فإنه يمكن القول أن التطفل المتزايد الذاتي المُتعمد من المحتمل أن يكون نادر الحدوث، وأن معظم حالاته تنتج من عدم القدرة على تمييز العوائل التي هوجمت بنفس الأنثى أو بإناث من نفس النوع. ومن الطبيعي، أن تمييز العائل سوف يكون مفيداً، وبصفة خاصة عندما تكون خطورة عودة ملاقاتها بالعوائل عالية.

يمكن أن يختلف سلوك إناث الطفيليات الخارجة حديثاً عند ملاقاة عوائل متطفل عليها عن تلك المدربة لسببين رئيسيين، **أولهما** لأنها ساذجة غير مدربة لم تتعلم بعد كيفية تحديد الوفرة العددية الحالية للعائل current population abundance، ولا النسبة المتطفل عليها من جمهوره. تكتسب هذه الطفيليات الساذجة الخبرة مع التعامل مع تلك العوائل. **وثانيهما** أن الطفيليات الخارجة حديثاً لا تخاطر بالتطفل المتزايد الذاتي.

أخيراً، فإنه يمكن القول، بصفة عامة، بأن سلوك أنثى الطفيل يكون معقداً للغاية وأصعب من أن يوصف بتلك الإفتراضات السابقة، وبصفة خاصة لأن التطفل المتزايد غالباً ما يتأثر بخبرة الأنثى.

ب- التطفل المتزايد فى الطفيليات الجماعية Superparasitoidism in gregarious parasitoids

تتواجد الطفيليات فى ست رتب حشرية، أكثرها عدداً ودراسة يقع فى رتبة غشائية الأجنحة. تظهر الطفيليات مدى واسع من العلاقات مع عوائلها. فهناك الطفيليات الإنفرادية

solitary، والجماعية gregarious التى تكون أفرادها على شاكلة واحدة congeners، كما يمكن لعديد من الأنواع أن تتطفل تطفلاً متزايدا superparasitized على عوائلها. يحدث هذا النوع من التطفل بوضع بيضة واحدة (بواسطة طفيل إنفرادي) أو مجموعة من البيض (بواسطة طفيل جماعي) بواسطة أنثى الطفيل فى أو على عائل سبق التطفل عليه بنفس الأنثى أو أنثى أخرى من نفس النوع. تضع الطفيليات الخارجية بيضها على جسم العائل، بينما تضعه الطفيليات الداخلية داخل العائل. تصنف الطفيليات على أنها إنفرادية لو أن فرد واحد على الأكثر من النسل أمكنه أن يكمل نموه على أو داخل فرد واحد من العائل، وكطفيليات جماعية عندما يمكن أن يكمل أكثر من فرد من النسل نموه بنجاح على أو داخل فرد واحد من العائل. يمكن أن يؤثر التطفل على نمو العائل إما فى الحال أو بعد فترة معينه من الوقت. عندما يتم التطفل بنوع من الطفيليات التى تميت عائلها idiobionts يتوقف نمو العائل، لكن عندما يحدث التطفل بنوع من الطفيليات التى تبقى على عوائلها koinobionts فإن العائل يستمر فى النمو وفى نفس الوقت تستمر ذرية الطفيل فى النمو أيضاً. وتعتبر دراسة وفهم التطفل المتزايد فى الطفيليات الجماعية نوع خاص من التحدى سواء من منظور العائل أو الطفيل، ثم ما الذى يجعل استراتيجية هذه الحياة ذات طابع خاص مقارنة باستراتيجيات الحياة الأخرى؟

ليس بالضرورة أن يقع الإختلاف بين أنواع الطفيليات الإنفرادية والجماعية فقط عند مستوى عدد البيض الموضوع أثناء غرزة واحدة فقط بآلة وضع البيض، إذ أن وضع مجموعة من البيض أثناء غرزة واحدة فقط من آلة وضع البيض ليس قاصراً فقط على الأنواع الجماعية، بل يمكن أن يحدث أيضاً فى الأنواع الإنفرادية. لكن تعمل ميكانيكيات إماتة الأشقاء siblicidal على الحد من عدد النسل الذى يكمل نموه إلى فرد واحد فقط فى الأنواع الإنفرادية من الطفيليات. يرتبط هذا السلوك المميت للأشقاء بامتلاك اليرقات لفكوك علوية قاطعة فى تلك الأنواع الإنفرادية من الطفيليات وانعدامها فى الأنواع الجماعية منها، إضافة إلى الإفتراض النظرى على أن عدم قدرة تلك اليرقات على الحركة ربما تسهم أيضاً فى منع حدوث تلك الظاهرة فى الطفيليات الجماعية. غالباً ما ينظر، بصفة عامة، إلى أنواع الطفيليات الجماعية على أنها غير مميتة لأشقائها non siblicidal مما يسمح لعديد من الأفراد أن تنمو بنجاح مع بعضها. لكن يبقى للمناقشة إلى أى مدى يمكن أن ينمو بنجاح إلى الطور الكامل البيض الموضوع بواسطة الأنواع الجماعية من الطفيليات تحت ظروف التطفل المتزايد.

بمكن أن تحتوى الكتلة الواحدة من البيض الموضوعة أثناء غرزة واحدة فقط بآلة وضع بيض الأنواع الجماعية من الطفيليات على دستاً Dozens من البيض، ويمكن أن ينتج عن إستمرار وضع كتل البيض الموضوع أثناء غرزة أو أكثر من الغرزات المتتالية إلى وجود أكثر من ١٠٠ بيضة للطفيل فى العائل الواحد. وتباعاً سوف يكون الفصل بين ظاهرة التطفل المتزايد والجماعية gregariousness من الأمور المحيرة elusive، خصوصاً عندما يكون التعامل مع عوائل مطمورة داخلياً فى أنسجة النبات أو أي مادة غذائية أخرى. سوف يستخدم مصطلح حجم الكتلة clutch size للدلالة على عدد البيض الموضوع أثناء غرزة واحدة فقط بآلة وضع البيض، ومصطلح حضنة brood للدلالة على النسل المتعدد للطفيل النامى داخل فرد واحد من العائل بصرف النظر عما إذا كان ناتجاً من تطفل متزايد أو من كتلة بيض واحدة موضوعة بواسطة أنثى طفيل جماعى أثناء غرزة واحدة فقط بآلة وضع البيض. وهنا يجب مناقشة الإختلافات السلوكية للإناث البياضة التى تؤدى إلى الجماعية gregariousness مقارنة بالتطفل المتزايد superparasitoidism. تختلف الحضنة الناتجة من كلا الحالتين من وضع البيض فى تركيبة أعمارها حيث أن التطفل المتزايد فقط ينتج عنه ذرية مختلطة الأعمار mixed – age من العائل الواحد. والأكثر من هذا فإن الحضنة الناشئة عن التطفل المتزايد فقط يمكن أن تحتوى على أفراد غير شقيقة non sibling. فى حالة التطفل المتزايد الذاتى self superparasitoidism توضع كتل البيض عن طريق نفس الأنثى، بينما فى التطفل المتزايد المختلف conspecific superparasitoidism فإن كتل البيض توضع بواسطة إناث مختلفة من نفس النوع. ومن ثم بالرغم من أن التطفل المتزايد والجماعية يشتركان فى بعض الصفات العامة ويصعب التمييز بينهما دائماً، لكنهما يختلفان أساساً فى نواحى أخرى عديدة.

حدوث التطفل المتزايد فى الحقل Occurrence of superparasitoidism in field

تندر الدراسات الحقلية التى تقدر معدلات التطفل المتزايد فى أنواع الطفيليات الجماعية. فى معظم الطفيليات الجماعية لا يمكن تحديد التطفل المتزايد بنفس الوضوح كما فى الطفيليات الإنفرادية التى لا ينتج عن غرزة واحدة فقط منها أكثر من فرد واحد يعيش طوره اليرقى ولذلك يسهل تميزه عن التطفل المتزايد.

غالباً ما يستدل على حدوث ومعدلات تكرار التطفل المتزايد فى الحقل على أساس قيم مستوى الحد الحرج للنوع أو السلالة. وبسبب أن التطفل المتزايد غالباً ما يغير من خصائص تاريخ حياة ذرية الطفيل، فلابد من إستخدام عدد من المعايير criteria لتحديد الحد الحرج لأحجام

الحضنة وإفتراض حدوث التطفل المتزايد فوق هذا المستوى. تتضمن هذه المعايير موت دريـة الطفيل، واللياقة الخاصة بكوامل الطفيليات الخارجة مثل حجم الجسم والوزن الجاف إضافة إلـى النسبة الجنسية للذرية. وبسبب أن قيم الحد الحرج للصفات المختلفة تغطى مدى معين (على سبيل المثال ١٥٠ أو ٢٠٠ أو ٣٠٠ فرد)، يتخذ التقدير الأعلى (٣٠٠ فرد فى هذه الحالة) كمعيار آمن لتصنيف العائل كفرد متطفل عليه تطفلاً متزايداً.

هناك معيار آخر approach مبنى على المقارنة المباشرة لتوزيع أحجام الحضنة فى الحقـل مع تلك المتحصل عليها من عدد من الغرزات يمكن ضبطه فى المعمـل. ويعتبـر الإنحـراف المعنوى لأحجام حضنة الحقل عن توزيع أحجام الكتلة الناتج عن غرزة واحدة فقط فى المعمـل هو نتيجة لحدوث تطفلاً متزايداً فى الحقل. والأكثر من هذا فإن العوائل فى الحقل التـى تحمـل أحجام كتلة يفوق الحد الأعلى لحجم الكتلة المتحصل عليه من غرزة واحدة فى المعمل (يـستعمل كقيمة للحد الحرج) تعتبر عوائل متطفل عليها تطفلاً متزايداً.

وأخيراً يمكن القول أنه بالنسبة لأنواع الطفيليات الجماعية التى لا تضع عـدد ثابـت مـن البيض فى كل غرزة واحدة، تمثل قيم الحد الحرج أفضل المعايير الممكنة لتحديد حدوث وتكرار التطفل المتزايد فى الحقل.

إيكولوجياً، وسلوك، وفسيولوجيا الطفيل

أ- الوقت كعامل محدد Time limitation

يكون الوقت مشجعاً لحدوث التطفل المتزايد عندما تكون كثافة العائـل منخفـضة مقارنـة بكثافة الطفيل. وقد تكون محدودية العوائل المتاحة عاملاً قاطعاً وباتاً لقـرارات وضـع البـيض بالنسبة لإناث الطفيليات فى الحقل، وبصفة خاصة عندما تكون الفترة الممكنـة لوضـع البـيض قصيرة، إما بسبب قصر فترة وضع البيض أو قصر فترة حياة الطفيل. تكون التجـارب الحقليـة ضرورية ولازمة للوقوف على الإستراتيجية التناسلية reproductive strategy للطفيل بـسبب أن التجارب المعملية لا تحاكى تماماً الظروف التى تواجه الطفيل السارح فى الحقل، لكـن للأسـف يندر وجود مثل هذه التجارب الحقلية. وسوف يناقش هنا ثلاث حالات تؤكد ديناميكية نسبة العائل إلى الطفيل مع تقدم الموسم، وإنخفاض معدل ملاقاة العائل، وإختلاف إمكانية الوصول إلى العائل فى المراحل المختلفة من نمو النبات.

الحالة الأولى خاصة بالطفيل الجماعى *Pteromalus puparium* وعائله من عذارى حشرة *Papilio xuhtus* والتى تكون قابلة لمهاجمة الطفيل لأيام قليلة فقط بعد التعذير. أوضحت الملاحظات المباشرة فى الحقل أن التطفل المتزايد يحدث متأخراً فى الموسم عندما تكون كثافة تعداد الطفيل عالية مما يؤدى إلى إنخفاض نسبة العائل إلى الطفيل وندرة وجود العوائل غير المتطفل عليها. وقد يكون من المفيد لهذا الطفيل الجماعى أن يضع عدداً أكبر من البيض فى كل عذراء فى نهاية الموسم حيث يكون هناك نقص فى عدد العوائل غير المتطفل عليها بصرف النظر عن زيادة نسبة الموت بين ذرية الطفيل.

ويتعلق **المثال الثانى** بالطفيل الجماعى الداخلى التطفل *Cotesia glomerata* الذى يهاجم اليرقات الصغيرة من أبى دقيق الكرنب *Pieris* spp. مثل النوع *P. brassicae* الذى يتغذى على نبات الكرنب. لوحظ قصر فترة حياة الطفيل تحت الظروف الحقلية إذ تتراوح من ٣-٥ أيام وتكون كثافة مجموعات عائله *Pieris brassicae* على محاصيل الكرنب منخفضة. على سبيل المثال تتواجد مجموعة واحدة من ٧-١٥٠ يرقة على نبات واحد من كل ٢٠٠ - ٣٠٠ نبات كرنب. كذلك فإن المواد المتطايرة التى تنبعث من نبات الكرنب بعد مهاجمة اليرقة له تكون جاذبة للطفيل خلال فترة قصيرة جداً من الهجوم. ويندر أن تتقابل إناث الطفيل السارحة مع نباتات مصابة فى وسط بيئى مملوء بعديد من النباتات السليمة خلال فترة حياتها القصيرة (٣ أيام). تمضى كوامل إناث الطفيل وقتاً كبيراً فى البحث عن عوائلها ويميل العامل المحدد هنا إلى أن يكون الوقت أكثر من البيض كعامل محدد فهى تخرج ككوامل حاملة لكمية كبيرة من البيض وحيث أنها من الأنواع المستمرة وضع البيض synovigenic، فإنها تستمر فى إنتاج بيضها خلال فترة حياتها. عند أخذ كل هذه الأمور الإيكولوجية والفسيولوجية فى الإعتبار، يكون التطفل المتزايد فى حالة هذا الطفيل هو الوسيلة الفاعلة لتعظيم نسله فى وحدة الزمن فى وسط بيئى يكون نسبة العوائل إلى الطفيليات منخفضة وعندما يستنفذ التقابل مع عائل مناسب وقتاً طويلاً. وقد إرتفعت نسبة التطفل المتزايد فى الحقل بالنسبة لهذا الطفيل إلى ٢٠-٣٠%.

