الباب الخامس

السلوك السروحى للطفيليات والمفترسات الحشرية

١- إختيار العائل والتخصص العائلى

- ملاقاة وسط الإنتشار العام، ووسط إنتشار العائل
  - ملاقاة وسط الإنتشار العام
  - ملاقاة وسط إنتشار العائل
- ملاقاة الطفيليات لعوائلها
- قبول العائل
- صلاحية العائل
- تنظيم نمو العائل

٢- دفاعات العائل ضد الأطوار غير الكاملة والكاملة للطفيليات وردود فعل تلك الطفيليات

- دفاع العائل ضد الأطوار غير الكاملة للطفيل
- السبل المضادة لدفاعات العائل
- المعالجة السلوكية للعائل
- دفاع العائل ضد كوامل الطفيليات
- دفاع الطفيليات ضد المفترسات

٣- سلوك إختيار العائل فى طفيليات البيضة

٤- إختيار الفريسة والتخصص الفرائسى

obeikandi.com

obeikandl.com

السلوك السروحى للطفيليات والمفترسات الحشرية

FORAGING BEHAVIOUR OF INSECT PARASITOIDS AND PREDATORS

١- إختيار العائل والتخصص العائلى Host Selection and Host Specificity

قد تخرج كوامل الطفيليات والمفترسات الحشرية من العذارى فى وسط إنتشار يحتوى على عوائلها أو فرائسها وفى هذه الحالة تحتاج فقط إلى تتبع عوائلها أو فرائسها وليس إلى تتبع وسط إنتشارها. قد يزداد الأمر صعوبة وتعقيداً عندما يختلف وسط إنتشار العائل أو الفريسة عن الوسط الذى يتوفر فيه الغذاء اللازم لكوامل تلك الطفيليات والمفترسات مثل الندوة العسلية والرحيق وحبوب اللقاح، خاصة فى الطفيليات مستمرة تكوين البيض synovigenic والتى تحتاج للغذاء أولاً قبل وضع البيض. فى هذه الحالة يتحتم على العدو الحيوى أن يوازن بين البحث عن العائل والبحث عن الغذاء. وقد يزداد الأمر تعقيداً عن ذلك عند خروج الحشرات الكاملة للأعداء الحيوية من العذارى فى وسط لا يتوفر فيه العائل المناسب ولا الغذاء المناسب، وربما يرجع عدم تواجد العائل المناسب فى وسط خروج كوامل الأعداء الحيوية إلى:-

١- هلاك وموت النباتات المناسبة لنمو العائل الحشرى.

٢- إنخفاض تعداد العوائل الحشرية فى وسط وجود الطفيل أو المفترس نتيجة لنشاط تلك الأعداء الطبيعية.

٣- إستخدام المبيدات الحشرية التقليدية أو الحيوية أو أى نشاط بشرى آخر.

٤- عوامل بيئية غير مناسبة لظهور أو بقاء العائل الحشرى.

٥- تحول العائل إلى عمر أو طور غير مناسب للتطفل أو الإفتراس بواسطة عدو حيوى معين.

ونتيجة لعدم تواجد العائل المناسب فى الوقت المناسب، يلزم أن يتتبع العدو الحيوى عائله وبسرعة وذلك لضمان حفظ النوع. ولكي تقابل الطفيليات أو المفترسات عوائلها أو ضحاياها، لابد لها من التفكير السريع (شكل ١:٥) والإجابة على عدة تساؤلات بصورة سريعة وحاسمة لأن طول حياتها فى الطور الكامل يكون قصيراً ولابد لها من إستثمار تلك الفترة الإستثمار الأمثل، ومن تلك الأسئلة:-

obeikandi.com

شكل (١:٥) أنثى طفيل الترايكوجراما تفكر فى كيفية الوصول للعائل

١- ما هى المواقع habitats التى لابد لها من زيارتها؟
٢- ما هو نوع العائل المفضل للتطفل أو الإفتراس؟
٣- ما هى أنواع الروائح odours والمشعرات (المحفزات) cues التى يمكن الإعتماد عليها فى الوصول لذلك العائل؟
٤- ما هو حجم الحضنة اللازم وضعه داخل العائل أو بجوار الضحية؟
٥- هل يتم قبول العوائل المتطفل عليها أم لا؟
٦- كيفيه إستغلال العائل، هل فى التغذية أم فى التطفل عليه؟
٧- ما هو نوع الجنس الذى يجب أن تنتجه (ذكراً أم أنثى)؟
٨- ما هى المدة اللازمة لتواجدها فى هذا المكان ومتى تتركه؟

وبناء على ذلك، فإن العدو الحيوى الناجح لابد له من المرور في سلسلة من الخطوات الفرضية أو النظرية حتى يصل لعائله ويستغله الإستغلال الأمثل. كان أول من وضع تلك الخطوات هو العالم سولت Salt عام ١٩٣٥ والعالم لينج Laing عام ١٩٣٧ في صورة خطوتين فقط إلي أن قام العالم فلاندرز Flanders عام ١٩٥٣ بإضافة خطوات أخرى، ثم قام العالم دوت Doutt عام ١٩٦٤ بدمج كل الإقتراحات السابقة في صورة أربعة خطوات وهي الأربعة خطوات الأولى التالية إلى أن قام العالم فينسون Vinson عام ١٩٧٥ بإضافة الخطوة الخامسة وعلى ذلك تكون خطوات إختيار العائل كما يلي:

١- ملاقاة وسط الإنتشار العام، ووسط إنتشار العائل	Habitat location & Host habitat location
٢- ملاقاة العائل أو (إيجاد العائل)	Host location **or** host finding
٣- قبول العائل أو (التعرف على العائل)	Host acceptance **or** host recognition
٤- صلاحية العائل	Host suitability
٥- تنظيم نمو العائل	Host regulation

جدير بالذكر أن تلك الخطوات الخمسة توجد أيضاً عند إختيار الحشرات المفترسة predatory insects لفرائسها، وكذا الحشرات العاشبة (الحشرات المتغذية على الأعشاب) herbivore insects لعوائلها النباتية. وعلى الرغم من أن هناك العديد من الآراء والملاحظات على تلك الخطوات، إلا أن جميع الآراء إتفقت من حيث المبدأ على مصداقية وأهمية عملية إختيار العائل. وعلى الرغم

obeikandi.com

من وجود هذا التسلسل الجميل والممتع في عملية التطفل الناجحة، إلا أنه من الممكن أن يحدث في الطبيعة إندماج للعديد من الخطوات معاً أو أن تسبق خطوة خطوة أخرى أو يحدث تداخل أو غياب أو تحور لخطوة معينة من تلك الخطوات.

أولاً: ملاقاة وسط الإنتشار العام، ووسط إنتشار العائل

Habitat Location & Host Habitat Location

أ- ملاقاة وسط الإنتشار العام habitat location

تشترك جميع الحشرات والكائنات الحية معاً في مهمة رئيسية ألا وهي ملاقاة الوسط المناسب للغذاء أو وضع البيض أوالتكاثر. أيضاً من المهم أن نذكر أنه على الرغم من أن ملاقاة وسط إنتشار العائل هي أول خطوة من خطوات التطفل أو الإفتراس الناجح، إلا أن هذه العملية لم تلق حتى الآن الإهتمام الكافي من الباحثين.

يقع عبء البحث عن وسط إنتشار العائل (العائل النباتي) غالباً على الحشرة الكاملة في كل أنواع الحشرات المعروفة، وقليلاً ما يقع هذا العبء على الأطوار غير الكاملة. على سبيل المثال نجد أن أنثى الطفيل *Prosena siberita* تتوالد بوضع يرقات العمر الأول في التربة وتأخذ هذه اليرقات على عاتقها شق أنفاق داخل التربة حتى تصل إلي عائلها وهي الجعاليات. أيضا تضع إناث الطفيل التاكيندي *Lexoophaga diatraeae* يرقات العمر الأول في مكان تواجد براز العائل، وعلى اليرقة أن تبحث عن عائلها بنفسها.

بعيداً عن الكوارث المفجعة مثل الفيضانات، والأعاصير، والرياح العنيفة، وهلاك المواطن، فهناك عاملين رئيسيين مهمين يؤثران على تواجد أنثى الطفيل في موقع بعيد عن وسط إنتشار عائله، وهى الظاهرة التي تحتم نمو القدرة على ملاقاة وسط إنتشار هذا العائل. هذين العاملين هما خروج إناث الطفيل emergence، وإنتشار إناث الطفيل dispersal.

خروج إناث الطفيل emergence

عادة ما تهلك الطفيليات عوائلها قبيل إكتمال نموها. وفي الحقيقة، فإن إهلاك العائل يعتبر أحد الإختلافات الرئيسية بين الطفيليات والمفترسات. الأكثر من هذا، فإنه عند خروج إناث الطفيل، فإن عشيرة العائل التي منها خرجت تلك الطفيليات ربما تكون قد إكتمل نموها، ولذا فقد يكون العائل غير متواجد عادة أو يتواجد في طور غير مناسب للتطفل عليه. عادة ما تتكتل المجتمعات الحشرية مكانياً أو زمانياً أو كليهما، ويتغير توزيع هذه التكتلات من موسم لآخر ومن سنة إلى أخرى. لذلك فإنه حتى في الطفيليات التي يمكن أن تتزامن مع عشائر عائلها أثناء

خروجها، فقد يكون هذا التزامن مع الطور المناسب من العائل في وقت تواجده (التوافق الزماني) وليس بالضرورة التزامن معه في المكان (التوافق المكاني). مثل هذه الظاهرة أدت بالضرورة إلى نمو وتطور الميكانيكيات الكافية لملاقاة أوساط إنتشار مناسبة للعائل. ينطبق نفس الشئ على الأنواع الحشرية نباتية التغذية وبصفة خاصة الأنواع منها المتغذية أو واضعة بيضها على عوائل نباتية ليست مستديمة أو ما يعرف بالعشبيات الحولية.

الإنتشار dispersal

يعتبر الإنتشار هو العامل الثاني الذي يؤدي إلى تواجد طفيل ما في موقع بعيد عن عشيرة عائله. هناك عوامل كثيرة يمكن أن تؤثر على إنتشار إناث الطفيل منها:

أ- فترة ما قبل وضع البيض Pre-ovipostional period

في كثير من الحالات، خاصة في الطفيليات مستمرة تكوين البيض synovigenic parasitoids، غالباً ما تكون الأنثى عند الخروج من العذراء غير مستعدة للتكاثر ووضع البيض ويكون كل نشاطها متجه لإتمام عملية التزاوج mating والبحث عن المأوي shelter finding، والبحث عن الغذاء food finding. خلال هذه الفترة، تكون الأنثى غالباً غير مستعدة لإستقبال المشعرات الصادرة من العائل host associated cues أو حتى من وسط إنتشاره host habitat cues. على سبيل المثال وجد أن إناث الطفيل *Opius fletcheri* لا تستجيب لوسط إنتشار عائلها حتى اليوم الثالث من خروجها من العذارى. كذلك وجد أن إناث الطفيل *Pimpla ruficollis* المتطفلة على حشرة *Rhyaciona buoliana* عند خروجها من العذراء لا تتقبل زيت الصنوبر المنبعث من العائل النباتى عند إختباره فى جهاز مقياس الشم olfactometer، بل قد يكون له تأثير طارد repellent للطفيل مما يؤدى إلى تشتتها فى وسط الإنتشار، ولكن بعد مرور ٣-٤ أسابيع من الخروج و بعد إكتمال نمو المبايض، ينقلب الوضع وتنجذب إناث الطفيل لهذا المركب داخل وسط الإنتشار. على الرغم من تلك الأمثلة، إلا أن هناك العديد من الطفيليات والمفترسات التي تستجيب لوسط إنتشار العائل بعد بضعة ساعات من الخروج من العذارى ويكون لمثل هذه الطفيليات أو المفترسات كمية كبيرة من البيض الناضج داخل مبايضها ولديها كذلك مخزون غذائى كاف وبالتالى عليها أن تبحث عن العائل وتنتشر فى وسط الإنتشار.

ب- تعليم أو تمييز العائل Host marking or host discrimination

تم صك هذا المصطلح host discrimination ليوضح كفاءة إناث الطفيليات فى تجنب مهاجمة أو قبول العائل المتطفل عليه، وتقليل البحث فى الوسط الذى تم بحثه من قبل بواسطة طفيل آخر. ولقد كان سولت Salt عام ١٩٣٥ هو أول من سجل أن الطفيل يترك "عاملاً " factor

يمنع حدوث هجوم لاحق، وقد أطلق (فلاندرز Flanders، ١٩٥١) على هذه المادة فيما بعد إسم عامل الأثر spoor factor، ثم قد أشير إليه بمدلولات مختلفة منها عامل الإنتشار dispersal factor أو عامل التعليم marking factor.

ولعل من مميزات تعليم العائل هو تقليل التنافس بين إناث النوع الواحد أو بين إناث الأنواع المختلفة، وتقليل الفقد فى البيض، والإستثمار الأمثل لوقت الطفيل وكذلك الإنتشار وكلها عمليات متداخلة مع بعضها البعض. ونظراً لأن كمية الغذاء المتوفرة فى العائل الواحد محدودة، فإنه من الأفضل أن يتم وضع بيضة واحدة أو عدد محدود من البيض فى أو على الفرد الواحد من العائل حتى تستطيع ذرية الطفيل إكمال نموها.

بالنسبه لأهمية تمييز العائل ودوره فى إنتشار الطفيليات، فقد ذكر أن كثير من الطفيليات تظهر رغبة كبيرة فى البحث المكثف عن العائل intense searching بعد وضع البيض وخاصة فى المناطق المحيطة به، ولهذه الظاهرة أهمية كبرى عند الأخذ فى الإعتبار توزيع العائل host distribution الذي يتواجد على الصور التالية:

١- الكثافة العالية للعائل خلال مساحة شاسعة حيث يكون العائل متوفراً ومتاحاً خلال معظم المساحة المتاحة.

٢- العائل يشغل مناطق محددة داخل الوسط habitat وهناك مناطق أخرى لا يشغلها، أي أنه متكتل في توزيعه.

٣- الكثافة المنخفضة والمتساوية للعائل على المساحة.

فى الحالة الأولى والثانية يؤدى تمييز العائل إلى تحفيز الطفيل على البحث المكثف عن العائل إذ من المتوقع أن يقود إلى إكتشاف عوائل إضافية وبالتالى يزيد من فرصة ملاقاة الطفيل لعوائله المتوفرة أصلاً فى االبيئة. أما فى الحالة الثالثة فإن البحث المكثف في المنطقة عند ملاقاة العائل المتطفل عليه غير مجد ويعتبر ضياعاً لوقته ومجهوده. تم تسجيل هذه الإستراتيجية أيضا فى كثير من الكائنات الحية الأخرى ويشار إليها بالبحث الناجح المحفز (SMS) success motivated searching. فى حالة المفترسات التى لها هذه الخاصية (SMS)، فإنها تزيل الفرائس (مصادر الغذاء) من وسط الإنتشار وبالتالى تُحد من فرصة ملاقاة مصدر الغذاء فى هذه المنطقة لاحقاً. أما فى حالة الطفيليات، فيكون لهذه الخاصية بُعد آخر، حيث فى حالة التطفل على عوائل غير متحركة sessile hosts فإن هذه الظاهرة تزيد من معدل مقابلة الطفيل لعائل متطفل عليه من قبل، خاصة مع زيادة العدد المتطفل عليه من العائل فى وحدة المساحة. أما إذا كان العائل

obeikandl.com

المتطفل عليه متحرك، فإن أهمية فيرومون التعليم تكون قليلة وبالتالى فإن وضع البيض فى عائل متطفل عليه من قبل ما هو إلا فقد للبيض والوقت والطاقة وبالتالى تكون أهمية تعليم العائل host marking هو تجنب كل هذه الأنشطة السلبية للأعداء الطبيعية. وعلى هذا، فإنه من الأفضل لإناث الطفيليات أن تترك أو تغادر فوراً المنطقة التى يتواجد فيها عوائل متطفل عليها والبحث عن منطقة أخرى أكثر إنتاجية productive habitat.

جـ - كثافة العائل Host density

من المعروف أن قلة الكثافة العددية للعائل المناسب أو وجود العائل غير المناسب يؤدى إلى تقليل الوقت الذى يقضيه العدو الحيوى فى بيئة معينة. كذلك فإن وجود العائل بكثافة منخفضة وغير كافية insufficient number قلما يشجع الطفيل على البقاء فى تلك المنطقة. من المعروف أيضاً أن أى أنثى للطفيل سوف تقضى فترة زمنية محددة فى وسط habitat معين حتى لو كان غير جيد low quality habitat، ولكن عند حد معين فإنه من الأفضل أن تغادر أنثى الطفيل المكان. وعلى هذا فمن المسلم به، أن تغادر، وبسرعة، أنثى الطفيل مكان خال من العائل المناسب توفيراً للجهد والطاقة والوقت. ولكن فى حالة ما إذا تم العثور على العائل (بواسطة الكيروموناتى)، فإن بقاء الطفيل بصورة أطول، فى مثل هذا المكان يكون مقبولاً، كما أن معاملة ورش مثل هذه الكيميائيات على النباتات يزيد من بقاء الطفيل على النباتات وبالتالى يزيد من فرصة مقابلة العائل وزيادة نسبة التطفل.

د- العوامل البيئية Environmental factors

قد تؤثر العوامل البيئية على إنتشار الطفيليات والمفترسات. وعلى الرغم من وجود قليل من الدراسات حول هذه النقطة، إلا أنه إذا وجد العدو الحيوى فى موقع جيد من حيث توفر العائل فإنه فى بعض الأحيان قد يكون مضطراً لمغادرة المكان بسبب الظروف البيئية غير المواتية له مثل الحرارة والرياح .....إلخ. على سبيل المثال، وجد أن الرياح تقلل من الكفاءة البحثية لكثير من أنواع الطفيليات والمفترسات الحشرية. كذلك فإن شدة الضوء قد تؤدى الى تقليل الكفاءة البحثية أو فشل البقاء فى مكان معين. كذلك وجد أيضاً أنه على الرغم من توفر ذبابة الصوب البيضاء *Trialeurodes vaporariorum* بتعداد مناسب داخل الصوب، إلا أن عدم توفر درجة الحرارة المناسبة (٢٠°م فأكثر) يؤدى إلى تقليل نشاط الطفيل *Encarsia formosa* وبالتالى التقليل من كفاءته فى ضبط تعداد هذه الآفة تحت الحد الإقتصادى للضرر.

هـ - العوامل البيولوجية Biological factors

من المعروف أن كثيراً من الطفيليات تضطر إلى ترك مكان أو وسط جيد وتنتقل إلى وسط آخر وذلك لعدم توافر العدد الكافى من البيض الناضج mature eggs داخل المبايض خاصة فى الطفيليات مستمرة تكوين البيض synovigenic parasitoids. فى مثل هذه الحالة، يكون إنتشارها إلى مكان آخر بغرض البحث عن الغذاء. أيضاً، فإن كثيراً من الأعداء الطبيعية قد تضطر إلى ترك مكان جيد فى حالة تواجد منافسين لها من طفيليات أولية او مفرطة أو مفترسات، ولعل من أكثر الأمثلة المعروفة هو قلة نشاط الطفيليات ومن ثم إنخفاض نسبه التطفل لكثير من الطفيليات الحشرية نظراً لتواجد النمل على النباتات. أيضاً فقد ثبت أن الكفاءة البحثية لكثير من طفيليات الذباب الأبيض التابعة لجنس *Encarsia* ومن ثم الكفاءة الفعلية فى مكافحة الآفة المستهدفة (الذباب الابيض) تعتمد على تعداد ونشاط الطفيليات المفرطة.

و - الحالة الغذائية للعدو الحيوى Nutritional state

ثبت بما لا يدع مجالاً للشك أن الحالة الغذائية لعدو حيوى ما تؤثر بصورة رئيسية ليس فقط على إنتشاره فى الوسط بل وعلى قبوله للعائل أيضاً. على سبيل المثال، وجد فى كثير من الحالات، خاصة فى الأعداء الطبيعية التى تحتاج إلى وجبة غذائية قبل وضع البيض anautogenous natural enemy، أن عدم توفر الغذاء المناسب فى وسط الإنتشار (على الرغم من توفر العائل المناسب) يؤدى إلى تجاهل العائل تماماً وإنتشارها فى وسط آخر للبحث عن الغذاء. وهنا فعلى العدو الحيوى الناجح أن يوازن بين الإنتشار بحثاً عن الغذاء والإنتشار بحثاً عن العائل خاصة فى أوساط الإنتشار التى لا تحتوى على كل من الغذاء والعائل فى نفس الزمان والمكان. من أهم مصادر الغذاء اللازمة بصورة رئيسية للعدو الحيوى والهامه للبقاء الندوة العسلية، وحبوب اللقاح، والرحيق. ولعل من الواجب ذكره أن الإتجاه العام حالياً هو زراعة نباتات مزهرة وغنية بجوار المزارع التى يطلق فيها الأعداء الحيوية وذلك بغرض تقليل فرص إنتشار العدو الحيوى خارج وسط الإنتشار المطلوب تركيزه بها لمكافحة آفة معينة.

إختيار وإستخدام مصادر الغذاء أو مصادر وضع البيض

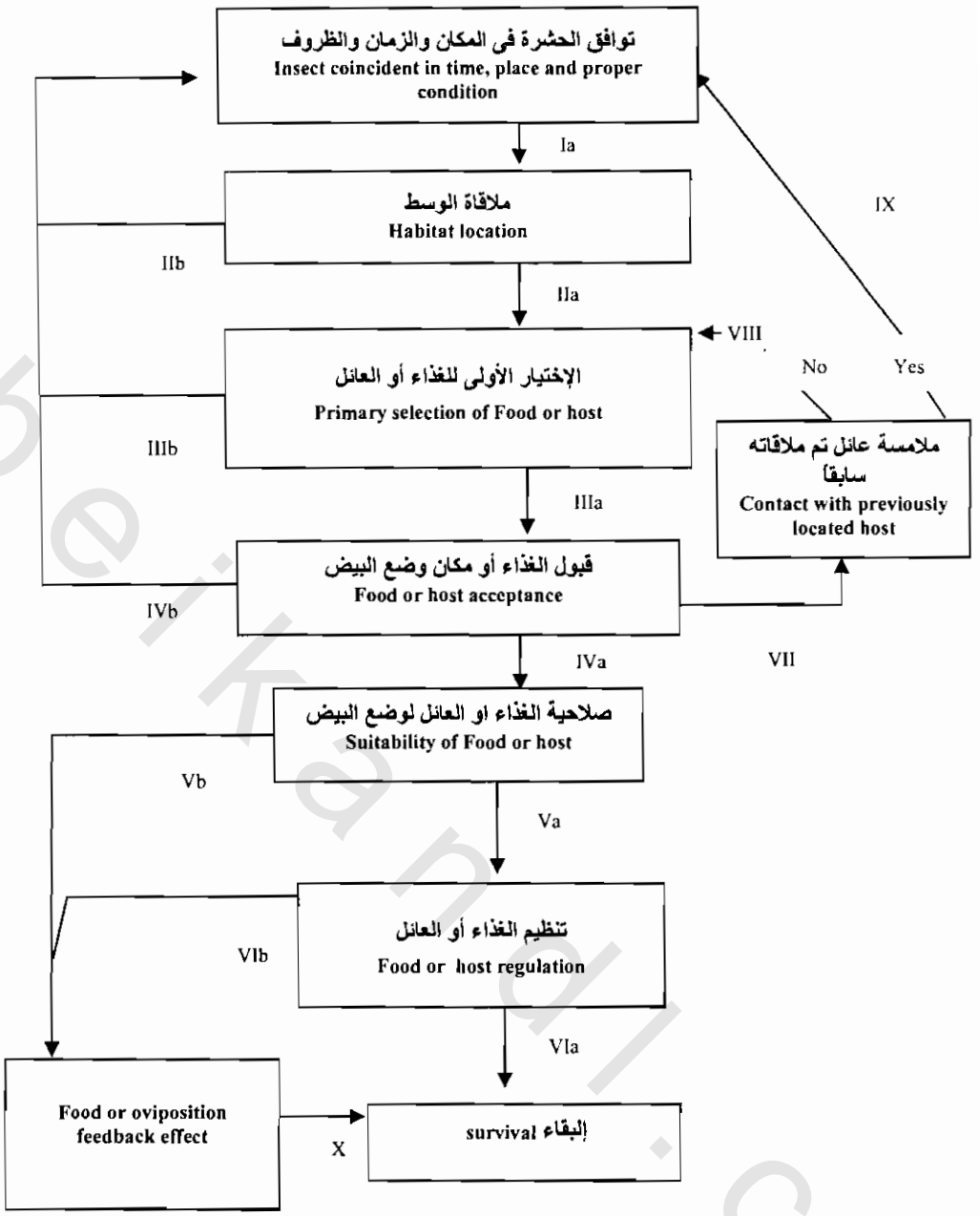
Selection and use of food or ovipositional resources

من المعروف أنه فى كل أنواع الحشرات لابد أن تتوافق مع غذائها، وكذلك مع أماكن وضع البيض، وأن تكون درجة الحرارة والرطوبة والرياح والضوء مناسبة. أيضا تتشابه كثيرمن الحشرات العاشبة herbivores مع الطفيليات فى كثير من خطوات إختيار العائل أو الغذاء (من Ia

obeikandi.com

– IIIa) (شكل ٢:٥). مثال على ذلك ماهو معروف عن فراشة الغجر *Lymantria dispar* التى تتشابه مع الطفيل التاكيندى *Lixoophaga diatraeae* فى أن كليهما يضع نسله على مسافة من غذاء هذا النسل، وعلى الأطوار غير الكاملة لكليهما أن تكمل بنفسها الخطوات المتبقية للبحث عن العائل أو الغذاء، وأن كليهما يقف عند المرحلة (IIa). كما أن الحشرات الكانسة أو المفترسة والعاشبة عند بحثها عن غذائها تتبع نفس الخطوات من (Ia: IIIa) ثم بعد ذلك تنتقل إلى تقدير مدى ملائمة الغذاء أو العائل host or food suitability ولكن الخطوة الأخيرة وهى تنظيم نمو العائل أو الغذاء host or food regulation فإنها تكون أكثر أهمية فى كل من الحشرات المفترسة والمتطفلة. وجد أن الحشرات المتغذية على النباتات عند وضعها للبيض على أو داخل العائل تفرز مواداً ضارة أو قليلة الضرر بالنباتات وذلك من أجل تنظيم العائل النباتى. من أمثلة ذلك يرقة سوسة لوز القطن *Anthonomus grandis* التي تفرز مواد كيميائية عند إنسلاخها تؤدى إلى إنفصال اللوز (الموجود بداخله اليرقات) عن باقى النبات. أيضاً خنافس القلف من النوع *Dendroctonus* sp. لابد أن تشغل أشجار العائل بتعداد كبير حتى تتغلب على مقاومة العائل وذلك لضمان نجاح نمو الحضنة (الأطوار غير الكاملة) مما يؤدي إلى موت الشجرة أو جزء منها. كذلك نمو الأورام النباتية ما هو إلا مثال آخر لهذه العملية الهامة. كذلك تعمل الطفيليات الحشرية على تنظيم نمو العائل بما يتناسب مع نمو أطوارها غير الكاملة مثل طفيل *Copidosoma desantisi* المتطفل على بيض فراشة درنات البطاطس حيث يعمل الطفيل على إبطاء نمو الأطوار اليرقية للعائل. أيضاً ذكر أن الطفيل *Microplitis croceipis* يحقن فيروس داخل العائل ليرفع من مستوى سكر التريهالوز trehalose فى دم العائل، وكذلك الطفيل *Campoletis sonorensis* يبطىء من سرعة نمو عائله *Heliothis virescens*.

من الجدير بالذكر هنا أن نجاح وصول الطفيل لعائله (أو مكان وضع البيض) أو مصدر الغذاء يكون دافعاً أو حافزاً stimulus لإستمرار البحث الناجح المحفز SMS. ولكن عند ملامسة الطفيل لعائل أو مصدر غذاء تم ملاقاته من قبل طفيل آخر، فإن ذلك يؤدى إلى مغادرته للمكان والإنتشار إلى مكان آخر. أيضاً من المهم أن نذكر هنا أنه عند أى خطوة من الخطوات السابقة الخاصة بإختيار العائل أو مصدر الغذاء، فإن الطفيل قد يفشل فى الإستمرار فى البحث نتيجة لفشله فى إستقبال وإستخدام المنبهات أو المشعرات المناسبة appropriate stimuli or cues وبالتالى الإنتشار إلى مكان آخر (XI).