أوضحت الدراسات الحقلية الحديثة أن حدوث التطفل المتزايد فى أنواع الطفيليات الجماعية يمكن أن لا يرتبط بكثافة العائل فقط بل أكثر دقة بإمكانية الوصول إلى العائل host accessibility. ويظهر أن هذا المعيار ذو أهمية معنوية فى العوائل نباتية التغذية التى تنخر إلى أعماق متفاوتة فى أنسجة النبات. **أما الحالة الثالثة** فقد لوحظت فى نظام يتكون من الحفار *Hypothenemus hampei* (Scolytinae) الذى يتغذى على كل أطوار نمو النبات وطفيله الداخلى الجماعى

Phymastichus caffea (Eulophidae). يعيش الطفيل لفترة قصيرة من ٢-٣ يوم تحت ظروف المعمل المثالية ومع وفرة الغذاء. يضع هذا الطفيل تحت الظروف المعملية بيضتين بصفة منتظمة داخل جسم عائله، إحداها ذكراً والأخرى أنثى. يحدد التطفل المتزايد فى هذا النظام، عندئذ بأحجام الكتلة فى كل عائل يزيد فيه عدد البيض عن إثنين كقيمة للحد الحرج. فى النباتات الحديثة، تتواجد العوائل فى المنطقة السطحية exocarp حيث يسهل الوصول إليها بواسطة الطفيل، بينما فى النباتات المتقدمة عمراً والتى تحفر فيها اليرقات بعمق تكون العوائل فى المنطقة الداخلية endocarp حيث تكون أكثر حماية من الطفيليات. ولذلك فبالرغم من عدم حدوث التطفل المتزايد فى حالة النباتات المسنة، فإن هذه الظاهرة تكون شائعة الحدوث فى النباتات الحديثة. وبذا يمكن القول أن التغيرات فى مراحل نمو النبات يتماشى مع نسبة العوائل المتاحة للطفيليات السارحة من خلال سهولة الوصول إليها. ويعتبر التطفل المتزايد صفة متماشية adaptive مع هذا الطفيل قصير العمر بسبب أن تكرار وضع البيض فى عوائل سهلة الوصول إليها يستغرق وقتاً أقل من البحث عن عوائل جديدة.

تؤكد هذه النماذج الثلاث أن التطفل المتزايد يحدث على المستوى الحقلى ecosystem level كما يمكن أن يصل إلى معدلات ملحوظة تعتمد على معايير مختلفة لنظام التغذية الثلاثية tritrophic level متضمناً نسبة العائل إلى الطفيل ومراحل نمو العائل النباتى الذى يتغذى عليه الحشرة العاشبة.

ب- البيض كعامل محدد Egg Limitation

لم ينل البيض كعامل محدد وتبعات تأثيره على حدوث التطفل المتزايد من الدراسات النظرية أو التجريبية حظاً مثل عامل الوقت وتأثيره على هذه الظاهرة. يفترض النموذج النظرى theoretical model بأنه لو أن عدد البيض الذى يمكن أن تضعه الأنثى محدوداً فعليها أن تقبل العوائل المتطفل عليها حتى يصل عدد البيض المتبقى إلى العدد الحرج ، والذى أدناه يجب أن تقبل الإناث العوائل غير المتطفل عليها فقط. لذلك فمن المتوقع الرفض المتكرر للعوائل المتطفل عليها عندما يكون الإمداد البيضى egg supplies منخفضاً. أوضحت محاولات التجارب المعملية مع الطفيل الجماعى ذو العدد المحدود من البيض *Telenomus fariai* أن معظم العوائل التى تم التطفل عليها رُفضت بواسطة الإناث المدربة (ولكن ليس بواسطة الإناث الساذجة غير المدربة Naive female). وبناء على ذلك فمن المتوقع أن يكون التطفل المتزايد فى الحقل نادر الحدوث على فرض تواجد إناث ساذجة غير مدربة. ومع ذلك يحتاج الأمر لدراسات تأكيدية.

جـ- تمييز العائل وقبوله Host discrimination and acceptance

يفترض النموذج النظرى بأن تجنب أو قبول أنثى الطفيل وضع البيض فى عائل سبق التطفل عليه يعتمد على الفوائد والعائد النسبي الناتج عن وضع البيض، إلا أن الدراسات التى أجريت على أنواع الطفيليات الجماعية والتى تتناول بالمناقشة التجنب المحتمل للتطفل المتزايد والمبنى على تعليم العائل host marking المعروف بالنسبة للطفيليات الإنفرادية قد مالت إلى تجاهل إختلافاً جوهرياً بين الطفيليات الإنفرادية والأخرى الجماعية.

ففى الأنواع الإنفرادية، سوف يكون للتطفل المتزايد تبعات مميتة لا يمكن تجنبها بالنسبة لكل أفراد النسل عدى فرد واحد منه يعيش على أو داخل فرد واحد من العائل. وعلى العكس من ذلك، ففى الطفيليات الجماعية، يكون لعديد من أفراد الحضنة فرصة كبيرة فى أن تعيش بصرف النظر عما إذا كانت الطفيليات النامية ناتجة عن غرزة واحدة فقط أو أكثر من غرزة بآلة وضع البيض. ولذا تكون ميكانيكيات تجنب التطفل المتزايد عالية دائماً فى الطفيليات الإنفرادية، لكنها متوسطة أو منخفضة فى الأنواع الجماعية على فرض قصر الفترة بين كل غرزة وأخرى. ومع زيادة تلك الفترة، يتناقص عدد النسل الناتج من الكتلة الثانية التى يمكنها أن تنمو بنجاح على عوائل متطفل عليها تطفلاً متزايداً. لذا فإن قبول عوائل تحتوى حضنة متقدمة فى السن old brood لغرزة ثانية يكون إختيار غير أمثل لأنثى الطفيل، بصفة خاصة فى ظل القيود الفسيولوجية كما سيتضح فيما بعد.

لو أن التطفل المتزايد إختيار غير محبب بالنسبة لأنثى الطفيل الجماعى الباحثة عن عائل، فإن قدرتها فى التعرف على العائل المتطفل عليه قبل غرز آلة وضع البيض يكون مرغوب فيه. سجل إختيارين رئيسين للأنثى لتقييم مخاطر التطفل المتزايد. أولها أن الأنثى يجب عليها أن تتتبع detect وتستغل use وجود أنثى من نفس نوعها إذ سيؤدى هذا إلى الحصول على معلومات عن احتمال حدوث تطفل متزايد من أنثى من نفس النوع. وثانيها أن الأنثى يجب أن تستشعر مباشرة أن العائل سبق التطفل عليه وهذا سيتبعه معلومات عن نوعية العائل (متطفل عليه أو غير متطفل).

من المتوقع نظرياً أن حضنة الأنثى التى تتطفل تطفلاً متزايداً تدخل فى منافسة ليست فى صالحها مع نسل الأنثى القادمة أولاً first comer female. فى أنواع الطفيليات الجماعية، غالباً ما تكون يرقات الأنثى الثانية second comer female خارج المنافسة مع يرقات الكتلة الأولى الأقدم عمراً والتى تكون قادرة على إستنفاذ جزء كبير من مصدر الغذاء، ولكن ليس بالضرورة أن

تكون القادمة الثانية من إناث الطفيل هى الخاسرة دائماً. فى بعض الأنواع، لكى تقلل أنثى طفيل من مخاطر التطفل المتزايد بأنثى من نفس النوع بعد وضع البيض الخاص بها تلجأ إلى ما يعرف بسلوك قتل البيض ovicide، حيث تحطم القادمة الثانية من الإناث بيض القادمة الأولى. يتوقع النموذج النظرى الخاص بالأنواع الجماعية أن ظاهرة قتل البيض تحدث إذا كان الوقت اللازم لقتل البيض قصيراً أو إذا تزايدت أعداد العوائل ومرات الزيارة أو لو كانت فرصة المنافسة بالنسبة للكتلة الأولى عالية. وتتوافق الظواهر التجريبية المتحصل عليها من الطفيل الخارجى *Bracon hebetor* مع التوقعات الرئيسية لهذا النموذج. يكون إهلاك البيض محبباً بدرجة كبيرة، بصفة خاصة، عندما تتزايد نسب الطفيل إلى العائل (أى عندما تكون المنافسة على العائل حادة). من الملاحظ أنه لا يوجد من إناث الطفيليات الخارجية ما يقتل البيض الخاص به، بالرغم من أنه قد لوحظ أن الإناث تقوم بجسه probing. بالنسبة للطفيليات الداخلية، فقد أوضحت تجربة ناجحة لتوضيح ظاهرة قتل البيض حدوثها فى الأنواع الإنفرادية وليس بعد فى الأنواع الجماعية.

لوحظ لأول مرة نشاط قتل البيض من جانب الأنثى القادمة الثانية فى الطفيل الإنفرادى الداخلى للذباب الأبيض *Encarsia Formosa*. لوحظ أن الأنثى الثانية أى التى تتطفل تطفلاً متزايداً تقتل البيض السابق وضعه بواسطة الأنثى الأولى وذلك عن طريق وخز البيض بآلة وضع بيضها وهى داخل العائل قبل وضع البيض الخاص بها. مثل هذا السلوك فى كل من الطفيليات الداخلية الإنفرادية والجماعية يحتاج إلى تأكيدات بسبب صعوبة ملاحظتها.

وفى النهاية، فإن سلوك قتل البيض بواسطة الأنثى التى تتقابل مع عائل سبق التطفل عليه تؤكد على أن التطفل المتزايد لم يكن دائماً ضد مصلحة الأنثى القادمة ثانية ونسلها. الأكثر من ذلك، أنه قد يكون ضد مصلحة الأنثى القادمة أولاً حيث يقتل نسلها. إن تجنب مثل هذه العملية يجب أن يحدث على مستوى كوامل الطفيليات المتنافسة بناء على الميزة النسبية لها من اللجوء للتطفل المتزايد.

هناك قليل من المعلومات تتعلق بإناث الطفيليات الجماعية التى تعطى الإختيار بين عوائل سبق التطفل عليها بنفس الأنثى self parasitoidism وتلك التى تم التطفل عليها بواسطة إناث من نفس النوع conspecific females. على العكس من إناث الطفيل *Bracon hebetor* التى تظهر سلوكاً فى التمييز، فان إناث الطفيل *Trichogramma evanescens* لا تظهر أى تمييز بين هذين الإختيارين. كذلك لا تستطيع إناث الطفيل *Cotesia glomerata* أن تتجنب مهاجمة ووضع البيض فى العوائل المتطفل عليها بها أو بغيرها من إناث نوعها بالرغم من قدرتها على التميز بين

العوائل السليمة والمتطفل عليها. فى تجارب الإختيارات المزدوجة لوضع البيض dual choice لم يظهر تفضيل معنوى للعوائل السليمة على المتطفل عليها بصرف النظر عما إذا كان للإناث خبرة سابقة من عدمه. وفى النهاية يمكن القول أنه يوجد تمييز للعائل فى الأنواع الجماعية، لكن الإشارات التى يمكن للأنثى الثانية أن تتبعها detected signals لا يمكن أن تمنع تماماً التطفل المتزايد، ولو أن هذه المنبهات cues تؤثر على كتلة بيضها من ناحية الحجم والنسبة الجنسية كما سيأتى ذكره بعد.

بالرغم من أن ميكانيكيات تمييز العائل تعتبر بدرجة كبيرة ذات طبيعة كيميائية، إلا أن تعريف مكوناتها النوعية الخاصة لم تعرف تماماً. وجدت إختلافات كمية وليست نوعية بين المواد المتطايرة volatile profiles المنبعثة emitted من نباتات الكرنب والناتجة عن تغذيات يرقات أبى دقيق الكرنب *P. brassicae* المتطفل عليها وغير المتطفل عليها. وهذا يوضح أن هناك تداخلات كيميائية ثلاثية التغذية tritrophic interactions وليست ثنائية تتوسط mediate تمييز العائل بالنسبة لإناث الطفيل *Cotesia glomerata* فى هذا النظام. وبالإضافة إلى الإشارات الكيميائية فهناك ميكانيكيات أخرى لتمييز العائل يمكن أن تتناول بالدراسة وتفتح مجالاً واسعاً لدراسات أخرى. يمكن للطفيليات الخارجية التطفل أن تستخدم المنبهات البصرية visual cues لتتبع أطوار الطفيل غير الكاملة على جسم العائل. يمكن أن تستغل الطفيليات التى تميت عوائلها idiobiont parasitoids منبهات الحس الميكانيكية فى تمييز العوائل المشلولة فعلاً already paralyzed، وهى العوائل غير المتحركة التى سبق مهاجمتها بواسطة طفيل آخر. ويمكن أن تستعمل الطفيليات الداخلية المنبهات الإهتزازية vibrational cues كتلك التى تستخدم بواسطة طفيليات عائلة Ichneumonidae لكى تتقابل locate مع عوائلها المختبأه concealed فى مادة ما substrate أو تتقابل مع نسل طفيل مختبأ فى جسم عائل. يتطلب الأمر دراسة أبعد للوقوف على سلوك الطفيل تحت ظروف إختيارات مختلفة، ولتوضيح المنبهات المستخدمة بواسطة أنواع الطفيليات الجماعية لتقدير نوعية العائل للتطفل المتزايد.

حجم الكتلة، وحجم النسل، والنسبة الجنسية

Clutch size decisions offspring size and sex ratio

تم التركيز بدرجة كبيرة من الاهتمام، على حجم الكتلة فى الطفيليات، مع دراسات حديثة قليلة تركز بوضوح على التطفل المتزايد فى الطفيليات الجماعية. توضح التوقعات النظرية أن:

١- الأنثى الثانية لابد أن تضع كمية من البيض أقل من الأنثى الأولى.

٢- يتناقص قليلاً الفرق فى حجم الكتلة مع تزايد إحتمال التطفل المتزايد.

تتماشى التقارير المتعلقة بثلاث أنواع من الطفيليات الجماعية من جنس *Cotesia* مع التوقع الأول، حيث يكون متوسط قيم أحجام الكتلة فى الغرزة الأولى (مقدراً بعدد كوامل النسل الناتج) أعلى بصفة دائمة عن تلك فى الغرزة الثانية، وبسبب أن هذه المحاولات قد أجريت فى المعمل، فإن عدد مرات الغرز يمكن عدها مباشرة.

يمكن أن يختبر التوقع الثانى تحت وجود أكثر من أنثى فى وقت واحد. عندما يتزايد عدد الإناث المهاجمة لعائل واحد، فإن متوسط عدد النسل الناتج للأنثى الواحده يتناقص.

فى الطفيليات الجماعية، يؤدى التطفل المتزايد إلى إنتاج عدد أكبر فى المتوسط من النسل لكنها تكون ذات أحجام أصغر. فى يرقات أبى دقيق الكرنب *Pieris brassicae* المتطفل عليها *بالطفيل Cotesia glomerata* والتى تم جمعها من الحقل، وجد علاقة سالبة بين الوزن الجاف لجسم الطفيليات الناتجة وعدد النسل الناتج سواء بالنسبة للذكور أو الإناث. تعانى الإناث من النسل الناتج، بدرجة كبيرة، من منافسة إناث النوع الواحد conspecific داخل العائل الواحد أكثر من الذكور. وللمقارنة فإنه بعد غرزة واحدة فقط، وجدت نفس العلاقة بين زيادة حجم الحضنة وتناقص حجم الأفراد الناتجة بالنسبة للطفيل الجماعى خارجى التطفل *Goniozus* (Bethylidae) *nephantidis*. يتناقص بشدة حجم كوامل الإناث من النسل مع حجم الحضنة (مقدراً بعدد البيض الذى فقس)، بينما حجم الأفراد الذكور من النسل قد تأثر بدرجة أقل. أستخدم حجم كوامل الحشرات (معبراً عنه بكتلة الجسم أو طول الصدر) كبديل عن لياقتها. فى دراسة عن اللياقة فى الطفيلين *Cotesia sesamiae* و *Cotesia flavipes* حددت القدرة التناسلية الكامنة total potential fecundity بتشريح إناث النسل وعد البيض فى مبايضها ovarian eggs ووجد أنه بالرغم من أن خمس غرزات قد أدى إلى إنخفاض معنوى في القدرة التناسلية الكامنة للنسل مقارنة بغرزة واحدة فقط، إلا أن الإختلافات كانت أقل وغير معنوية بعد عدد أقل من الغرزات (غرزتين).

النسبة الجنسية sex ratio

تقترح نظرية هاميلتون للمنافسة التزاوجية المحلية local mate competition (هاميلتون سنة ١٩٦٧) أن النسبة الجنسية الأولية primary sex ratio تكون فى صالح الإناث (نسبة منخفضة من الذكور أثناء وضع البيض) فى تلك الأنواع التى يتنافس فيها أبناء الآباء مع بعضهم من أجل التزاوج. وفى ظل هذا النموذج من الإنتخاب الطبيعى ، فإن إناث الطفيل الخارجى الجماعى *Nasonia vitripennis* (Pteromalidae) تضبط النسبة الجنسية لكتلتها وفقاً لما إذا كانت هى القادمة

الأولى أو الثانية للتطفل على العائل. تنتج القادمة الأولى – وبتحيز – أنثى قوية strong daughter، أما القادمة الثانية فإنها تضبط نسبة الذكور وفقاً للدرجة النسبية للمنافسة التزاوجية المحلية. وفى نفس النظام، فإن الإناث التى تتطفل تطفلاً متزايداً لا تغير من النسبة الجنسية للنسل مع تغير الظروف البيئية الاجتماعية.

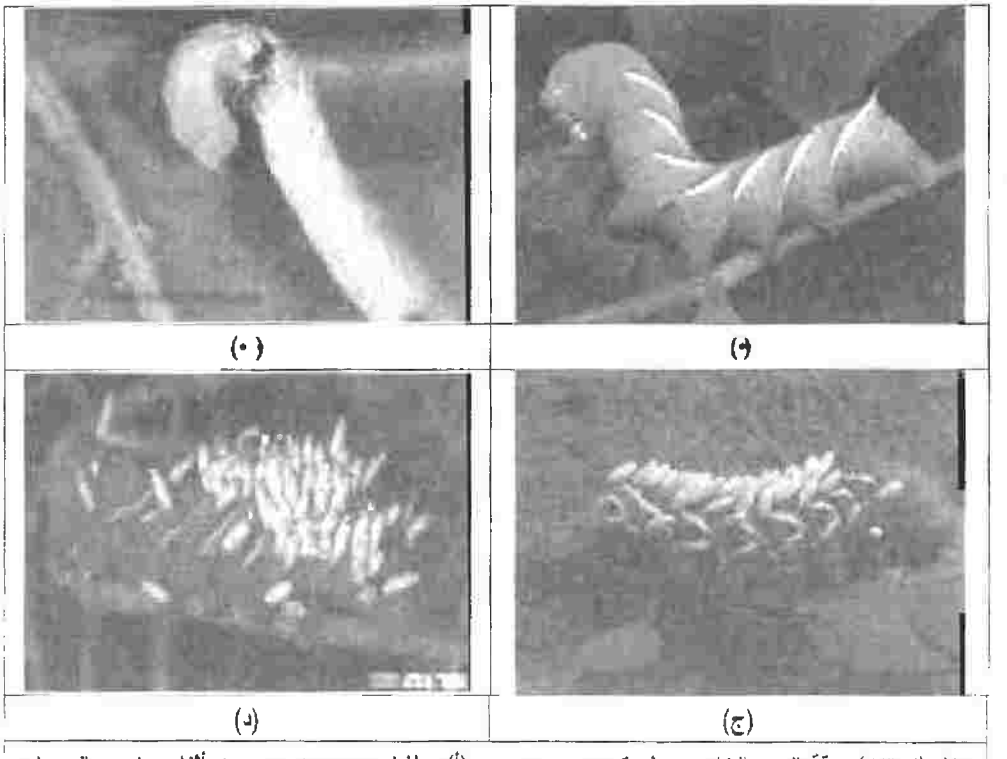
وبصرف النظر عما إذا كانت الأنثى المتطفلة تزايدياً بمفردها أو محاطة بإناث أخرى من نفس النوع، فان النسبة الجنسية الثانوية (نسبة الذكور للعدد الكلى من النسل الناتج) تبقى ثابتة وتكون فى صالح الإناث بدرجة أقل مقارنة بنسبتها فى حالة إذا ما تعرض العائل إلى غرزة واحدة single oviposition مؤكدة بذلك التوقع النظرى السابق. وعلى ذلك فان إناث الطفيليات الواضعة للبيض تضبط النسبة الجنسية عند وضع البيض بناءً على المنبهات المنبعثة من العائل وليس بناء على المنبهات والمشعرات التى تخرج من الإناث الموجودة بالمكان. يقوم الطفيل الجماعى *Telenomus fairai* والذى يتطفل تطفلاً متزايداً بضبط جنس النسل عن طريق إنتاج ذكر واحد فى كل كتلة بيض clutch وعند اللجوء للتطفل المتزايد، فإنه ينتج عدد قليل من الإناث. وعلى ذلك، تزداد النسبة الجنسية الثانوية مع زيادة عدد وخزات وضع البيض فى العائل.

كثافة العائل Host density

تلعب كثافة العائل وكذلك نوع العائل host species وجودة العائل host quality دوراً ملموساً فى تحديد النسبة الجنسية للطفيليات الخارجة من العوائل التى تم التطفل عليها تزايدياً. كان هناك زيادة فى النسبة الجنسية الثانوية (نسبة الذكور) مع زيادة تكرار عملية التطفل المتزايد وحجم الحضنة فى الطفيل الجماعى *Cotesia glomerata* تحت الظروف الحقلية، وكذلك تحت الظروف المعملية للطفيل *Aphaerta minuta*. سجلت نسبة جنسية ثانوية عكسية فى حالة الطفيل الجماعى *Bracon hebetor* والطفيل *Nasonia vitripennis* حيث قلت نسبة الذكور مع زيادة حجم الحضنة والتطفل المتزايد، بينما لم تتغير النسبة الجنسية من النسل الناتج من عوائل تم غرزها بغرزة واحدة أو المتطفل عليها تزايدياً فى الطفيل *Trichogramma evanescens*. توضح هذه الأمثلة علاقة نوعية خاصة بين النسبة الجنسية وحجم الحضنة فى الأنواع الجماعية التى تتعرض للتطفل المتزايد.

تعتبر الفترة اللازمة للنمو من البيضة حتى الحشرة الكاملة فى الطفيليات من المعايير الهامة عند تحديد لياقة الطفيليات. تكون فترة النمو فى الطفيليات الداخلية مطاطة فى عديد من الطفيليات

الجماعية كما فى حالة الطفيل*Cotesia glomerata*. تختلف الفترة الممتدة من وضع البيض وحتى خروج اليرقات التامة النمو larval egression من العائل أوخروج الحشرات الكاملة للطفيل adult emergence تبعاً لعدد أفراد الطفيل داخل الفرد الواحد من العائل. يعتبر الطور الذى يتوقف فيه نمو العائل خاص بكل نظام عائل مع طفيله each-host-parasitoid system، وعادة ما يكون ذو ملامح واضحة على مستوى الجنس لمجموعة معينه من الطفيليات. فى حالة الطفيليات من جنس *Cotesia* التابعة لعائلة Braconidae فإنها توقف نمو عوائلها التابعة لرتبة حرشفية الأجنحة خلال الطور اليرقى وقبل بداية التشكل metamorphosis. وفى حالة النظام المكون من الطفيل الجماعى *Cotesia congregata* المتطفل على العائل *Manduca sexta* من حرشفية الأجنحة يحدد العمر اليرقى الأخير للعائل بعاملين أولهما هو العمر اليرقى للعائل الذى تعرض للتطفل، والثانى هو عدد أفراد الطفيل النامية داخل يرقة العائل (شكل ٣:٤٣).



شكل (٣:٤٣) يرقة العمر الخامس حشرة *Manduca sexta* (أ) وطفيل *Cotesia glomerata* أثناء وضع البيض داخل يرقة العائل (ب)، ويرقات الطفيل تامة النمو عند خروجها من يرقة العائل (ج)، وشرانق الطفيل على يرقات العائل (د).

لقد تم تسجيل عدة أشكال مختلفة من نمو العائل فى حالة الطفيل *Cotesia congregata* بناءً على العمر اليرقى الذى تم التطفل عليه سواء كان العمر الأول أو العمر اليرقى قبل الأخير (العمر الرابع). بعد غرزة واحدة فقط فى العمر اليرقى الأول للعائل، تخرج يرقات الطفيليات التامة النمو من العمر اليرقى الثالث أو الرابع للعائل. أما عند التطفل المتزايد بحوالى ٢٠٠ فرد من الطفيل أو أكثر داخل العائل، فان اليرقات التامة النمو للطفيل تخرج من يرقات العمر اليرقى الأخير (العمر الخامس) للعائل أو من العمر اليرقى الإضافى supernumerary instar (العمر السادس). على العكس من ذلك، فعند وضع البيض فى العمر اليرقى الرابع سواء كان فى غرزة واحدة أو فى عديد من الغرزات، فإن خروج اليرقات التامة النمو للطفيل تكون من العمر اليرقى الأخير (الخامس) ونادراً ما يحدث خروج لليرقات خلال العمر اليرقى السادس (الإضافى) تحت ظروف التطفل المتزايد الشديد، وعلى ذلك فان فترة نمو الطفيليات داخلية التطفل تكون أكثر ثباتاً وأقل تذبذباً عند حدوث التطفل على الأعمار اليرقية المتقدمة فى العمر مقارنة بالإختلاف الذى يحدث فى الفترة من وضع البيض وحتى خروج اليرقات عند التطفل على الأعمار اليرقية صغيرة العمر. وبالتالى فان التطفل المتزايد غالباً ما يصاحبة إمتداد فى فترة النمو development time مقارنة بنمو الأطوار غير الكاملة الناتجة من غرزة واحدة single oviposition لآلة وضع البيض.

نخلص من ذلك أن إستراتيجية التطفل المثلى لأنثى طفيل جماعى مثل *C. congregata* يجب أن نتوقع أنها تختلف بناء على المتاح من يرقات العائل الأصغر عمراً مقابل يرقاته الأكبر عمراً فى مكان معين. عنما تكون العوائل صغيرة العمر، فإنه غالباً ما يشاهد نمو يرقى سريع بعد وضع البيض خاصة عند وضع عدد قليل من البيض داخل كل العائل. أما عندما يكون العائل متقدم فى العمر وبالتالى أكبر حجماً، فإن وضع عدد أكبر من البيض فى كل غرزة وكذلك حدوث التطفل المتزايد تصبح هى الإستراتيجية الأفضل وذلك لأن فترة النمو تبقى ثابتة بصرف النظر عن حجم الحضنة داخل العائل. وبالتالى فمن المتوقع أن وضع عدد أقل من البيض فى العائل الواحد عندما تكون اليرقات الحديثه العمر متاحة بدرجة كبيرة فى بداية الموسم هى الإستراتيجية الأفضل لهذا الطفيل. أما فى نهاية الموسم فإن التطفل المتزايد يكون هو الإستراتيجية الأفضل عندما تتواجد يرقات العائل بعدد أقل لكن فى حجم أكبر بسبب أن العوائل كبيرة الحجم تحتوى على كميات كبيرة من الغذاء تكون كافية لنمو عدد أكبر من يرقات الطفيل.

غالباً ما تعتمد الطفيليات عند تقديرها لجودة وعمر العائل على حجم العائل حيث وجد أن جودة العائل تزداد بزيادة حجمه. وعلى الرغم من ذلك، هناك بعض الحالات الشاذة عن ذلك، والتى لا تعتمد فيها الطفيليات على حجم العائل لتقدير جودته. من المتوقع، بصفة عامة، أن يكون

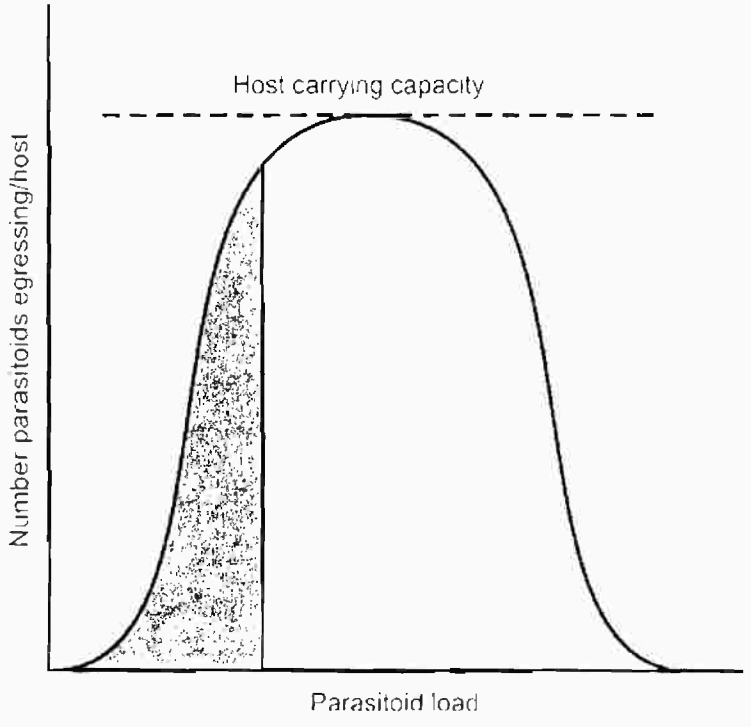
العائل كبير الحجم ذا ميزة أكثر من العائل صغير الحجم ممثلاً ذلك فى إنتاج نسل من الطفيل ذو لياقة عالية نتيجة لاحتوائة على كمية كبيرة من المواد الغذائية. تدعم هذه الدراسات التوقعات السابقة فى أن التطفل المتزايد يجب أن يكون أكثر تكراراً حتى تحت الظروف الحقلية، عند توفر العوائل بعدد أقل لكن بحجم أكبر.