شكل (٢:٥): رسم تخطيطى لخطوات إختيار العائل أو الغذاء بواسطة الأعداء الطبيعية أو الحشرات الأخرى

obeikandl.com

ب- ملاقاة وسط إنتشار العائل Host habitat location

من المعروف أن التوجه orientation الجيد لمعظم الحشرات من مسافة متر أو أكثر غالباً ما يكون إستجابة للكيميائيات المتطايرة volatile chemicals، أوالضوء light، أوالصوت sound، أو الرؤيه vision، أو أي صورة أخرى من صور الإشعاعات الكهرومغناطيسية electromagnetic radiations. هناك عدة مصادر لهذه العوامل وهى (شكل ٣:٥):-

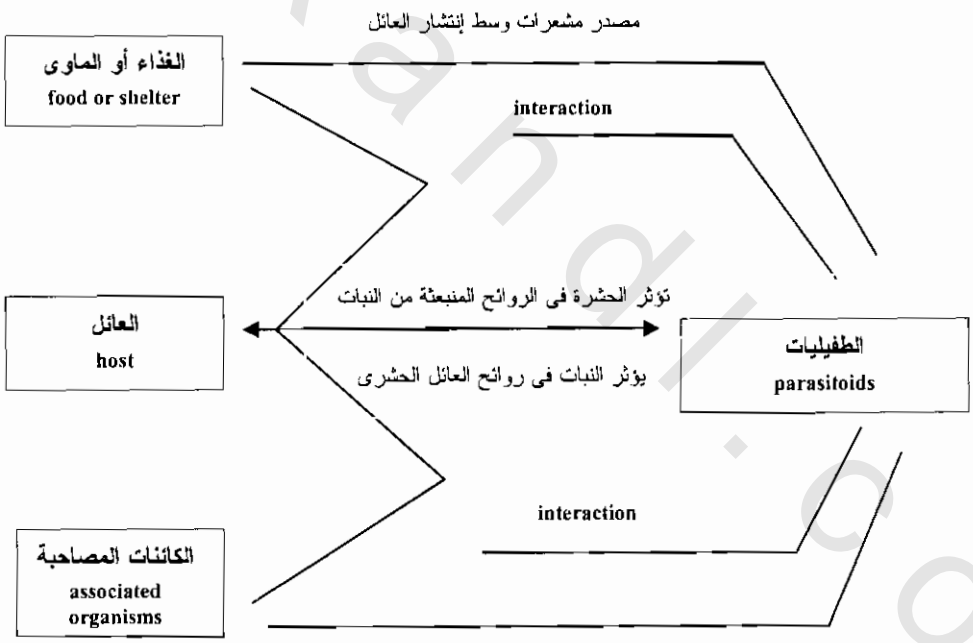
١- العائل Host

٢- غذاء العائل أو المأوى Host's food or shelter

٣- الكائنات المصاحبة للعائل Associated organisms to the host

٤- التفاعل بين كل هذه العوامل مجتمعة Interaction between all factors

تعتبر النباتات هى العامل الأكثر أهمية فى إنتاج هذه الروائح التى يستدل فيها على وسط إنتشار العائل، أما الوصول أو إيجاد العائل أو مصدر الغذاء ووضع البيض لكل من الحشرات العاشبة أو المترممة، فإنه غالباً ما يكون إستجابة لمصادر كهرومغناطيسية (الرؤية) أو كيميائية علاوة على حركة العائل وكلها مصادر هامة تستخدم بواسطة الطفيليات والمفترسات للوصول للعائل.



شكل (٣:٥) رسم مبسط يوضح مصادر الروائح أو المشعرات المختلفة المستخدمة فى ملاقاة وسط الإنتشار

يتم تقسيم توجه الأعداء الطبيعية وإستجاباتها للروائح وفقاً لمسافة الإرسال والإستقبال إلى:

١- **توجه قصير المدى short range orientation**: فيها يتم الإرسال والإستقبال خلال مسافات قصيرة نسبياً (سنتيمترات محدودة) من المصدر مثل الإهتزاز وحركة العائل والكيميائيات التى تعمل فى نطاق أو مسافات قصيرة.

٢- **توجه طويل المدى long range orientation** وفيه يكون التوجه من خلال مسافة أطول قد تطول لعدة مترات أو أكثر، وهذه المجموعة تشمل الكيميائيات المحمولة عبر الهواء، والرؤية، والصوت وكذلك الجاذبات النباتية plant synomones.

هناك عدة عوامل تلعب دوراً هاماً فى عملية ملاقاة الطفيل لوسط إنتشار عائله منها:-

ا) **نوع العائل النباتى Host plant**: برهنت كثير من الدراسات بشكل قاطع على الدور الذى يلعبه العائل النباتى فى توجه أوجذب الطفيل إلى وسط إنتشار عائله. على سبيل المثال، وجد أن الطفيل *Cardiochiles nigriceps* ينجذب إلى نباتات دخان خالية من الإصابة، وكذلك وجد أن الطفيل *Opius fletcheri* ينجذب إلى مكان تواجد عائله بصرف النظر عن وجوده فيه. أيضاً من المعروف أن الطفيل *Macrobracon brevicornis* ينجذب لعائله الحشرى *Helicoverpa armigera* عندما يتواجد فقط على نباتات *Antirrhinum* sp. رغم أنها تصيب عدداً كبيراً من العوائل النباتية. أيضاً وجد أن الطفيل *Cotesia nigriceps* المتطفل على حشرة *Heliothis virescens* يهاجم ذلك العائل الحشرى على العديد من العوائل النباتية مثل القطن والذرة والدخان ولكن لم يتم تسجيله على تلك الآفة على نباتات الفول السودانى.

ب) **تفضيل وسط الإنتشار Habitat preference**: ليس فقط العائل النباتى هو الذى يلعب دوراً أساسياً فى جذب الطفيل لملاقاة عائله، بل وجد أيضاً أن أفضلية وسط الإنتشار له دور كبير هو الآخر فى ذلك. يتم إختيار وتفضيل الموقع بواسطة عدة عوامل تتضمن الحرارة، والرطوبة، وشدة الضوء، والرياح، والغذاء. وهناك عدة أمثلة على ذلك نذكر منها:

١- وجد أن الطفيل *Cotesia nigriceps* يكون نشطاً جداً فى البحث عن عائله على نباتات الدخان فى المواقع المفتوحة المشمسة open-sunlight habitats، ولكن إذا ما تم نقل النباتات إلى أرض الغابات مثلاً أو مواقع مظللة، فإن قدرة البحث لدى الطفيل تكون ضعيفة جداً. كذلك وجد أن الطفيل يفضل دائماً النباتات المصابة بيرقات دودة الدخان ولم تهبط الإناث على العائل الذى تم إتلافة ميكانيكياً (عن طريق قطع جزء من الأوراق)، كما إزدادت فترات بقاء وعدد

obeikandl.com

زيارات الطفيل على النباتات المصابة. ويوضح جدول (١:٥) ملاحظات على زيارة هذا الطفيل لنباتات الدخان في مواقع مختلفة في وجود أو عدم وجود يرقات عائله.

٢- وجد أن الطفيلين *Chelonus insularis* و *C. texanus* يفضلا البحث عن العائل فى الأجزاء السفلية من العشب أو النباتات حتى عند الإطلاق على الأجزاء العلوية منها.

٣- سجل أن الظروف البيئية داخل الوسط تلعب دوراً كبيراً فى إنتشار ومهاجمة العوائل النباتية المتاحة بالحشرات العاشبة وكذلك طفيلياتها، حيث وجد أنه على الإرتفاعات المختلفة من نفس العائل النباتى ربما يُهاجم نفس العائل الحشرى بطفيليات مختلفة بيولوجياً وتقسيمياً.

٤- قد تؤدى وفرة مصادر الغذاء فى نبات معين إلى توطين الطفيليات عليه وبالتالى زيادة نسبه التطفل. على سبيل المثال وجد أن توفر الرحيق في أزهار حشيشة *Erigeron* أدى إلى زيادة نسبة التطفل على حشرة *Lygus pallipes* مقارنة بنسبة التطفل على أنواع الحشائش التابعه لأجناس *Oenothera, Daucus, Solidago*.

جدول (١:٥) يوضح بعض الملاحظات على زيارة الطفيل *Cotesia nigriceps* لنباتات الدخان فى مواقع مختلفة فى وجود أو عدم وجود يرقات دودة الدخان *H. virescens*.

حالة النبات والوسط	عدد النباتات	عدد إناث الطفيليات الهابطة على النبات
١- شمس ساطعة – خالية من يرقات العائل – النباتات غير مصابة أو متلفة	١٢	٢
٢- شمس ساطعة – خالية من يرقات العائل – النباتات مصابة أو متلفة بثقوب ناتجة من يرقات العائل	٨	١٤
٣- شمس ساطعة – يرقات العائل موجودة – النباتات مصابة أو متلفة بثقوب ناتجة من يرقات العائل	٩	٢٣
٤- غابات ووسط مظلل – خالية من يرقات العائل – النباتات غير مصابة أو متلفة.	صفر	صفر
٥- غابات ووسط مظلل – خالية من يرقات العائل – النباتات متلفة بواسطة ثقوب اليرقات.	صفر	صفر
٦- غابات ووسط مظلل – يرقات العائل موجودة – النباتات متلفة بواسطة ثقوب اليرقات.	صفر	صفر

(فينسون Vinson، ١٩٧٥)

٥- وجد أن الأنواع التابعة لنفس الجنس قد تختلف فيما بينها فى تفضيلها لوسط معين، فقد وجد أن الجنس *Trichogramma* فيه النوع *T. evanescens* الذي يفضل أوساط الإنتشار الحقلية عكس النوع *T. embryophagum* الذى يفضل أوساط الأشجار والشجيرات arboreal habitats، أما النوع *T. sembilidis* فيفضل المستنقعات والأراضى السبخة marsh habitats. وقد عزى هذه الإختلافات بين الأنواع الثلاثة إلى الإختلافات فى طبائع وأسلوب المشى والطيران.

جـ) النباتات المجاورة Adjacent plants: من الممتع أيضاً أن نذكر أنه فى بعض الحالات، قد تلعب النباتات المجاورة أو المحملة على محصول معين على زيادة نشاط الطفيل. على سبيل المثال، إزدادت نسبة التطفل بالطفيل *Diatereticlla rapae* على حشرة المن الموجود على بنجر السكر الملاصق لنباتات الكولارد Collard مقارنة بالمن الموجود على نباتات غير ملاصقة لهذه النباتات. على ذلك يبدو أن تأثير نبات الكولارد يرجع إلى جذب الطفيليات التى تبحث عن العائل على النباتات المجاورة له، وعلى العكس من ذلك فقد وجد فى بعض الحالات أن النباتات المصاحبة والمجاورة قد تلعب دوراً مضاداً لما ذكر سابقاً إذ تفرز مواداً طاردة أوخادعة masking or repellent chemicals تتداخل مع عملية البحث عن وسط الإنتشار. على سبيل المثال، فقد سجل إنخفاض فى نسبة التطفل بالطفيل التاكينيدى *Bessa harveyi* والطفيل *Drino bohemica* المتطفلة على حشرة *Pristiphora archsonii* المتغذية على نباتات *Larix laricinia* الملاصقة لنباتات أو أشجار غير مصابة أو هالكة، بينما كانت نسبه التطفل أعلى بكثير فى حالة عدم وجود نباتات أو زراعات مجاورة للنبات *L. laricinia* وقد عزى هذا إلى إفراز تلك النباتات لإفرازات كيميائية طاردة للطفيليات.

ولعل من المهم أن نذكر ميل الطفيليات وتفضيلها لمهاجمة مجموعة من العوائل الحشرية المرتبطة بعائل نباتى واحد أو فى وسط إنتشار واحد. وجد أن الطفيل *Bracon mellitor* المتطفل على سوسة لوز القطن يمكن أن يهاجم مختلف العوائل الحشرية المتواجدة فى لوز القطن. أيضاً ذكر أن العديد من طفيليات غشائية الأجنحة تتطفل على عوائل حشرية تتبع عائلات بل ورتب حشرية مختلفة ولكن يتغذى معظمها على عائل نباتى أو مصدر نباتى واحد، وبذا يكون للعائل النباتى الدور الأهم فى الوصول إلى وسط الإنتشار. مثال على ذلك ما وجد أيضاً فى الطفيل *Sympiesis manylandensis* (Eulophidae) الذى يتطفل على حوالى أربعين عائلاً حشرياً من ثلاث أجناس حشرية تتبع عائلة Gracillaridae وكلها نافقات أوراق على أشجار العائلة الوردية.

يتطفل الطفيل *Itoplectis conquisitor* على مجموعة العوائل الحشرية التى تهاجم نبات الصنوبر من الصنف سكوتس ولا يهاجم تلك العوائل على نبات الصنوبر الأحمر ويرجع السبب فى ذلك إلى إنجذاب الطفيل للروائح المنبعثه من صنف الصنوبر الأول. أيضاً فإن مادة البينين pinnen (من التربينات terpenes) المفرزة من الأشجار عقب مهاجمة خنافس القلف لها، تجذب الطفيل *Heydenia unica* المتطفل على خنافس القلف. أيضاً فإن الطفيل *Ventura canescens* (*Nemaritis*) ينجذب لحبوب الشوفان سواء كانت مصابة أو غير مصابة بفراشة الدقيق.

خلاصه القول، فإن الدور الذي يلعبه العائل النباتي في وصول الطفيل لعائله هو دور أساسى وهام في عملية التطفل ولذلك فإن هناك إهتماماً كبيراً في البرامج الحديثة لمكافحة الآفات بتربية سلالات مقاومة للآفات الحشرية من خلال برامج تربية وإنتاج تعمل على تقليل المواد الجاذبة attractants، أو زيادة المواد الطاردة repellents فيها، أو زيادة تحمل النباتات، أو التضاد الحيوي antiobiosis، فإذا كانت لهذه السلالات النباتية الناتجة من تلك البرامج تأثيراً مباشراً على كفاءة الطفيليات بالسلب، فإن أهمية تلك البرامج تكون معدومة وذات تأثير عكسي على مكافحة الآفات بيولوجياً. على سبيل المثال، إذا أدى إستخدام أصناف مقاومة لآفة معينة ولتكن دودة ورق القطن إلي خفض تعداد الطفيليات إلي ٥٠% أوأكثر فإن المحصلة النهائية لهذه العملية هي زيادة تعداد الآفة بصورة كبيرة نظراً لإنخفاض تعداد الطفيليات المصاحبة وعلى ذلك لابد من وجود متخصص في برامج المكافحة الحيوية والحشرات مع المشتغلين ببرامج تربية نباتات مقاومة للآفات الحشرية والأكاروسية. والأكثر من ذلك، فإن تعريف تلك الجاذبات النباتية المفرزة synomones قد تساعد المشتغلين ببرامج التربية في إنتاج أصناف ذات كفاءة عالية في إفراز تلك المواد وبالتالي زيادة كفاءة الطفيليات والمفترسات في الوصول للعائل، أو قد تستخدم تلك المواد عن طريق التطبيق المباشر رشاً على النباتات.

وعلى الرغم من الإسترسال والإطالة في أهمية العائل النباتي في وصول الطفيل لعائله أو ما يعرف بملاقاة وسط الإنتشار، فإن هنالك عوامل أخرى تلعب دوراً ليس بالأهمية القليلة عن العائل النباتي ألا وهي الكائنات المصاحبة associated organisms. ذكر على سبيل المثال، أن الفطر *Monolinia fructicola* ينتج كمية من الأسيتالدهيد في ثمار الخوخ المتعفنة تجذب الطفيل *Biosteres (Opius) longicandatus* إلي الثمار المحتواه على يرقات ذبابة الفاكهة، بل والأكثر من هذا فقد وجد أن الطفيل ينجذب إلي الثمار المتعفنة بصرف النظر عن وجود العائل.

وجد كذلك أن الطفيليات التي تهاجم الكائنات المترممة تعتمد بشكل أساسي على الروائح الناتجة من الكائنات المصاحبة للوصول للعائل. فقد وجد، على سبيل المثال، أن الطفيل *Alysia manducater* ينجذب ليرقات الذباب *Calliophora* المجموعة من اللحم بدون تنظيفها حيث كانت رائحة اللحم المتعفن هامة فى وصول الطفيل لعائله. كذلك إنجذبت إناث هذا الطفيل للحم الطازج ولحم عمره يومين ولحم فاسد حتى في حالة عدم وجود العائل. ونفس الظاهرة تم توثيقها وتأكيدها بالنسبة لطفيل *Nasonia (Mormoniella) vitripennis* حيث وجد أن يرقات الذباب التي تم تنظيفها من بقايا الجيفة وسمح لها بالتعذير في ورقة توالیت نظيفة لم تكن أبداً جاذبة للطفيل ولهذا فإن الطفيل ينجذب لروائح ناتجة من تغذية يرقات الذباب على الجيفة. وعلى ما يبدو أيضاً أن وجود رائحة من العائل النباتي على العائل الحشري يزيد من قابلية الطفيل لها، مثال ذلك، وجد أن طفيل المن *Diaeretiella rapae* يتقبل المن المزال من على عائله النباتى منذ فترة قريبة (١٥ دقيقة) ولا يتقبل المن المزال من النباتات منذ ٢٤ ساعة مما يدلل على وجود الروائح النباتية على العائل الحشرى وكذلك روائح ناتجة من التفاعل بين النباتات والعائل الحشرى.

ثانياً: ملاقاة الطفيليات لعوائلها Host Location or Host finding by Parasitoids

من المهم، وعقب ملاقاة الطفيل لوسط إنتشار عائله أن يصل بسرعة إليه. عرف هذه العملية بملاقاة العائل host location. تم تعريف هذه العملية بأنها إستقبال وتوجه الطفيل لعائله من مسافة نتيجة الإستجابة للمنبهات الصادرة من العائل أو منتجاته.

وعلى هذا فهناك ملاحظتين فى هذا التعريف وهما:-

١- لابد لتلك المنبهات stimuli أن تكون مرتبطة بوجود العائل نفسه host أو أحد إفرازاته secretion أو إخراجاته excretion.

٢- لابد أن يستجيب الطفيل لمثل هذه المنبهات من مسافة ما من العائل ويستخدمها فى الوصول إليه.

ينطبق هذا التعريف إلى حد كبير على سلوك معظم الطفيليات الحشرية المعروفة ولكن هناك مجموعة من الطفيليات التى تشذ بالتأكيد عن هذا التعريف مما يجعل هناك صعوبة في تعميمه على باقى الطفيليات، مثله فى ذلك مثل باقى التعريفات العلمية التى غالباً ما يكون عليها بعض الملاحظات. على سبيل المثال، وجد أن أنثى الطفيل التاكينيدى *Cyzenis albicans* تضع بيضاً على وشك الفقس على العائل النباتى المتلف صناعياًartificially damaged plants مماثلاً لوضع البيض على العوائل المصابة والمتلفة طبيعياً naturally damaged plants بوجود العائل

obeikandl.com

الحشري وهو فراشة الشتاء *Operophtera brunata*. وجد أن الحافز هنا لوضع البيض هو معدل سريان العصارة بما فيها من سكريات فى النباتات والتى قد تحدث نتيجة الضرر الميكانيكى الصناعى أو الإصابة الطبيعية بأى آفة على ذلك العائل النباتى. وعلى ذلك فعند الوفرة العددية لفراشة الشتاء تكون عملية ملاقاة العائل سهلة وذلك لسريان العصارة النباتية نتيجة التغذية الحشرية عليها. كذلك الطفيل *Apanteles melanoscelus* الذي يتطفل على يرقات فراشة الغجر *Lymantria dispar* يختبر، بتركيز، أي سطح مغطى بالإفراز الحريري لهذه الفراشة لإحتوائه على كيرومون يذوب في الماء، وهذا يساعد الطفيل في ملاقاة عوائله. تكون إستجابات هذا الطفيل ضعيفة جداً للإفراز الحريري لأنواع أخرى من حشرات حرشفية الأجنحة. كذلك يمكن أن تهاجم الفراشة *Hemerocampa leucostigma* بنجاح بواسطة الطفيل *A. melanoscelus* تحت ظروف معملية أو حقلية مناسبة. وبسبب تخصص هذا الطفيل للكيرومون المتواجد في الإفراز الحريري لفراشة الغجر فيمكن أن تقبل أو ترفض العوائل قبل أن تتلامس مع الطفيل.

من المهم أن نوضح أن ملاقاة العائل هى عملية معقدة وليست بسيطة تعتمد بشكل كبير على إيكولوجيا وبيولوجيا العائل الحشرى. يستخدم نوع واحد من الطفيليات خلال هذه العملية مشعرات التوجه طويل المدى مثل الكيميائيات، والصوت، والضوء وقد يستخدم التوجه قصير المدى مثل بقايا العائل، أوالملامسة الفعلية له من خلال الكيميائيات الناتجة من جدار جسمه. على سبيل المثال، نجد أن إناث الطفيل *Ventura* (*Nemaritis*) *canescens* تنجذب من مسافة لرائحة عائلها يرقات فراشة الدقيق *Anagasta kuehniella*. تفحص الإناث طبقات الدقيق الملوثة بإفرازات الغدد الفكية للعائل وتبدأ في غرس آلة وضع البيض عشوائياً حتى ملاقاة العائل. يمكن أن تتم مثل هذه السلوكيات المتفاوتة بمنبهات فسيولوجية أو كيميائية وبوسائل مختلفة لكل نوع من الطفيليات. والأكثر من هذا يمكن أن يكون لنفس المنبه وظائف مختلفة بناء على البيئة المحيطة context. تستعمل إفرازات الغدد الفكية التي يختبرها الطفيل *Ventura canescens* كفيرومون إنتشاري dispersal pheromone لعائله.

ملاقاة العائل بواسطة المنبهات الطبيعية Host location involving physical stimuli

من المهم أن نذكر أن قليلاً من الدراسات هي التي تمت على دراسة تأثير المنبهات الطبيعية (الفيزيائية) وإستخدامها في ملاقاة الطفيل أو المفترس لعوائله أو فرائسه، وسنوضح هنا أهمية بعض المنبهات الطبيعية وهى:-

Openkan.com

١- **الصوت sound:** يلعب الصوت دوراً هاماً في وصول الطفيليات إلي عوائلها المختبئة concealed hosts مثل نافقات الأوراق وناخرات السوق وخنافس القلف. على سبيل المثال، وجد أن الصوت الناتج من العائل يستخدم بواسطة الطفيل التاكنيدي *Euphasiopteryx ochracea* لمقابلة صراصير الغيط، وكذلك يستخدم الصوت بواسطة الطفيل *Calcondamyia auditrix* (Sarcophagidae) لملاقاة حشرات نطاطات الأوراق Jassids. في كلا الطفيلين السابقين نجد أن كليهما ينجذب أكثر إلي غناء وأصوات الذكور وغالباً ما تكون نسبة التطفل على الذكور أعلى منها على الإناث. لوحظ أيضاً إستعمال الطفيليات للإشارات السمعية مثل الطفيل *Dapsilartha rufiventris* الذى يستعمل الأصوات التى تصدر من عائله *Phytomyza ranunculi* الذي يتغذى داخل أنفاقه. يمكن أن يحدث جذب مباشر للعدو الحيوى من بعد بواسطة المنبهات السمعية، إذ تستغل الأصوات فى إكتشاف العوائل التى تتصل مع بعضها عن طريق الأصوات كما هو الحال فى حشرة النطاط وحشرة صرصور الغيط. دُفع الطفيل التاكيندى *Ormia ochareacea* بأن يضع يرقات larvioviposition على صراصير غيط موضوعة بجوار مكبر صوت يصدر أصواتاً تماثل أصوات نفس النوع من الصراصير، أما تلك التى إرتبطت بأصوات أخرى مختلفة، فلم تقم الأنثى بمهاجمتها إطلاقاً. كذلك يستغل الطفيل *Dapsilarthra rufiventris* الأصوات الصادرة من يرقات عائله *Phytomyza ranunculi* التي تتغذى داخل أنفاقها، إضافة إلى الكيرومونات، في ملاقاة عوائلها من على مسافات قصيرة. وهناك من الظواهر على أن هذا الطفيل يمكنه أن يستغل أيضاً لون النفق كأحد المشعرات لتتبع العائل من على مسافة قصيرة.

٢- **الرؤية vision:** تعتبر الرؤية أقل أهمية لدى الطفيليات عند ملاقاة عوائلها نظراً لحركة وإختباء العائل. قد لا يكون من المهم رؤية العائل للوصول إليه ووضع البيض، ولكن يمكن الإستنتاج على وجود العائل ونشاطه مثل خنافس القلف *Dendroctonus pseudostugae* حيث أن نشاط هذه الحشرة وتواجدها يرفع درجة حرارة الخشب بمقدار درجة مئوية واحدة. وقد أوضحت النتائج التجريبية أن رفع درجة حرارة الخشب بمقدار درجتين مئويتين مع عدم وجود العائل أدى الى محاولة الطفيل *Coeloides brunneri* وضع البيض فى تلك المنطقة ذات درجة الحرارة العالية كدليل على وجود العائل. يمكن أيضاً أن تُستقبل المنبهات والإشارات البصرية فى كثير من المفترسات الحشرية من عائلة Asilidae من رتبة ثنائية الأجنحة وعديد من عائلات الرعاشات وكذلك الذباب السارق من عائلة Sphecidae حيث يمكنها تتبع وإصطياد الفريسة.

٣- **التأثيرات الكهرومغناطيسية electomagnetic effects:** لم يتم التاكد من أهميتهما حتى الآن فى ملاقاة العائل بالتجارب المعملية الدقيقة.

٤- **الإهتزاز vibration:** وفيها يستقبل الطفيل الإهتزازات الحادثة فى موقعه الدقيق microhabitat نتيجة حركة العائل حتى ملاقاته. فى طفيليات العوائل المختبئة من عائلات Phoridae, Cecidomyiidae, Sarcophagidae, Drosophilidae, Muscidae & Spsidae تستخدم تلك الطفيليات على الأقل إحدى طرق البحث الآتية:-

أ)- **البحث بواسطة آلة وضع البيض ovipositor search** وفيها يقوم الطفيل بوخز موقعه الدقيق microhabitat بآلة وضع البيض حتى ملامسة العائل. تكون يرقات دودة الدخان معرضة معظم الوقت على الأوراق، إلا أنها أيضاً تتواجد داخل البراعم والقرون حيث يكون مدخلها مغطى بالبراز. عند ملاقاة إناث الطفيل لمثل هذه الأماكن، فإنها تتحسس المكان بواسطة قرون الإستشعار ثم تبدأ فى الطعن والوخز بآلة وضع البيض. أيضاً فإن أنثى الطفيل *Copidosoma desantisi* المتطفل على بيض فراشة درنات البطاطس، عند ملامستها لبراز يرقاتها فإنها تبدأ بالطعن بآلة وضع البيض فى القماش أو الأوساط الملوثة بالبراز. أيضاً فإن هذا الطفيل يستعمل كل من آلة وضع البيض وقرون الإستشعار فى البحث عن العائل.

ب)- **البحث بواسطة قرون الإستشعار antennal search هنا** يقوم الطفيل بالتطبيل بواسطة قرون الإستشعار على سطح الموقع المحتمل تواجد العائل به حتى يتم الملامسة الفعلية للعائل. هناك كثير من الدراسات التى برهنت على دور قرون الإستشعار كعامل أساسى فى البحث عن العائل. على سبيل المثال، فشلت إناث الطفيل *Cotesia nigriceps* المنزوعة قرون الإستشعار فى الإستجابة للمنبهات الكيميائية أو الوصول للعائل. وعموماً فإن الإناث يمكن أن تضع بيضا فى حالة ملامستها للعائل بواسطة آلة وضع البيض أو الرسغ مما يؤكد وجود مستقبلات كيميائية على كليهما.

من الأمثلة على إستخدام كل من آلة وضع البيض وقرون الإستشعار معاً فى البحث عن العائل ما وجد فى الطفيل*Chelonus texanus* حيث وجد أن المنبهات الكيميائية تستهل البحث بقرون الإستشعار، بينما ملاقاة السطح الخشن لأى مادة substrate تستهل البحث بآلة وضع البيض. تبرهن كل هذه الأمثلة بما لا يدع مجالاً للشك على تواجد مستقبلات كيميائية chemoreceptors على قرون الإستشعار وآلة وضع البيض فى كثير من الطفيليات والمفترسات

obeikandi.com

الحشرية، إلا أن توضيح علاقتها بالوصول للعائل وقبول العائل ليست واضحة تماماً على الرغم من أهمية تلك المواد الكيميائية في توجيه آلة وضع البيض وضبط إتجاهاتها مع إتجاه العائل.

لعل من المهم أيضاً أن نذكر أن كلاً من البحث بقرون الإستشعار وآلة وضع البيض يمكن دراستهما معملياً والتأكد من دورهما، أما الإهتزاز فقد يصعب التأكد منه لأن الطفيل قد يستقبل ويستخدم الكيرومونات أثناء الوصول للعائل. على سبيل المثال، يصل الطفيل *Diachasma alloeum* إلى يرقات عائله (ذبابة التفاح) من خلال الإستجابة للإهتزازات حيث ثبت أنه في حالة اليرقات الحية داخل الثمار كانت معظم طعنات ووخزات آلة وضع البيض للطفيل في المنطقة المحيطة باليرقات الحية، بينما في حالة اليرقات الميتة، كانت معظم طعنات آلة وضع البيض موزعة عشوائياً على كل مناطق الثمرة. كذلك في حالة الطفيل *Biosteres longicaudatus* فإنه يصل لعائله من خلال حركة اليرقات الحية أما اليرقات الميتة فلا يصل إليها. أيضاً وجد أن طفيليات حشرة الدروسوفيلا من جنس *Gnapsis* عند البحث عن عوائلها المتواجدة داخل ثمار الفاكهة المتعفنة فإنها تبقى ساكنة بجوار الثمار لحين الإحساس وإستقبال الإهتزازات الناتجة من يرقات العائل. أيضاً من المهم أن نتذكر أن الطفيليات التي تستخدم هذا النوع من الإستجابة للوصول لعائلها يكون لديها ميزة إضافية وهامة خاصة تحت الكثافات المنخفضة للعائل، أما الطفيليات التي تستخدم البحث بآلة وضع البيض يكون هذا السلوك مفيداً في حالة العوائل المختبئة concealed hosts أكثر من البحث بقرن الإستشعار الذي يكون مفيداً في حالة العوائل المعرضة exposed hosts وتحت الكثافات العالية من العائل.