تأثير الجماعية والتطفل المتزايد على نسبة موت الذرية

تعتبر نسبة بقاء الأطوار غير الكاملة وحتى الوصول إلى طور الحشرة الكاملة، مثلها مثل حجم النسل وطول فترة النمو، من مقاييس اللياقة الهامة فى الطفيليات الحشرية والتى تعتمد جميعها على جودة العائل. تقدم الدراسات المعملية الفرصة فى الوقوف على العوامل الفسيولوجية الهامة واللازمة للتطفل الناجح بدرجة أعمق من الملاحظات الحقلية وحدها. بعد خروج يرقات الطفيل من العائل، غالباً ما أظهرت عملية تشريح يرقات حرشفية الأجنحة العائلة وجود بعض من يرقات الطفيل متبقية داخل تجويف دم العائل. وفى هذه الحالة يتم تعريف حمل العائل من الطفيل parasitoid load على أنه مجموع اليرقات الخارجة egressed larvae واليرقات التى لم تخرج non-egressed larvae من يرقة العائل. وعلى ذلك فإن مصطلح النسل الناجح successful brood يشير إلى عدد الطفيليات الداخلية التى تنجح فى الخروج من العائل. يتضح مما سبق أن الدراسات التى تعتمد على عدد الأفراد التى تخرج من العائل كمؤشر لحجم الحضنة داخل العائل أهملت تأثير الأشقاء التي لم تنجح في الخروج من العائل مما يؤدي إلى إستنتاج نتائج غير دقيقة. وعموماً فإن الدراسات التي تدرس ظاهرة الجماعية تكون مجهدة للباحث وتحتاج لوقت طويل لأنها تهتم بمئات الأفراد من الطفيل التى تخرج من العائل الواحد.

تكون العلاقة بين عدد الأفراد التى تخرج من العائل فى الطفيل *Cotesia congregata* من النوع القطعي المكافئ parabolic shape (شكل ٣:٤٤) وتكون العلاقة موجبة وخطية فى الحالات التى يتم فيها وضع البيض لمرة واحدة أو بعدد قليل من المرات. يزداد عدد الحضنة داخل العائل بزيادة عدد مرات وضع البيض داخل العائل number of oviposition. هناك أدلة تجريبية دقيقة على أن وضع البيض بواسطة أنثى الطفيل فى عائل سبق التطفل عليه ربما يزيد من الإقتدار التناسلى reproductive potential لفرد الطفيل. فى حالة يرقة العائل *Manduca sexta*، فإن السعة الحملية carrying capacity لليرقة (عند التطفل عليها فى العمر اليرقى الرابع) تكون تقريباً ٢٠٠ فرد طفيل، وعند الزيادة عن ذلك العدد عن طريق إستمرار وضع البيض تقل فرصة نجاح حضنة الطفيل في الخروج وينخفض العدد إلى الصفر عندما يصل حجم حضنة الطفيل داخل

يرقة العائل إلى ٨٠٠ فرد طفيل. وعلى ذلك فإن بقاء نسل الطفيل هنا يمكن تعظيمة maximize تحت شروط التطفل المتزايد المتوسط الشدة وليس تحت ظروف التطفل المتزايد الأقصى.



شكل (٣:٤٤) يوضح العلاقة بين حمل الطفيل وعدد أفراد الطفيل التى تنجح فى الخروج من العائل المتطفل عليها

الإستعاضة فى الطفيليات Trade-offs in parasitoids

تواجه الطفيليات ضرورة الإستعاضة حيث يمكنها الإستثمار بحجم الجسم أوفترة النمو. تكون الإستعاضة إما بتحقيق حجم أكبر للفرد من الطفيليات على حساب إطالة فترة النمو، أو بالنمو الأسرع على حساب الحجم الأصغر للفرد. أوضحت نظرية النمو البطئ مع نسبة موت عالية slow-growth rate- high mortality hypothesis التى طبقت فى أنظمة الطفيل والعائل host-parasitoid systems أن الإنتخاب الطبيعى يجب أن يكون فى صالح النمو السريع على حساب زيادة الحجم فى الطفيليات التى تهاجم عوائلها المكشوفة فى تغذيتها Exposed feeding hosts، وتكون الصورة عكسية فى حالة الطفيليات التى تهاجم عوائل مختبأة التغذية concealed feeding hosts. من المتوقع أن تؤثر طبيعة التغذية للعائل العاشب، الذى يكون إما معرضاً على النبات أو

مختبأ فى أنسجته، ومخاطر الإفتراس فى علاقة الطفيل مع العائل. تم تدعيم هذه النظرية بالدراسات التجريبية والمراجع العلمية فى الأدبيات المتوفرة والتى كانت محصورة كلها فى أنواع الطفيليات الإنفرادية. لكن كيف تؤثر طبيعة تغذية العائل ومخاطر الإفتراس على ضرورة الإستعاضة فى الطفيليات الجماعية، وحتى تحت ظروف التطفل المتزايد فكانت أقل دراسة. بالنسبة لأنواع الطفيليات الجماعية التى تهاجم العوائل العاشبة المكشوفة والتى تتعرض للتطفل المتزايد، فإن مخاطر الإفتراس تكون عالية مثلها فى ذلك مثل الأنواع الإنفرادية. فلو مات العائل بسبب الإفتراس قبل أن يكمل الطفيل نموه فسوف يموت الطفيل.

على هذا فان الضغط الإنتخابى selection pressure يجب أن يكون فى صالح إستراتيجية الحياة life strategy التى تدعم أولاً معيشة حضنة الطفيل حتى يصل إلى طور الحشرة الكاملة، ثم بعد ذلك الخصائص الأخرى. دعمت هذه النظرية النتائج المتحصل عليها من الطفيل *Cotesia glomerata* الذى يتطفل على يرقات أبى دقيق الكرنب المكشوفة. عندما تزايد حجم حضنة الطفيل، فى هذا النظام، من ٢٠ بيضة (فى غرزة واحدة) إلى ١٤٠ بيضة (٥ غرزات)، عانت الأفراد الإناث من نقص حجم أجسامها بنسبة ٤٠%، بينما طالت فترة ما قبل العذراء بنسبة ١٥%. توضح هذه النتائج أن الطفيل *C. glomerata*، حتى وهو تحت ظروف التطفل المتزايد، فإنه يستثمر أولاً فترة النمو وبذلك يقلل من فترة تعرضه لمخاطر الإفتراس predation risk. وعلى ذلك فان إستثمار الطفيل من أجل الوصول إلى طور الحشرة الكاملة خلال أقصر فترة نمو ممكنة أكثر من إستثماره فى إتجاه زيادة حجم الحشرة الكاملة يبدو أنه إستراتيجية تواؤمية فى هذا الطفيل ومن الممكن فى غيره من الطفيليات فى أو على عوائل مكشوفة لتقليل مخاطر الإفتراس.

لم يتم دراسة الإستعاضة بين حجم الفرد وفترة النمو فى الطفيليات الجماعية التى تهاجم عوائل مختبئة فى أنسجة النبات ربما بسبب الصعوبات التقنية فى مثل هذه الأنظمة.

دفاع العائل، والبقاء والنمو Host defense, survival and development

- **دفاع العائل Host defense**

تعتبر عملية التكبسل الدموية هى عملية الدفاع الأساسية ضد الطفيليات الداخلية. يتم وقف هذه العملية بواسطة أنثى الطفيل عن طريق حقن الفيروس Polydnavirus وكذلك السم داخل يرقة العائل أثناء عملية التطفل. تعمل هذه الإضافات على وقف عمل الجهاز المناعى للعائل إما عن طريق موت الخلايا المبرمج host heamocyte apoptosis أو بتغيير سلوك خلايا دم العائل لمنعها

من الإلتصاق ببيضة الطفيل. على هذا فمن المتوقع أن إناث الطفيليات التى تسلك التطفل المتزايد تستفيد من جرعة الفيروس والسم المحقون بواسطة الأنثى الأولى حيث أن الفيروس والسم المحقون يسبب تثبيط الجهاز المناعى immunosuppression وبالتالى لا تتعرض بيضة الأنثى الثانية لعملية التكبسل.

- **بقاء ونمو العائل Host survival and development**

لقد تم إستعمال إصطلاح Parasitoid لأول مرة عام ١٩١٣م بواسطة العالم رويتر Reuter على الطفيليات الحشرية التى تقتل عوائلها فى النهاية. توقف كل من الطفيليات التى تقتل عوائلها مباشرة idiobionts والتى تسمح بنمو عوائلها مع نموها koinobionts نمو العائل الحشرى لها، وعلى ذلك فإن الطور الذى يتم فيه توقف النمو يعتمد على شكل العلاقة بين الطفيل والعائل host-parasitoid system وغالباً ما يتوقف نمو العائل المتطفل عليه قبل تشكله وتحوله إلى طور الحشرة الكاملة المنتجة. فى حالة ما إذا كان العائل آفة، فإن التطفل سوف يقلل من جماهيرها فى الجيل التالى. سوف نأخذ فى الإعتبار الطفيليات الداخلية أولاً ثم نركز على إستراتيجيات الطفيليات الخارجية فى إيقاف نمو العائل.

تعتبر الغالبية العظمى من الطفيليات الداخلية الجماعية متغذيات، أثناء عملية التطفل، على دم العائل heamolymph feeders دون الإضرار بأنسجته. يتم توقف نمو العائل من خلال حدوث تغيير فى النظام الهرمونى للعائل والذى من خلاله يتم منع إكتمال تشكل أو تحول العائل. تستمر اليرقة أو طور ما قبل العذراء المتوقفة عن النمو فى الحياة لعدة أيام أو حتى عدة أسابيع بعد خروج الحشرة الكاملة للطفيل.تعكس هذه التغيرات الفعل المشترك لكل من هرمون الشباب juvenile hormone (JH)، وإستيرويدات الإنسلاخ ecdysteroids، والببتيدات العصبية neuropeptides والتى تعمل على خلق سيناريو غير متوافق مع إكمال النظام التقليدى لنمو العائل. وعموماً فإن معظم الطفيليات تعتبر مطوعات للعائل host conformers أو منظمات للعائل host regulators إعتماداً على إستراتيجية نمو الطفيل. هناك بعض الأنواع تظهر كلا الإستراتيجيتين خلال فترة مصاحبتها للعائل وهذا ينطبق أيضاً على الطفيليات الجماعية.

فى حالة يرقات حرشفية الأجنحة المتطفل عليها بالطفيليات الجماعية من جنس *Cotesia*، فإن الملامح الشبابية juvenilizing features فى اليرقات المتطفل عليها والتى تسبب توقف نمو

العائل ربما ترجع إلى الإرتفاع الكبير فى مستوى هرمون الشباب فى دم العائل. فى حالة يرقة *Manduca sexta* المتطفل عليها بالطفيل *C. congregate* فإن خليط من العوامل المتمثلة فى زيادة معدل التخليق البيولوجى لهرمون الشباب JH biosynethesis بواسطة جهاز الغدد الصماء الداخلية للعائل، وإنخفاض معدل هدم catabolism هرمون الشباب، وإفراز الطفيل لهرمون الشباب داخل دم العائل، تعمل جميعها معاً للحفاظ على مستوى عال من هرمون الشباب ومنع عملية تشكل العائل.

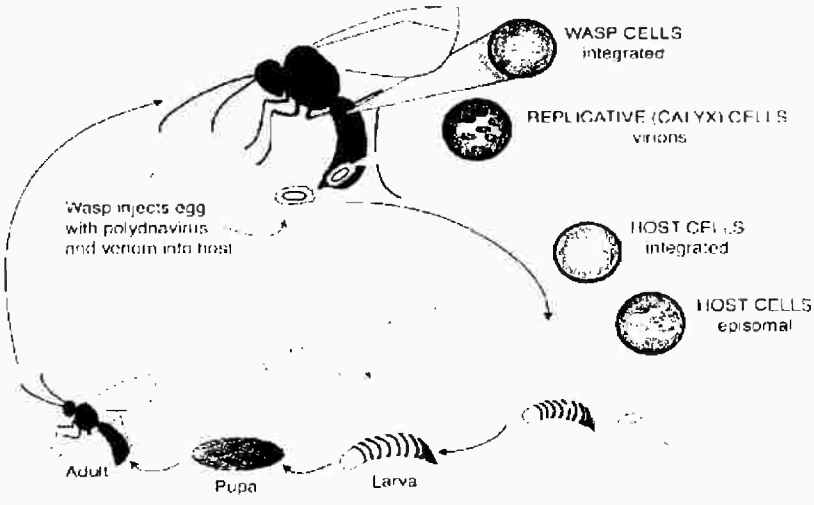
تحتوى يرقة العائل *Manduca sexta* المتطفل عليها فى العمر اليرقى الخامس (الأخير) على مستويات أعلى من هرمون الشباب بنوعيه JH I و JH II مقارنة باليرقات غير المتطفل عليها. ووجد أن المعدل العام لهرمون الشباب يتزايد فى اليرقات المتطفل عليها نتيجة إفراز هرمون الشباب من النوع الثالث JH III بواسطة يرقات العمر الثانى للطفيل داخل دم يرقة العائل. وعلى ما يبدو أن JH III هو المشابه الوحيد لهرمون الشباب الذى يفرز وينتج بواسطة طفيليات غشائية الأجنحة مثل ما تم تسجيله فى حالة الطفيل *Glyptapanteles liparidis* (Braconidae) المتطفل على يرقات فراشة الغجر *Lymantria dispar*. فى حالة حدوث تطفل متزايد، فمن المتوقع أن يبقى معدل تخليق هرمون الشباب بواسطة يرقة العائل ثابتاً، بينما تزداد الكمية الكلية لهرمون الشباب JH III والمفرز بواسطة حضنة الطفيل بدرجة متناسبة مع عدد يرقات الطفيل النامية داخل يرقة العائل.

لا يقتصر إفراز يرقات الطفيليات للهرمونات عند هرمون الشباب فقط بل تنتج وتطلق الطفيليات الداخلية النامية أيضاً إستيرويدات الإنسلاخ ecdysteroids داخل دم العائل خلال عملية الإنسلاخ اليرقى وهو ما تم توثيقه فى تجارب الربط ligation experiments فى اليرقات المتطفل عليها لدودة الدخان. وجد أن تركيز إستيرولات الإنسلاخ في دم عائل فراشة الكودلنج *Cydia pomonella* المحتوية على يرقات طفيلها الداخلي *Ascoguster quadridentuta* (Braconidae) وهي في عمرها الثاني أعلى معنوياً من تلك المحتوية على يرقات الطفيل في عمرها الأول، وأن أعلى تركيز لهذه الإستيرولات كان قبل خروج الطفيل مباشرة. تعمل الطفيليات نفسها أيضاً على تعديل نشاط غدة الصدر الأمامية prothoracic gland والتى تعمل على نظام الغدد الصماء الداخلية للعائل، وبالتالى فإن الطفيليات نفسها يمكن أن تسهم مباشرة فى مستويات هرمون العائل ويمكن أيضاً أن تعمل بطريقة غير مباشرة من خلال تنظيم عمل الغدد الصماء للعائل.

تكون العوائل المتطفل عليها والتى تحتوى على عدد وفير من الطفيليات النامية أكثر تأثراً بالمساهمة الهرمونية للطفيليات مقارنة بالعوائل المتطفل عليها بفرد واحد من الطفيل. تدعم التنظيمات الفسيولوجية لهرمونات الإنسلاخ وإستيرولات الإنسلاخ الظواهر السابقة التى توضح أنه تحت ظروف التطفل المتزايد المتوسط، فإن نمو العائل (فى نظام الطفيل *C. congregata* والعائل *M. sexta*) يتوقف فى عمره الأخير (الخامس)، بينما تحت ظروف التطفل المتزايد الشديد extreme، فإن توقف نمو العائل يحدث فى العمر اليرقى السادس الإضافى.

يتم حقن الفيروس Polydnavirus (PDNs) وكذلك السم مع بيض الطفيل داخل العائل أثناء عملية وضع البيض بواسطة أنثى الطفيل. فى النظم المكونة من الطفيليات الداخلية من عائلة Braconidae ويرقات حرشفية الأجنحة، يمكن إحداث توقف مباشر لنمو يرقات العائل بحقن الفيروس والسم التى يمكن جمعها من أنواع الطفيليات الجماعية (أو الإنفرادية) الداخلية التابعة لتلك العائلة (شكل ٣:٤٥).

تلعب خلايا التراتوسيت Teratocytes، والتى تنشأ من الغشاء فوق الجنينى extraembryonic membrane فى عائلات معينة من الطفيليات الداخلية (Braconidae, Platygasteridae, Scelionidae) والتى تتضمن الأنواع الجماعية من عائلة براكونيدى، دوراً هاماً فى التحكم فى نمو العائل. تدور تلك الخلايا فى دم العائل وتفرز بروتينات وإنزيمات وعوامل تؤثر على زيادة نمو growth، وإنشاء العائل development، وكذا فسيولوجيا تغذيته. هناك تقارير أولية أيضاً عن دور خلايا التراتوسيت كمصدر لهرمون الشباب ومنتجات إفرازية أخرى Teratocytes derived secretory products (TSP14) لها فعل مشابه لفعل هرمون الشباب فى نمو حشرات رتبة حرشفية الأجنحة. ونظراً لإمكانية تكوين مئات من تلك الخلايا من الغشاء الجنينى الواحد ليرقة الطفيل فمن المتوقع تواجد ودوران كمية كبيرة جداً من هذه المركبات الشبيهة بهرمون الشباب فى دم العائل المتطفل عليه تزايدياً.



شكل (٤٥:٣) دورة حياة الطفيليات الحاملة للفيروس Polydnavirus. وفيها يتحد الفيروس مع جينوم كل خلايا الطفيل بما فيه البيض. يحدث تضاعف لهذا الفيروس داخل خلايا الكأس calyx cells في مبيضي الأنثى ثم تتحول حبيبات الفيروس إلى الجزئيات المعدية (الفيرون Virions) والتي عندئذ تخزن داخل قناة المبيض الجانبية. تقوم الأنثى بحقن الفيروس، السم وكذلك بروتينات أخرى أثناء وضع البيض داخل العائل والذى غالباً ما يكون يرقة حرشفية الأجنحة ثم تهاجر جزيئات الفيروس إلى نوايا خلايا العائل مثل خلايا الدم والتى عندئذ لا تتحد مع جينوم خلايا العائل episomal. تقوم تلك الفيروسات بإعاقة عملية الكبسلة وبعض العمليات الفسيولوجية داخل العائل. تحتوى بيضة الطفيل أيضاً على حبيبات الفيروس والتى عند فقسها فإنها تحتوى على الفيروس وعند إكتمال النمو وتعذير يرقة الطفيل، فإن الفيروس يتضاعف فى خلايا الكأس calyx cells ثم تخرج الحشرة الكاملة للطفيل ومعها الفيروس.

تقوم كل من الطفيليات الداخلية والخارجية بحقن السموم داخل عوائلها الحشرية أثناء التطفل. لكن معظم الدراسات التى تمت على السموم كانت منصبة على الطفيليات الخارجية والتى سوف يتم التركيز عليها فى هذا الجزء. تقوم الطفيليات الخارجية – ومنها عديد من أنواع الطفيليات الجماعية – بحقن السم قبل قيامها بوضع البيض على سطح العائل الحشرى. تعمل سموم بعض الطفيليات مباشرة على الجهاز العصبى للعائل لتغيير سلوك العائل أو وقف الحركة أو التغذية وبالتالى يضمن الطفيل عدم موت يرقاته بسبب حركة أو إنسلاخ العائل. على العكس من ذلك، فإن السموم التى لا تحدث شللاً non-paralyzing venoms، والمستخدمة بواسطة الطفيليات خاصة الداخلية منها، تحتوى على مجموعة من مشتقات الغدد الصماء الداخلية endocrine disruptors التى توقف نمو العائل من خلال ميكانيكيات هرمونية. وببساطة فإن حقن

هذه المواد سوف يؤدى إلى وقف إنسلاخ العائل. وتستغل الطفيليات الجماعية الخارجية إستراتيجية أو أخرى لتحقيق تنظيم العائل وفقاً لأنواعها.

كثير من الآليات المتعلقة بالهرمونات، والتى تعمل على إحداث توقف نمو العائل والمستحثة بواسطة سم الطفيليات، ترتكز على تعديل مستويات إستيرويدات الإنسلاخ ecdysteroids سواء المخلقة أو الناتجة من التمثيل metabolism داخل العائل والتى ربما تعمل كنظام آمن يؤكد توقف نمو العائل فى لحظة التطفل. إضافة إلى ذلك، فإن سم الطفيليات الخارجية ربما يلعب دوراً هاماً فى تغيير المحتوى الغذائى لدم العائل والذى يمكن أن تستفيد منه ذرية الإناث المتطفلة تطفلا متزايداً. علاوة على ذلك فإن الأفراد المشلولة من العائل لا تبدى سلوكاً دفاعياً ضد الإناث القادمة التى تتطفل تطفلاً متزايداً مما يزيد من إحتمال معيشة ذرية الأنثى الثانية. يكون الطفيل الخارجى *Hyssopus pallidus* (Eulophidae)، مؤهلاً تماماً لشل حركة والتطفل على دودة التفاح المتواجدة فى مركز الثمرة. تواجه الأنثى الأولى للطفيل والتى تدخل الثمرة المصابة من خلال الكأس أو النفق الذى صنعته دودة التفاح مخاطر الموت بنسبة ٢٥% وهى نسبة عالية جداً بسبب رد الفعل الدفاعى الميكانيكى للعائل. لكن نجاح القادمة الأولى من الطفيل فى الشل الكامل ليرقة عائلها يمكن أن تستفيد منه أنثى الطفيل القادمة ثانية عند التطفل المتزايد على تلك اليرقات المشلولة بواسطة الأنثى الأولى وهذا التطفل المتزايد شائع الحدوث فى هذا الطفيل بصرف النظر عن حراسة الذرية بواسطة الأنثى الأولى للطفيل.

نخلص من ذلك أن إحداث توقف نمو العائل بواسطة الطفيليات الجماعية الخارجية والداخلية يؤكد أن ذرية الطفيل المستقرة على أو داخل العائل تأخذ ما يلزمها من الغذاء كماً ونوعاً لإكمال نموها وتشكلها. فى حالة توقف تغذية العائل المتطفل عليه قبل الأوان بسبب سم الطفيل المسبب للشلل أو بسبب الجوع starvation، فإن نمو الطفيل سوف يتأثر بشدة. تحت ظروف التطفل المتزايد، في نظم معينة من نظم العائل – الطفيل الجماعى، فإنه من المسلم به أن الأنثى القادمة ثانية ربما تستفيد من الظروف الفسيولوجية والغذائية المهيئة لمعيشة ذرية الأنثى الأولى. هناك أدلة عملية على ذلك فى نظام الطفيل *C. glomerata* والعائل *P. brassicae* إذ أن أخوات الطفيل الناتجة من يرقات العائل الذى إستقبل غرزتين أو ثلاث كانت أكبر حجماً (مقدرة بالوزن الجاف للجسم) من تلك الأفراد الناتجة من يرقة العائل التى إستقبلت غرزة واحدة. لكن عند زيادة عدد مرات وضع البيض عن المعتاد (٥ غرزات) تختفى مثل هذه الميزة النسبية. يمكن أن يتسبب هذا العدد الزائد من الوخزات فى نفس العائل إلى الموت المبكر للعائل الذى يحتوى بداخله على بيض

الطفيل، وربما يرجع ذلك التأثير إلى الفعل السام toxic action الناتج من الوفرة الزائدة من الفيروس polydnavirus أو إلى سم الطفيل أو لكليهما معاً على نمو العائل وجهازه المناعى. وعلى هذا فإن التطفل المتزايد الشديد يعجل من موت العائل وكذلك حضنة الطفيل، ومثل هذه الأخطاء تكون على حساب أنثى الطفيل، لكن من المحتمل أن تكون مثل هذه الأخطاء نادرة الحدوث تحت الظروف الحقلية.

إستهلاك غذاء العائل والإنشاء Host food consumption and development

تستمر يرقات العائل المتطفل عليها بالطفيليات التى لا تقتل عوائلها مباشرة فى النمو، ولكن تستطيع طفيليات اليرقة الداخلية أن تضبط نمو العائل بما يلبى إحتياجاتها الخاصة. ترتكز معظم الدراسات الأساسية التى تتناول هذه العلاقات ثلاثية التغذية على الطفيليات الجماعية *C. glomerata* وكذلك *C. congregata* التى تنمو داخل عوائل أكبر حجماً منها بكثير متغذية على دم العائل. وعلى العكس من الطفيليات الداخلية التى تتغذى على أنسجة العائل، فإنه يجب عليها ألا تستهلك كل مصادر الغذاء المتاح لضمان بقائها. يمكن أن تدوم المصادر الغذائية المتاحة فى العائل حتى ولو كانت يرقات الطفيل تحت ظروف التطفل المتزايد، لكن يمكن أن يصل المدد الغذائي إلى نهايته مع زيادة حمل الطفيل داخل العائل ما لم يستمر الإمداد الغذائي.

يمكن أن تحتوى يرقة العائل *P. brassicae* المتطفل عليها بغرزة واحدة من الطفيل *C. glomerata* على حجم من الحضنة يصل إلى ٦٢ فرداً. أما اليرقة المتطفل عليها تطفلاً متزايداً والتى تحمل حملاً قليلاً نسبياً من الطفيل فى حدود ٦٠ – ٧٠ فرداً فإن وزنها يتماثل مع وزن اليرقات السليمة غير المتطفل عليها. أما يرقات أبى دقيق الكرنب التى تستقبل حتى ٥ غرزات تواجه بمظاهر أبعد فى ديناميكية تغذيتها الثلاثية. يزداد معدل إستهلاك الغذاء بواسطة اليرقات المتطفل عليها مع عدد مرات وضع البيض بها. وكذلك يزداد وزن اليرقات المتطفل عليها تزايدياً بدرجة أسرع مقارنة باليرقات المتطفل عليها مرة واحدة على الرغم من أن كفاءة إستخدام الطاقة لا تختلف بينهما. سجلت حالة مشابهة لذلك فى عوائل الحشرة *M. sexta* المتطفل عليها بالطفيل *C. congregata*. ويرتبط الوزن النهائى ليرقات أبى دقيق الكرنب المتطفل عليها إيجابياً بعدد يرقات الطفيل *C. glomerata* الموجودة بداخل العائل. ونفس العلاقة تم تسجيلها فى العلاقة بين دودة الدخان والطفيل *C. congregata*. ويبدو أن هذا التنظيم فى إستهلاك الغذاء والنمو اليرقى بواسطة يرقة العائل لضمان إمداد يرقات الطفيل النامية بالغذاء هى عملية دقيقة تعود إلى نوع العائل.

عاشراً: التطفل المتضاعف Multiparasitoidism

التطفل المتضاعف هو مهاجمة عائل سبق التطفل عليه بواسطة أنثي ليست من نفس النوع. يمكن أن تنطبق تماماً عديد من النظريات التي ترتبط بالتطفل المتزايد على التطفل المتضاعف، بالرغم من أن الظاهرة الأخيرة قد لاقت إهتماماً أقل نسبياً. يقع الخلاف الرئيسي بين كلا الظاهرتين في أن المنافسة تكون بين طفيليات مختلفة النوع في حالة التطفل المتضاعف حيث تؤدي البيولوجيات المختلفة لكل من النوعين إلى أن يكون لأحدهما ميزة نسبية على النوع الآخر.