ملاقاة العائل بواسطة المنبهات الكيميائية Host location involving chemical stimuli

غالباً ما تعمل الروائح الصادرة من النبات أو العائل على جذب الطفيل إلى داخل المنطقة التي يتركز فيها العائل. أما كيميائيات الملامسة contact chemicals، فإنها تعمل غالباً عند تركيز عال جداً وتكون قليلة التطاير وبالتالي فإنها تعمل على تركيز الطفيل أو المفترس في المناطق التي تحتوي غالباً على العائل الجيد potential host. تستخدم الطفيليات في عملية الوصول للعائل مواد كيميائية ذات مصادرمختلفة، تقسم هذه المواد تبعاً لمسافة إرسالها وإستقبالها إلى:-

١- **الإستقبال الكيمائي طويل المدى Long range chemoreception** : تنقل هذه المواد بواسطة الهواء، ويتم إستقبالها من مسافة بعيدة غالباً بواسطة حاسة الشم olfaction ويكون التأثير هو الإنجذاب attraction. وللتأكد والتحقيق من فاعلية تلك المواد، لابد من إجراء تجارب حقلية بإستخدام الطعوم bait trap، أو معملية بإستخدام جهاز مقياس الشم olfactometer. غالباً ما

تكون المواد المفرزة من العائل النباتى والعائل الحشرى مواد متطايرة تعمل علـى توجيـه الطفيليات من بعد.

هناك العديد من الأمثلة على مثل هذا النوع من المنبهات الكيميائية المساعدة فـى عمليـة الوصول للعائل حيث ذُكر أن مجرد فتح عذراء حشرة الفراشة ذات الـذنب البنـى *Euproctis terminalia* يظهر على الفور سرب من طفيل البمبلا *Pimpla bicolor* منجذباً لرائحـة العائـل. كذلك تبعث النباتات الواقعة تحت الهجوم الحشري بكميات أكبر من الجاذبات النباتية synomones عنها فى النباتات السليمة. تستقبل مثل هذه المركبات بواسطة الطفيليات والمفترسـات لأن لهـا مصداقية ودرجة تتبع relaibilty and detectability عالية جداً علاوة على كونها مـواد متطـايرة تخرج فقط عند وجود العائل الحشرى على العائل النباتى. ومن الأمثلة على ذلك إنجذاب المفترس الأكاروسي *Phytoseiulus persimilis* لنباتات الفاصوليا المصابة بالعنكبوت الأحمر.

قد يكون كل من العائل النباتى والعائل الحشرى (الحيوانى) بمفردهما غير جاذب للطفيل أو المفترس. مثال على ذلك الطفيل الإنسيرتى *Epidincersis lopesi* المتطفل علـى البـق الـدقيقى *Phenococcus manihoti* حيث ثبت أن طفيليات غشائية الأجنحة وثنائية الأجنحـة تنجـذب إلـى المواد الناتجة من تفاعل العائل النباتى والحشرى معاً وهو ما يـسمى توليفـة النبـات –العائـل الحشرى host-plant complex، كذلك تفرز بعض الكائنات المصاحبة مثل الفطريـات والبكتريـا وعيش الغراب مركبات تعمل كمنبهات وإشارات للطفيليات والمفترسات لكى تقودها إلى عوائلها من بعد. على سبيل المثال، ينتج الفطر المرتبط ببرقات ذبابة الفاكهة أسيتالهيد يجـذب الطفيـل *Diachasimimorpha longicaudatus*، كذلك يـستجيب الطفيـل *Ibalia leucospoides* للمنبهـات والروائح المنبعثة من الفطر المحلل للخشب .*Amylosfereum* spp والذى يعيش فى معاشـرة مـع ناخر الخشب *Sirex noctilio*. يوضح جدول (٢:٥) أمثلة لبعض الطفيليات التى تستخدم المنبهات الكيميائية طويلة المدى.

جدول (٢:٥) أمثلة لبعض الطفيليات التى تستخدم الاستقبال الكيميائى طويل المدى

الطفيل	العائله	العائل
Pimpla bicolor	Ichneumonidae	*A.nagasta kuehniella*
Nasonia vitripennis	Pteromalidae	pupae of flies
Ventura canscens	Ichneumonidae	*A.nagasta kuehniella*
Aphytis melinus	Aphelinidae	*Aonidiella aurantii*
Trichopoda pennipes	Tachinidae	*Nezara viridula*

هناك العديد من الظروف التى قد تؤثر بدرجة كبيرة على إستجابة الطفيليات والمفترسات لروائح عوائلها. على سبيل المثال، يلعب العائل البديل الذي يستخدم فى التربية المعملية دوراً هاماً فى تحديد درجة إستجابة الطفيل لرائحة عائله، فقد وجد أن تربية الطفيل *Microbracon gelechiae* لسبعة أجيال متتالية على العائل المعملى فراشة الأرز *Corcyra cephalonica* أثر معنوياً على درجة إستجابة الطفيل لروائح العائل الطبيعى وهو فراشة درنات البطاطس.

يمكن أن تستغل الأعداء الطبيعية فيرومونات التجمع والفيرومونات الجنسية للوصول إلى عوائلها/ضحاياها. على سبيل المثال، يستجيب الطفيل *Trichogramma pretiosum* للفيرومون الجنسى للعائل *Heliothis zea* فى جهاز مقياس الشم. كذلك فإن هناك طفيليات كثيرة من جنس *Aphytis* جمعت من مصائد مطعومة بالفيرومون الجنسى للحشرة القشرية الحمراء *Aonidiella aurantii* فى مزارع الموالح. وقد تأكد ذلك من خلال التجارب المعملية فى جهاز مقياس الشم. فى حالة المفترسات الحشرية من عائلة Cleridae فإنها تنجذب إلى فيرومونات التجمع الخاصة بخنافس القلف من عائلة Scolytidae، وكذلك طفيليات Tachinidae لفيرومونات تجمع البقة الخضراء *Nezara viridula*، كذلك طفيليات البيضة من عائلة Scelionidae لفيرومونات التجمع للبقة المفترسة *Podisus maculiventris*، إذ يصل طفيل البقة الخضراء إلى ذكر البقة الخضراء عن طريق فيرومون التجمع وعندئذ ينتقل إلى أنثاه راكباً إياها للوصول في النهاية إلى مواقع وضع البيض للتطفل عليه. وكذلك فإن الطفيل *Leptopilina heterotoma* الذي يهاجم يرقات الدروسوفلا في الفاكهة المتعفنة وفي المشروم ينجذب من بعد إلى أماكن تواجد هذا العائل عن طريق فيرومونات تجمع الحشرات الكاملة للعائل. وكذا فإن طفيل البيض *Trissolcus basalis* ينجذب من بعد إلى كوامل عائله البقة الخضراء *Nezara viridula* من خلال مركباته الدفاعية defense compounds. تستغل ظاهرة المعاشرة للإنتقال phoresy بواسطة نوع من طفيليات البيض من جنس *Telenomus* كوسيلة للوصول إلى موضع بيض عائله، إذ تتواجد الحشرات الكاملة للطفيل في الشعيرات المتواجدة حول الفتحة الشرجية لفراشة عائله من عائله Lymantridae.

٢- الإستقبال الكيميائى قصير المدى Close or short range chemoreception

وجد أن معظم الأعداء الطبيعية تستخدم الروائح قصيرة المدى فى ملاقاة العائل بصورة واضحة مقارنة بالروائح طويلة المدى. أيضاً أظهرت النتائج أن معظم الطفيليات تظهر إستجابات سلوكية إيجابية positive behavioral responses عند ملامستها لمواد كيميائية معينة مستخلصة بواسطة المذيبات المختلفة من عوائلها، وتكون هذه التغيرات السلوكية ثابتة ومحددة بل ومميزة لكل نوع من الطفيليات وكذلك لكل مادة من تلك الروائح.

وهنا سنلقى الضوء على بعض المصادر التى تستخدم كمنبهات قصيرة المدى وهى كما يلى:

أ- **آثار العائل بجوار بيضه Host traces near eggs:** تعتبر المواد الكيميائية التى تتركها إناث الحشرات بعد وضعها للبيض داخل أو على عوائلها النباتية أو فى وسط الإنتشار من الركائز الأساسية فى عملية ملاقاة العائل بواسطة إناث الطفيليات، خاصة طفيليات البيض أو طفيليات البيضة-يرقة. وجد أن الطفيل *Ibalia* sp. يحاول الوخز بآلة وضع البيض فى حفر فى الخشب ويرجع ذلك لوجود مواد كيميائية تكونت نتيجة حقن حشرات *Sirex* spp. لفطر متعايش فى الخشب أدى إلى تحلله وتكوين تلك المواد التى تستخدم بواسطة الطفيل لملاقاة العائل. أيضاً ذكر أن عمليتي التحسس وفحص العائل بواسطة الطفيل *Chelonus texanus* ترجع أساساً لوجود مواد قابلة للذوبان فى الماء وثابتة حرارياً تركتها أنثى دودة الدخان *Heliothis virescens* أثناء وضع البيض.

هناك الكثير من الدراسات على الطفيل *Trichogramma* والتى تؤكد إستخدامه للحراشيف التى تركتها إناث فراشات عوائله بجوار بيضها كمصدر للكيرومونات التى تعمل فى مدى قصير وهى مواد قابلة للذوبان فى الدهون. أوضحت التجارب المعملية أن المكون الكيميائي الرئيسي في مستخلص حراشيف دودة الذرة الأوربية *Ostrinia nubilalis* هو مادة 13,17 dimethylnonatriacontane التي تسبب دورانات موجهة وهادفة لطفيلها *Trichogramma nubilale* على الأسطح المعاملة.

ب- **براز العائل Host frass (feces) :** يحتوي براز الحشرة على مكونات تؤثر في السلوك البحثي لعديد من أنواع الطفيليات والمفترسات، إما بمفردها أو بالإشتراك مع مواد أخرى من العائل أو كيميائيات تنتج من النبات. يستجيب الأكاروس المفترس *Amblyseius fallacis* لملامسة براز الأكاروس الأحمر *Tetranychus urticae* وغيره من أنواع الفرائس الأخرى فتظهر أكثر نشاطاً وأكثر تركيزاً في البحث. كذلك تُنبه القدرة البحثية للطفيل *Cotesia flavipes* بواسطة المستخلص المائي لبراز عائله *Diatraea saccharalis*. أما بالنسبة للطفيل *Ventura canescens* الذي يتطفل على دودة جريش الذرة *Plodia interpunctella* فقد أمكن تعريف المركبين 2- palmitoyl، 2- stearoylcyclohexane- 1,3 dione كمكونات للكيرومون الذي يساعد الطفيل في ملاقاة عائله. تُخلق المواد الكيميائية في براز الحشرات التي تعمل ككيرومونات بواسطة العوائل مباشرة أو أن تكون مكونات نباتية عزلت بواسطة العوائل

openkanal.com

وأخرجت مع البراز كما هي أو بعد بعض التحولات. في الحالات التي يكون فيها النبات هو مصدر تلك الكيميائيات (أو البادئ لها) التي تعمل ككيروموناتات، فإن نوع النبات التي تتغذى عليه الحشرة يمكن أن يحدد فيما بعد لو أن براز العائل يكون جاذباً للطفيل أم لا.

ج- **آثار الطفيليات Parasitoid traces**: تهاجم الطفيليات المفرطة السارقة cleptoparasitoids عوائل سبق التطفل عليها بواسطة أنواع أخرى من الطفيليات. يتم إهلاك الطفيل الأصلي بواسطة الأطوار غير الكاملة للطفيل المفرط السارق التي تلتهم بعدئذ العائل الأصلي الذي تم شله بواسطة الطفيل الأول. يستجيب الطفيل المفرط السارق إلى مواد كيميائية تترك بواسطة الطفيل الأصلي في مجال العائل والتي تقودها إلى ملاقاة عوائلها المتطفل عليها.

د- **إفرازات الغدد الفكية للعائل Host mandibular gland secretions**: هناك عدة دراسات أثبتت الدور الذى تلعبه إفرازات الغدد الفكية للعائل ودورها كمصدر للمنبهات الكيميائية والتى تقود الطفيل لعائله. تركزت معظم هذه الدراسات على طفيليات حرشفية الأجنحة التى تترك برقاتها إفرازاتها على العوائل النباتية أثناء المضغ والتغذية.

هـ - **الندوة العسلية Honeydew**: الندوة العسلية هي مادة يفرزها العائل، عادة ما ترتبط بحشرات رتبة متشابهة الأجنحة كالمن والذباب الأبيض والحشرات القشرية. وجد أن النباتات الخالية من وجود العائل لكنها ملوثة بندوة عسلية تدفع بعدد كبير من طفيل المن *Ephedrus cerasicola* إلى التوقف على هذه الأسطح أكثر من النباتات النظيفة، ولذلك فإن الندوة العسلية يمكن أن تعمل ككيرومون لهذا النوع من الطفيليات.

و - **المواد المفرزة من النباتات المهاجمة**: قد تفرز النباتات المهاجمة بواسطة العوائل، أو المساحات المصابة بها مركبات غير متطايرة تستغل بواسطة الأعداء الطبيعية لتحديد موقع العائل. قد تنشأ هذه المواد من النباتات نفسها كرد فعل لتغذية العوائل أو تأتي مباشرة من العوائل الحشرية في صورة إفرازات مختلفة، فقد ثبت أن التلامس مع الأوراق المصابة من نباتات الذرة المتغذي عليها بواسطة يرقات حشرة *Spodoptera frugiperda* يغير من السلوك البحثي لطفيل *Cotesia marginiventris*. كذلك ينجذب ويستقر الطفيل *Cotesia rubecula* إلى المساحات التالفة من نبات الكرنب نتيجة تغذية يرقات أبي دقيق الكرنب عليها. يوضح جدول (٣:٥) ملاقاة مجموعة من الطفيليات لعوائلها بإستخدام المنبهات قصيرة المدى.

جدول (٣:٥) يبين ملاقاة مجموعة من الطفيليات لعوائلها بإستخدام الإستقبال الكيميائى قصير المدى

Host العائل	Family العائله	Parasitoid الطفيل
Host traces near eggs أثار العائل بالقرب من بيضه		
Anagasta kuehniella	Braconidae	*Chelonus texanus*
Eurygaster integriceps	Scelionidae	*Telenomus choropus*
Sitotroga cerelella, H. zea & Trichoplusia ni	Trichogrammatidae	*Trichogramma evanscens*
Lepidoptera	Braconidae	*Chelonus* sp.
Host faces براز العائل		
Anthonomus grandis	Braconidae	*Bracon mellitor*
Phthorimaea operculella	Braconidae	*Orgilus lepidus*
Busseola fusca	Braconidae	*Apanteles sesamilae*
Heliothis spp.	Braconidae	*Micropletis erocepis*
H. zea	Braconidae	*Micropletis croceipis*
Accessory glands secretion إفرازات الغدد الإضافية		
Anagasta kuehniella	Iehncumonidae	*Ventura canscens*
Lymantria dispar	Braconidae	*Apanteles melanosceles*
Heliothis spp	Braconidae	*Cardiochiles nigriceps*
Host marking pheromone فيرمونات تعليم العائل		
Rhagoletis pomonella	Braconidae	*Opius lectus*
Spodoptera & H. zea frugiperda	Trichogrammatidae Scelionidae	*Trichogramma pretiosum* *Telenomus reminus*
Fruit flies ذباب الفاكهة	Braconidae	*Opius* sp.

obeikandi.com

سلوك الطفيليات عند ملامستها للمواد الكيرومونية وروائح عوائلها

Behavior of parasitoids when contacted with host odors

عند ملامسة الطفيليات الحشرية للمصادر المختلفة من الكيرومونات أو تلك الداعية للإستبقاء kairomones or arrestants، والتى تعمل فى نطاق أو مدى قصير، فإنه غالباً ما يظهر تغيرات سلوكية على الطفيل تتمثل فى:

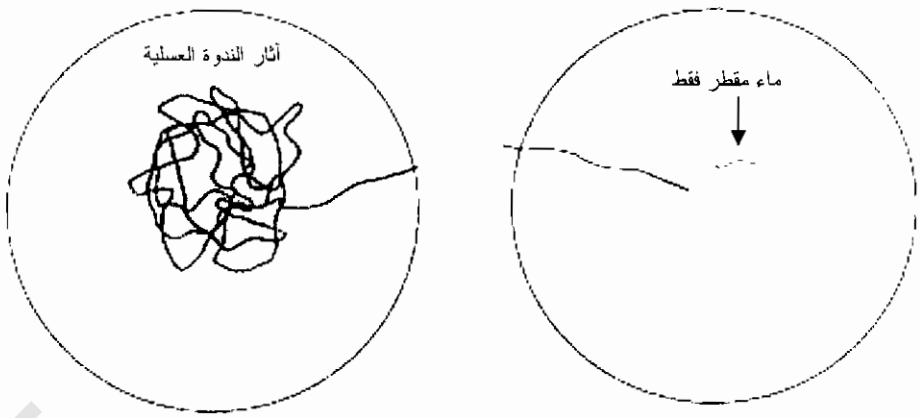
١- بطء حركة الطفيل وزيادة معدل الوقوف فيما يعرف بـ Orthokinetic response

٢- يقوم الطفيل بزيادة معدل الدوران حول نفسه مع بطء الحركة وقد يكون ذلك بطريقة عشوائية ويسمى klinokinesis، أو قد يكون ذلك موجهاً ومعتمداً على المسار الذى توجه فيه تلك المواد الكيميائية وهذا ما يعرف بـ kilinotaxis.

٣- غالباً ما تركز الطفيليات الحشرية عملية البحث عن العوائل على أطراف المناطق المعاملة بالمواد الكيرومونية وعند فقدان الطفيل للملامسة مع تلك المواد بواسطة قرن الإستشعار أو الشعيرات الحسية المتواجدة فى الرسغ، فإنه غالباً ما يعود مسرعاً مرة أخرى داخل المناطق المعاملة بالكيرومون ويسمى ذلك بعدد مرات العودة number of return وهى عملية مهمة ودالة على قوة إمساك arressment response تلك المواد للطفيل فى المنطقه المعاملة، وكذلك قابلية الطفيل للتركيز والتعلم learning.

٤- أظهرت بعض الطفيليات مثل طفيل *Trichograma* sp.، وطفيل *Encarsia bimaculata*، وطفيل *Eretomecrus* sp. الرغبة فى البحث عن العوائل فى المناطق المجاورة للمناطق المعاملة بالكيرومونات كوسيلة لملاقاة العائل. أيضاً فقد ذكر أن اليرقات التى تم وضعها بجانب المناطق المعاملة بالكيرومونات تم التطفل عليها بنفس النسبة والكفاءة بواسطة الطفيل *Apanteles melanoscelus* مثلها مثل اليرقات الموضوعة فى المناطق المعاملة.

٥- على ذلك فإن بطء الحركة وكذلك زيادة معدل التوقف والدوران في مسافة صغيرة نتيجة لملامسة الطفيل أو المفترس لإشارة كيميائية معينة يؤدي الي السير في إتجاهات دائرية وليست مستقيمة سريعة وبالتالي يزيد من متوسط الوقت الذي يقضيه الطفيل أو المفترس في بؤرة محددة local patch، وبالتالي قد تزيد من فرص ملاقاة العائل وزيادة نسبة التطفل أو الإفتراس. يوضح شكل (٤:٥) إستجابة طفيل *Encarsia* bimaculata للندوة العسلية فى تجارب أطباق بترى.



شكل (٤:٥) إستجابة طفيل *Encarsia* bimaculata للندوة العسلية فى تجارب أطباق بترى (مندور، ٢٠٠٤).

ثالثاً: قبول العائل Host Acceptance by Parasitoids

عقب وصول أنثى الطفيل وملاقاتها للعائل، عليها أن تقوم مباشرة بفحص العائل وذلك إذا كانت ستقوم بوضع البيض عليه أو فيه أو بالقرب منه، وبالتالى يتم تقييم العائل بواسطة أنثى الطفيل لتحديد عدد البيض الذى يجب وضعه داخل أو على العائل، وكذلك جنس النسل. من المهم هنا أن نذكر أن تقدم العلوم بصفة عامة وبخاصة تكنيكات وأجهزة التحاليل الكيميائية الدقيقة مثل أجهزة التحليل الكروماتوجرافى HPLC, GC-MS وكذلك جهاز electroantennogram (EAG)، وأجهزة قياس الشم olfactometer قد ساعدت بشكل كبير وحاسم فى تفهمنا الدقيق لعملية البحث عن أو قبول العائل.

تلعب المنبهات والمشعرات المختلفة وخاصة الكيميائية منها دوراً هاماً، ليس فقط فى عملية ملاقاة العائل فى وسط الإنتشار، بل أيضاً فى عملية التأكيد على قبول العائل حيث مع الوصول الى عائل مناسب، لابد لأنثى الطفيل من التأكد من صلاحية العائل لنمو الذرية بعد ذلك تقوم بوضع البيض. قد يكون بعض تلك العوائل غير صالح ومناسب لعدة أسباب منها ما هو متعلق بالصحة العامة للعائل أو بسبب مرضه disease، أو طور نموه أو موته أو سبق التطفل عليه بواسطة طفيل آخر من نفس نوعه أو من نوع آخر.

تم تعريف **عملية قبول العائل host acceptance** على أنها مجمل العملية الخاصة بتقييم قبول العائل من خلال المنبهات اللمسية tactile stimuli والمنبهات الكيميائية chemical stimuli. وأعتبر أن وضع البيض هو القبول الفعلي لبيضة أو يرقة أو عذراء أو الحشرة الكاملة كعائل بواسطة أنثى الطفيل حسب تخصصها.

obeikandl.com

أما العالم شميت Schmidt عام ١٩٧٤ فقد قسم عملية قبول العائل نفسها الى أربعة خطوات هى:-

١- ملاقاة العائل وفحصه Host location and examination

٢- طعن العائل بآلة وضع البيض Thrusting with ovipositor

٣- غرز آلة وضع البيض Inserting the ovipositor

٤- وضع البيض Egg deposition (Oviposition)

أما العالمان ستراند وڤينسون **Strand and Vinson** فقد قسما تلك العملية إلى سبع خطوات هى:-

١- ملاقاة العائل	Host encounter
٢- التطبيل على العائل	Host drumming
٣- ضبط وضع جسم الأنثى	Adaption of female posture
٤- تحسس العائل	Probing
٥- وخز العائل	Drilling with ovipositor
٦- وضع البيض	Oviposition
٧- تعليم العائل	Host marking

أما العالم Weseloh، ١٩٨١ فقد عرف عملية قبول العائل **host recognition = host acceptance على أنها العملية التى يحدث فيها قبول العائل أو رفضه لعملية وضع البيض وذلك بعد الملامسة الفعلية للعائل.**

من المهم هنا أيضاً أن نذكر أن تلك العملية إذا تخللها أي تشويش أو إعاقة للطفيل فى الخطوة الثانية أو الثالثة مثلاً، فعلى أنثى الطفيل أن تبدأ من الأول مرة أخرى قبل وضع البيض. وقد يكون ذلك التشويش أو الإعاقة راجعاً الى العائل نفسه مثل سلوكه العدوانى aggressive behavior، أو قد يرجع إلى أن العائل سبق التطفل عليه بواسطة طفيل آخر.

تقسم عملية قبول العائل إلى مرحلتين أساسيتين وهما:-

أ- التعرف على العائل Host identification

لا يمكن فصل العوامل المرتبطة بالتعرف على العائل ووضع البيض عن تلك الخاصة بملاقاة العائل، وهذه العوامل هى الروائح odors، والحركة، والشكل، والحجم، وكذلك الإشعاع الكهرومغناطيسى electromagnetic radition.

لم تكن الحركة والشكل والحجم ذات أهمية، بصفة عامة، في قبول الطفيل *Cotesia nigriceps* للعائل. عند إستخلاص وغسل يرقات العائل بواسطة مخلوط الكلوروفورم والميثان فإن يرقات العائل لم تكن مقبولة للطفيل ولكن عند معاملة جلد اليرقة بالعامل المحفز للبحث host finding stimulant تم وخز اليرقات بآلة وضع البيض ولكن لم يتم وضع البيض مما يوضح وجود عوامل أخرى متحكمة في مرور البيض.

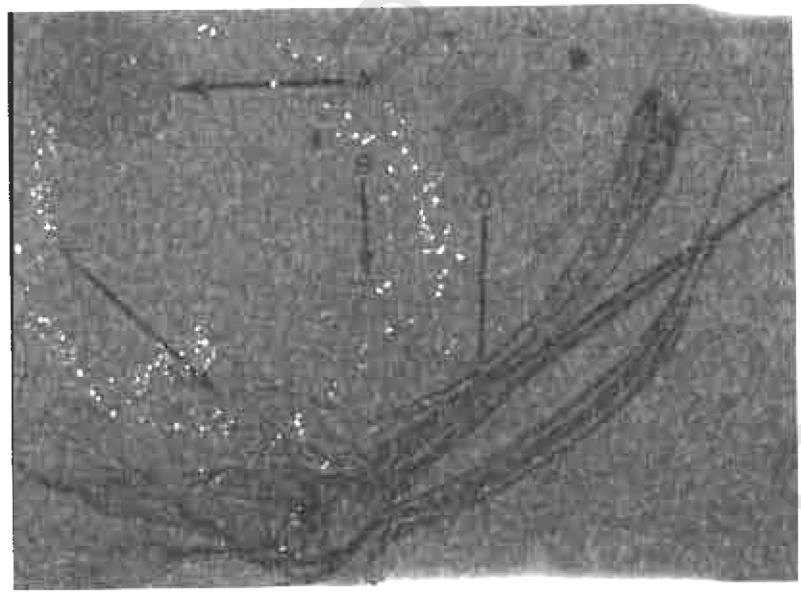
ب- تمييز العائل Host discrimination

بمجرد ملاقاة العائل، تستطيع كثير من إناث الطفيليات تمييز ما إذا كان العائل متطفل عليه أم لا، إذ تترك كثير من الطفيليات روائح معينة بعد وضع البيض لتعليم العائل marking تزول بالغسيل. تم تسمية هذه الروائح بواسطة العالم فلاندرز Flanders عام ١٩٥١م على أنها عوامل إقتفاء الأثر spoor factors، ثم تم تسميتها بعد ذلك بفيرومون التعليم marking phermone بناء على تخصصها والنوع المستقبل لهذه الروائح. شوهد كثير من الطفيليات الحشرية تقوم بسلوك محدد وهو المشى فوق العائل المتطفل عليه عقب وضع البيض مباشرة لمدة دقيقة أو أكثر قليلاً وهو ما له دور هام فى تمييز وتعليم العائل. شوهد ذلك السلوك فى طفيل *Copidosoma desentesi* بعد التطفل على بيض فراشة درنات البطاطس. فى حالة طفيل *Trichogramma evanescens*، وجد أن إناث الطفيل تترك فيروموناً pheromone لتعليم البيض المتطفل عليه وبالتالي تستطيع الإناث التالية التمييز بين العائل السليم من المتطفل عليه وتجنب الدخول فى المنافسة المباشرة. ناقش العالم سولت Salt عام ١٩٣٥ ذلك وذكر أن ذلك الطفيل يستطيع التمييز بين العوائل التى مشى فوقها إناث الطفيل عن تلك التى لم تُلمس من قبل. ولكن عند غسل البيض المتطفل عليه، فإن الطفيل يفقد تلك الخاصية وسرعان ما يدفع بآلة وضع البيض داخل تلك العوائل المغسولة لكن سرعان ما تتعرف الإناث عن طريق الإختبار الداخلى بواسطة آلة وضع البيض على أن تلك العوائل سبق التطفل عليها فتسحب آلة وضع البيض بسرعة دون وضع بيض فيها.

وعلى الرغم من قدرة كثير من الطفيليات على الإستقبال والتعرف على فيرومونات التعليم، إلا أن هذا لا يمنع حدوث التطفل المتزايد superparasitoidism وذلك لعدم قدرة بعض الطفيليات على هذا التمييز. على أية حال، فى حالة العوائل العصبية وسريعة الحركة فإن محاولات التطفل الفاشلة قد ينتج عنها أيضا تعليم العائل على الرغم من عدم التطفل عليها ولكن فى معظم الحالات لا يتم إكتمال عملية التعليم خاصة المشى فوق العائل. تم دراسة مصدر فيرومون التعليم أو التمييز فى كثير من الطفيليات بالتفصيل. حيث ذكر العالم سيموند Simonds عام ١٩٥٤ المصادر الآتية:

١- يمكن أن يكون مصدر هذا الفيرومون من دم العائل الذى خرج أثناء دفع آلة وضع البيض فى العائل أو يكون بقايا السائل المتروك من آلة وضع البيض عند غرسها بالعائل.

٢- يمكن أن يكون مصدر هذا الفيرومون هو غدة ديفور Dufour's gland (الغدة القلوية alkaline gland، شكل ١:٣) كما ثبت مؤخراً فى الطفيل *Cotesia nigriceps* وكذلك الطفيل *Campoletis sonorensis* أو يكون مصدره غدة السم (venom gland) كما فى حالة الطفيل *Phanerotoma ocularis* (شكل ٥:٥). فى حالة الطفيل *C. sonorensis* ، فإن فيرومون التعليم الخارجى يفقد مفعوله بعد ٦ ساعات من وضعه على العائل وبذا تكون مثل هذه العوائل معرضة للوخز مرة أخرى بواسطة الطفيل ولكن دون وضع بيض نتيجة للرفض الداخلى internal rejection مما يدلل على دور آلة وضع البيض فى عملية قبول العائل. أيضاً فقد ثبت علمياً أن هناك تغيرات فى دم العائل بعد عملية التطفل وأن هذا التغير تستطيع أنثى الطفيل أن تميزه أو تحدده بواسطة آلة وضع البيض. ذكر العالمان جيلوت و فينسون Guillot & Vinson عام ١٩٧٢ أن أنثى هذا الطفيل تطلق مادة فى دم العائل تكون مسئولة عن عملية التمييز الداخلى ولكن ما ليس معروفاً بدقة هو هل لهذه المواد دور فى تغير دم العائل فسيولوجياً أم لا؟.