يكون لعديد من إناث الأنواع الطفيلية القدرة على التعرف على العائل الذي سبق مهاجمته بنوع آخر من الطفيليات، وبذا تمتنع عن التطفل عليه. سجلت أولى حالات هذه القدرة على التمييز مختلف النوع interspicific discrimination بواسطة العالم للويد Lloyd سنة ١٩٤٠ عند مشاهدته للطفيل الإيكنومونيدي *Diadegma eucerophaga* (*Angitia cerophaga*) تجنبه للعوائل (يرقات الفراشة ذات الظهر الماسي *Plutella xylostella*) التي سبق أن هوجمت بالطفيل البراكونيدي *Cotesia* (=*Apanteles*) *plutellae*. كذلك يتجنب الطفيل الإكنيومونيدي *Diadromus collaris* مهاجمة عذارى تحوي بداخلها الطفيل *D. eucerophaga*. عادة ما تكون القدرة على التمييز مختلف النوع interspecific discrimination أقل شيوعاً عن التمييز موحد النوع intraspecific discrimination. فعلى سبيل المثال، غالباً ما يتجنب كل من طفيلي الدروسوفيلا *Leptopilina teterotoma* (Eucoilidae)،*Asobara tabida* (Braconidae) عوائل متطفل عليها بإناث من نفس نوعيهما، لكن لا تتجنب عوائل سبق أن هوجمت بأنواع طفيلية أخرى. كذلك يكون للطفيل *A. tabida* قدرة التعرف على العلامة mark التي تتركها الأنواع القريبة مثل *A. rufescens* وهو نوع قريب له تقسيمياً لكنه يهاجم العوائل في مواقع بيئية دقيقة microhabitat أخرى، بينما يكون غير قادر على التعرف على تلك العلامات التي يتركها نوعين آخرين من شاكلته congeners هما *A. persimilis* ، ونوع غير معروف من جنس *Asopara*.

من الممكن أن يكون هناك على الأقل ثلاث أسباب لعدم شيوع قدرة التمييز مختلف النوع.

١- من المحبب بدرجة أكبر أن تتلاقى الطفيليات مع عوائل متطفل عليها بإناث من نفس نوعها، حيث يكون لها قدرة إنتقائية أقوى على تمييز تلك العوائل.

٢- يكون لبعض الأنواع الطفيلية القدرة على أن يفوز دائماً عند المنافسة مع أنواع أخرى، وبالتالي فإنه لا يقع تحت ضغط تجنب العوائل المحتوية على منافس أضعف. (بالرغم من أن النوع المنافس الأضعف قد يكون له قدرة إنتقائية أقوى).

٣- قد يكون من الصعب على طفيل ما أن يُنمي من قدرته على تتبع العلامات الكيميائية chemical marks التي يتركها نوع مختلف آخر، بينما تكون قد نمت لديه هذه القدرة على تمييز التعليم marking بين أفراد النوع الواحد لمنع حدوث التطفل المتزايد الذاتي self superparasitoidism، حيث تكون هذه القدرة على التمييز تكيف سابق لها.

في العلاقات التفاعلية التنافسية المعقدة بين يرقات ثلاثة أنواع من طفيليات عائلة براكونيدي على المن وهى الطفيليات *Praon pequodorum*، *Ephedrus californicus*، *Aphidius smithi*، وجد أنه في كل الأنواع الثلاثة كان الطفيل الأكبر عمراً oldest parasitoid هو الفائز عادة عند المنافسة موحدة النوع، إذ يكون أول فرد من أفراد الطفيل الذي يصل إلى الطور اليرقي قادراً فيزيقياً physically على إهلاك منافسيه، ولذلك فإن للعمر اليرقي أهميته الرئيسية (بالرغم من أن اليرقات يمكن أن تكون فيما بعد قادرة على المهاجمة عندما تدخل في مرحلة العمر اليرقي الثالث ذو الفكوك). وجد أيضاً أن كل الأنواع الثلاث أظهرت قدرة على التمييز مختلف النوع (ربما يحتاج هذا الإستنتاج إلى تأكيد). في تجارب المنافسة مختلفة النوع، كان النوع *A. smithi* هو الفائز دائماً بالنسبة للنوعين الآخرين، وربما يرجع ذلك إلى نمو القدرة على التمييز مختلف النوع.

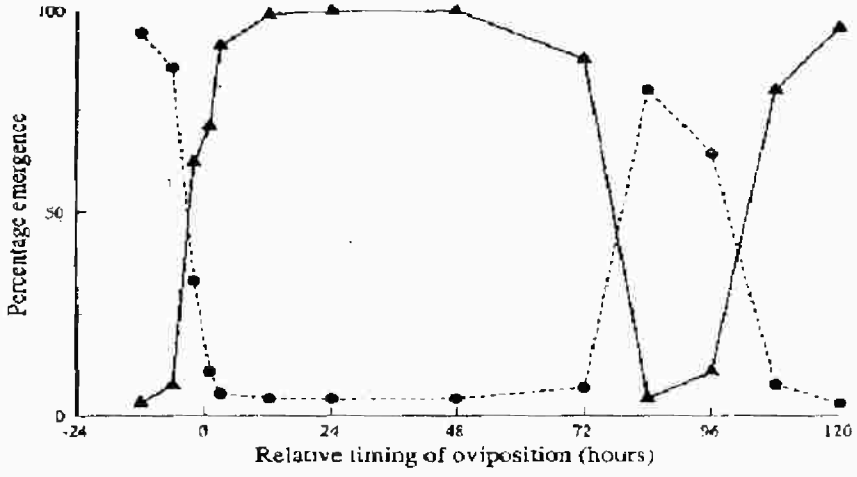
يعتبر الطفيل *Aphidius smithi* منافساً أضعف لنظيره *Aphidius ervi* . يكون للنوع الأخير القدرة على قتل يرقات النوع الأول الأصغر حجماً بالقمع الفسيولوجي physiological suppression، أما الأكبر حجماً فبالمهاجمة المباشرة. تكون الحالة الوحيدة التي فيها لا يستطيع النوع *A. ervi* أن يمتلك فيها هذه الميزة عندما يفقس بيض كلا النوعين في وقت واحد. أظهر كل من النوعين قدرة على التمييز مختلف النوع، مع تفضيل كليهما لأفراد المن غير المتطفل عليها. عندما تعطي الفرصة لكلا النوعين لوضع البيض في عوائل سبق التطفل عليها بالطفيل *A. ervi* والطفيل *A. smithi* فإنهما يفضلان وضع البيض في عوائل محتوية على الطفيل *A. smithi* حيث تكون الفرصة أكبر لحياة يرقاتهما. وجدت حالة مشابهة أيضاً في العلاقة التفاعلية بين الطفيلين *Aphidius ervi* (Braconidae)، و *Aphelinus asychis* (Aphelinidae). أظهر كل منهما قدرة على التمييز موحد النوع عن طريق الإستعانة بالمشعرات الداخلية internal cues. وعندما أعطيا الفرصة للتطفل على عوائل سليمة وعوائل متطفل عليها بالنوع الآخر لكل منهما، فإن كلا النوعين فضلا العوائل غير المتطفل عليها.

في العلاقة التفاعلية بين نوعي الطفيليات *Telenomus heliothidis* (Scelionidae)، *Trichogramma pretisoum* (Trichogrammatidae)، وكليهما يتطفلان على بيض دودة الدخان *Heliothis virescens*، وجد أن فوز أي منهما في التطفل المتضاعف يعتمد بشدة على

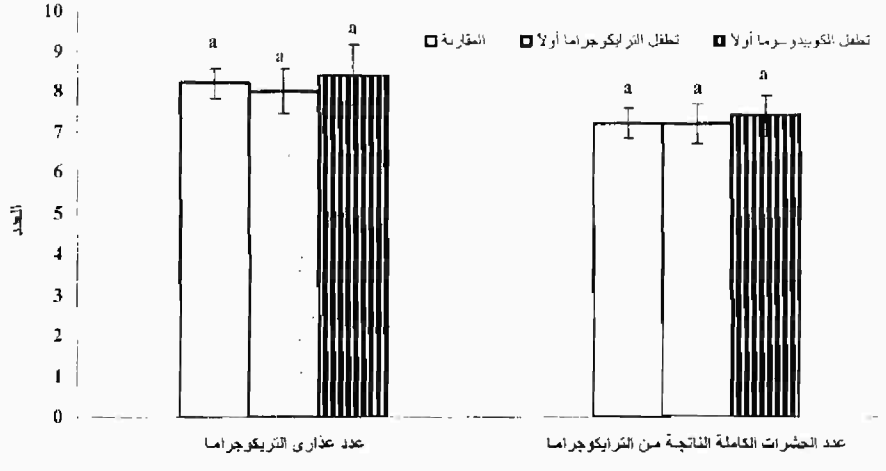
التوقيت النسبي للمهاجمة (شكل ٤٦:٣). يفوز النوع *T. pretiosum* إذا كان توقيت الهجوم ست ساعات على الأقل قبل المنافسة. يعتبر هذا النوع من الطفيليات الجماعية وبذا يكون له القدرة على إلتهام كل مصادر العائل الغذائية أسرع من منافسه *T. heliothidis*. لكن لو كان توقيت المهاجمة بالنوع *T. pretiosum* أقل من ست ساعات أو كانت بداية الهجوم بالنوع *T. heliothidis*، فإن النوع الأخير يكون هو الفائز فى المنافسة. يستغرق طور البيضة للنوع *T. heliothidis* وقتا أقصر من ذلك فى النوع *T. pretiosum*، وبمجرد الفقس تفرز يرقات النوع *T. heliothidis* مادة كيميائية مهلكة لأنسجة كل من العائل وبيض النوع *T. pretiosum*، بينما تكون يرقات نوعه محمية بالكيوتيكل. ومن العجب أن يكون النوع *T. pretiosum* هو المنافس الناجح فيما لو هاجم عوائل عمرها من ٨٤ – ٩٦ ساعة بعد مهاجمة الطفيل *T. heliothidis*. فى هذه الفترة يكون الطفيل *T. heliothidis* قد وصل إلى عمره الثالث مالئا لبيضة العائل وهنا يعمل الطفيل *T. pretiosum* كطفيل ثانوى. تتضح، جزئياً، المزايا التنافسية النسبية لكل من هذين النوعين من خلال سلوك وضع البيض. إذ لايمكن للنوع *T. heliothidis* أن يتطفل على عوائل سبق أن هوجمت بالطفيل *T. pretiosum* بإثنتى عشرة ساعة أو أكثر، بينما يمكن للطفيل *T. pretiosum* مهاجمة بيض سبق التطفل عليه بالطفيل *T. heliothidis* بأربع وعشرين ساعة. ويرجع السبب الميكانيكى لهذه الإختلافات إلى أن كلا النوعين يظهران تجنباً لعوائل حدث بها تنكرز necrosis للأنسجة. يحدث هذا التنكرز بسبب يرقات الطفيل *T. heliothidis*، بينما فى حالة الطفيل *T. pretiosum*، فإنه يحدث عن طريق مادة تحقق بواسطة أنثى الطفيل الواضعة للبيض، وبذا فإن التطفل السابق بالطفيل *T. pretiosum* يمكن إكتشافه أسرع كثيراً من التطفل بالطفيل *T. heliothidis*.

وفى دراسة حديثة عن قدرة التمييز والمنافسة الداخلية intrinsic competition بين طفيل البيضة *Trichogramma evanescens* وطفيل البيضة-يرقة متعدد الأجنة *Copidosoma desantisi* داخل عائلهما فراشة درنات البطاطس *Phthorimaea operculella*، فضل كل من الطفيلين التطفل على بيض العائل غير المتطفل عليه مقارنة بالمتطفل عليه بالطفيل المنافس، ولكن تلك القدرة كانت أعلى فى الطفيل *C. desantisi* مقارنة بالطفيل *T. evanescens*. وعند دراسة المنافسة الداخلية داخل بيض العائل المتطفل عليه بكلا الطفيليين multiparasitised host وبتسلسل مختلف، كانت النتائج مدهشة حيث نمت جميع العوائل المتطفل عليها بكلا الطفيليين إلى الطفيل *T. evanescens* ولم تنمو أى منها إلى الطفيل المنافس (شكل ٤٧:٣). يرجع ذلك إلى سرعة نمو الطفيل *T. evanescens* من البيضة حتى اليرقة (٩ أيام) مقارنة بالطفيل المنافس الذى يحتاج إلى ٢٠ يوم لاستكمال النمو الجنينى وفقس البيض داخل يرقات العائل. على ذلك تقوم يرقات الطفيل الأول باستنفاذ المواد الغذائية الموجودة داخل العائل وبالتالى عدم السماح لبيض الطفيل الثانى

باستكمال مراحل النمو الجنينى. هذا ويتضح من الشكل أن الطفيل المنافس لم يكن لـــه أى تـــأثير معنوى على كل من عدد بيض العائل المتطفل عليه (black eggs) و معدل خـــروج الحـــشرات الكامله لطفيل التريكوجراما (شكل ٤٧:٣).



شكل (٤٦:٣) يوضح حصيلة التطفل المتضاعف بين الطفيـــل *Telenomus heliothidis* (مثلـــث مقفـــل) والطفيـــل *Trichogramma pretiosum* (دائرة مقفلة) عند التطفل على نفس العائل بعد فترات مختلفـــة مـــن وضـــع البيض (ستراند Strand ، ١٩٨٦)



شكل (٤٧:٣) نتيجة المنافسة الداخلية بين الطفيل *T. evanecens* والطفيل *C. desantisi* داخل عائلهما فراشة درنات البطاطس تحت ظروف تسلسل التطفل (مندور وآخرون ، ٢٠٠٨).

تم الوصول إلى نفس النتائج السابقة فى حالة المنافسة بين طفيل البيضة *Trichogramma pretiosum* وطفيل البيضه-يرقة متعدد الأجنة *Copidosoma floridanum* داخل بيض عائلهما *Trichoplusia ni*. على العكس من ذلك، فعند دراسة المنافسة الداخلية بين الطفيل متعدد الأجنة *C. floridanum* وطفيل اليرقة الداخلى *Glyptapanteles pallipes* داخل يرقة العائل، كانت النتيجة فى صالح الطفيل الأول لإمتلاكه ليرقات دفاعية defender larvae تقوم بقتل يرقات الطفيل المنافس داخل العائل (يمكن الرجوع لموضوع تعدد الأجنة).

هناك عدد من الطفيليات تهلك بيض الأنواع الأخرى المتواجدة على العائل. يهلك الطفيل البراكونيدى *Bracon hehetor* بيض الطفيل *Goniozus nephantidis* (Bethylidae). ومن المعروف أن بعض طفيليات المن من جنس *Ephedrus* (Braconidae) تحقن سماً داخل عوائلها أثناء وضع البيض يؤدى إلى موت البيض الموضوع حديثاً بطفيليات من جنس *Aphidius*، وهو جنس آخر من عائلة براكونيدى Braconidae. لا يكون لهذا السم تأثير على بيض أفراد نفس النوع conspecific.

حادى عشر: فرط التطفل والطفيليات المفرطة

Hyperparasitoidism and hyperparasitoids

تشكل الطفيليات المفرطة hyperparasitoids المستوى الغذائى الرابع فى سلسلة العلاقات الكائنة بين آكلات الحشرات entomophagous insects. فهى تشير إلى نمو طفيل ثانوى (طفيل مفرط) على حساب طفيل أولى primary parasitoid الذى يهاجم العائل الحشرى والذى غالباً ما يتغذى تغذية نباتية أو قد يكون مفترساً أو مترمماً، لذلك فإن الحشرات المفرطة التطفل تهاجم حشرة أخرى تكون نامية على أو داخل عائل حشرى آخر. تؤثر هذه العلاقات دون شك فى ضبط عناصر المكافحة البيولوجية للآفات الحشرية، إذ قد يكون للطفيليات المفرطة تأثيراً ملحوظاً على فاعلية الطفيليات الأولية المهاجمة لعشائر الحشرات العاشبة herbivorous insects.

تتواجد ظاهرة التطفل المفرط فى ثلاث رتب حشرية هى رتبة غشائية الأجنحة (١٧ عائلة)، وبعض الأنواع القليلة من رتبة ذات الجناحين، ورتبة غمدية الأجنحة. وإذا رجعنا إلى ظاهرة التطفل بصفة عامة فى الحشرات، وفى نظرة سريعة، قبل تناول التطفل المفرط، فقد ذكر أنها نشأت أولاً فى أسلاف الحشرات من فوق عائلة Orussoidea، التى تتطفل على دبابير الخشب wood wasps، وأيضاً فى حشرات تحت رتبة الحشرات ذات الخصر Apocrita من رتبة غشائية

الأجنحة. ويعتقد أن منشأ التطفل فى حشرات هذه الرتبة، ومن ثم التطفل في غشائيات الأجنحة يرجع إلى العصر الجوراسى Jurassic period أى ما يقرب من ١٣٥ مليون سنة سابقة. ويظن أيضا أن هذه الأسلاف قد تخصصت فى التطفل على اليرقات المتواجدة داخل أنفاق فى النباتات الخشبية والتى تتغذى على الخشب أساساً وجزئياً على الفطريات التى تحقن بواسطة إناث الطفيليات أثناء وضع البيض.

من المحتمل أيضاً أن التطفل الخارجي ectoparasitoidism نشأ أولاً قبل التطفل الداخلي endoparasitoidism عن طريق وضع البيض بالقرب أو ربما على العائل بدلاً من وضعه بداخله. لذلك فإن الطفيليات الخارجية عادة ما تهاجم العوائل المختبئة داخل الأنفاق فى الأخشاب أو داخل الأورام النباتية. يظهر أيضاً أن إستخدام السم venom في عملية التطفل قد بدأ مبكراً جداً وأدى إلى تغيرات فسيولوجية في جسم العائل. وبينما أدى السم في أسلاف الطفيليات الخارجية إلى الشلل الكامل للعائل أو موته أو ما يسمي idiobiosis (شلل كامل في العائل يؤدى للموت)، فإن السم فى الطفيليات الداخلية الأكثر تخصصاً تميل إلى إتجاه الشلل المؤقت أو غير المميت للعائل koinobiosis (شلل مؤقت للعائل لا يؤدي للموت). وبصفة عامة، تحتاج طفيليات المجموعة الأولى إلى تحورات فسيولوجية (مثل ميكانيكية التغلب على النظام المناعى للعائل) أقل من طفيليات المجموعة الثانية والتى تظهر درجة واضحة وجلية من التخصص العائلى.

وإستناداً إلى ما ذكرة العالم جودفراى Godfray عام ١٩٩٤، فإن التطفل المفرط الإختيارى (وهى الطفيليات التى لها القدرة على أن تنمو كطفيليات أولية أو ثانوية كما سياتى ذكره بعد) ربما نشأ من التطفل الخارجى حيث لا يتطلب الأمر تواؤمات أو تكيفات خاصة لوضع البيض والتغذية على الطفيل الأولى أو على عائله الحشرى. أما التطفل المفرط الإجبارى (وهى تنمو دائماً كطفيليات ثانوية كما سياتى ذكرة بعد) فإنها تتبع توزيع تقسيمى واسع، ويعتقد أنه نشأ بإحدى الطرق الآتيه:

١- من خلال التطفل المفرط الإختيارى كنتيجة للإستعاضة الإنتهازية opportunistic trade-off للعوائل الأولية أوالثانوية المتاحة، أو كنتيجة لتعود الطفيليات على التواجد ومقابلة العوائل المتطفل عليها.

٢- من خلال تحول الطفيل من طفيل أولى لعائل حشرى ما herbivore إلى طفيل ثانوى لنوع آخر (طفيل أولى)، وقد يسهل هذا التحول فيما لو أن هناك صفات فسيولوجية وإيكولوجية مشتركة بين العائل الأولى القديم herbivore والعائل الثانوى الجديد (primary parasitoid).

أنماط الطفيليات المفرطة:

طبقاً للعالمان هونتر و وولى Hunter and Woolley (٢٠٠١) وسوليفان وفوكل Sullivan and Vokl (١٩٩٩)، هناك عدة تقسيمات للطفيليات المفرطة منها:

١- **طفيليات مفرطة إجبارية obligate hyperparasitoids**: هى دائماً طفيليات ثانوية ينمو نسلها فقط داخل الطفيل الأولى أو عليه، وهى إما أن تكون حقيقية true hyperparasitoids وهى التى تهاجم الطفيل الأولى الذى لا يزال داخل العائل الحشرى العاشب، أو طفيليات مفرطة كاذبة pseudo hyperparasitoids وهى تلك الطفيليات المفرطة التى تهاجم الطفيليات الأولية وهى فى طور الشرنقة coccon بعد خروجها من عوائلها الحشرية.

٢- **طفيليات مفرطة إختيارية facultative hyperparasitoids**: هى تلك الطفيليات التى لديها القدرة على أن تنمو إما كطفيليات أولية أو كطفيليات ثانوية.

٣- **طفيليات مفرطة خارجية ecto-hyperparasitoids** (ectophagous): هى تلك الطفيليات المفرطة التى تتغذى يرقاتها خارجياً على عوائلها.

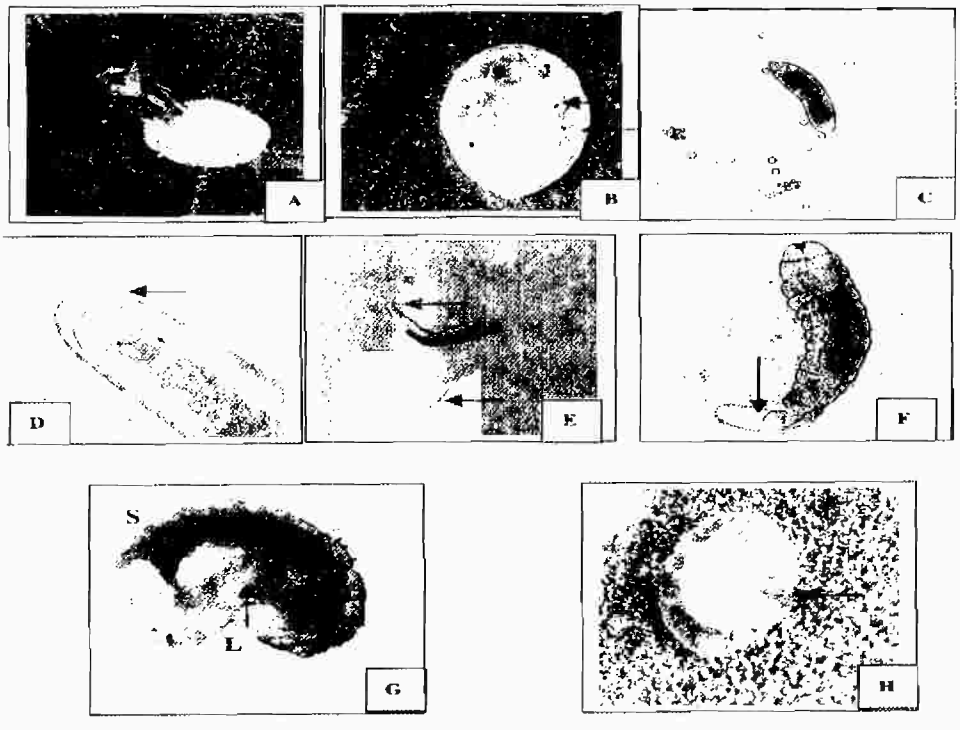
٤- **طفيليات مفرطة داخلية endo-hyperparasitoids** (endophagous): هى تلك الطفيليات المفرطة التى تتغذى يرقاتها داخلياً على عوائلها.

٥- **طفيليات مفرطة مباشرة direct hyperparasitoids**: هى تلك الطفيليات المفرطة التى تتطفل مباشرة على العائل الثانوى (الطفيل الأولى) بوضع البيض فيه أو عليه.

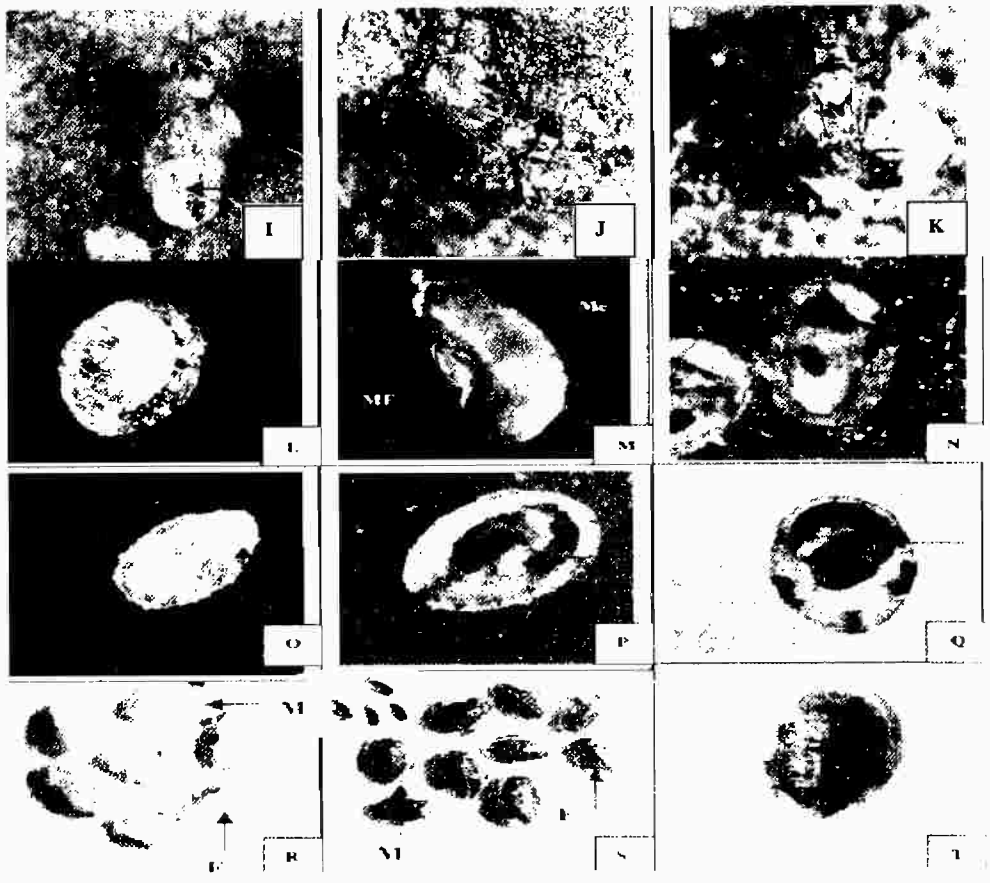
٦- **طفيليات مفرطة غير مباشرة indirect hyperparasitoids**: هى تلك الطفيليات المفرطة التى تهاجم العوائل الحشرية الأولية (phytophagous insect = herbivore) التى يهاجمها بعد ذلك الطفيل الأولى وليست لها القدرة على المهاجمة المباشرة للطفيل الأولى. فى هذه الحالة تضع أنثى الطفيل المفرط بيضها داخل العائل الحشرى العاشب herbivore بصرف النظر عن كونه متطفل عليه أم لا.

٧- **التطفل المفرط غير المتجانس heteronomous hyperparasitoids**: هى تلك الطفيليات التى تنمو فيها الإناث كطفيل أولى، بينما تنمو الذكور كطفيل ثانوى مفرط على الطفيليات الأولية. حل هذا المصطلح محل المصطلح القديم وهو التطفل الأخوى adelphoparasitoids (adelpho = brother)، والذى فيه تنمو بيضة الأنثى بطريقة عادية داخل العائل الحشري كطفيل أولى، بينما تنمو البيضة الذكر male egg غالباً كطفيل ثانوى فى أو على طفيل أولى بما فيه أختة أو أخواته conspecific daughters داخل بقايا العائل الحشرى العاشب. ومن أمثلة ذلك الطفيل *Encarsia bimaculata* (المتطفل على حوريات الذباب الأبيض *Bemisia tabaci*)، والذي فيه

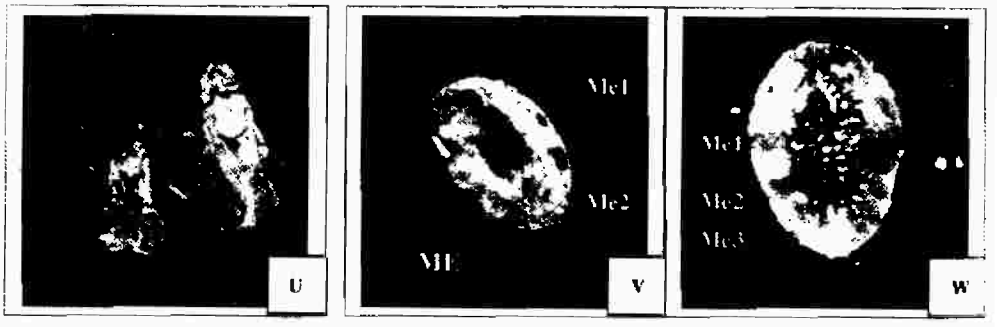
تسلك البيضة الأنثى مسلك الطفيل الأولي (شكل ٤٨:٣)، بينما تنمو البيضة الذكر كطفيل ثانوي على أخته أو أخواته (شكل ٤٩:٣). في حالة عدم توفر العوائل الأولية (الذباب الأبيض) المتطفل عليها بواسطة اليرقات الإناث للطفيل وبحيث لا تجد أنثى الطفيل سوى العوائل المتطفل عليها بيرقات أبنائها الذكور، تقوم تلك الإناث بالتطفل على اليرقات الذكور مرة أخرى لتنمو بيضة الذكر كطفيل ثالثي tertiary parasitoid على أخوه المتطفل بدوره على يرقة أنثى للطفيل (شكل ٤٩:٣). يظهر البراز المتجمع meconium لجنس هذا الطفيل فى صورة كريتان صغيرتان، ولذا فقد يوجد داخل حورية العائل (الذبابة البيضاء) المتطفل عليها بهذا الطفيل كريتان من البراز المتجمع أو أربع أو ست كريات. يشير وجود الكريتان الأوليتان إلى نمو يرقة أنثى متطفلة على الذبابة البيضاء كطفيل أولي. بينما تشير الأربع كريات من البراز المتجمع إلى نمو يرقة ذكر للطفيل على أخته الأنثى كطفيل ثانوى، أما وجود ست كريات فدليل على وجود التطفل الثالثي من يرقة ذكر على اليرقة الذكر لأخيه (شكل ٥٠:٣).