شكل (٥:٥) يوضح تركيب الجهاز التناسلى فى أنثى الطفيل *Phanerotoma ocularis* وكذلك غدة السم المسئولة عن إفراز فيرومون التمييز. A (المخزن) ، B (غدة السم) ، C (قناة غدة السم) ، D (نقطة فتحة قناة غدة السم) (سرحان وآخرون ، ١٩٩٧).

تأثير المنبهات الطبيعية والكيميائية على قبول الطفيليات لعوائلها

Effects of physical & chemical stimuli on parasitoid host acceptance

أ- المنبهات الطبيعية Physical stimuli

١- الحجم والشكل والقوام Shape, Size & Texture

هناك الكثير من الدراسات عن تأثير المنبهات أو المحفزات الطبيعية على قبول الطفيليات لعوائلها، يرتبط معظمها بعاملى الحجم والشكل خاصة مع الطفيل *Trichogramma*. على سبيل المثال، ذكر أن أنثى طفيل الترايكوجراما تفحص العائل بواسطة قرون الإستشعار لتحديد الحجم وبناء على ذلك تحدد عدد الأفراد التى تضعها داخل العائل الواحد. وجد أيضاً أن أنثى الطفيل *Trichogramma* قامت بفحص دقيق لقطرة زئبق عندما كانت في حجم بيضة العائل محاولة ثقبها بواسطة آلة وضع البيض، أما القطرات الأصغر أو الأكبر حجماً فتجاهلتها تماماً. كذلك وجد أن الطفيل *Telenomus heliothidis* (Scelionidae) المتطفل على بيض العائل *Helicoverpa virescens* لا يقبل إلا بيضاً بتراوح قطره بين ٠,٥٠- ٠,٦٣ملم، كما أن العوائل الكروية spherical تفضل على العوائل شبه الكروية spheroidal، أما اللون فليس ذي أهمية. وجد أيضاً أن حدود حجم العوائل التي تهاجم تختلف بإختلاف حجم إناث الطفيل، فالإناث الأصغر حجماً تقبل عوائل صغيرة في قطرها تُرفض بواسطة الإناث الأكبر حجماً بالرغم من كونها عوائل مناسبة لنمو ذريتها. كذلك وجد أن إستدارة شرانق الأنواع المختلفة من الدبابير المنشارية sawflies التي يتطفل عليها بالطفيل *Pleolophus indistinctus* (Ichneumonidae) من الصفات الهامة جداً، حيث تستطيع أنثى الطفيل من الوقوف بأرجلها الست على الشرنقة، ثانية قرون إستشعارها لتنقر tap على نهاية الشرنقة فترة من الوقت قبل قبولها للتطفل.

ذكر أيضاً أن الطفيل *Campoletis sonorensis* يضع البيض داخل تجويف جسم العائل *Heliothis zea* وبناء على ذلك فإن جدار الجسم المتصلب وكذلك سماك طبقة تحت الجليد sub-cuticular layer من الدهون ليرقات العائل الكبيرة هى من أهم العوامل التى لا تشجع الطفيل على غرس آلة وضع البيض داخل العائل، ولذلك فإن الحجم الكبير ليرقة العائل يكون محدداً limiting factor لقبوله أكثر من المنبه المنطلق. فى دراسة أخرى، وجد أن شكل العائل كان مهماً وأن الطفيل يفضل العائل الأسطوانى عن الدائرى أو المفلطح، وأن الحجم كان قليل الأهمية مقارنة بالشكل. أيضاً قام العالم ويسلو Weseloh عام ١٩٧١ بدراسة أهمية الشكل واللون والمحتوى المائى والشكل الداخلى والقوام وحجم الطفيل الأولي للحشرة البنية الرخوة *Coccus*

openkanal.com

hesperidium والذي يهاجم بالطفيل الثانوى *Cheilonerus noxius*. عندما وضع الباحث نماذج صناعية داخل العائل كبديل للطفيل الأولى، وجد أن الطفيل الثانوى يفضل الشكل الدائرى أو المقعر عن الشكل المفلطح أو المحدب، أما باقى العوامل فكانت لها تأثير أقل على تمييز العائل بواسطة الطفيل الثانوي. قد تكون المواد اللاصقة glue التي تستخدمها أنثى الطفيل في لصق محافظ البيض ooethecae على الأسطح من منبهات التعرف على العائل، كما في طفيل البيض *Comperia merceti* الخاص بالصرصور *Supella longipalpa*.

وجد أيضاً أن الشكل البيضاوي لعذارى الذباب المنزلي هام جداً لقبول التطفل عليها بالطفيل *Nasonia vitripennis*. وجد أيضاً أهمية تواجد فراغ بين جسم عذراء الذبابة ومحفظة العذراء puparium ربما لعلاقته بإمكانية تكون أنبوبة التغذية، ولذا فإن العذارى الحديثة التكوين لا تكون مفضلة بالنسبة للطفيل (عوض الله، ١٩٦٤). إتضح أهمية ذلك الفراغ أيضاً في الطفيل *Spalangia drosophilae* الذي يتطفل على عذارى ذبابة الدروسوفيلا، وكذا بالنسبة للطفيلين *Spalangia gemina* ، *Pachycrepoides vendemmia* المتطفلان على عذارى ذباب الفاكهة والدروسوفيلا (سرحان، ١٩٨١). تستخدم بعض الطفيليات الداخلية التراكيب الموجودة على آلة وضع البيض فى إكتشاف المنبهات الكيميائية داخل العائل (مثل سكر التريهالوز والأحماض الأمينية والأملاح) وذلك بمجرد غرس آلة وضع البيض داخل العائل وهو ما يعرف بالإختبار الداخلى للعائل internal host inspection. وعلى الرغم من ذلك فهناك بعض الآراء التى تقول أن تلك المنبهات الداخلية بالعائل هى أقل تخصصاً من المنبهات الخارجية وقد تتشابه فى الحشرات العائلة أو غير العائلة لطفيل ما.

قد يكون لوجود بعض الشعيرات أو الأشواك على العائل أهمية كبرى فى عملية قبول العائل بواسطة الطفيل. وجد أن الطفيل *Apanteles melanoscelus* يفضل العائل (يرقات فراشة الغجر الصغيرة) ذات الشعر والتى عند ملامسته لها تحفزه على إستخدام آلة وضع البيض ودفعها داخل العائل. أيضاً فإن طفيليات عائلة Aphelinidae المتطفلة على الحشرات القشرية من عائلة Diaspididae تستخدم الشموع الموجودة فى جدار الجسم أو فى الأغطية covers للتعرف على العائل.

٢- الحركة Movement

قد تلعب حركة العائل دوراً هاماً فى قبول العائل أو رفضه. ففى حالة الطفيل *Caraphractus cinctus* (Mymaridae). المتطفل على بيض عائلة Dytiscidae وجد أنه لا يفضل أبداً أي بيض

على وشك الفقس ولو أنه قد يدفع آلة وضع البيض محدثاً ثقبا فيها ولكنه لا يتقبلها لوضع البيض. أيضاً فإن إناث طفيل الترايكوجراما لا تتقبل البيض المحتوى على أجنة متحركة على درجة متقدمة من النمو لأن ذلك قد يؤدى إلى ضياع أو فقد كبير فى نسل الطفيل لإحتواء العائل على كمية قليلة من الغذاء. على ذلك فإن الطفيل قد يستخدم حركة الجنين كدليل على درجة نمو العائل داخل البيض وهى ميزة يمتلكها معظم طفيليات البيض. كذلك وجد أن الطفيل *Encarsia formosa* يتجنب وضع البيض فى ٥٠% من حوريات الذباب الأبيض الصالحة للتطفل بسبب حركة الحوريات كميكانيكية دفاع عن العائل.

٣- الإهتزاز Vibration

قد يكون الإهتزاز عاملاً هاماً فى قبول العائل بواسطة الطفيل، فقد ذكر أن الطفيل *Dendroctonus pseudostugae* يستخدم الإهتزازات الحادثة نتيجة تغذية يرقات العائل للوصول إليه ولا يستخدم منبهات كيميائية. أيضاً ذكر أن الطفيل *Aphaereta pallipes* المتطفل على ذبابة البصل *Hylemia antiqua* ينجذب للعائل بواسطة رائحة البصل ولكن الطفيل يجد عائله من خلال ملامسة العائل وأن الطفيل يتجنب اليرقات غير المتحركة ويفضل عليها اليرقات المتحركة والتى يدفع فيها آلة وضع البيض مخترقاً أنسجة أوراق البصل.

ب- المنبهات الكيميائية Chemical stimuli

إن إستقبال وتمييز الروائح المختلفة من مسافة بعيدة بواسطة المستقبلات الكيميائية chemoreceptors الموجودة على قرون الإستشعار لكثير من الطفيليات الحشرية لها دور هام وبارز فى عملية ملاقاة العائل وقبوله. على سبيل المثال، ذُكر فى كثير من الدراسات أن طفيليات رتبة ثنائية الأجنحة التابعه لعائلة Tachinidae تنجذب لروائح العائل النباتى المصاب وتضع عليه البيض دون ملاقاة العائل الحشرى الذى يتناوله عند التغذية على ذلك الجزء من النبات، ولا يفقس بيض الطفيل إلا عند وصوله لمعدة العائل. وقد ذُكر نفس الشىء عن إناث الطفيل *Nasonia vitripennis* والطفيل *Alysia manducator*، وهي طفيليات لعديد من عذارى ويرقات الذباب المتغذى على الجيفة، إذ تنجذب أساساً لروائح اللحم المتحللة.

يُنبه كثير من الطفيليات الحشرية في قبول العائل عن طريق المنبهات الكيمائية الحسية chemotactile stimuli المتواجدة على جدار جسم أو في جسم العائل نفسه والتي تستقبل من خلال المستقبلات الموجودة على قرون الإستشعار أو الرسغ أو آلة وضع البيض لتلك الطفيليات.

openkan.com

وقد وجد أن الطفيل *Chelonus texanus* ينجذب للكيرومون الذى يتواجد فى الطبقة الإسمنتية التى تلصق بيض العائل *Heliothis virescens* مع بعضه أو على سطح النبات الموضوعة عليه.

هناك الكثير من الدراسات التى نجحت فى إستخلاص الكيرومون من جسم العائل سواء كان من البيض، أو اليرقة، أو العذراء أو حتى الحشرات الكاملة مثل الحشرات القشرية. على سبيل المثال ذكر أن الطفيليين *Acerophagous coccis & Aenasius vexans* (Encyrtidae) يستخدمان مادة كيرومونية موجودة على سطح العائل *Phenococcus herreni*. أيضاً وجد أن الطفيل *Dahlbominus fuscipennis* المتطفل على حشرة *Gilpinia heocyniae* يستخدم مادة كيرومونية متركزة فى الطبقة السطحية لشرانق العائل. قد يكون ذلك الكيرومون موجود أيضاً فى دم العائل كما فى الطفيل *Micropletis croceipes* المتطفل على *Heliothis zea*. وجد أن كلا الطفيليين *Eretmocerus* sp. و *Encarsia bimaculata* كان إنجذابهما للمستخلصات المائية من حوريات ذبابة القطن البيضاء *Bemisia tabaci* المهروسة أو المطحونة أعلى من تلك المستخلصة من الحشرات الكاملة أو جلود الإنسلاخ وذلك دليلاً على وجود مادة كيرومونية داخل دم العائل يمكن إستخدامها فى قبول العائل من عدمه.

أوضحت كثير من الدراسات أن غسل العائل خارجياً بواسطة الماء أو أحد المذيبات العضوية يزيل المواد الكيرومونية الموجوده على العائل وبالتالى يؤثر فى قبول العائل ولا يتقبلها على الإطلاق عند ملامسته إياها. ولكن عند إطلاقه داخل أطباق بترى موجود بها قطرات جافة من مستخلصات غسيل العائل، فإن الطفيل يحاول مراراً الطعن بآلة وضع البيض فى تلك الأماكن الملوثة بالمستخلصات مما يؤكد إستخدام تلك المواد فى عملية قبول العائل بواسطة الطفيليات. كان الطفيل متعدد الأجنة *Copidosoma desantisi* المتطفل على بيض فراشة درنات البطاطس يحاول مراراً غرس آلة وضع البيض داخل قطع القماش الملوثة ببراز وحراشيف الحشرات الكاملة لفراشة درنات البطاطس وكذلك فى تلك المزال من عليها بيض العائل دليلاً على وجود مواد كيرومونية داخل براز الفراشات أو على سطح بيض العائل (مندور، ١٩٩٧).

على العموم فإن عملية قبول العائل تتأثر بكثير من العوامل نوجز بإختصار بعضاً منها:-

١- خبرة الطفيل State of experience

من المعروف أن عملية التعلم learning فى الأعداء الحيوية تحدث تغيرات جوهرية فى سلوك الأفراد نتيجة لزيادة خبرتها علماً بأن هذه الصفة لا تورث من جيل لآخر. أكدت الدراسات

أن وقت البحث يكون أكبر بالنسبة لإناث الطفيل ذات الخبرة (المدربة) عن تلك الساذجة عديمة الخبرة. وجد أيضاً أن الطيران عبر الريح يكون أعلى مع الإناث المدربة عن تلك الساذجة. أوضحت التجارب أيضاً أن الإناث عديمة الخبرة من الطفيل *Aphidius rosae* تقبل عديد من أنواع المن غير المستهدفة في تجارب الإختبار الأوحد no-choice، بينما الإناث التي سبق لها خبرة وضع البيض في الأنواع المستهدفة لم تفعل ذلك. وجد أيضاً أن الإناث المدربة تكون أكثر تحيزاً biased تجاه عوائلها المألوفة أكثر من الإناث غير المدربة. فعلى سبيل المثال تفضل وبشدة الإناث غير المدربة من الطفيل *Cotesia kariyai* الرائحة المنبعثة من نباتات ذرة مصابة أكثر من الرائحة المنبعثة من نباتات الفاصوليا المصابة (حوالي ٨٠% طيران تجاة الذرة المصابة)، وعلى العكس فإن الإناث التي سبق لها أن وضعت بيضاً على عوائل تصيب نباتات الفاصوليا أظهرت أفضلية للرائحة المنبعثة من نباتات الفاصوليا المصابة (أقل من ٤٠% طيران تجاة الذرة المصابة). سجل نفس الشئ أيضاً بالنسبة للطفيل *Opius dissitus*، والطفيل *Aphytis melinus*. كذلك وجد أن إناث الطفيل *Aphidius ervi* التي وضعت بيضاً في نوع المن *Acyrthosiphon pisum* على نباتات البرسيم تختار الرائحة لهذا العائل المألوف لها أكثر من الرائحة المنبعثة من المن *Sitobion avenae* على القمح، والإناث التي لها الخبرة مع رائحة المن *S. avenae* على القمح تنجذب إلى رائحته أكثر من رائحة *A. pisum* على البرسيم.

هناك عدة عوامل يمكن أن تؤثر على درجة الخبرة فى الطفيليات وبالتالى تقبلها لعوائلها منها:-

أ- **التاريخ الغذائي Nutrinonal history**: يمكن أن يؤثر وينبه التاريخ الغذائي لأنثى الطفيل في إستجابة وضع البيض. يطلق على هذا التأثير "التكيف قبل البلوغ preimaginal conditioning". أختبر هذا التأثير بإستخدام يرقات عائلين من عوائل الطفيل *Ventura canescens* وهما يرقات فراشة الدقيق *Anagasta kuehniella* والفراشة *Meliophora gisella*. أظهرت النتائج أن إناث الطفيل التي ربيت على العائل المفضل *A. kuehniella* لم تظهر أي إستجابة لرائحة يرقات العائل الثاني، لكن تلك التي ربيت على العائل الثاني قد كُيفت بأن إكتسبت إستجابة إضافية لرائحة يرقاته عند وضع البيض. يمكن أن يحدث هذا التكيف في المرحلة قبل البلوغ أثناء تغذية اليرقة داخل العائل أو في مرحلة البلوغ بعد الخروج من العائل مباشرة.

ب- **طول فترة التعريض Length of exposure period:** أكدت الكثير من الدراسات أن هناك علاقة طردية بين إستجابة الطفيليات لروائح معينة وطول فترة التعريض لتلك المواد الكيرومونية فى بيئه معينة، وأن تلك الخبرة والتعلم تفقد بعد عدة أيام من إكتسابها ولا تورث للأجيال التالية. عى سبيل المثال، وجد أن إناث الطفيل *Cotesia kariyai* المدربة تحتفظ بخبرتها لمدة لا تزيد عن ثلاثة أيام من بداية إكتسابها للخبرة.

ج- قد تتعلم إناث بعض الطفيليات من ربط الإستجابة بمضاد حيوي في العوائل التي تم تربيتها على بيئات صناعية كما هو الحال، على سبيل المثال، في الطفيل اليرقي *Bracon mellitor* المربى على يرقات سوسة لوز القطن *Anthonomus grandis*. وهنا يجب الحذر على أن مثل تلك الإناث سوف تعطي نتائج مضللة للباحث عند إجراء تجارب خاصة بإختبارات الكيرومونات، ولذا فإنه ينصح عند إجراء مثل هذه التجارب إستعمال إناث لم تتعرض من قبل لعوائل تم تربيتها على عوائل صناعية.

د- لدى كثير من الطفيليات القدرة على ربط روائح أو ألوان أو أحجام أو أنماط معينة من المآوى بموقعها الدقيق microhabitat المتواجد به العائل، ويمكن أن تبقى هذه الإستجابة التكيفية لمدة ٨-١٠ يوماً. من أمثلة ذلك، أن طفيل العذراء عديد العوائل *Itoplectis conquisitor* لديه قدرة عالية على التعلم. فى البداية، وإلى حد كبير، يطير الطفيل لأول مرة للعائل بطريقة عشوائية خاصة عند تعرض كل جيل من الأجيال المعملية لروائح مختلفة للعائل وكذلك لموقع دقيق microhabitat مختلف. وبعد ملاقاة العائل، وتطفلها على عدد محدود منه، فإن كثيراً من إناث الطفيل كان لديها القدرة على الربط بين الروائح الكيميائية أوالمنبهات الطبيعية وربطها مع الموقع الدقيق microhabitat الموجود به العائل وبالتالى يؤدى ذلك إلى زيادة نسبة التطفل بصورة ملحوظة. وقد أُستخلص من هذه التجربة قاعدة ملخصها أن فى بعض الحالات لابد أن يتم تهيئة conditioning الطفيليات الحشرية المربات معملياً قبل إطلاقها فى الحقل بتعريضها لبعض روائح العائل المستهدف (وذلك لأن فى الطفيليات ذات المدى العوائلى الواسع قد تهاجم آفة أخرى خلاف الآفة المستهدفة) حيث يزيد ذلك من كفاءته وتوجهه مباشرة للعائل. قد يتم تهيئة الطفيليات عن طريق وضع العائل المناسب مع العائل النباتى أو المادة الغذائية المناسبة للعائل الحشرى داخل أقفاص التربية وإطلاق الطفيل معها لعدة ساعات وبالتالى فإن الطفيل يكون فى حالة نشطة تعرف بحالة سلوك البحث التطفلي searching-parasitized behavior phase وبالتالى سيبقى الطفيل فى المكان المستهدف لفترات طويلة وبالتالى زيادة نسبة التطفل ضد الآفة المستهدفة.

٢- التربية المعملية للعوائل الحشرية على بيئات صناعية وقبول الطفيليات لها

هنا لابد من إستعراض بعض الملاحظات الهامة التى تتعلق بعملية التربية المعملية للأعداء الطبيعية:-

أ- أظهرت بعض الدراسات المعملية خاصة على الطفيل *Itoplectis conquisitor* أن ذلك الطفيل يستجيب ويتقبل عائله نتيجة وجود مواد كيمائية داخل دم العائل، منها ١٩ حمض أمينى وسكر التريهالوز. من خلال سلسلة من التجارب بتركيزات مختلفة ومخاليط مختلفة من كل هذه المواد، أمكن مع محاولات فعلية لوضع البيض خارجياً in vitro التوصل إلى نتائج أفضل من إستخدام دم العائل المخفف بماء مقطر ١:٢ حجم/حجم. من هذه المخاليط مخلوط Leucine, Serine, Arginine مع كلوريد الماغنسيوم الذي أعطى نتائج عالية المعنوية مقارنة بباقى المخاليط بما فيها دم العائل المخفف.

ب- قد تلعب التربية المعملية للأعداء الطبيعية خاصة على بيئات صناعية دوراً هاماً فى المكافحة البيولوجية التطبيقية أوالكلاسيكية، ولكن فى بعض الأحيان ولطول فترة التربية المعملية وعدم تحسين صفات الطفيليات أو المفترسات عن طريق التزاوج مع أفراد مجموعة حديثاً من الحقل، تضعف السلالة وتفقد كثيراً من خواصها الفسيولوجية والبيولوجية الهامة ومنها إنخفاض الخصوبة الفعلية realized fecundity، وكذلك درجة إستجابتها للكيروموناتوالمنبهات المختلفة التي تقودها للوصول للعائل، بل فى كثير من الأحيان تضعف الكفاءة البحثية للطفيل searching capacity نتيجة للتربية المعملية لعدد من الأجيال على عوائل متاحة فى مساحة ضيقة جداً مثل أقفاص التربية دون بذل أى مجهود يذكر فى البحث عن العائل.

ج- أثبتت كثير من الدراسات، خاصة المتعلقة بتربية بعض الطفيليات على عوائل مربـاة على بيئات صناعية، أن تلك الطفيليات تختلف فسيولوجياً عن مثيلاتها المرباة على عوائل نباتية أو مواد طبيعية، وأن إستجابة تلك الطفيليات للعوائل النباتية كانت ضعيفه للغاية. على سبيل المثال، وجد أنه فى حالة إناث الطفيل *Cotesia kariyai* المرباة على يرقات عائلها الحشرى *Mythimna separata* التى تم تربية يرقاته على بيئة صناعية وتلك المرباة على نباتات الذرة قد إختلفت فى درجة إنجذابها للعوائل المصابة infested hosts، كما كان معدل طيران إناث الطفيل أعلى فى حالة الإناث المرباة على عوائل نباتات الذرة مقارنة بتلك المرباة على عوائل تم تربيتها على بيئة صناعية.

مما سبق، يجب أن يؤخذ فى الإعتبار عند الإكثار الكمى للأعداء الطبيعية معملياً وعلى بيئات صناعية أن يتم تهيئة conditioning تلك الطفيليات وقت الإطلاق عن طريق وضعها مع العائل والوسط النباتى وإتاحة الفرصة ولو لفترة قصيرة (لعدة ساعات) لتلك الطفيليات لوضع البيض وملامسة عائلها وبالتالى إكتساب الخبرة اللازمة عن وسط الإنتشار والعائل النباتى والحشرى معاً host-plant complex لما له من أثر بالغ فى تحسين الكفاءة البحثية للطفيل وإختصار الوقت اللازم للوصول للعائل.

٣- حمولة البيض Egg load

تعّرف حمولة البيض egg load على أنها عدد البيض الناضج داخل فريعات المبيض لإناث الحشرات. ثبت بالدليل القاطع أن كمية البيض الناضج داخل المبايض تؤثر بصورة كبيرة على سلوك الطفيليات وإستعدادها للبحث عن العائل وقبوله خاصة فى الطفيليات المستمرة تكوين البيض synovigenic parasitoids. على سبيل المثال، وجد أن طفيليات الذباب الأبيض مثل الطفيلين *Encarsia formosa& Eretmocerus californicus* يتأثر سلوكهما بشكل كبير بعدد البيض الموجود داخل فروع المبيض، بل أن الطفيل *E. formosa* يتجاهل أكثر من ٥٠% من الأفراد الصالحة للتطفل بسبب عدم وجود بيض ناضج داخل المبايض أو بسبب حركة العائل.

٤- خصائص العائل

قد يكون هناك مجموعة من العوامل (المرتبطة بالعائل) والتى تجعل طفيلاً ما لا يهاجم عائلاً معيناً قد يصلح لنمو ذريته، وأهم هذه العوامل ما يلى:

١- قد يفتقر العائل إلى المؤثرات التى تجذب اليه أنثى الطفيل. على سبيل المثال، بالرغم من صلاحية يرقات فراشة الدقيق لنمو يرقات طفيليات تتبع أجناس *Cryptus*, *Aneoplex*, *Ephialtes* داخل المعمل فإنه لا يوجد من الأدلة ما يوضح إتجاه هذه الطفيليات لهذا العائل تحت الظروف الطبيعية. وطبيعى أن يكون السبب فى ذلك مرجعه إفتقار يرقة هذا النوع لعوامل جذب هذه المجموعة من الطفيليات تحت الظروف الطبيعية.

٢- نتيجة لسلوك العائل العدوانى وحركته السريعة، يستطيع العائل أن يوقف أنثى الطفيل عن وضعها البيض عليه أو داخله بعد معركة حامية- تنتهى بتغلب العائل على الطفيل مثل فشل الطفيل *Goniozus legneri* وكذلك الطفيل *Bracon hebetor* فى كثير من الأحيان فى التطفل على العمر اليرقى الأخير لفراشة درنات البطاطس رغم قدرتهما على التطفل على الأعمار

obeikandl.com

اليرقية الصغيرة، أو أن يكون العائل محتمياً داخل أغطية واقية تقف حائلاً بين العائل والطفيل فلا يستطيع الأخير أن يدفع آلة وضع البيض من خلالها. من أمثلة هذه الأغلفة، الغلاف الخارجى الصلب لقشرة بيضة دودة الحرير بالنسبة لطفيل الترايكوجراما، وجدر الشرانق وبعض القشور والإفرازات الشمعية التى تفرزها حوريات الذباب الأبيض والبق الدقيقى للدفاع ضد الطفيليات والمفترسات التى تهاجمها... وغير ذلك من المواد التى تجعل العائل محصناً ضد هجمات الطفيل.

بالرغم من الحقائق السابقة يصعب دائماً تحديد العائل المثالى لنوع من الطفيليات على أسس من الخواص الكيميائية أو المورفولوجية للعائل إذ يدخل فى الإعتبار دون شك إرتباطاً وثيقاً بين الإستجابات الفسيولوجية والسلوكية للطفيل وعديد من العوامل الأخرى.

رابعاً: صلاحية العائل Host Suitability (Host Quality)

بعد قبول العائل، يجب على أنثى الطفيل فحص العائل بسرعة لتحديد صلاحيته لنمو ذريتها، وبناءً عليه يتحدد قرار التطفل من عدمه. هنا تستخدم الأنثى كلاً من قرون الإستشعار وآلة وضع البيض لتحديد درجة الصلاحية. تعتبر هذه الخطوة هى أهم الخطوات التى يتحدد بناءاً عليها عدد العوائل التى يمكن أن يختص بها طفيل أو مفترس وكذلك حجم حضنة الطفيل أو المفترس الموضوعة داخل أو على، أو بجوار العائل أو الفريسة. إذ لا يعنى تقبل أنثى الطفيل مثلاً لعائل ما أن ذلك العائل صالح لنمو ذريتها. تتفاوت درجة هذه الصلاحية بالنسبة للنوع من الطفيليات أو المفترسات حيث تكون بعض العوائل فى تمام الصلاحية لنمو ذريته ويصلح البعض الآخر إلى حد ما، بينما يكون البعض الآخر غير مناسب على الإطلاق. فى بعض الحالات، يكون العائل مُتطفل عليه أكثر من مرة أو ما يعرف بالتطفل المتعدد multiparasitoidism إذا كان التطفل بواسطة نوعين مختلفين، أو التطفل المتزايد superparasitoidism إذا كان متطفل عليه أكثر من مرة بواسطة نفس الأنثى أو أنثى أخرى من نفس النوع، وعلى ذلك فإن قدرة أحد الطفيليات على البقاء تمثل قدرته على التغلب على منافسيه فى حالة المنافسة الداخلية. يعزي التطفل الناجح والتخلص من المنافسين فى هذه الحالات إلى المهاجمة الطبيعية physical attack، والإخماد الفسيولوجي physical suppression عن طريق إستهلاك الأكسجين anoxia (عدم التنفس)، أو إفراز السموم secretion of toxins، أو التجويع starvation أو تغيير ظروف العائل المناسبة للنمو host alteration.

على ذلك تقوم إناث الطفيليات بتحديد صلاحية العائل من خلال:-

١- **وجود تطفل مسبق presence of parasitism**: فى مثل هذه الحالة تقوم أنثى الطفيل بفحص العائل بقرون الإستشعار وآلة وضع البيض بغرض إستكشاف:

أ- وجود فيرومونات التعلم marking pheromone خارجياً على العائل بواسطة إناث طفيليات أخرى ويتم ذلك بواسطة قرن الإستشعار.

ب- وجود بيض أو يرقات طفيليات أخرى داخل العائل، وغالباً يتم تنفيذ ذلك بواسطة آلة وضع البيض.

٢- **تحديد القيمة الغذائية nutritional quality**: فى هذه الحالة تقوم أنثى الطفيل بإستخدام آلة وضع البيض لتحديد جودة العائل الغذائية من خلال:

أ- وخز وجرح العائل وتذوق بعض من العصارة المنبثقة من الجرح.

ب-دفع آلة وضع البيض لتحديد الحالة الصحية أو المرضية الداخلية للعائل.

وعلى ذلك فإن قرار صلاحية العائل يتوقف على:-

١- **حجم العائل**: يعتبر حجم العائل من الصفات الطبيعية الهامة والمحددة لقبول الطفيليات لعوائلها خاصة فى طفيليات البيض من جنسى *Trichogramma* و*Telenomus*، علاوة على أن حجم العائل هام جداً فى قرار الطفيل من حيث نوع البيض الموضوع (مخصب أو غير مخصب)، وبالتالى تحديد جنس الطفيل الناتج. تفضل أنثى طفيل الترايكوجراما العوائل كبيرة الحجم لإنتاج الإناث والعكس بالنسبة للذكور، كما يتناسب حجم الفرد الناتج مع حجم العائل (شكل ١٩:٣).

٢- **قدرة الطفيل على تمييز العائل المتطفل عليه host discrimination**: وهى من أهم النقاط التى تحدد قرار صلاحية العائل من عدمه، خاصة تحت الكثافات المنخفضة من العائل فى نفس الموقع habitat.

٣- **عمر العائل host age**: حيث لكل طفيل عمر مفضل وصالح للتطفل، ولكن فى حالة عدم توفره، تقوم الأنثى بقبول عائل أقل جودة لوضع البيض. على سبيل المثال، وجد أن العمر الثانى والثالث الحورى للذبابة البيضاء *Bemisia tabaci* هو المفضل للطفيل *Eretmocerus* sp. nr. *furuhashii* ولكن فى حالة عدم توافرهما، فإن الطفيل يقبل الأفراد التى يقابلها من العمر الأول (بعد سكونها على النبات settled first instar) أو العمر الحورى الرابع للتطفل.

غالبا ما يفترض أن العائل مناسب غذائياً للطفيل. تتشابه الإحتياجات الغذائية لنمو الطفيليات الداخلية مع مثيلاتها فى باقى الحشرات، وغالباً ما يشار للعائل الجيد بالعائل المناسب suitable host، بينما العائل غير المناسب فيشار إليه بالعائل المقاوم أو العنيد resistant or refractory host. يفترض كثير من الباحثين أن معظم الحشرات هى عوائل غذائية للطفيليات وبالتالى قد ترجع عدم صلاحية العائل لعدم مقدرة الطفيل على إستخلاص المواد الغذائية من أنسجة عائلها. يأخذ البيض واليرقات الصغيرة للطفيليات الداخلية إحتياجاتها الغذائية من دم العائل وعليه فإنه خلال هذه الفترة الحرجة من نموه، يتنافس داخلياً مع باقى أنسجة العائل لأخذ إحتياجاته الغذائية من الدم. أوضحت بعض الدراسات أن هناك زيادة فى نسبة الدهون والبروتين والأحماض الأمينية فى الدم عقب التطفل وبالتالى فإن مثل هذه النتائج تبرهن على قدرة الطفيل على تغيير الحالة الغذائية داخل العائل وبالتالى يعتبر عامل هام فى تحديد صلاحية العائل.

تقدير جودة العائل Host quality assessment

هناك عدة أشكال من علاقة الطفيليات بعوائلها :-

١- تكون بعض العوائل كافية لإمداد فرد واحد فقط من الطفيل بالغذاء، وبالتالي يكون من الأفضل لأنثى الطفيل التالية أن تتعرف وتميز هذا العائل على أنه قد سبق التطفل عليه وتتجنب وضع البيض بداخله.

٢- تكون للأنثى التالية (رقم ٢) قدرة نسبية في التطفل على عائل قد سبق التطفل عليه بواسطة طفيل آخر وذلك عندما تكون الأطوار غير الكاملة لها قادرة على إقصاء أو الفوز على النوع الأول وهذه حقيقة في بعض الطفيليات.

٣- قد يكون العائل قادراً على إمداد أكثر من فرد من الطفيل بالغذاء، ولكن غالباً ما يترتب على ذلك صغر حجم الحشرات الكاملة الناتجة وقصر فترة حياتها.

٤- تستطيع يرقات الطفيليات الداخلية من إبعاد وإقصاء اليرقات الأخرى من نفس النوع أو من أنواع أخرى بعدة وسائل منها إستخدامها فكوكها العلوية، أو إستهلاك المواد الغذائية للعائل لتجويع المنافس، أو إفراز السموم، أو عن طريق إفراز الإنزيمات. على سبيل المثال وجد أن اليرقات المتطفل عليها حديثاً بواسطة الطفيل *Cotesia glomerata* تكون صالحة للتطفل عليها مرة أخرى لعدة أيام بواسطة الطفيل *C. rubecula* وذلك لقدرة يرقات النوع الثاني ذات الفكوك القوية على قتل يرقات النوع الأول عديمة الفكوك، و بنفس الطريقة وجد أن اليرقات المتطفل

عليها بواسطة الطفيل *C. glomerata* تكون صالحة أيضا للتطفل عليها بواسطة إناث أخرى من نفس النوع لعدة أيام من تطفل الأنثى الأولى ويرجع ذلك لقدرة يرقة العائل على إمداد نسل الأثنين بالغذاء اللازم وكانت نسبة الإفراد الناتجة من نسل الأنثى الثانية ٨% من جملة اليرقات المتطفل عليها.

٥- تستطيع كثير من الطفيليات تمييز العوائل المتطفل عليها عندما تكون يرقة النوع الأول متقدمة عمراً. يزداد الأمر صعوبة فى حالة وجود البيض أو الأعمار الصغيرة للطفيل. قد يتم تمييز العائل المتطفل عليه بواسطة منبهات خارجية على العائل أو تغيرات داخلية بدم العائل أو أنسجته وغالبا ما تستخدم قرون الإستشعار لإستكشاف المنبهات الخارجية بينما تستخدم المراكز الحسية على طرف آلة وضع البيض لاستكشاف التغيرات الداخلية. على سبيل المثال وجد أن كل من الطفيلين *Telenomus podisi* ، *Trissolcus euschisti* يميزا ويعلما كتل بيض عائلهما وهى البقة الخضراء بواسطة مواد قابلة للذوبان في الماء ، أما الطفيل *Cotesia nigriceps* والطفيل *Micropletis corecieps* يميزان عائلهما بواسطة إفرازات من غدة ديفور Dufour's gland وهي مواد ذات عمر قصير short life materials.

٦- وجد أن طفيل المن من النوع *Ephederus cerasicola* يستخدم قرون إستشعاره لإستكشاف المنبهات الخارجية لتمييز العوائل المتطفل عليها عندما تكون أقل من ٦ ساعات. أما تلك الأطول من ٦ ساعات عمراً فإن الطفيل يستخدم آلة وضع البيض وبواسطة غرسها لفترة بسيطة تستطيع الأنثى تمييز العائل المتطفل عليه من عدمه. وقد تم تسجيل نفس السلوك في طفيل *Encarsia formosa* المتطفل على حوريات الذباب الأبيض.

عموماً فإن القرار الأصعب هو عدد البيض الذي سيتم وضعه داخل العائل وهذا بلا شك يعتمد على حجم العائل وأسبقية التطفل عليه. قد يكون التطفل المتزايد ميزة نسبية في حالة الطفيليات الجماعية التي يكون فيها العائل قادراً على إمداد أكثر من فرد من الطفيل بإحتياجاته الغذائية دون التأثير على نسبة البقاء أو حجم الأفراد الناتجة. فى بعض الحالات يكون قرار التطفل المتزايد بواسطة أنثى الطفيل لا مفر منه وأفضل من الإنتشار لمكان آخر بحثاً عن عائل غير متطفل عليه لعدة أسباب منها:-

١- قد يحتاج الإنتشار لمكان آخر، بحثاً عن عائل آخر، لوقت أطول للوصول لعائل أفضل في الجودة من العائل المتاح وهذا بما لا شك فيه لن يكون مناسباً لإناث الطفيليات المتقدمة فى العمر والتى تريد أن تتخلص من حمل البيض حتى ولو فى عوائل أقل جودة.

٢- قد يزيد من الخطورة التي تتعرض لها الإناث إفتراسها مثلاً إذا إنتشرت في مكان آخر.

٣- قد تكون الطاقة المستهلكة فى التطفل على عائل سبق التطفل عليه أقل عند مقارنتها بالإنتشار بحثاً عن عائل جديد. فى حالة الطفيل *Encarsia formosa*، على سبيل المثال، تتجه أنثى الطفيل عند ندرة العوائل الجيدة إلى قتل البيض (سواء لنفس الأنثى أو لإناث أخرى تابعه لنفس النوع) داخل العائل فيما يعرف بقتل البيض ovicide. هناك عدة تفسيرات لهذا السلوك الشاذ وربما الأكثر واقعية هو أنه رغم أسبقية التطفل على هذا العائل إلا أن جودة العائل لازالت عالية مقارنة بالعوائل الأخرى المتاحة فى نفس الوسط أو أن هذا العائل المتطفل عليه ربما متطفل عليه بواسطة بيضة منتجة للذكور- ونتيجة لخبرة الأنثى، فإن الأنثى تفضل إعادة إستثمار هذا الفرد من العائل عن طريق إعادة التطفل عليه ببيض منتج للإناث. رغم تلك التفسيرات، إلا أن كيفية تحديد الأنثى لجنس البيض داخل العائل غير معروفة بدقة على الرغم من التوجيه عالى الدقة لآلة وضع البيض فى مكان تواجد البيضة داخل العائل حيث كانت معظم الوخزات فى مكان البيضة أو بالقرب منها.

فى الطفيليات الجماعية التي تستطيع أن تتطفل على العائل في عدة أعمار مختلفة، فإنه يتم ضبط تعداد عدد البيض الموضوع بالعائل تبعاً لحجم وعمر العائل. على سبيل المثال، وجد أن الطفيل *Anagyrus indicus* المتطفل على البق الدقيقى *Nipaecoccus rastator* يستطيع أن يتطفل على الثلاثة أعمار الأولى من عمر الحورية وكذلك على الحشرة الكاملة، ويزداد عدد البيض تبعاً لحجم العائل من ١,٢ بيضة في العمر الحورى الأول إلى ٢,٨ بيضة في حالة الحشرة الكاملة. وجد أنه في حالة الطفيليات الجماعية التي تتطفل على عوائل ذات أحجام مختلفة مثل الطفيل *Aphytis linganensis* فإنه يضع بيضة واحدة منتجة للذكور عندما يتطفل على عائل صغير الحجم، وبيضاً منتجاً للإناث فى العوائل كبيرة الحجم. وقد تستقبل العوائل كبيرة الحجم عدداً أكثر من البيض. وجد أن بعض الطفيليات التي تتقبل عوائل متطفل عليها فإن الأنثى في هذه الحالة تفضل وضع بيض منتج للذكور وذلك لقلة توفر المواد الغذائية مقارنة بالعوائل غير المتطفل عليها. أما في حالة الطفيليات الإنفرادية فيعتقد أنها تفضل العوائل الصغيرة أيضاً لإنتاج الذكور والكبيرة في الحجم لإنتاج الإناث وقد تم ملاحظة هذه الحالة في طفيليات المن والطفيليات المتطفلة على الحشرات التابعة لعائلة Agromyzidae وعائلة Tephritidae حيث يعتقد أن كفاءة الأنثى تزداد بزيادة حجم العائل وذلك على العكس في حالة الذكور والتي لا ترتبط كفاءتها بحجم العائل.

ربما تعزى عدم صلاحية العائل لنمو الطفيليات إلى بعض خصائص هذه الطفيليات أكثر مما تعزى إلى بعض صفات العائل، مما يفسر أن المناعة كظاهرة يمكن أن ترتبط بالعائل وبالطفيل على حد سواء.

من خلال ما سبق ذكره من حقائق مرتبطة بإختيار الكائن المهاجم لعائله (وخاصة من ناحية صلاحية العائل للطفيل) تكمن أسباب عدم نجاح التطفل فى مجال الكافحة البيولوجية فيما يلى:

أ- **أن يكون العائل غير لائق طبيعياً**: مثل أن تكون محتوياته المائية عالية جداً أو محتوياته الغذائية فقيرة جداً أو يكون مغلفاً بغطاء سميك يحول دون تنفس الطفيل بداخله أو لا يسمح لأنثى الطفيل بأن تغرس آلة وضع البيض داخلة.

ب- **أن يكون العائل غير لائق بيولوجياً** : مثل:

١- قد تتسبب مهاجمة أنثى الطفيل لعائلها قتل هذا العائل فى وقت قصير مما يجعله غير دائم الصلاحية لنمو يرقات الطفيل عليه أو داخله.

٢- قد يتساقط بيض وصغار بعض الطفيليات الخارجية نتيجة لحركة العائل مما يتسبب فى فناء هذه الأطوار.

٣- قد يزاح بيض الطفيل بعيداً عن عائله أثناء إنسلاخ العائل ثم يضمحل البيض فوق جلد الانسلاخ.

٤- قد يبدى العائل رد فعل بالمهاجمة الدموية السابق ذكرها. على سبيل المثال، تبين أن الطفيل *Cotesia glomerata* الذى ينجح فى تطفله على يرقات ديدان الكرنب *Pieris* spp. حيث تصلح هذه اليرقات دائماً لنمو ذرية هذا الطفيل، يتقبل ببساطة يرقات فراشة الكرنب *Mamestra brassicae* ويضع بداخلها البيض إلا أن ذرية الطفيل داخل يرقات النوع الأخير تتعرض مبكراً للمهاجمة الدموية التى تجعل منها عائلاً غير صالح للطفيل.

خامساً: تنظيم نمو العائل Host Regulation

بعد تمام عملية التطفل ووضع البيض داخل العائل، يكون مستقبل نمو العائل مهماً فقط بالنسبة للطفيل وليس للعائل. هناك بعض الآراء التي ترى أن فرد العائل المتطفل عليه لم يصبح جزء من جمهور العائل ولكنه إناء أو وعاء للطفيل، وربما ذهب البعض الآخر إلى أنه بمجرد نجاح وضع البيض فى عائل مناسب لم يظهر مقاومة أو مناعة ضد الأطوار غير الكاملة للطفيل لاحقاً، فإن فرد العائل المتطفل عليه يصبح مدلولاً لجمهور الطفيل لاحقاً وليس للعائل.

مما لا شك فيه أن تأثير الطفيل على نمو ومورفولوجياً وبيولوجياً وسلوك العائل الحشرى قد تم دراسته فى بعض الحالات، إلا أن كيفية تنظيم العائل لم تلق الإهتمام الكافي حتى الآن. ربما تكون عملية ضبط وتنظيم العائل الحشرى بواسطة الأعداء الطبيعية أكثر إرتباطاً بالطفيليات عنها بالمفترسات، وبالطفيليات الداخلية أكثر منها فى الطفيليات الخارجية. أوضح فيرهير Furher عام ١٩٦٨ أن الطفيل يحدث تغيرات فسيولوجية داخل العائل حتى يلائم نموه وبالتالى يغير من إستجابة العائل للبيئة، وعلى ذلك يكون العائل المتطفل عليه مختلفاً بيئياً عن ذلك غير المتطفل عليه، وقد عزى ذلك إلى وجود يرقات الطفيل وتغذيتها على العائل. وعلى الرغم من التقدم العلمى الكبير فى الدراسات فى مجال المكافحة البيولوجية إلا أنه لازال هناك قصوراً في تصور كيفية تنظيم أنثى الطفيل للعائل أثناء نمو حضنتها.

ولعل من أحسن الأمثلة لمناقشة تلك النقطة هو مناقشة العلاقة بين حشرة *Heliothis virescens* وبعض طفيلياتها حيث ثبت أن اليرقات المتطفل عليها لاتنمو بنفس المستوى من السرعة كاليرقات غير المتطفل عليها حيث ثبت أن العامل المسئول عن ذلك يكون في منطقة الكأس calyx أو فى قناة المبيض الجانبية lateral oviduct في الجهاز التناسلي لأنثى الطفيل. أيضاً وجد أن لغدة السم poison gland دوراً هاماً في ذلك التغيير. وجد أيضاً أن محلول من محتويات القناة الجانبية لمبيض الطفيل *Campolitis sonorensis* عندما يحقن في العمر الثالث اليرقي لدودة الدخان يحدث عنه توقف في نمو وتغذية اليرقات. يظهر تأثير ذلك بعد يوم واحد فقط من الحقن وتظل هذه اليرقات على هذه الحالة من توقف النمو لأكثر من شهر أو حتى الجفاف والموت. غير أن كيفية تأثير ذلك السم غير معروف بدقة وإن كان لاينتج شللاً في العائل. وعلى العكس من ذلك فقد وجد أن السم من الطفيل *Cotesia nigriceps* لا يؤثر على الجهاز العصبي وكذلك العضلات حيث تكون اليرقات قادرة على الحركة بالإضافة إلى المضغ ومرور الطعام في القناة

الهضمية. على هذا يعتقد أن هذا السم مختلف عن مثيله في طفيل *Bracon* sp. والذى يغلق block الربط والتواصل العصبى العضلى neuromuscular junctions لعائلها.

هناك بعض الشواهد على تدخل التطفل في نظام عمل الغدد الصماء endocrine system – فقد ذكر أن طفيل المن *Aphidius plantensis* له تأثير شبابى juvenalizing effect على عائله وذلك بإطالة فترة حياة الأعمار الحورية للعائل. أيضاً وجد أن حقن خلايا التيراتوسيت teratrocytes (الناتجة من إنفصال الغشاء الجنيني بعد فقس بيضة الطفيل) تؤدى أيضاً إلى تأثيرات شبابية في العائل. أيضاً وجد أن خلايا التيراتوسيت قد تحتوي على إنزيم مشابه لهرمون الحداثة. أيضاً ذكر أن نشاط غدة الصدر الأمامى (غدة مقدم الصدر) prothorcic gland في يرقات *Ttrichoplusia ni* المتطفل عليها كانت أصغر حجماً، وكان تخليق الحامض النووي RNA في الغدد أقل مقارنة باليرقات غير المتطفل عليها. أيضاً هناك بعض التغيرات البيوكيميائية للعوائل بعد تطفلها، قد يكون هذا التغير في كمية ونوعية الأحماض الأمينية والبروتين على الرغم من عدم وضوح الدور الذى يلعبه السم في إحداث ذلك.

هناك بعض الآراء التى تقول أن التخصص العائلى host specificity ربما يرجع الى قدرة السم venom على إحداث تغيرات جوهرية لتناسب نمو الطفيل. حيث ثبت أنه عند إزالة غدة السم من أنثى الطفيل *Cotesia nigricpes* والسماح لتلك الإناث بالتطفل ووضع البيض وجد أن نسبة التطفل الناجح والأفراد الناجحة فى إكمال نموها منخفضة جداً مقارنة بالكنترول، وأنه عند نقل يرقات الطفيل في يرقات عوائل أخرى غير متطفل عليها فإنها تفشل في النمو وإكمال نموها بسبب عملية التكبسل encapsulation.

أرجع سولت Salt ١٩٣٨م فشل التطفل أوعدم صلاحية العائل إلي عدم ملائمة المحتويات الكيميائية chemical constituents الضرورية لنمو الطفيل. وعلى ذلك قد يكون العائل غير ملائم لظروف غذائية أو لوجود مواد كيميائية ضارة به. وربما يرجع ذلك إلي فشل الطفيل في إحداث تغيرات جوهرية داخل العائل وتنظيمه داخلياً ليناسب نموه. مثال على ذلك ما وجد في يرقات *Heliothis virenscens* حيث وجد أنه بمقارنة مستوى سكر التريهالوز trehalose في الدم بين اليرقات المتطفل عليها وتلك غير المتطفل عليها بواسطة الطفيلين *Micropletis croceipis*، *Cotesia nigriceps* وجد أن مستوى هذا السكر إنخفض نتيجة التطفل بواسطة الطفيل *C. nigriceps* وإرتفع بشدة نتيجة للتطفل بواسطة الطفيل *M. croceipes* وأن هذا الإرتفاع حدث بعد يوم من التطفل. عزى هذا الإرتفاع في مستوى السكر إلي تأثير أنثى الطفيل بعد وضع البيض.

وهذا الإرتفاع في مستوى السكر في الدم مقارنة بما هو موجود بالجسم body reserve ربما يكون له أهمية كبيرة بالنسبة لطفيل مثل *M. croceipes* الذي يتغذى على الهيموليمف والذي يأخذ كل إحتياجاته الغذائية منه عكس الطفيليات الأخرى التي تستهلك المحتويات والأنسجة الداخلية لعوائلها. وعلى ذلك فإن عدم قدرة العائل في الإستجابة السريعة للتغلب على هذا التنظيم الكيميائي ربما يزيد من صلاحيته وبالتالي يزيد فرص نمو الطفيل ونجاح التطفل.

تنظيم نمو العائل والتفاعلات الفسيولوجية Host regulation and physiological interaction

بعد الهروب من أو التغلب على دفاعات العائل، يجب على الطفيل أن ينظم نمو عائله فسيولوجياً بما يتناسب مع نموه. يستفيد الطفيل بلا شك من التحكم فى الإنسلاخ والتغذية والحركة. يتضمن ذلك التأثير أى من:-

١- طول فترة نمو طور العائل المتطفل عليه خاصة الطور المتغذى.

٢- زيادة فى عدد الأعمار اليرقية أو الحورية للعائل أو إنقاصها عن ذلك وهو ما يعرف بالتشكل المبكر early or precocious metamorphosis.

٣- وقف الانسلاخ.

٤- توقف النمو.

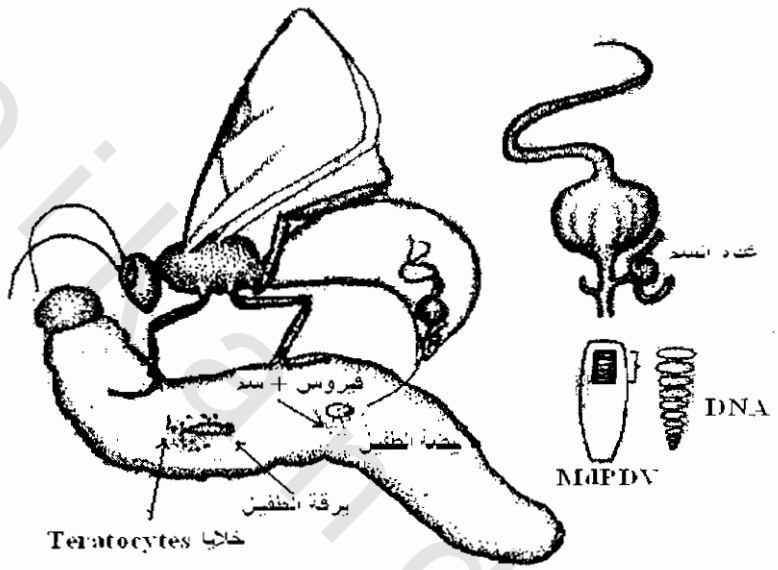
٥- كسر حالة السكون فى العائل breaking host diapause.

يختلف تأثير الطفيل فى تغذية الطور المتغذى للعائل وبالتالي فترة نموه في الطفيليات الإنفرادية solitary عنه في الطفيليات الجماعية gregarious، إذ تقصر فترة الطور المتغذى فى الطفيليات الإنفرادية وتطول فى الطفيليات الجماعية حيث يحتاج نسلها إلى مصادر غذائية أكثر وبالتالى فإن إطالة العمر المتغذى يكون فى صالح الطفيل.

حتى الآن ليس هناك تفسير واضح ودقيق عن كيفية تحكم الطفيل فى نظام الغدد الصماء للعائل endocrine system. لكن من المؤكد أن هناك العديد من المكونات التى لها دور رئيسى فى ذلك مثل الفيروس polydnavirus، والسموم، وخلايا التيراتوسيت teratocytes الناشئة من إنشقاق الغشاء الجنينى بعد فقس بيضة الطفيل. على سبيل المثال وجد أن السائل المبيضى (الكأس) ovarian (clayx) fluid الذى تفرزه أنثى الطفيل فى العائل أثناء وضع البيض يحتوى على حبيبات من الفيروس ليس كافياً بمفرده فى التحكم فى إنسلاخ دودة الدخان *Heliothis virescens* المتطفل عليها بواسطة الطفيل *C. nigriceps*، إذ تتطلب وقف الإنسلاخ كل من هذا السائل وكذلك السم

openkanal.com

الذى تضعه الأنثى أيضاً أثناء وضع البيض (شكل ٦:٥). أكثر من ذلك، فإن السم الذى يفرز من أنواع أخرى من طفيليات دودة الدخان كان غير كاف بمفرده أو حتى عندما أُستخدم مع السائل المبيضى من طفيليات أخرى لوقف الانسلاخ. أما العامل الثالث وهو خلايا التيراتوسيت teratocytes فكان لها الدور الهام فى وقف النمو فى يرقات دودة الدخان المتطفل عليها بواسطة الطفيل *Micropletis croceipes*، إذ تلعب هذه الخلايا دوراً حيوياً فى تنظيم العلاقة بين الطفيل وعائله مثل وقف الجهاز المناعى immunosuppressive function. تختلف أهمية كل من خلايا التيراتوسيت والفيروس فى المجاميع المختلفة من الطفيليات الحشرية. فى عائلة Braconidae نجد أن كلاً من الفيروس والسم هما الأكثر إستخداماً فى تثبيط ووقف الإنسلاخ، ولكن فى طفيليات عائلة Ichneumonidae وجد أن الفيروس بمفرده كاف جداً لإنجاز هذه المهمة.



شكل (٦:٥) يوضح ميكانيكية التغلب على دفاع العائل بواسطة أنثى الطفيل.

إستخدام المحفزات الهرمونية لضبط سكون الطفيل

Use of endocrine cues in parasitoid diapause

من الممتع أن نذكر أنه من المهم للطفيل أن يستخدم الدلائل الهرمونية والفسيولوجية للعائل والمرتبطة بتوقف نموه أو سكونه diapause لتنظيم سكونه هو نفسه. على سبيل المثال وجد أن الطفيل التاكنيدى *Carcelia* sp. عندما ينمو داخلياً فى عائل وحيد الجيل univolatine host فإنه يدخل فى سكون، ولكن عندما ينمو داخل عائل ثنائى الجيل bivolatine host فإنه لا يدخل فى سكون في الجيل الأول ولكنه يستمر فى النمو ويدخل فى سكون مع عائله فى نهاية الجيل الثانى.

إستخدام المحفزات الهرمونية في نمو الطفيل

Use of endocrine cues in parasitoid development

وجد أيضاً أن الطفيليات ربما تهاجم عوائلها فى أطوار مبكرة عن العمر أو الطور المفضل من الأطوار غير الكاملة للطفيل. على ذلك، فإن الطفيل غالباً ما يؤخر نموه حتى وصول العائل للعمر أو الطور المناسب لنمو أطواره غير الكاملة. ربما يستخدم الطفيل المحفزات الهرمونية المرتبطة بالعائل لإستهلال إنسلاخه أو تسريع نموه. على سبيل المثال وجد أن الطفيل *Diachasma* sp. المتطفل على يرقات الدروسوفيلا ينسلخ من العمر اليرقى الأول للعمر الثانى بعد ثمانية ساعات فقط من تكوين جلد عذراء العائل puparium بصرف النظر عن وقت وضع البيض داخل يرقات العائل، حيث كان وقت إنسلاخ الطفيل الناتج من تطفل مبكر متزامناً مع وقت إنسلاخ الطفيل الناتج من تطفل متأخر عنه بأكثر من ثمانية أيام. تم تسجيل نفس الحاله فى الطفيل المتعدد الأجنة *Copidosoma desantisi* المتطفل على بيض فراشة درنات البطاطس. فقد وجد أن هناك إرتباط وثيق بين نمو الطفيل ونمو العائل، حيث أن تحرر يرقات العمر الأول للطفيل من الجسم التوتى (بصرف النظر عن وقت وضع البيض سواء كان وضع البيض فى بيض عائل حديث عمره عدة ساعات أو أكثر من ثلاثة أيام) داخل التجويف الدموى للعائل مرتبط بإنسلاخ العائل للعمر اليرقى الأخير. أيضاً فإن إنسلاخ العمر اليرقى الأول للطفيل إلى العمر اليرقى الثانى لن يحدث حتى بداية غزل شرنقة العائل وإستهلال عملية التعذير بتكوين طبقة حريرية حول اليرقات ونزولها للتربة للتعذير. بالتالى تكون يرقات أو عذارى الطفيل مرتبة داخل مومياء العائل وهي محاطة بطبقة حرير خفيفة وحبيبات رمل كثيفة، والتي ربما توفر لها الحماية من هجوم المفترسات الحشرية الأرضية أو الطفيليات المفرطة. جدير بالذكر أنه حتى الآن – وربما لهذا السلوك– لم يتم تسجيل طفيليات مفرطة على هذا الطفيل.

من الأكثر غرابة ما يحدث فى طفيليات الذباب الأبيض التابعة لجنس *Eretmocerus*، حيث يضع الطفيل بيضه تحت حوريات عائله (ذبابة القطن البيضاء أو ذبابة الصوب البيضاء) سواء كان في العمر الأول أو الثانى أو الثالث أوالرابع فى قليل من الحالات، فإذا تم وضع البيض تحت العمر الحورى الأول أو الثانى للعائل، فإن عملية فقس البيض وخروج اليرقات تتأخر حتى وصول العائل للعمر الحورى الثالث، أى أنه فى كل الحالات لن يحدث هناك نمو فى بيضة الطفيل حتى وصول العائل للعمر الحورى الثالث المناسب للنمو. وحتى الآن فإن الميكانيكية التى تتحكم فى نمو بيض الطفيل غير معروفة بدقة خصوصاً أن البيض يوضع خارج العائل حيث لا

يوجد فرصة لحقن سم، أو فيروس أو حتى لوجود خلايا التيراتوسيت وربما يكون لثقل وزن الحورية وهى في عمرها الثالث دافعاً لخروج يرقة العمر الأول من البيضة.