(شكل ٤٨:٣) يوضح : (A) أنثى الطفيل *Encarsia bimaculata* تضع بيضه منتجة للأنثى female egg فى حورية الذباب الأبيض، (B) وخزات وضع البيض، (C) شكل البيضة الأنثى، (D) شكل إنقسام النواة- ويشير السهم إلى الغشاء الجنينى الإضافى extraembryonic membrane، (E) العمر اليرقى الأول للأنثى ويشير السهم إلى المنطقلة الذيلية tail، (F) العمر اليرقى الثانى ويشير السهم إلى جلد الإنسلاخ exuvia، (G) العمر اليرقى الثالث، (H) ما قبل العذراء ويشير السهم إلى البراز المتجمع meconium (أنطونى Antony وآخرون، ٢٠٠٤).



شـــكل (٤٩:٣) يوضح دورة حياة البيضة الذكر للطفيل *E. bimaculata* : **(I)** أنثى تضع بيضه غير مخصبة منتجـة للذكور male egg على يرقة العمر اليرقى الثالث لنفس النوع، **(J)** أنثى تضع بيضه غير مخـصبة منتجـة للذكور male egg على طور ما قبل العذراء للنوع *Encarsia transvena* ، **(K)** أنثى تضع بيضه غير مخـصبة منتجة للذكور male egg على عذراء حديثة التكوين لنفس النوع *E. bimaculata* ، **(L)** بيضه الـذكر male egg على يرقة العمر الثالث للنوع *Encarsia bimaculata* ، **(M)** بيضه الذكر male egg على ما قبل العذراء للنوع *Encarsia bimaculata* ، **(N)** عمر يرقى أول للذكر، **(O)** عمر يرقى ثانى للذكر ، **(P)** العمر اليرقـى الثالـث للذكر **(Q)** العمر اليرقى الثالث للذكر وقد إستهلك كل العائل الأولى، **(R)** طور ما قبل العذراء فى الـذكر M والأنثى F ، **(S)** عذراء تامة النمو فى الذكر M والأنثى F ، **(T)** حشرة كاملة قبـل الخـروج مـن العـذراء (أنطونى Antony وآخرون، ٢٠٠٤).



شكل (٣: ٥٠) يوضح تعرض يرقة ذكر الطفيل *E. bimaculata* إلى التطفل عليها مرة أخرى بواسطة بيضة ذكر لنفس النوع (تطفل ثالثى): (U) حشرة كاملة لأنثى الطفيل على اليمين وذكرها إلى اليسار، (V) يرقة ذكر متطفل عليها مرة أخرى ببيضة ذكر : لاحظ أن Me1 براز اليرقة الأنثى للطفيل- Me2 براز اليرقة الذكر الأول المتطفل على يرقة الأنثى - ME بيضة الذكر الثانى ، (W) عذراء الطفيل موضحة ثلاثة مجاميع من البراز المتجمع وهى Me1 براز يرقة الأنثى- Me2 براز يرقة الذكر الأول المتطفل على يرقة الأنثى - Me3 يشير إلى البراز المتجمع ليرقة الذكر الثانى المتطفل على يرقة الذكر الأول (**أنطونى Antony وآخرون**، ٢٠٠٤).

ليس من الضرورى أن تسلك البيضة الذكر مسلك الطفيل المفرط دائماً فقد تنمو كطفيل خارجى على نفس عوائل إنائه أو على عوائل أخرى. وفى حالات قليلة جداً قد تنمو بيضة كلا الجنسين كطفيليات أولية خارجية.

تتفاوت الأنواع فيما بينها داخل هذه المجموعة من التطفل المفرط غير المتجانس من حيث مكان وضع البيضة الذكر ومكان نموها. فقد تنمو الذكور كطفيليات ثانوية خارجية أو داخلية، وأيضاً من الممكن أن توضع البيضة الذكر فى أو على الطفيل الأولى مباشرة داخل بقايا العائل ويطلق على هذه الحالة التطفل المفرط المباشر direct hyperparasistoidism. تم تسجيل هذه الحالة فى أجناس الطفيليات *Coccophagus, Encarsia, Coccobius, Coccophagoids*. تحتوى هذه الأجناس على أنواع ينمو فيها الذكر داخلياً وبعضها ينمو خارجياً. هذا وقد يمتلك العمر اليرقى الأول للذكر لأنواع مختلفة من جنس *Coccophagus* تواؤمات مورفولوجية مختلفة تمكنه من النمو خارجياً أو داخلياً فى العوائل المختلفة، كما أنه فى بعض الأنواع الأخرى من هذا الجنس قد ينمو الذكر فى البداية داخلياً ويكمل نموه خارجياً. أما التطفل المفرط غير المباشر indirect hyperparasistoidism ففيه توضع البيضة الذكر فى العائل الحشرى العاشب بصرف النظر عن إحتوائه على طفيل أولى أو لا، ولكن غالباً ما توضع البيضة الذكر بعد التطفل بنوع طفيلى آخر. فى هذه الحالة لا تفقس البيضة الذكر إلا بعد أن يلتهم الطفيل الأولى كل محتويات العائل العاشب

والذي يتسبب جفافه فى أن يفقس هذا البيض (البيضة الذكر). يطلق على هذه الظاهرة تثبيط الفقس inhibiting hatching، إذ فى غياب الطفيل الأولى فإن البيضة الذكر للطفيل الثانوى تبقى فى حالة سكون quiescence لمدة قد تصل فى بعض الأنواع إلى ٨٥ يوماً دون فقس تحاط فيها البيضة بغطاء أسود black jacket لحمايتها من مهاجمة يرقات الطفيل الأولى وعند الفقس تلتهم اليرقة الذكر للطفيل المفرط الطفيل الأولى. تم تسجيل هذا النموذج من التطفل فى عدة أنواع منها على سبيل المثال *Coccophagus basalis*، *C. pseudococc* ، *C. gurneyi* ، *Pteroptrix orientalis*.

يتوقف المدى الذى فيه تهاجم الطفيليات الأولية بالطفيليات المفرطة، إلى حد كبير، على عادات الطفيليات الأولية من حيث درجة تعرضها أو إختبائها داخل أغلفة أو شرانق أو محافظ العذارى puparia، ومن حيث طول الفترة التي يقضيها الطفيل الأولي في طور العذراء. عادة عندما يكون العائل غير الطفيلي herbivore معرضاً يكون الطفيل الأولي داخلي التطفل ويكون الطفيل المفرط داخلي أو خارجي التطفل. أما عندما يكون العائل غير الطفيلي مختبأ، يكون الطفيل الأولي خارجي التطفل وكذا الطفيل المفرط أيضاً حيث يكونا محتميين بأغطية العائل غير الطفيلي. أما من حيث طول الفترة التي يقضيها الطفيل الأولي معرضاً فقد وجد أنه كلما طالت تلك الفترة زاد إحتمال التطفل المفرط. فعلى سبيل المثال، وجد أن عذارى الطفيل الأولي *Apanteles melanoscelus* تمكث فترة طويلة داخل شرانقها المعرضة مما يعرضها للهجوم بشدة بواسطة عديد من الطفيليات المفرطة.

نادراً ما يوضح الطفيل المفرط إرتباطاً بعدد قليل من عوائله الأولية بسبب أنها أقل قدرة على التمييز عند إنتخاب عوائلها من الطفيليات الأولية مما يتسبب عنه تزايد في أنواع هذه الطفيليات المفرطة، في منطقة معينة، دون التقيد بوجود عوائلها المعروفة سابقاً من الطفيليات الأولية. إذ سرعان ما يكتشف عديد من الطفيليات المفرطة مرتبطة بالطفيليات الأولية حديثة الإستيراد رغم إستيرادها خالية من الطفيليات المفرطة التي كانت تتطفل عليها في موطنها الأصلي، وغالباً ما تكون الطفيليات المفرطة في الموطن الجديد مختلفة تقسيمياً عن تلك التي كانت مرتبطة بالطفيليات الأولية المستوردة فى موطنها الأصلي.

التعاملات المتباينة للبيض بواسطة الأنثى البالغة

يكون كلا جنسى البيض ذكراً كان أم أنثى متماثلاً بالضرورة داخل فروع المبيض (الإستثناء الوحيد فى طفيل *Pteroptrix orientalis*)، لذا فإن أى تغير فى الشكل بينهما غالباً ما

يحدث بعد وضع البيضة بواسطة أنثى الطفيل. عادة ما يكون للبيضة الذكر الموضوعة خارجياً ساقاً stalk أو عنقاً pedicel فى النهاية الأمامية، وقد سجلت معظم الحالات لطفيليات خارجية مباشرة. أما البيضة الذكر داخلية التطفل فهى مشابهة تماماً للبيضه الأنثى، مما يظهر أن وجود هذا النتوء مرتبط بحياة الطفيليات خارجية التطفل فقط وربما يخدم فى تثبيت البيضة فى جسم العائل (الطفيل الأولى) أو لمنع فقد الماء. فى الطفيل *Euxanthellus philippiae* تمتلك البيضة الذكر نتوءاً على جانب البيضة لتثبيتها بالعائل الثانوى(يرقات الطفيل الأولى) وبسبب وضعها هذا، فإنه يظهر أنه غدى المنشأ أكثر من كونه إلتواء أو تشوه بسيط فى قشرة البيضة.

هناك من الظواهر أيضاً ما يدل على أن الإناث تستخدم الإفرازات الغدية لتغليف أسطح البيض الذكر والبيض الأنثى بوسائل مختلفة. فقد لوحظ أن البيضة الذكر فى الطفيل المفرط غير المباشر *Coccophagus gurneyi* لا يتم كبسلتها فى العائل (البق الدقيقى)، بينما البيضة الأنثى يتم كبسلتها بإنتظام. وحيث أن كلا نوعى البيض موضوع فى نفس الوسط البيئى، فالمتوقع أن إناث الطفيل تعامل أسطح كل منهما بمعاملة مختلفة.

فى التطفل المفرط غيرالمتجانس قد يوضع كل من البيضة الذكر والأنثى فى نفس الموقع أو فى مواقع مختلفة. فعلى سبيل المثال، فى الطفيل *Coccophagus basalis* يوضع جنسى البيض فى عقدة تحت المرىء. وعلى العكس من ذلك فى حالة الطفيل *C. semicirculari*s توضع البيضة الأنثى بصفة عامة فى القناة الوسطية للعائل، بينما البيضة الذكر فتوضع فى الأعمار اليرقية المبكرة لليرقات المتطفل عليها. كذلك فى حالة الطفيل *Encarsia smithi*. توضع البيضة الأنثى فى أنابيب ملبيجى للعائل بينما البيضة الذكر توضع داخل اليرقة البالغة أو العذراء للطفيل الأولى.

مورفولوجيا اليرقات

فى الطفيليات المفرطة غير المتجانسة يختلف شكل اليرقة الذكر عن اليرقة الأنثى، وبصفة خاصة فيما يتعلق بوجود أو غياب الثغور التنفسية العاملة فى العمرين الأولين. فاليرقة الذكر خارجية التطفل تمتلك ثغوراً تنفسية مفتوحة فى هذين العمرين، أما اليرقة الأنثى فتفتقر إلى هذه الثغور apneustic. سجل هذا الإختلاف فى عديد من تلك الطفيليات. على العكس من ذلك فإن ذكور الطفيليات داخلية التطفل تتشابه فى الشكل العام مع إناثها وفى عدم إمتلاكها لثغور تنفسية مفتوحة عاملة فى هذين العمرين. أما فى الأعمار اليرقية المتقدمة فالاختلافات فى عدد الثغور التنفسية بين يرقات الذكر والأنثى أقل وضوحاً. فعلى سبيل المثال، تمتلك يرقات الذكور كاملة

النمو للأنواع *Encarsia lutea* و *E. tricolor* و *E. aleuroilicis* تسعة أزواج من الثغور التنفسية مقابل ثمانية فقط فى اليرقات الإناث، بينما يمتلك النوع *E. dichora* ستة أزواج فى يرقات الذكور وخمس أزواج فى يرقات إناثه.

فى بعض الحالات، قد يختلف تماماً يرقات كلا الجنسين فى شكل النموذج اليرقى وفى وجود الأشواك، وليس من المعروف سبب هذه الثنائية فى الشكل بين الجنسين. فعلى سبيل المثال، فى الطفيل *Coccophagus capensis* تكون الذكور طفيليات ثانوية وبذا ينمو كل من الذكور والإناث فى نفس العائل، لكن تكون اليرقة الأنثى من النموذج الذنبى caudate بينما يكون الذكر من النموذج التيلى teleaform مغطى بأشواك على البطن. وفى النوع *C. gurneyi* يوجد شكلين لليرقات الذكر، وهما نموذج الطفيل الخارجى غير المباشر ونموذج الطفيل الداخلى المباشر، إذ يظهران إختلافات مورفولوجية أثناء النمو.