التحكم فى نمو العائل Control of host development

بخلاف الحالتين السابقتين، والتى فيهما يتفاعل الطفيل مع النظام الهرمونى للعائل لتوقيت نموه، فإن الطفيل يتحكم هنا مباشرة فى نمو العائل ويتم ذلك إما بمنع العائل من الإنسلاخ وإنتقاله لطور آخر، أو بإجبار العائل على الإنسلاخ مبكراً لطور معين. على سبيل المثال، وجد أن الطفيل المتعدد الأجنة *Copidosoma truncatellum* المتطفل على الفراشة ذات النقطتين *Trichoplusia ni* يدفع يرقات العائل المتطفل عليها في المرور فى أعمار يرقية إضافية supernumeral مما يؤدى إلى إطالة العمر اليرقى للعائل وبالتالى توفر المزيد من مصادر الغذاء للطفيل. أيضاً فإن الطفيل *Chelonus* sp. يجعل عائله يستهل ويبدأ فى تحول مبكر قبل أوانه Prematurely metamorphosis مثل غزل الشرنقه ولكنه لا يسمح للعائل بالتعذير الحقيقى، وبالتالى فإن غزل الشرنقة هنا هى لحماية الطفيل من هجوم الأعداء الطبيعية الأخرى وليس لحماية العائل. ربما يتحكم فى ذلك الفيروس polydnavirus الذى يحقن أثناء وضع البيض بواسطة الطفيل داخل العائل. أكدت التجارب أنه عند حقن هذا السائل المبيضى المحتوى على الفيروس داخل العائل وبدون وضع البيض (ما يعرف بتجارب التطفل الكاذب pseudoparasitized host experiments) سبب نفس الأعراض والسلوك التى تحدث مع وجود بيض ويرقات الطفيل مما يؤكد هذه الفرضية.

التوافق وسلالات الأعداء الطبيعية Synchrony and natural enemy races

على العدو الحيوي الناجح أن يضبط بدقة وقت نموه وتكاثره مع المواسم التى يكون فيها عائله أو فريسته أو مصادره الغذائية الأخرى متاحة. تقضي بعض الأعداء الطبيعية الفترات غير المواتية (شتاء بارد – الفترات شديدة الحرارة – فترات الجفاف) أو الفترات التى يكون فيها العائل غير متاح في خمول فسيولوجي physiological inactivation. ونتيجة لتوقف النمو فسيولوجياً يتم تسمية ذلك بالسكون diapause. تستخدم الطفيليات الداخلية ظروف بيات العائل كمصدر معلوماتي هام يُمكن العدو الحيوي من التوافق الموسمي seasonal synchronization مع العائل. في بعض الحالات الأخرى، يتفاعل العدو الحيوي مباشرة مع البيئة والظروف الجوية ليبدأ في أو ينهى سكونه وتكون أكثر العوامل أو الإشارات المتحكمة فى ذلك هي فترة الإضاءة.

فى البعض الآخر من الأعداء الحيوية تكون درجة الحرارة عامل هام في التأثير على السكون حيث ربما يرتفع أو ينخفض معدل التمثيل الغذائي نتيجة لتأثير عامل الحرارة ولكن دون حدوث توقف للنمو. ربما تلعب شدة الإضاءة على إنخفاض فرصة أقلمة وتوطيد الأعداء الطبيعية فى الأماكن الجديدة وعند إختلاف منطقة المنشأ مع منطقة الإطلاق فى شدة وطول الفترة الضوئية وخطوط العرض. على سبيل المثال فشلت كل محاولات توطين الطفيل *Cotesia rubecula* من أوربا فى شرق الولايات المتحدة بسبب عدم التوافق بين فترة الإضاءة فى المنطقتين.

أيضاً ربما يفشل العدو الحيوى فى إكمال دورة حياته لعدم توفر العائل المناسب فى وقت معين من السنة. وجد أن الطفيل *Podobius foveolatus* يقضى الشتاء بنجاح فى شمال الصين فى مناخ مشابه لما هو موجود فى الشمال الشرقى للولايات المتحدة. ولكن نفس السلالة من الطفيل فشلت فى التوطن فى الشمال الشرقى للولايات المتحدة ربما بسبب أن الطفيل يقضى الشتاء على بعض الحشرات مثل حشرة *Epilachna adrmibrabilis* والتى تقضى الشتاء على هيئة يرقة. هذه العوائل غير متاحة فى الولايات المتحدة ويقضى العائل الحشرى الأصلى لهذا الطفيل فى الولايات المتحدة وهو *Epilachna varivestis* الشتاء على هيئه حشرة كاملة. كذلك الطفيل *Eretomecrus sericus* الذى يفشل فى تطفله على عائله (ذبابة الموالح السوداء *Aleurocanthus woghume*) في المناطق المرتفعه الباردة وينجح في تطفله فى المناطق الساحلية الدافئة بالولايات المتحدة الأمريكية، مما يوضح دور درجة حرارة وسط الإنتشار.

بالإضافة للإختلافات الوراثية المرتبطة بالتوافق الموسمى، فإن جماهير العدو الحيوى المحلى ربما تختلف فى الأقلمة خاصة فى بيئات ذات ظروف بيئية قاسية extreme conditions. ربما نحتاج هنا إلى جمع العدو الحيوى من مناطق مختلفة وذلك للحصول على إستجابات مختلفة للظروف البيئية. مثلاً فإن الطفيليات التى جمعت من الصحراء فى الشرق الأقصى لم تظهر أى إستجابات أو علامات على الأقلمة فى كاليفورنيا (منطقة حارة) مقارنة بالطفيليات التى جمعت من غرب أوربا والتى تكون مناسبة فقط فى المناطق الساحلية الباردة.

السلوك السروحى فى الطفيليات المفرطة Foraging behavior in hyperparasitoids

هناك قليل من المعلومات عن السلوك السروحي foraging behavior والمحفزات التى تسهم في ملاقاة الطفيليات المفرطة لعوائلها. تعمل الندوة العسلية، بصفة عامة، كمحفز غير متخصص يستدل به، بعد وصول أنثى الطفيل المفرط، على وجود مستعمرات للمن على العائل النباتى. ويؤدى تراكم الندوة العسلية في منطقة معينة إلى زيادة فترة إستقرار إناث الطفيليات المفرطة في

obeikandl.com

المكان الملوث بالندوة العسلية. وربما تكون الندوة العسلية مسئولة عن زيادة النشاط البحثي لهذه الطفيليات والتي تزيد بالتالى من نسبة التطفل. سجل هذا النشاط فى أنواع الطفيليات المفرطة *Alloxysta vicrix* ، *Phaenoglyphis villosa* و *Denndrocerus carpenteri*.

أما فى حالة الطفيليات المفرطة المتخصصة، كما فى معظم الأنواع التابعه لجنس *Alloxysta*، فإن الندوة العسلية كمحفز، تقدم إستدلالات محدودة للغاية. لكن هناك إستراتيجيتين يمكن أن يعملا على ملاقاة الطفيل المفرط مع عائله. **أولهما** ان إناث تلك الطفيليات تبحث عن إناث الطفيل الأولى. فى التجارب المعملية على جهاز قياس الشم، إستجابت على سبيل المثال، إناث الطفيل المفرط *Alloxysta fuscicbrnis* إستجابة موجبة لإناث عائلها *Diaeretiella rapae*. تضمن مثل تلك الإستراتيجية وصول إناث الطفيل المفرط إلى مواقع بها مصادر متاحة للتطفل، لكن قد تواجه بمشكلة وصولها مبكرة جداً، إذ أن نسل الطفيل الأولى يكون مهيئاً للتطفل عليه خلال ٣-٤ أيام فقط بعد وضع البيض، ولذا فإن هذه الإستراتيجية فى السلوك السروحى للطفيليات المفرطة قد لا تكون ناجحة تماماً تحت الظروف الحقلية.

الإستراتيجية الثانية هى أن إناث الطفيليات المفرطة يمكن أن تبحث عن المواد المتطايره للعائل النباتى وتستخدمها، بالإضافة إلى وجود الندوة العسلية، كمعلومات متاحة عن تواجد عائلها بعد الوصول للمستعمرة. قد تحتاج أنثى الطفيل المفرط إلى معلومات إضافية عن نوع المن وعن وجود أفراد متطفل عليها. فعلى سبيل المثال، فقد سجل أن إناث الطفيل المفرط *Alloxysta pleuralis* تنجذب إلى مستخلصات العائل النباتى المفضل، وبعد الوصول إليه، تميز الإناث بين العوائل المتطفل عليها وغير المتطفل عليها بواسطة الملامسة بقرون الإستشعار وآلة وضع البيض. وربما تفسر مثل هذه الإستراتيجية بعض أبعاد التخصص العائلى. ومن أمثلة ذلك أن الطفيل الثانوى *Alloxysta castanea* يهاجم فقط طفيله الأولى *Praon volucre* المتطفل على من البرقوق الدقيقي *Hyalopterus pruni* المتواجد فقط على العائل النباتى الشتوي *Prunus spinosa* حيث يستجيب الطفيل المفرط فقط للمنبهات الصادرة من العائل النباتي بدليل أنها لا تهاجم الطفيل الأولى على العائل النباتى الصيفى (نباتات البوص Reeds) المصاب بنفس حشرة المن *H. pruni*.

على العكس من ذلك، فإن الطفيليات المفرطة الخارجية ectohyperparasitoids ذات المدى العوائلى الواسع قلما تستخدم أوتعتمد على المشعرات المتخصصة في بحثها طالما أن عوائلها يمكن أن تتواجد على العديد من العوائل النباتية. يستغل الطفيل الثانوى *Asaphes vulgaris* كيروموناً صادراً من الشرنقة الحريرية لطفيله الأولي من عائلة Aphidiidae بهدف الوصول إلى

عائله. أما الطفليات الأولية من عائلة Aphelinidae فهى أقل عرضة للتطفل الثانوى بطفيليات جنس *Asaphes* حيث لا تنتج يرقاتها حريراً تعذر بداخله، وبالتالى يغيب الكيرومون الذى يستغله الطفيل الثانوى فى الوصول إليه.

أما الطفيل المفرط واسع المدى العوائلى *Dendrocerus carpenteri* فإن إناثه لا تستجيب لأي من المنبهات سواء من العوائل الحشرية أو النباتية. كما أنها لا تستجيب لمختلف الألوان والأشكال لمومياوات المن بإستثناء مومياء الطفيل الأولي من النوع *Praon* sp.. فهى تسرح بنفس الكفاءة أثناء النهار أو الليل ويمكن أن تتاثر فقط بدرجة قليلة بالآثار المتبقية للمبيدات الموجودة في المكان. الأكثر من هذا، فإن فترات إستقرارها لا تختلف معنوياً على نباتات ذات تراكيب متباينة خالية من مومياوات المن أو بين تلك النباتات التى تحمل أو لا تحمل مومياوات عليها. يكون السلوك البحثي لهذا الطفيل عشوائياً وربما يكون هذا السلوك العشوائي سياسة ناجحة في هذا الطفيل الذي يهاجم العديد من العوائل على العديد من العوائل النباتية في أوساط بيئية متباينة. يعرف هذا السلوك أيضاً فى بعض الطفيليات الأولية التى تهاجم عوائل حشرية أو أكاروسيه ذات مدى عوائلى واسع جداً.

وفي التجارب المعملية بإستخدام أطباق بتري، ربما يتغير السلوك البحثي للطفيل المفرط عند ملاقاته لطفيل أولي يبحث داخل مستعمرة من حشرات المن. وعلى العكس من ذلك، لم تغير إناث الطفيليات الأولية مثل *Aphidius funebris* وكذلك *L. cardui* من سلوكياتها عند ملاقاتها مع الطفيليات المفرطة *D. carpenteri* أو *Alloxysta brevis* السارحة بين مستعمرات المن على النباتات.

ومن المدهش أنه كان يعتقد أن سلوك أفراد المن المتطفل عليها وتركها لمستعمرة المن قبل التحول لمومياء mummification هو سلوك مستحث بواسطة الطفيل الأولي للعائل وذلك لتقليل مخاطر التطفل المفرط إذ تم التحول إلى مومياء داخل مستعمرة المن، إلا أنه قد وجد أن معظم الطفيليات الأولية تعانى من فرط التطفل المفرط بدرجة اقل داخل مستعمرات المن عنه خارجها الأمر الذى يحتاج إلى تفسير أكثر منطقية لهذا السلوك.

النمل والطفيليات المفرطة Ants and Hyperparasitoids

غالباً ما تقوم حشرات النمل الجامعة للندوة العسلية برعاية مستعمرات المن، مدافعة بذلك عن مصدر كربوهيدراتها ضد غزاة تلك المستعمرات. وكغيرها من عديد من الحشرات الأخرى،

فإن إناث الطفيليات المفرطة السارحة تهاجم بشدة وتقتل بواسطة شغالات النمل. يؤدى وجود النمل إلي إنخفاض معنوى فى نجاح الطفيليات المفرطة السارحة فى التطفل على عوائلها، مهيأة بذلك منطقه خالية من الأعداء free enemy space بالنسبة للطفيليات الأولية. هناك العديد من الإستراتيجيات لدى الطفيليات المفرطة للهروب من تحرش وهجوم حشرات النمل. فقد يكون لديها وسيلة دفاع كيميائية تمكن الأنواع من التجول بدرجة معقولة بين مستعمرات المن، فالطفيل المفرط *Asaphes brevis* يفرز إفرازات من غدة الفك العلوى تحتوي على 6-Methyl-5 hepten-2-one وكذلك Actinidin ومركب غير معروف من الـ Iridoids يجابه هجوم حشرات النمل من النوع *Lasius niger*. يستخدم هذا الإفراز كوسيلة للدفاع عن النفس عند القبض على أنثى الطفيل الثانوي بواسطة شغالات النمل، أو كمادة طاردة تمنع هجوم النمل عند المقابلة أثناء تجوال الإناث، وبذا يستطيع هذا الطفيل المفرط من التطفل على طفيله الأولي حتى في تواجد حشرات النمل.

من الوسائل الأخرى للهروب هو الحركات السريعة والمرنة للطفيل الثانوى، كما فى الطفيل الثانوى *D. carpenteri* الذي يعتمد على المنبهات البصرية أساساً. تعتبر هذه الإستراتيجية ناجحة جداً بالنسبه لنوع النمل *Myrmica laevinodes*، ولكنها أقل فاعلية عند التعامل مع النوع *Lasius niger*. لكن يستطيع هذا الطفيل المفرط أن يغير سلوكه بعد مهاجمته من النمل من النوع *L. niger* إذ يكون قد تعرف على رائحته بعد الهجمه الأولى له ويبتعد عن أى إحتكاك معها فى الفترات اللاحقة ويفيد هذا النعلم الإبتعادى Avoidance learning أثناء النشاط الليلى لهذا النوع من الطفيليات المفرطة، حيث لا يستطيع الطفيل المفرط ولا النملة أن تستجيب للمنبهات البصرية تحت هذه الظروف.

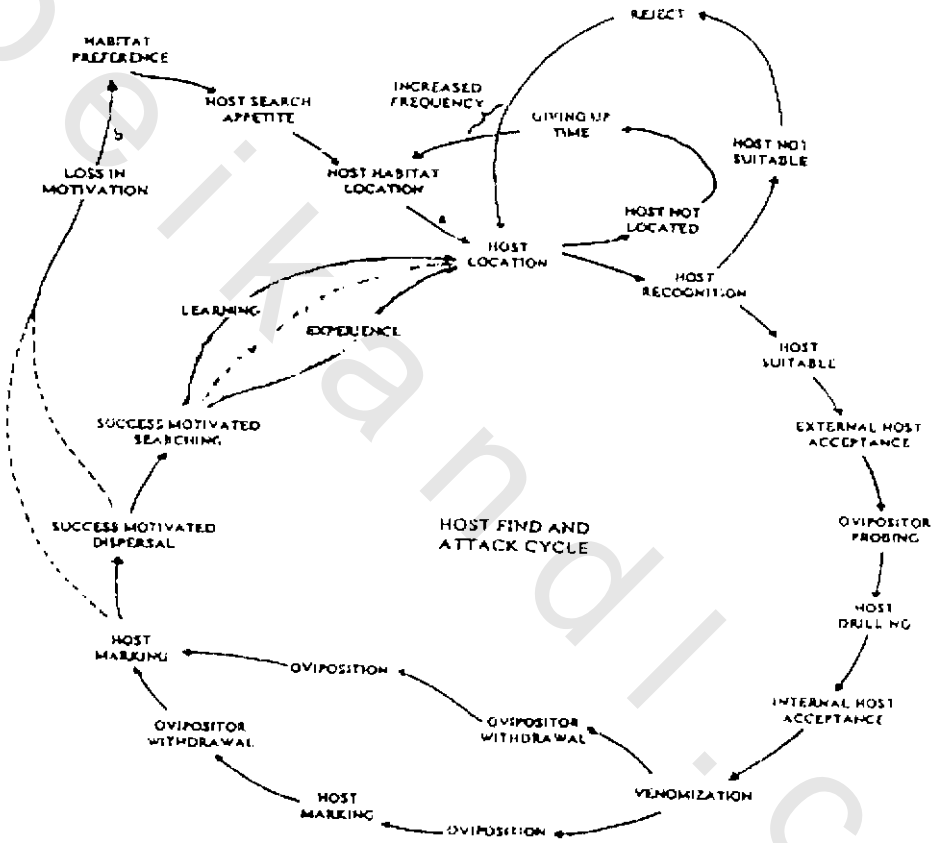
ومن الوسائل الأخرى القدرة على القفز Jumping ability إذ يصعب مع هذه الحركة أن تتعرض لمخاطر الموت. ومن أمثلة تلك الطفيليات المفرطة التى تمتلك هذه القدرة *Syrphophagus aphidivorus* و *Bachyneuron aphidis*.

أخيراً يمكن القول بأن التقابل مع إناث الطفيليات الأولية لا يؤثر على الكفاءة البحثيه للطفيل الثانوى بقدر ما يؤثر عليه النمل الحامى للمن مانعاً إياه من السروح بنجاح.

obeikandi.com

الخلاصة Conclusion

تمر الطفيليات والمفترسات الحشرية فى سلسلة من الخطوات الفرضية للوصـــول للعائـــل ونجاح التطفل أو الإفتراس (شكل ٧:٥). هذه الخطوات هى ملاقاة وسط الإنتشار العـــام habiat location ووسط إنتشار العائل host habitat location، ملاقاة العائل، وقبول العائـــل، وصـــلاحية العائل، وأخيراً التنظيم الفسيولوجى للعائل ليلائم نمو الطفيل. يستخدم العدو الحيوى الناجح، فـــى كل خطوة من هذه الخطوات، مجموعة من المنبهات والمشعرات الكيميائيـــة والطبيعيـــة لإنهـــاء مهمته بنجاح. يمكن تقسيم مجموعة المنبهات أو الدلائل المستخدمة فى عملية البحث عن العائـــل وملاقاته وكذلك التطفل الناجح إلى:-



شكل (٧:٥) دورة الهجوم على العائل بواسطة الطفيليات الحشرية (فينسون Vinson، ١٩٩٨)

١- **المجموعة الأولى:** وهى مجموعة من المركبات الكيميائية المتطايرة volatile chemicals وهى مواد جاذبة attractants للأعداء الطبيعية من مسافة طويلة نسبياً، ويمكن تقسيم منبهات هذه المجموعة إلى تحت مجموعتين هما:-

أ- مجموعة المركبات المتطايرة التى تخرج من العائل النباتى green leafy volatiles والتى تجذب حشرة معينة دون الأخرى، وتكون هذه المركبات مميزة لعائل نباتى دون الأخر.

ب- مجموعة من المركبات المتطايرة التى تخرج من العائل النباتى نتيجة الإصابة أو الهجوم بواسطة الحشرات العاشبة (آكلة العشب)، وفى مثل هذه الحالات لا يتم إفراز تلك المركبات إلا فى وجود الحشرات العاشبة فقط.

٢- **المجموعة الثانية:** بمجرد ملاقاة الطفيل لوسط الإنتشار نتيجة للإستجابة للمشعرات التابعة للمجموعة الأولى، فإنه لابد لتلك الطفيليات من تتبع العائل وذلك عن طريق دلائل ومنبهات المجموعة الثانية. تشتمل هذه المجموعة على مركبات ومنبهات تؤدى إلى تغير سلوك العدو الحيوى وذلك بالإنتقال المباشر من مكان لآخر إما مشياً أو طيراناً. وعموماً فإن مركبات هذه المجموعة تكون أقل تطايراً slightly volatiles، وتتضمن أيضاً الإهتزاز، والحركة، والمنبهات السمعية والبصرية. جدير بالذكر أنه فى حالة فشل الطفيل فى الإستجابة لمحفزات هذه المجموعة، فإنه يترك المكان ويكون أقل إستجابة لمنبهات المجموعة الأخرى أيضاً. على العكس من ذلك، فى حالة نجاح الطفيل فى الإستجابة لتلك المنبهات والمحفزات ثم ملاقاة العائل، فإن الأنثى سوف تكون مؤهلة للبقاء والاستمرار فى البحث لفترة زمنية محددة يتحكم فيها الخبرة، ومعدل ملاقاة العائل، والعوائل المعلمة marked hosts، وطبيعة المادة الموضوع عليها العائل substrate وكذلك التغير فى تركيز تلك المنبهات أو المحفزات. قد تنشأ منبهات هذه المجموعة من الملتجأ shelter الذى تصنعه الحشرة لنفسها، والفضلات والبراز frass and waste products، والإفرازات الدفاعية defense secretions، والإفرازات المرتبطة بتغذية الحشرات العاشبة على العائل. أخيراً، جدير بالذكر أن ننوه أن هذه المجموعة لا تعتبر جاذبات attractants مثل المجموعة الأولى ولكنها قادرة على القبض على العدو الحيوى فى الأماكن الملوثة بتلك المواد مما يؤدى إلى ظهور كلاً من الإستجابات الOrthokinetic & Klinokinetic responses. ولذا يمكن أن نطلق عليها منبهات البحث أو الإستبقاء arrestants or searching stimulants. عموماً فإن التحدى التالي هو قدرة الأنثى على تعرفها على العائل بعد ملاقاته. على ذلك فإن المشعرات المستخدمة هنا تكون غالباً غير متطايرة، أو قد تكون عوامل طبيعية مختلفة مثل الشكل، الحركة، والقوام.

٣- **المجموعة الثالثة:** غالباً ما يستخدم خليط من المنبهات التابعة لهذه المجموعة فى التعرف على العائل host recognition. تحث هذه المجموعة الطفيل على الفحص المكثف بقرون إستشعارها intensive antennal examination للعائل خاصة إذا كان العائل غير متحرك. عند الفرض بأن العائل الذى تم ملاقاته هو عائل صالح ومناسب بناء على الفحص الخارجى، هنا توقف الأنثى الفحص بقرون الإستشعار نهائياً وتبدأ فى إستخدام آلة وضع البيض فى وخز غطاء العائل وجدار الجسم. تكون عملية إختراق آلة وضع البيض لجدار الجسم عملية طويلة نسبياً فى العوائل الساكنة عند مقارنتها بالإختراق فى العوائل المتحركة.

٤- **المجموعة الرابعة:** بعد التأكد من تحديد صلاحية العائل يبقى التحدي الهام أمام الطفيل وهو تحديد المكان الأمثل لغرز آلة وضع البيض عند عملية وضع البيض. يتم تنفيذ هذه العملية من خلال المستقبلات الكيميائية والحسية الموجودة على طرف آلة وضع البيض والتى تستقبل المنبهات التابعة لهذه المجموعة. تكون منبهات هذه المجموعة غالباً هى مركبات كيميائية قابلة للذوبان فى الماء. بناء على حالة المنبهات والمشعرات الداخلية للعائل، فإن وجود المنبهات المفضلة وغياب المواد الطاردة مثل السموم والإفرازات التى تترك قبل وضع البيض داخل العائل مباشرة (فى حالة التطفل المسبق للعائل)، تدفع الطفيليات لوضع البيض، ثم تقوم بعد ذلك بتعليم العائل. هناك رأى آخر وهو أن آلة وضع البيض لها القدرة على الإحساس ورصد التغيرات فى كيمياء العائل المتطفل عليه نتيجة لوجود سموم أو فيرومونات التعليم.

بالنسبة لطفيليات البيض وطفيليات اليرقات الداخلية، فإن عملية وضع البيض تأتى غالباً بعد تسميم العائل host venomization، أما فى حالة الطفيليات الخارجية فإنه عقب عملية شل حركة العائل (التخدير) يتم سحب آلة وضع البيض وذلك تمهيداً لوضع البيض لاحقاً. لسوء الحظ فإن هناك الكثير من الخلفيات والمعلومات المرتبطة بعملية تعليم العائل غير معروفة بدقة. هناك تعليم داخلى وتعليم خارجى internal and external marking. بإستثناء التعليم الخارجى والذي يعتبر واضح جداً فى كثير من الحالات، فإن ميكانيكية التعليم الداخلي وهل هو ناتج من التسميم فقط أو من مواد أخرى تطلقها الأنثى بالعائل أثناء أو بعد وضع البيض فغير معروفة بدقة.

بمجرد وضع البيض وتعليم العائل، تترك الأنثى العائل المتطفل عليه وتبدأ فى الإنتشار وهو ما يعرف بالإنتشار أو البحث الناجح المحفز Success Motivated Dispersal or Success (SMD or SMS) Motivated Searching وهى صفة عامة فى كل الطفيليات الإنفرادية التى تهاجم

العوائل المشتتة أو المنتشرة بوسط الإنتشار (غير متجمعة)، وقد ينطبق ذلك أيضاً على الطفيليات التى تتطفل على العوائل المتجمعة مثل كتل البيض حيث بمجرد سحب آلة وضع البيض من البيضة – يتم دفعها فى بيضة أخرى داخل نفس الكتله وهكذا. فى الطفيليات الجماعية، فإنها أحياناً تضع أكثر من بيضة فى الغرسة أو الوقفة الواحدة oviposition bout بحيث لا يتم سحبها ودفعها مرة أخرى فى نفس العائل حيث أن ذلك بلا شك قد يؤدى إلى موت العائل أثناء التطفل. يتبع هذا الإنتشار الإيجابي الناتج من نجاح الإعتماد على منبهات معينة خلال مرحلة معينة وهو كما سبق يعرف بـ SMD or SMS تطمير grooming، وتنظيف الجسم preening، والذى غالباً ما يتم بقرون الإستشعار والأرجل أو آلة وضع البيض. ربما يعقب الإنتشار الناجح تطفل ناجح آخر وهكذا وهذا يعتمد على مجموعة العوامل الفسيولوجية والخارجية والتى تم مناقشتها بالتفصيل فى مقدمة هذا الباب. عموماً فإن الطفيليات التى لديها حمل معين من البيض الناضج ربما يتم التخلص منه من خلال التطفل المتتابع على العائل قبل الإستراحة أو الإنتشار للبحث عن الغذاء. أطلق على هذه الدورة إسم دورة إختيار العائل host selection cycle أو دورة الوصول والهجوم على العائل find & attack cycle (شكل ٧:٥)، وعلى العكس من ذلك، فإن بعض أنواع الطفيليات تضع بيضة أو بيضتين على الأكثر ... ثم تبدأ فى الدوران والتغذية ثم الإستراحة ثم تعيد الدورة مرة أخرى وهكذا.

obeikandl.com

٢ - دفاعات العائل ضد الأطوار غير الكاملة والكاملة للطفيليات ورد فعل هذه الطفيليات

دفاع العائل ضد الأطوار غير الكاملة للطفيل

يعتبر تجنب إكتشاف العائل بواسطة الطفيل هو الخط الدفاعى الأول لـه، وعندما يفشل العائل فى هذا، فقد يكون من الممكن مجابهة الطفيل قبل أن توضع البيضة. سوف يُناقش دفاعات العائل ضد الحشرات الكاملة للطفيل فى موضوع لاحق. بالنسبة للعوائل التى تُقتل أو تُشل شللاً كاملاً أثناء وضع البيض، يكون منع هجوم الطفيل هو الدفاع الأوحد، أما فى حالة أنواع الطفيليات الأخرى التى لا تقتل عوائلها أو يكون الشلل مؤقتاً koinobionts، يستعيد العائل نشاطه ويستمر فى التغذية فى الوقت الذى يكمل فيه الطفيل نموه إلى أن يميته فى النهاية بعد إكتمال نموه. تكون العوائل التى تعانى من هذا النوع من التطفل قادرة على إهلاك الطفيل قبل أن يحدث ضرراً دائماً لها. تكون الغالبية العظمى من تلك الطفيليات داخلية التطفل، وتكون ميكانيكية الدفاع الرئيسية من خلال المناعة الخلوية التى يطلق عليها التكبسل، إضافة إلى دفاعات أخرى سلوكية behavioral أو إنتحارية suicide.

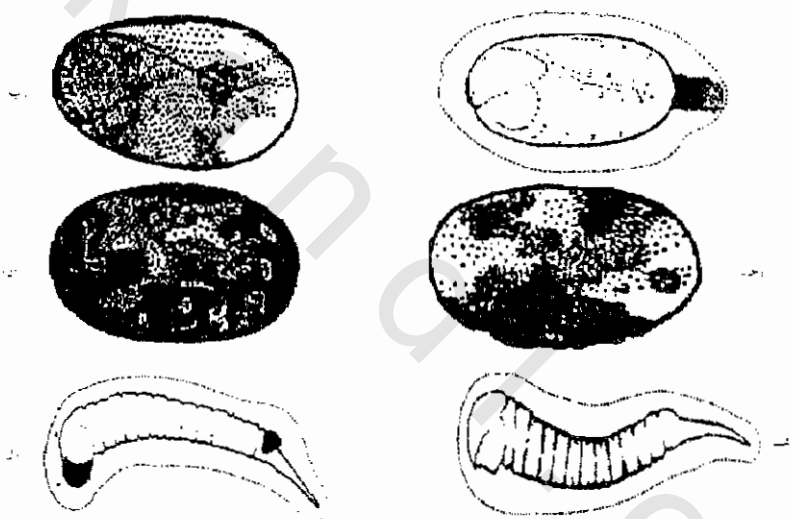
١)- التكبسل Encapsulation

يعرف التكبسل (التحوصل) على أنه ميكانيكية دفاعية شائعة الإنتشار تظهرها كثير من العوائل الحشرية عند تعرضها للهجوم من قبل الطفيليات أو أي كائنات أخري غريبة. هناك إتجاهات كثيرة لردود فعل العائل الدفاعية، لكن أكثرها شيوعاً هو ما يعرف بالتكبسل الخلوى cellular encapsulation، وفيه يحاط الجسم الغريب بغطاء عديد الخلايا يتكون من خلايا دم العائل وصبغة الميلانين melanin pigment. غالباً ما تتحول هذه الطبقات المتتالية من الخلايا المُميزة والملاصقة للطفيل إلى طبقه متنكرزة necrotic من خلايا ميلانينية ممثلة لبقايا خلايا الدم التى بدأ بها رد الفعل التكبسلى وغالباً ما تهيىء المترسبات الميلانينية على أسطح بيض ويرقات الطفيليات الإشارة الأولىfirst clue فى حدوث التكبسل (شكل ٨:٥)، وغالباً ما يحدث تكوين للميلانين أثناء عملية الأكسدة أو البلمرة polymerization للمركبات الفينولية مثل التيروسين أو الدوبا dopa بواسطة إنزيم الفينول أوكسيديز Phenoloxidase. تتكون الكبسولة من العديد من أنواع خلايا الدم ولكن من أكثر الأنواع مساهمة فى عملية التكبسل هى خلايا الدم الأولية prohemocytes والخلايا البلازمية plasmatocytes، والخلايا الشبيهة بخلايا الإينوسايت oenocytoids، وأيضاً الخلايا الكرية spherule cells والخلايا الشبيهة بخلايا التجلط thrombocytoides وخلايا الدم المحببة granular

hemocytes والخلايا الصفائحية lamellocytes. تختلف نسب هذه الخلايا في الكبسولة كما أن وظيفة كل نوع من هذه الخلايا مختلفة عن بعضها. وجدير بالذكر أنه طالما أن عملية التكبسل هي عملية مرتبطة بخلايا الدم فعلى ذلك تكون هذه العملية مرتبطة فقط بالطفيليات الداخلية وليست الخارجية. تستغرق عملية رد الفعل الكلية من ١-٣ يوماً.

هناك نوع آخر من الكبسلة وهى الكبسلة الغلافية humoral (sheath) encapsulation والتى يستلزم حدوثها تكوين كبسولة ميلاننية melanotic حول الطفيل دون مساهمة مباشرة من خلايا الدم. تحدث هذه العملية بسرعة فى خلال دقائق ويمكن أن تكون عالية الفعالية ضد الفطريات والنيماتودا والبكتريا.

غالبا ما يؤدى تكوين الكبسولة حول الأطوار غير الكاملة للطفيل إلى موتها بواسطة الإختناق suffocation ولو أن حرمانها من الغذاء قد يكون هو السبب الرئيسى للموت فى بعض الحالات. ومن الأهمية القصوى إكتمال تكوين الكبسولة حول هذه الأطوار غير الكاملة من جميع الجهات حيث ثبت علميا أن الطفيليات المتكبسلة جزئياً قد إستطاعت أن تكمل نموها بنجاح وتصل إلى طور الحشرة الكاملة.



شكل (٨:٥): تكبسل encapsulation وترسيب صبغة الميلانين melanization للطفيل *Ventura canscens* داخل حشرة ليست بعائله Non-host insect : (أ - د) لبيض الطفيل، (هـ - و) ليرقات الطفيل (سولت Salt ، ١٩٧٠)

ذكر كثير من الباحثين أن درجة حساسية الطفيليات وإستجاباتها للتكبسل هي عملية متغيرة مع الزمن ويستطيع الطفيل إكتساب صفة المقاومة لتلك العملية نتيجة للإنتخاب الطبيعي natural selection وقد ثبت بالبراهين العملية أن عملية التكبسل منتشرة في معظم العوائل الحشرية خاصة في عائلات Pseudococcidae, Diaspididae, Coccidae.

العوامل المؤثرة فى التكبسل Factors affecting encapsulation

أ- نوع العائل الحشرى ونوع الطفيل Host and parasitoid species

هناك العديد من النتائج التي تؤكد أن عملية التكبسل تعتمد على نوع العائل ونوع الطفيل. ففي عائلة Coccidae وجد أن هناك ثلاث طفيليات هي *Metaphycus flavus, M. helvolus, M. swirski* تتعرض للتكبسل بنسب مختلفة فى نوعين مختلفين من الحشرات القشرية من جنس *Saissetia*. ففي النوع *S. coffeae* تراوحت هذه النسبة بين ٦٤- ٧٥%، بينما فى النوع *S. oleae* لم تتعد النسبة ١% تحت نفس الظروف التربية. أما في عائلة Diaspididae فقد وصلت نسبة التكبسل للأطوار غير الكاملة للطفيل (Encyrtidae) *Comperiella bifasciata* في الحشرة القشرية الحمراء *Aonidiella aurantii* إلى ٥٩%، بينما معظم بيض نفس الطفيل الذي وضع داخل حشرة *A. citrina* قد نمى طبيعياً ووصل لطور الحشرة الكاملة.

كذلك وجد أن بعض أنواع البق الدقيقي تُظهر درجات متفاوتة من التكبسل ضد الأنواع المختلفة من الطفيليات الحشرية. على سبيل المثال وجد أن النوع *Pseudococcus calceolariae* والنوع *Planococcus citri* وبق العنب الدقيقي *Pseudococcus maritimus* أظهرت درجات مختلفة من التكبسل ضد الطفيل *Coccophagous gurneyi* بينما كان لهذه العوائل الثلاث ردود فعل متساوية ضد الطفيل *Leptomostix dactylopii* (Aphelinidae).

قد يكون هناك إختلافات جوهرية فى قدرة العشائر المختلفة لنوع واحد على إحداث التكبسل. فعلى سبيل المثال، هناك إختلافات واضحة بين عشائر ذبابة الدروسوفلا من مناطق مختلفة من العالم فى معدلات إحداث التكبسل بالنسبة للطفيل *Leptopilina boulardi*، ومثل هذه التأثيرات تعتبر من المعايير الهامة عند التخطيط فى إطلاق عناصر المكافحة البيولوجية.

يمكن أن تحدد قدرة الطفيل فى الإبتعاد عن التكبسل – ولوجزيئياً- المدى العوائلى للطفيل فى الطبيعة. وربما تلعب الإختلافات فى نسب موت الطفيل بالتكبسل فى العوائل المختلفة دوراً هاماً فى تطور التخصص العائلى بما فى ذلك تفضيل الطفيل لعائل معين. لوحظ أن تسيد الطفيل

الداخلى الإنفرادى *Diadegma armillata* (Ichneumonidae) ضمن مجموعة الطفيليات التى تتطفل على يرقات جنس *Yponomeuta* تتفاوت بين أنواع هذا الجنس. إذ يكون سائداً بين أقرانه فى حالة التطفل على النوع *Y. evonymellus*، ويتواجد بنسبة منخفضة جداً فى حالة التطفل على النوع *Y. cagnagellus*.

ب- العمر الفسيولوجي للعائل Physiological age of the host

تختلف قدرة العائل الحشرى على كبسلة الطفيل باختلاف العمر الفسيولوجي له . ففى العديد من الطفيليات تزداد نسبة التكبسل فى الأعمار المتقدمة من العائل مقارنة بأعماره المبكرة، وقد عزى هذا إلى العدد الكبير من الخلايا الدموية الجاهزة لرد الفعل فى الأعمار المتقدمة. وفى هذا الخصوص خلص العالم سولت Salt عام ١٩٧٠ إلى أن الميزة الحقيقية للهجوم المبكر هى أنها تمكن ذرية الطفيل من أن تصبح مقبولة بواسطة خلايا دم العائل قبل إحتمال حدوث رد فعل دفاعى عنيف من جانب العائل. وجد أن يرقات العمر الأول لدودة كيزان الذرة *Heliothis zea* لها قدرة تكبسل ضعيفة ضد الطفيل *Cardiochiles nigriceps*. وقد عزى هذا – كما سبق ذكره – إلى عدم وجود العدد الكافي من الخلايا الدموية اللازمة لذلك، أو إلى عدم وجود الأنزيم بالتركيز الكافي لهدم وتحطيم الخلايا الحامية للبيضة، أو إلى عدم كفاية عوامل التعرف. وفى عائلة Diaspididae وجد أن معدل التكبسل في حشرة *Aonidiella aurantii* ضد الطفيل *Comperilla bifasciata* كان أعلى مرتين في الحشرات الكاملة مقارنة بالعمر الحوري الثاني. وعلى العكس من ذلك، فقد وجد أن التكبسل ضد بيض الطفيل *Habrolepis rouxi* (Encyrtidae) في العائل *A. aurantii* لم يتأثر مطلقاً بالعمر الفسيولوجي للعائل. أيضاً وجد أن الحشرات الكاملة لبق الكسافا الدقيقي *Phenococcus herreni* لم تكن بالكفاءة العالية في كبسلة الأطوار غير الكاملة للطفيل *Apoanagyrus diversicornis* مقارنة بالعمر الحوري الثاني. هذا ويفتقر بيض الحشرات إلى الدفاع الخلوى ضد الأجسام الغريبة.

ج- منشأ العائل (السلالة) Origin of the host (strain)

تظهر السلالات الجغرافية لنوع معين من الحشرات درجات متفاوتة من القدرة على كبسلة طفيلياتها الداخلية. وقد يظهر فرد معين داخل جمهور آفه معينة قدرة مختلفة على كبسلة سلالات مختلفة لنفس الطفيل. سجلت إختلافات معنوية فى حدوث كبسلة للطفيل *Bathyplectes curculionis* (Ichnuemonidae) فى ثلاثة سلالات من النوع *Hypera postica* (Curculionidae)، وهذا يوضح أهمية بحث التوافق بين سلالات العائل وطفيليانها لتطوير إستراتيجيات ذات صدى عميق فى

مجال المكافحة البيولوجية. كذلك وجد فى عائلة Coccidae أن هناك معدلات مختلفة من القدرة على كبسلة بيض الطفيل *Metaphycus helvolus* المتطفل على الحشرة الرخوة *Coccus hesperidium* فكانت النسبة من ٧١-٧٤% فى إسرائيل و بين ٩٣-١٠٠% فى كاليفورنيا. أيضاً من الغريب أن نسبة التكبسل فى إسرائيل ضد الطفيل *M. swirski* المتطفل على نفس الحشرة السابقة بلغت ١٠٠% على الرغم من إستيراد نفس الطفيل لمكافحة نفس الآفة فى اليونان والتي لم يتم فيها تسجيل أي حالة تكبسل. ربما يفسر ذلك فقط من خلال وجود سلالات بيولوجية من الطفيل تستطيع الموائمة مع العائل. أيضاً من الغريب أن الطفيل *Encyrtus lecaniorum* (Encyrtidae) المأخوذ أصلاً من حشرة *C. hesperidium* فى منطقة حوض البحر الأبيض المتوسط ينتج ذرية تصل إلى ٩٨% من نفس العائل فى تكساس ولكن ينتج فقط ٢% من نسله من نفس العائل فى كاليفورنيا. أما فى حشرة الدروسوفيلا *Drosophila melanogater* فقد ظهر إختلافات واضحة فى القدرة على كبسلة الطفيل *Leptopilina boulardi* فى السلالات المختلفة لها فى العالم. أما فى عائلة Diaspididae فقد سجل أن الحشرة القشرية الحمراء *A. aurantii* كانت منيعة ضد الطفيليات المستوردة لمكافحتها. من الجدير بالذكر أن هذا التباين فى القدرة التكبسلية بين السلالات له أهمية عند التخطيط لإطلاق الطفيليات الحشرية كما سبق ذكره.

د- الحالة الفسيولوجية للعائل Physiological condition of the host

تعتبر صحة وقوة ونشاط العائل من ضمن العديد من العوامل التي تؤثر على رد الفعل التكبسلى بواسطة الحشرات العائلة. على سبيل المثال، وجد أن المعاملات المختلفة المبنية على الإضعاف المتعمد للحشرة مثل التعريض لدرجات الحرارة العالية قبل التطفل يقلل بوضوح من قدرتها على إحداث التكبسل، وقد إتضح هذا بالنسبة لبيض الطفيل *Metaphycus swirski* الموضوع فى الحشرتين القشريتين *C. hesperidium* و *S. coffeae*، إذ وجد أن تعريض الحشرتين لدرجة حرارة ٤٠°م لمدة ٢٤ ساعة قبل تعريضها للتطفل تسببت فى إنخفاض قدرتها التكبسلية من ١٠٠% إلى ١٧.٨% فى العائل الأول، ومن ٨٣.٨% إلى ٦% فقط فى العائل الثانى. وجد أيضاً أن هذا الإنخفاض فى كبسلة الطفيل يتأثر بالعمر الفسيولوجى للعائل *C. hesperidium* فيصل إلى أعلى معدله (١٠٠%) فى العمر الحورى وإلى أقل معدله (٦٩%) فى الإناث المنتجة reproductive females. سجلت نفس الحالة أيضاً بالنسبة للطفيل *Encyrtus infelix* (Encyrtidae) المتطفل على الحشرة القشرية *Protopulvinaria pyriformis* إذ إنخفضت معدلات التكبسل إلى ٣٤% مقارنة بالكنترول (٩٠-١٠٠%) بسبب تعرض العائل لدرجة الحرارة العالية (٤٠°م). هذا

وقد لوحظ أيضاً عدم حدوث أى كبسلة لبيض الطفيل *M. swirski* الموضوع فى الحشرة القشرية *C. hesperidium* التى أضعفت بتطفل سابق بالطفيل *Coccophagus* sp. لم يدرس إمكانية إكتمال نمو هذا الطفيل فى العائل الذى سبق التطفل عليه. يمكن إضعاف قدرة العائل إيضاً على إحداث الكبسلة بإزاحته من العائل النباتى ووضعه على شريحة زجاجية مثلاً أو بنزع ورقة العائل النباتى من النبات نفسه قبل تعريض العائل للطفيل.

هناك العديد من المعلومات المتوفرة عن خفض رد الفعل الدموى فى حشرات المن، ويرقات حرشفية الأجنحة، ويرقات الخنافس عن طريق تغيير مكونات الغذاء، والمعاملة بكيميائيات معينة، والتجويع على الترتيب.

هـ - التطفل المتزايد Superparasitoidism

من المعروف أنه كلما زاد عدد الطفيليات داخل الفرد من العائل من خلال التطفل المتزايد، كلما قلت قدرته على كبسلة الطفيل وقلت معه شدة التكبسل. وقد عزى هذا الأمر إلى ضعف العائل وعدم قدرته على الإمداد بالخلايا الدموية اللازمة كنتيجة لعبء التطفل المتزايد. ذكر العديد من العلماء أنه ربما يلجأ كثير من الطفيليات إلى التطفل المتزايد للتغلب على ظاهرة التكبسل أو التغلب على الجهاز المناعي أو الدفاعي للعائل. وطالما أن التكبسل فى العائل المتطفل عليه تطفلاً متزايداً لا يؤثر على كل بيض الطفيل، فإنه يمكن أن تتجنب بيضة واحدة أو أكثر رد فعل العائل وتنمو طبيعياً. هذه الظاهرة التى تكون فى صالح الطفيل أكثر من العائل تقلل من كفاءة التكبسل كميكانيكية لمقاومة العائل. لذلك فإنه عند تقييم تأثير التكبسل على كفاءة طفيل جماعى، يجب أن يؤخذ فى الإعتبار عدد العوائل المتطفل عليها والتى فيها يمنع التكبسل نمو الطفيل كلية (أى تكبسل فعال efficient encapsulation). ذكر، على سبيل المثال، أن معدل التكبسل الفعال للطفيل *Encyrtus lecaniorum* داخل عائله *C. hesperidium* عند مستوى تطفل متزايد قدره ٨٤% إنخفضت معنوياً إلى ٤,٩% مقارنة بنسبة ٩٥,٨% فى حالة الطفيل الإنفرادي. وكنتيجة لذلك كان ظهور قشور العائل المحتوية على طفيليات نامية عالية بدرجة كبيرة (٩٥,١%) فى العوائل المتطفل عليها تزايدياً مقارنة بتلك المتطفل عليها إنفرادياً (٤,٢%). هذا وقد وجد أن السلالة الكاليفورنية من الطفيل *Comperiella bifasciata* تضع العديد من البيض داخل العائل *A. aurantii* فى الزيارة الواحدة مقارنة بالسلالة الإسرائيلية من نفس الطفيل وعلى هذا فقد أعتقد أن التطفل المتزايد ربما يحدث كنتيجة للتكيف مع ظاهرة التكبسل فى العائل الحشري أو نتيجة للإستفادة والتعلم من زيادة التكبسل ضد البيض الإنفرادي من نفس الطفيل داخل نفس العائل.

وجد في الطفيل *Microplitis rufiventris*، الذى يفضل التطفل على العمر اليرقى الثالث لدودة ورق القطن *Spodoptera littoralis*، حدوث كبسلة لكل البيض الموضوع فى يرقات العمر السادس لنفس العائل ولا يحدث فقس على الإطلاق. لكن عند التطفل على العمر اليرقى السادس تزايدياً، فإن بيض الطفيل يفقس وينمو إلى يرقات وعذارى ولكن لم يحدث خروج للحشرات الكاملة على الإطلاق.

و- الحرارة Temperature

فى بعض الأنواع الطفيلية، لا تؤثر درجة الحرارة التى ربى عليها العائل فى معدل حدوث عملية التكبسل كما فى حالة الطفيل *Haprolepis rouxi* الذى يتطفل على الحشرة القشرة الحمراء *Aonidiella aurantii*، والطفيل *Bathyplectes curculionis* الذى يتطفل على سوسة أوراق البرسيم *Hypera pastica*. بينما فى البعض الآخر يكون لدرجة الحرارة تأثير واضح على حدوث معدل التكبسل كما فى حالة الطفيل *Apoanagyrus diversicornis* الذى يتطفل على الحشرة القشرية الرخوة *Pseudococcus herreni*، والطفيل *Metaphycus stanleyi* الذى يتطفل على الحشرة القشرية الرخوة *Coccus hesperidium*. فى الطفيل الأول يكون معدل التكبسل فى أعلى مستوياته عند درجة الحرارة المنخفضة (٢٥°م) عنه عند درجة الحرارة الأعلى (٣٠ °م)، أما فى حالة الطفيل الثانى فيزداد معدل التكبسل مع إرتفاع درجة الحرارة من ٢٧ °م إلى ٣٣°م. ولذا فمن المتوقع حدوث تفاوت فى معدل الكبسلة من موسم لآخر ومن موقع جغرافى إلى آخر.

ز- العائل النباتي Host plant

قد يكون للعائل النباتي الذى ينمو عليه العائل الحشرى تأثير فى إختلاف معدل التكبسل لطفيل معين فى نوع معين من العوائل الحشرية. فعلى سبيل المثال تزداد نسبة تكبسل بيض الطفيل *Metaphycus stanleyi* المتطفل على الحشرة القشرية *Protopulvinaria pyriformis* عند تواجدها على نوعى النبات *Headra helix* و *Schefflera arboricola* أكثر من تلك على نبات الأفوكادو. وقد سجل نفس الشيء أيضاً بالنسبة للبق الدقيقى *pseudococcus affinis* الذى يكبسل نسبة أعلى من بيض الطفيل *Anagyrus pseudococci* عندما يتواجد على نبات *Aeschynanthus ellipticus* عما إذا تواجد على نبات *Streptocarpus hybridus*. هذا وقد عزى الفشل المتكرر لإستيراد وأقلمة طفيليات الحشرة القشرية الحمراء المستوردة من الشرق فى كاليفورنيا إلى مناعة الحشرة القشرية المستحثة بواسطة العائل النباتي. وجد أن شجر النخيل من النوع *Cycas revoluta* ينقل المناعة للحشرة القشرية الحمراء ضد السلالة اليابانية من الطفيليات *C. bifasciata* و *H. rouxi*

و *Pteroptrix chinersis* حيث كانت درجة المناعة فى هذه الحالات مختلفة تصل من ٥٠% فى *C. bifasciata* إلى أكثر من ٩٠% فى *H. rouxi* ، وقد عزيت هذه المقاومة إلى القدرة العالية على كبسلة بيض مثل تلك الطفيليات.

تأثير التكبسل فى المكافحة البيولوجية Effect of encapsulation on biological control

مما لا شك فيه أن عملية التكبسل ضد الأطوار غير الكاملة للطفيليات الداخلية لها بالغ الأثر السلبي على نشاطها ومن هذه الآثار السلبية نوجز الآتي:

ا – تكبسل الأطوار غير الكاملة للطفيليات الداخلية يقلل من نسبة التطفل فى الطبيعة وبالتالي يقلل من فرص الضبط البيولوجي لجماهير الآفات الحشرية بواسطة طفيلياتها الحشرية مما يزيد من فرص حدوث فورانات لتلك الآفات.

ب – نتيجة لزيادة عملية التكبسل ضد الأطوار غير الكاملة للطفيليات فإن فرصة توطين وإستقرار الطفيليات المستوردة تكون منخفضة للغاية مما يقلل من فرص نجاح هذه الطفيليات ضد الآفة المستهدفة.

ج – قد يزيد التكبسل ضد طفيل معين من فرصة إحلاله displacement بواسطة طفيل آخر قد يكون أقل كفاءة ونشاطاً ضد هذه الآفة مما يقلل من فرص نجاح المكافحة البيولوجية.

د– قد نعيق معدلات التكبسل العالية من التربية الكمية للعدو الحيوى تحت الظروف المعملية.

٢)– دفاعات سلوكية ضد الأطوار المبكرة للطفيل

فى حالات قليلة، يكون العائل الحشرى قادراً على الدفاع عن نفسه ضد التطفل بإزالة بيض الطفيل. يضع الطفيل التاكينيدى *Winthemia quadripustulata* بيضه على الحلقة الصدرية الأخيرة لعائله *Cirphis unipuncter* (Noctuidae)، إذ وجد أن البيض الموضوع على حلقات خلفية أبعد من ذلك يتم تطميرها (إزاحتها) بواسطة يرقات العائل. تستطيع عديد من العوائل التى تُهاجم بواسطة يرقات العمر اليرقى الأول لذبابة التاكينا الطفيلية أن تهلك اليرقات البلانيدية planidial larvae عند محاولتها إختراق جدر أجسامها، ولو أن الغالبية العظمى منها لا تُظهر أى إستياء أو عدم راحة أثناء الفترة التى تخترق فيها يرقات الطفيل أجسامها. فى أعداد قليلة من طفيليات عائلة Ichneumonidae، التى تضع بيضها خارجياً على العائل، تضع بيضها بعيداً عن متناول الفكوك العلوية ليرقات العائل. سجل أيضاً أن سوسة براعم القطن *Anthonomus grandis* يمكنها أن تزيل

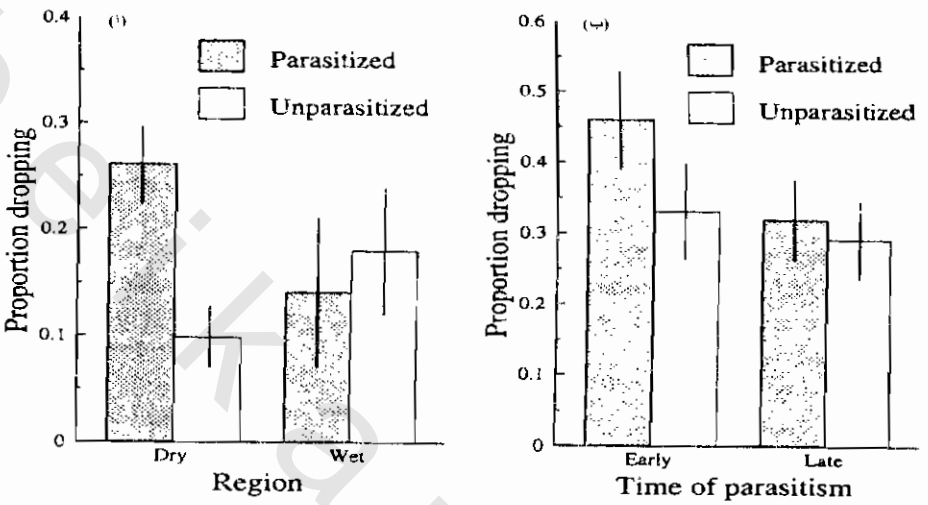
بيض طفيلها البراكونيدى الخارجى التطفل *Bracon mellitor*. هذا ويمتلك بيض طفيليات تحت عائلة Tryphoninae (Ichneumonidae) هلباً anehor محكماً يمكنها من أن تتغلب على محاولات العائل النشطة فى التخلص من طفيلياته، وكذا فى المحافظة فى البقاء على العائل عقب إنسلاخه.

٣) - الإنتحار suicide

عند مهاجمة عائل ما بواسطة طفيل ما، وكان غير قادر على الإتيان بوسيلة دفاع فسيولوجية أو سلوكية، فيكون هذا هو قدره ولا يستطيع تمرير أى جينات له إلى أجيال مستقبلية (الإستثناء الوحيد لذلك يكون للعوائل التى تُهاجم فى أطوارها الكاملة، أو كحوريات تامة النمو والتى يمكنها أن تتزاوج أو تنتج نسلاً قبل الموت). لكن قد يؤدى الإنتخاب إلى أن يُقدم فرد من العائل على الإنتحار، وبموت الطفيل الموجود بداخله تُحمى أفراد النوع وعشيرته، وبذا يقدم هذا الفرد من العائل خدمة فى سبيل الصالح العام لأشقائه.

من أحدث الدراسات التى أجريت على إنتحار العائل هو ما يخص مَنّ الفاصوليا *Acyrthosiphon pisum* وطفيله البراكونيدى *Aphidius ervi*. يتواجد هذا المن فى كل من المناطق الساحلية الرطبة والمناطق الداخلية الجافة فى كولومبيا. وجد أنه عندما تُقلق disturbed المفترسات مستعمرات المن، فإن أفراده تسلك واحداً من ثلاث إستراتيجيات. أولها أنها تسحب أجزاء فمها من أنسجة النبات وتظل متوترة، وثانيتها أنها تجرى بعيداً عن المفترس، وثالثها أنها تسقط من على النبات. ويعتبر السقوط من على النبات أكثر وسائل الدفاع فاعلية ضد الإفتراس، ولكن قد يؤدى هذا السلوك إلى جفاف وموت حشرات المن المتطفل عليها، وبصفة خاصة فى المناطق الداخلية الجافة، ولو أنه قد ذُكر، فى دراسة سابقة، أن المن فى هذه المناطق يكون أقل قابلية فى محاولة تجنب الإفتراس بالسقوط من على النبات. تم دراسة سلوك المن المتطفل عليه ووجد أن المن المتطفل عليه يكون، على العكس من غير المتطفل عليه، أكثر قابلية فى أن يسقط من على النبات فى المناطق الجافة وحيث يكون مخاطر الموت فيها عالياً (شكل ٩:٥ أ). وقد فسر هذا السلوك على أنه سلوك ذو تكيف إنتحارى. تم أيضاً مقارنة سلوك أفراد المن فى عمرها الرابع والمتطفل عليها حديثاً بتلك التى فى عمرها ولكن سبق أن تم التطفل عليها منذ أربعة أيام سابقة. تموت أفراد المجموعة الأخيرة دون إنتاج للنسل ويكون الإنتحار هنا دون خسائر خاصة بهذا الفرد. أما فى المجموعة الأولى فعادة ما تنتج أفرادها قليلاً من النسل قبل إماتتها بواسطة يرقة الطفيل، وهنا سوف تفقد الذرية فيما لو أقدم الفرد على الإنتحار. وجد أن المن الذى ما زال يمتلك فرصة متبقية للإنتاج يكون أقل رغبة فى أن يسقط من على النبات عن أفراد المن التى

ليس لديها فرصة مستقبلية للإنتاج (شكل ٩:٥ ب). فسرت هذه الملاحظات مبكراً على أنها تغيرات فى سلوك العائل يسببها سلالات مختلفة من الطفيل أكثر من أنها محاولة لإنتحار العائل. لكن بعد ذلك وعند إستعراض تأثير طفيليات المناطق الرطبة والمناطق الجافة على العائل من كلا المنطقتيين، وجد أن الميل المتزايد للسقوط من على النباتات هى صفة مرتبطة أكثر بالعائل وليس بالطفيل. ومع ذلك، فمن المحتمل أنه فى غياب الإنتخاب للإنتحار، فإن طرز المن فى المناطق الجافة، ربما تتفاعل مع التطفل بطريقة تجعل السقوط من على النبات حدثاً محبباً عند محاولة الهروب من المفترس.



شكل (٩:٥) نسبة أفراد المن المتطفل عليها وغير المتطفل عليها المتساقطة من على النباتات عند الهجوم على مستعمرة المن بواسطة أحد مفترسات أبو العيدات. (أ) مقارنة بين إستجابة المن فى المناطق الجافة أو المناطق الساحلية الرطبة فى كولومبيا، (ب) تأثير وقت التطفل على الإستعداد للسقوط من على النباتات (كان المن متطفل عليه فى العمر الحورى الثانى Early ، أو خلال العمر الحورى الرابع Late) (عن ماكاليستر وروبنبرج ، ١٩٨٧ ، وماكاليستر وآخرون ، ١٩٩٠)

السبل المضادة لدفاعات العائل Counetrmeasures

تُظهر الطفيليات عديداً من الإستراتيجيات للتغلب على دفاعات العائل. عند تناول هذا الموضوع تم، من خلال تقسيم واسع، الفصل بين الإبتعاد عن دفاعات العائل بوسائل سلبية passive means (الإبتعاد)، وبين إبداء مهاجمة نشطة لدفاعات العائل.

١) الإبتعاد Avoidance

يمكن أن تخفى الطفيليات بيضها فى الأنسجة الداخلية للعائل حيث تُحمى من التكبسل، أو تُغلف بيضها أو يرقاتها بطبقة حامية protective تمنع التعرف عليها كأجسام غريبة. وأقترح أيضاً أن وضع عدد أكبر من البيض يعتبر وسيلة إيجابية لإضعاف نظام العائل المناعى.

أ- الإختباء Hiding

تضع عديد من الطفيليات بيضها فى أعضاء أو أنسجة خاصة، إذ بوضعها البيض فى مواقع بعيدة عن دورة خلايا الدم فى التجويف الدموى يزداد إحتمال حماية نسلها من عملية التكبسل. على سبيل المثال، تضع عديد من أنواع جنس الطفيل *Platygaster*، التى تتطفل على gall midges، بيضها فى عقدة عصبية حيث تكون محمية بحوصلة cyst من نسيج العائل، أما البيض الموضوع فى تجويف الجسم فيكون عرضة للتكبسل. كذلك يضع الطفيل الإكنيومونيدى *Amblyteles subfuscus* بيضه فى الغدد اللعابية ليرقات عائله *Euxoa ochrogaster* (Noctuidae)، بينما ينمو عديد من طفيليات الدودة القياسة *Bupalus piniaria* فى نسيج المعدة.

تهاجر يرقات عديد من طفيليات عائلة تاكينيدى Tachinidae، التى تفقس عن بيض تم إبتلاعه بواسطة العائل، من المعدة لتستقر فى العقد العصبية، أو الغدد اللعابية، أو الغدد التناسلية، أو الألياف العضلية أو فى الجسم الدهنى، بالرغم من أن بعض الأنواع الأخرى تبقى فى أنسجة الأمعاء. سجل أيضاً أن الطفيل *Gonia capitata*، وهو طفيل لعديد من يرقات الديدان القارضة (Noctuidae)، يبقى فى الأمعاء لبضعة أيام، ثم يندفع إلى المخ وتتعرض يرقاته فى طريقها إلى رد فعلى تكبسلى عنيف يهلك عديد منها. وبعد إنقضاء بضعة أيام فى المخ، تكون اليرقة قادرة على العودة إلى تجويف الدم دون أى تأثيرات معاكسة تقريباً.

يعتقد أن ظاهرة التطفل الداخلى قد نشأت عادة من ظاهرة التطفل الخارجى، وأن الطفيليات التى لا تميت عوائلها koinobionts قد تطورت عادة من تلك التى تميت عوائلها idiobionts، بالرغم من أن التحول فى كلا الإتجاهين يمكن حدوثه. تعتبر التغذية الخارجية أو الشلل الدائم أو

قتل العائل واحدة من الإستراتيجيات لتجنب رد الفعل المناعى للعائل. بصفة عامة، يفتقر بيض العائل إلى خلايا الدم المسئولة عن إحداث عملية التكبسل، ولذا فمن المحتمل أن يكون التطفل على البيض قد نشأ كوسيلة لتجنب دفاعات العائل. يستطيع عدد قليل من الطفيليات أن يكمل نموه بسرعة فائقة، وقد أقترح أن هذه القدرة تعتبر تكيفاً لتخطى outpace رد الفعل المناعى للعائل. على سبيل المثال، يستغرق الطفيل الإكنيومونيدى *Phaeogenes nigridens* ثلاثة أيام لإتمام نموه اليرقى (ثلاثة أعمار) داخل عذراء عائله دودة الذرة الأوربية *Ostrinia nubilalis*.

ب- التغليف الواقى Protective coating

يحدد تجويف الجسم (التجويف الدموى haemocoel) بغشاء قاعدى له من الصفات السطحية ما يسمح لخلايا الدم من التعرف عليه دون أى محاولة لرد فعل مناعى immune response. يمكن للطفيليات أن تحمى نفسها بمحاكاة الصفات السطحية لأنسجة العائل، وبالتالى فإن سطح الطفيل يمكن أن يقاوم إلتصاق الخلايا الدموية المهاجمة. عادة ما يتجنب الطفيل الإكنيومونيدى *Nemaritis canescens* ظاهرة التكبسل من يرقات عائله *Ephestia kuehniella*، لكن وجد أنه لو تم خدش سطح البيضة برفق (أو إذا عُوملت كيمائياً)، ثم حقنت injected داخل العائل، فإن البيضة يتم كبسلتها. وجد أنه عند مرور بيض هذا الطفيل خلال منطقة الكأس فى الجهاز التناسلى للأنثى، فإنه يُغلف بجزيئات شبه فيروسية virus-like تعمل على حماية البيضة من التكبسل.

تضع أنثى الطفيل البراكونيدى *Cardiochilus nigricipes* بيضها فى يرقات الفراشات *Heliothis virescens*، و *Helicoverpa (Heliothis) zea* بالرغم من أن بيض الطفيل يتم كبسلته فى العائل *H. zea*. وجد أن بيضة الطفيل المتواجدة فى يرقة العائل *H. virescens* تمتلك طبقة خارجية صوفية الملمس ناعمة، تكون مفقودة فى حالة البيض المتواجد فى العائل *H. zea*، ربما بسبب إفرازات متواجدة فى تجويف دمها. ويظهر أن هذه الطبقة تحمى البيضة من التكبسل. ويلاحظ أيضاً أنه لو حدث وجرحت يرقات العائل أثناء المنافسة اليرقية، فإن الخلايا الدموية تتجمع حول مكان الجرح بحيث يستوى سطحها الخارجى الواقى المغلف لها. عادة ما يفترض أن السبب فى بقاء العمر اليرقى الأول للطفيليات الداخلية لفترة طويلة، فى الوقت الذى تنمو فيه عوائلها وتزداد فى الحجم، هو لتجنب إهلاك العائل. لكن أقترح ميزة أخرى إضافية وهى أن العمر اليرقى الأول للطفيل يحتفظ بغلاف واق سوف يفقد مع الإنسلاخ إلى العمر التالى. ثبت أيضاً أن البيضة الموضوعة فى اليرقة الحديثة جداً، حيث لا توجد خلايا دموية مهاجمة بعدد كبير (أو فى البيضة فى حالة الطفيليات بيضة-يرقة)، غالباً ما تُظهر رد فعل مناعى طفيف جداً، وتعطى لليرقة وقتاً لتصبح مقبولة لدى العائل عن طريق إنماء غلاف واق.

جـ- وضع عديد من البيض oviposition of several eggs

لوحظ أن فرصة معيشة يرقة واحدة على الأقل تنجو من التكبسل فى الطفيليات الإنفرادية تكون أكبر إذا إحتوى العائل على عديد من البيض. على سبيل المثال، وجد أن وجود عدد كبير من البيض للطفيل الإكنيومونيدى *Bathyplectes curculionis* يزيد من فرصة نجاح التطفل على سوسة البرسيم *Hypera postica*. وبنفس الشيء، فإنه بينما ينجو ٨٠% فقط من بيض الطفيل الإكنيومونيدى *Hyposter* exigue إذا وضع فردياً فى عائله *Laphygma exigua* (Noctuidae)، فإن ٩٧% من اليرقات التى تحتوى على بيضتين تعطى حشرات كاملة للطفيل (يخرج طفيل واحد فقط من كل عائل). ليس من المعلوم فى هذه الأمثلة فيما لو أن الأنثى الواحدة تضع أكثر من بيضة أثناء غرزة واحدة، أو أنه يحدث تطفلاً متزايداً.

٢) الهجوم Attack

تتحرك يرقات الطفيليات داخل عوائلها بقوة، وربما يؤدى ذلك إلى أن تنجو عديد من الأنواع من التكبسل، ولقد شكك سولت Salt عام ١٩٦٨ فى أن المقاومة الطبيعية physical resistance بنفسها يمكن أن تحمى الطفيل أو لتحمى الطفيل من إستجابة مناعية كاملة فى العائل، حيث يبدو أن الحرب الكيميائية chemical warfare هى الإستراتيجية الأكثر أهمية للتغلب على دفاعات العائل. وفى هذا الجزء سنقوم بعرض تأثيرات الحقن الكيمائى بواسطة الحشرة الكاملة للطفيل أثناء وضع البيض، وكذلك أهمية خلايا التراتوسيت Teratocytes أو غيرها من المركبات الناتجة من اليرقة larval products، وأخيراً دور الفيروسات المصاحبة لطفيليات عائلة إكنيومونيدى Ichneumonidae.

ا- الكيمائيات المحقونة بواسطة الحشرة الكاملة للطفيل.

تاسع كثير من إناث الطفيليات عوائلها عند وضع البيض مما يؤدى إلى تطفل موقت أو مستديم. بصفة عامة، وجد أن السم الموجود فى حشرات غشائية الأجنحة hymenopteran venom يتكون من واحد أو أكثر من البروتينات منخفضة الوزن الجزيئى والتى تعمل على إضطراب وظيفة الغشاء أو تعمل على منطقة التشابكات العصبية nerve synapses. لقد تم دراسة ذلك بالتفصيل فى حالة الطفيل *Bracon hebetor* الذى يحقن نوعين من البروتين داخل عائله. يؤدى هذا السم إلى شل العائل والذى ربما يعيش لعدة أسابيع بعد هذا الهجوم ولكن دون حركة أو إسلاخ. فى بعض الحالات، يكون العائل لديه حساسية زائدة لسم الطفيل، مما يؤدى إلى الموت لكل من الطفيل والعائل.

تواجه طفيليات البيض مشكلة وهى سرعة نمو العائل، والتى تعنى فقس بيض العائل قبل تكملة نمو الأطوار غير الكاملة للطفيل. فى حالة الطفيل *Telenomus heliothidis*، تحقن الأنثى مادة داخل بيض عائلها *Heliothis virescens* أثناء وضع البيض مما يتسبب فى توقف النمو الجينى embryogenesis. فى هذا الطفيل أيضاً، وجد أن هناك مادة تفرز بواسطة خلايا التيراتوسيت، كما سيأتى ذكره بعد، تعمل بالتوافق مع المادة الكيمائية المحقونة (التى توقف النمو) والتى تسبب نكرزة العائل host necrosis، أما فى الطفيل *Trichogramma pretiosum* الذى يهاجم نفس العائل، فإن هذا الطفيل يفتقد لخلايا التراتوسيت ولكن المادة التى تحقن بواسطة الأنثى تسبب كل من توقف النمو وتنكرز أنسجة العائل والتى تعتبر من أهم الصفات التى تكون مصاحبة لجميع طفيليات البيض.

على عكس طفيليات البيض، فإن طفيليات اليرقات لابد لها من مواجهة الجهاز المناعى للعائل. ذكر أن الحشرة الكاملة للطفيل تحقن بالعائل مواد توقف عمل الجهاز المناعى للعائل. وجد أيضاً أن الطفيل *Leptopilina heterotoma* المتطفل على حشرة الدروسوفيلا *Drosophila melanogaster*، تحقن مادة كيميائية (لاميلولايسين Lamellolysin) عند وضع البيض والتى تمنع عمل الخلايا المشتركة فى عملية التكبسل الخلوى (الخلايا الصفائحية lamellocytes). فى حالة الطفيل القريب له *Leptopilina mellipes*، يتم كبسلته عادة بواسطة يرقات ذباب الدروسوفيلا ولكن يرقات هذا النوع تعيش فيما لو أن نفس العائل قد تم التطفل عليه مسبقاً بواسطة النوع *L. heterotoma*. وجدت نفس الظاهرة أيضاً فى الطفيل *Tetrastichus giffardianus* (Eulophidae) والذى يستطيع البقاء داخل يرقات ذباب الفاكهة المتطفل عليها بواسطة الطفيل *Psyttalia* (*Opius*) *fletcheri*. لقد ذكر حديثاً أن اللاميلولايسين Lamellolysine هى من المحتمل أن يكون فيروساً، ولكنه ليس من الواضح فيما لو أن المواد الكيمائية التى تحقن بواسطة الأباء هى المسئولة عن مثل هذه التفاعلات. على العكس من ذلك، فى حالة بعض الطفيليات التابعة لعائلة إكنيومونيدى، والتى تفتقر لخلايا التيراتوسيت وكذلك حبيبات الفيروس (Polydnaviruses) PDNAs، فإنه يعتقد أنها تحقن سم داخل عوائلها لوقف عمل الجهاز المناعى للعائل. فى طفيليات عائلة براكونيدى، فإن السم له دور هام فى تعطيل عملية الكبسلة ولكنه يعمل من خلال عملية معقدة بالتداخل مع خلايا التيراتوسيت وكذلك الفيروس PDNAs.

يبدو على الأرجح أن عملية الإنسلاخ فى يرقات الحشرات ليست ضمن دفاعات العائل ضد الطفيل، إذ لا تسبب أى فقد لبيض الطفيليات الخارجية الملتصقة بجدار جسم العائل. فى حالة

الطفيليات التابعة لعائلة Eulophidae مثل جنس *Euplectus*، فإنها تقوم بلسع يرقات حرشفيات الأجنحة عند وضع البيض مما يؤدى إلى حدوث شلل مؤقت ثم يتبعه وضع عدد كبير من البيض خارجياً على سطح العائل ثم يستمر العائل فى الحياة ويعاود نشاطه من التغذية حتى الإنسلاخ التالى وغالباً ما يفشل العائل فى الإنسلاخ ويفقس بيض الطفيل وتتغذى اليرقات وتستهلك العائل. فى حالة الطفيل *E. plathypenae*، الذى يُهاجم اليرقات النصف قياسة *Trichoplusia ni*، فإن يرقات العائل تفشل فى الإنسلاخ نتيجة حقن مادة كيمائية بواسطة أنثى الطفيل عند وضع البيض، والتى تعمل مباشرة على الخلايا الطلائية. تعمل هذه المادة غالباً على الخلايا الطلائية والتى تستجيب للزيادة فى هرمون الإنسلاخ (الإكديسون) أثناء عملية الإنسلاخ. أما فى حالة الطفيل *Eulophus larvarum*، طفيل خارجى جماعى تابع لنفس العائلة Eulophidae، تقوم إناثه بلسع عوائلها (عديد من اليرقات التابعة لحرشفية الأجنحة)، بعد دخولها عملية الإنسلاخ مباشرة. وعلى ذلك يبدو أن بداية عملية الهجوم هى عملية حرجة وأن الطفيل يبقى بجوار العائل قرب الإنسلاخ منتظراً الوقت المناسب لعملية اللسع. تستمر اليرقات المُهاجمة stung hosts فى التغذية ولكن بمعدل متناقص ولكنها تفشل فى الإنسلاخ مرة أخرى.

ب- فعل خلايا التراتوسيت داخل يرقات العائل

فى عدد من عائلات الطفيليات الحشرية مثل عائلات Trichogrammtidae، Scelionidae، Braconidae يتكسر غشاء السروزا serosal membrane (المحيط بجنين الطفيل داخل البيضة) إلى خلايا منفردة والتى تستمر فى النمو، دون أن تتضاعف، لتصبح خلايا كبيرة الحجم تسمى خلايا التيراتوسيت teratocytes (فى بعض الأنواع تزداد خلايا التيراتوسيت فى الحجم إلى ٣٠٠٠ ضعف حجمها الأولى). يصل عدد تلك الخلايا من ١٥- ٨٠٠ خلية للطفيل الواحد . يغطى سطح خلايا التيراتوسيت بواسطة هدبيات microvilli مشابهة بدرجة كبيرة للخلايا الطلائية للمعى الأوسط.

هناك حتى الآن ثلاثة وظائف على الأقل لخلايا التيراتوسيت، **الوظيفة الأولى**، ربما تكون لها وظيفة غذائية حيث تبتلع عادة بواسطة يرقات الطفيليات الداخلية، وهى تحتوى على مواد غذائية من دم العائل. **أما فى الوظيفة الثانية**، فتعمل هذه الخلايا، بطريقة غير مباشرة، على إضعاف الجهاز المناعى للعائل وذلك إما عن طريق توفير عدد كبير جداً من الأهداف targets لعملية التكبسل، أو عن طريق إستهلاكها لكمية كبيرة جداً من المواد الغذائية الهامة من دم العائل، مما يعمل على عمل ضغط على العائل وخفض فى كفاءة الهجوم على الطفيل. ولكن ثبت أن حقن

بعض من خلايا التيراتوسيت فى العائل لم تحدث إستجابة للتكبسل مما يُضعف فرضية تعدد الأهداف. **وأخيراً**، فإنه ربما تكون الوظيفة الأساسية لهذه الخلايا هى إفرازية عن طريق إفراز إنزيمات هاضمة digestive enzymes وهى مواد تتدخل فى فسيولوجيا العائل ليكون فى مصلحة الطفيل، أو مواد تتدخل فى عمل الجهاز المناعى للعائل، أو حتى مواد تقلل من الإصابة بالفطريات. إن التركيب الدقيق لخلايا التيراتوسيت، يؤكد الوظيفة الإفرازية لها. وعلى الرغم من أن وجود خلايا التيراتوسيت الحقيقية تكون محصورة فى عدد من الطفيليات الحشرية، إلا أن وظيفتها فى البعض الآخر من الطفيليات تتم عن طريق غشاء السروزا السليم كما هو الحال فى طفيليات تحت عائلات Alysiine و Opiine من عائلة Braconidae.

وجد أنه إذا تم إزالة بيض من أنثى الطفيل *Cardiochiles nigricipes*، ثم غسله ثم حقنه داخل العائل، فإن ذلك البيض عادة ما يتعرض للتكبسل، لكن لو حقنت أيضاً خلايا التراتوسيت، فإن درجة التعرض للتكبسل تكون ضعيفة جداً. تم الحصول على نفس النتائج فى العديد من الأنواع التابعة لعائلة براكونيدى والتى تدلل على أن إفرازات خلايا التيراتوسيت فى طفيليات هذه العائلة تتداخل بطريقة أو أخرى فى عمل الجهاز المناعى للعائل والتى ربما تنشط من عمل السم والفيروس PDNAs.

وغالباً ما يعتقد أن خلايا التيراتوسيت لها أكثر من وظيفة واحدة، وأن هناك أدلة على أن كل من خلايا التيراتوسيت الحديثة والقديمة ربما يسلك مسلكاً مخالفاً لبعضهما. من المعروف أن طفيليات البيض من عائلة Scelionidae وعائلة Trichogrammatidae لا تتعرض للتكبسل الخلوى لأن خلايا التيراتوسيت فى مثل هذه العائلات تفرز مواداً تساعد على هضم نسيج العائل. أيضاً ربما تسهم خلايا التيراتوسيت فى معالجة الغدد الصماء endocrine manipulation فى فسيولوجيا العائل.

قد تفرز أيضاً يرقات الطفيليات الحشرية بعض المواد داخل العائل. على سبيل المثال، يفرز الطفيل *Pimpla turionellae* مادة من نهايتها الشرجية لها فعل مضاد للميكروبات antimicrobial activity. فى حالة العوائل ذات الجهاز المناعى المعطل، ربما تُشكل الإصابة بالميكروبات مشكلة كبيرة لنمو الطفيليات الداخلية.

جـ- الفيروسات Polydnaviruses (PDNAs)

يحتوى الجهاز التناسلى لعديد من الطفيليات الحشرية، خاصة عائلتى Ichneumonidae و Braconidae تلك التى تُهاجم يرقات حرشفية الأجنحة، على حبيبات تحقن داخل العائل عند التطفل، ولقد تم التعرف حديثاً على أن عديد من تلك الحبيبات هى فيروسات.

هناك نوع واحد من الفيروسات تم عزله حتى الآن من مختلف الطفيليات التابعة للعائلتين السابقتين، على الرغم من تواجد إختلافات بين الفيروسات المعزولة من كل من العائلتين، حيث كانت الفيروسات المعزولة من عائلة براكونيدى عصوية الشكل rod - shaped وذات أطوال متباينة، ومغلفة بغشاء مفرد single unit membrane، وغالباً ما يكون لها ذيل tail- أما أكثر الفيروسات التى عزلت من عائلة إكنيومونيدى والتى تم دراستها تفصيلياً، فقد كانت مغزلية الشكل spindle – (fusiform)، مع غشاء مزدوج. فى كل الحالات، كانت المادة الوراثية هى حمض DNA والتى تتمثل فى عدد من الخيوط المزدوجة وجزئيات دائرية ملتفة لتعطى شكل حلزونى عملاق super helices. وبناء على الخصائص وترتيب المادة الجينية لهذه الفيروسات فقد تم وضعها جميعاً فى عائلة مستقلة تسمى Polydnaviridae (Poly – D N A- viruses).

عند وضع البيض، ينزل البيض الناضج من فريعات المبيض لمنطقة الكأس calyx ثم منها إلى آلة وضع البيض. وعند فحص سائل منطقة الكأس بواسطة الميكروسكوب الإليكترونى، ظهر إمتلاء ذلك السائل بحبيبات الفيروس. على الأقل فى طفيليات عائلة إكينومونيدى، تكون المادة الوراثية للفيروس متواجدة ومتحدة مع كروموسومات الطفيل بل وتتواجد فى جميع خلايا الذكر والأنثى. يحدث تضاعف الفيروس فقط فى خلايا منطقة الكأس لمبايض الأنثى. فى بعض الأنواع، فإن حبيبات الفيروسات المحتوية على التوليفات الصحيحة لجزيئات الحمض النووى DNA تتبرعم من جدار الخلايا، أما فى البعض الآخر فإن الخلايا تموت مما يؤدى إلى إنطلاق حبيبات الفيروس فى منطقة الكاس. فى حالة الطفيل *Campoletis sonorensis* والذى تم دراسته جيداً، فقد وجد حوالى ٢٨ نمط من الحمض النووى DNA تتراوح أحجامهم من ٦ ــ ٢١ Kbp (kilobase pairs).

بعد الحقن داخل العائل، يغزو الفيروس العديد من أنواع الخلايا، وتتواجد نواتج إستنساخه فقط بعد ساعتين من الحقن. عند إزالة بيضة من الطفيل، وغسلها من سائل الكأس ثم حقنها داخل العائل، فإن هذه البويضات تفشل فى النمو وغالباً ما تتكبسل. ولكن إذا تم الحقن للبويضة المغسولة مع حقن الفيروس أو جزء من سائل الكأس، فإن بيضة الطفيل تعيش وتنمو، كما أن حقن سائل الكأس أو الفيروس بالعائل مع عدم وجود بويضة الطفيل تعطى الأعراض المميزة لعملية التطفل. وعلى ذلك فإن حبيبات الفيروس يكون لها أهمية فى عملية التحكم فى الجهاز المناعى للعائل والسماح للطفيل بالهروب من التكبسل. تؤثر الفيروسات أيضاً على فسيولوجيا التغذية والغدد الصماء للعائل لتكون مناسبة ومفيدة للطفيل. فى العديد من طفيليات عائلة

براكونيدى، يكون السم مهم جداً بالنسبة للفيروسات ليمنع التكبسل، كما أنه فى بعض الحالات يكون هناك الحاجة لفعل خلايا التيراتوسيت. وعلى ذلك ربما يكون الدور الأهم للفيروسات (والتى لا تتضاعف فى العائل والتى تنخفض فاعليتها بمرور الوقت) فى عائلة براكونيدى هو حماية بيض الطفيليات من التكبسل، وهو الدور الذى يقوم به كلياً أو جزيئياً اليرقة أو خلايا التيراتوسيت بعد فقس بيضة الطفيل.

ليس هناك دليل دامغ على تضاعف الفيروس داخل العائل، وأن إنتقال الفيروس يتم من حلال جنيوم genome الطفيل فقط، وهناك ثلاثة إحتمالات لنشأة هذه الفيروسات هى:-

١- ربما نشأت هذه الفيروسات كممرضات للعوائل الحشرية. هناك بعض حالات تشابه بين تركيب فيروسات PDNAs وبعض الفيروسات العصوية التابعة لعائلة الفيروسات العصوية Baculoviridae والأخيرة هى ممرضات شائعة لحرشفيات الأجنحة، وتنتقل خلال العوائل بواسطة الطفيليات الحشرية passive transmission وربما يعتبر هذا أولى خطوات التطور لعلاقة إجبارية obligate relationship، ولكن نظراً لأن فيروسات PDNAs لا تتضاعف داخل العائل، فهذا يعتبر دليل إثبات على عدم صحة هذه الفرضية.

٢- ربما كانت هذه الفيروسات هى ممرضات للطفيليات نفسها. على الأقل هناك نوع واحد من فيروسات عائلة الفيروسات العصوية Baculoviridae معروف عنها أنها تهاجم الطفيليات الحشرية، وربما مثل هذا الفيروس قد تحول من كونه ممرض إلى معاشر متبادل المنفعة mutulist. ولكن المشكلة ضد صحة هذين الإفتراضين هو عدم معرفة كيفية إلتحام أوإتحاد الفيروس مع جينوم العائل. إن عملية الإلتحام incorporation هى عملية شائعة بالنسبة للفيروسات من النوع retroviruses ولكنها جميعاً من الفيروسات المحتوية على حمض نووى RNA وليست فيروسات محتوية على الحمض النووى DNA .

٣- التفسير الثالث تفادى مثل هذه المشكلة،. حيث يفترض أنه ربما يكون منشأ الفيروس هو جينوم العائل وهو ليس اكثر من أنه وسيلة لتوصيل السم وغيره من منتجات الطفيل parasitoid products بكفاءة أعلى لأماكن معينة فى العائل تكون مطلوبة فيها. ومما يدعم هذا الإفتراض هو أن بعض الجينات المحمولة بواسطة PDNAs هى مشابهة لتلك الجينات الموجودة فى غدة السم venom gland فى الطفيليات. وعلى ذلك فإنه من المحتمل أن جينات غدة السم أو منتجات الطفيل الأخرى ربما تكون قد إنتقلت للفيروس الناشئ عن العائل أو ممرض الطفيل parasitoid pathogen.

تختلف الفيروسات PDNAs للعديد من الطفيليات فى أشكال جزيئات الحمض النووى DNA كما أنها أيضاً تعمل فى مدى عوائلى محدود. فى حالة عائلتى إكنيومونيدى وبراكونيدى، يبدو أن الفيروسات PDNAs لها توزيع تقسيمى محدود حيث إنه حتى الآن هناك عدد قليل من الأنواع التى تم إختبارها وإثبات العلاقة فيها مع الفيروسات.

هناك بعض أنماط من الفيروسات الأخرى قد تم إكتشافها فى سائل الكأس على الرغم من أن وظيفتها غير محددة بدقة. ربما تكون وظيفة حبيبات الفيروسات التى تغلف بيضة الطفيل *Nemeritis canescens* وبعض الطفيليات الأخرى التابعة لنفس العائلة قد تم تحديدها. تم إكتشاف حبيبات هذه الفيروسات فى الطفيل *Leptopilina heterotoma* (Eucoilidae) والتى يبدو أنها تقوم بتدمير الإستجابة لعمل كبسلة والتى يتم إرجاعها لمادة اللاميلولايسين lamellolysin السابق ذكرها. لقد تم إكتشاف حبيبات الفيروس أيضاً فى الزنابير المكونة للأورام التابعة لعائلة Cynipidae (والتى نشأت من الطفيليات) والتى تحدث تكوين للأورام فى النباتات عن طريق حقن DNA والذى يتضاعف فى النباتات، فإذا ثبت صحة هذا التفسير، فإنه سيكون من المهم معرفة هل الزنابير المكونة للأورام gall wasps تستخدم ميكانيكية متماثلة ومتجانسة Homologous لتلك الموجودة فى طفيليات عائلة Eucoilidae.

المعالجة السلوكية للعائل Host behavioral manipulation

هناك بعض الأمثلة القليلة على تحكم الطفيليات، وخاصة الطفيليات الداخلية منها، فى سلوك عوائلها. توضح بعض من تلك الأمثلة أن العوائل المتطفل عليها تعانى من نسبة موت منخفضة مقارنة بتلك غير المتطفل عليها وقد عزى السبب فى ذلك إلى التغيرات السلوكية الحادثة فى العائل نتيجة التطفل. ربما ترجع الصعوبة فى صحة هذه الفرضية إلى أن الضغوط المصاحبة للتطفل ربما تؤدى إلى كثير من التأثيرات مثل الكسل والبطء والتى تقلل، بطريقة غير مباشرة، من تعرض تلك الأفراد المتطفل عليها للمفترسات وبالتالى التقليل من مخاطر الإفتراس. ومن المهم أن نسأل أنه طالما كان الطفيل يستطع تقليل مخاطر الإفتراس للعائل، فلماذا لم يعمل الإنتخاب مباشرة على العائل. وربما يكون التفسير الأكثر قبولاً هو أن هناك إستعاضات trade-off بين مخاطر الإفتراس مع المكونات الأخرى لكل من لياقة العائل والطفيل، وإذا لم تكن الإستعاضة مطابقة فإن معالجة أو التحكم فى سلوكيات العائل تكون فى صالح الطفيل. لا تعمل كل الطفيليات دائماً على تغيير سلوك العائل لتقليل مخاطر الإفتراس، إذ قد تستفيد بعض الطفيليات من معدل التغذية السريع للعائل، حتى لو أدى ذلك لزيادة مخاطر الإفتراس.

وجد أنه فى حالة الطفيل البراكونيدى *Cotesia euphydryidis*، والذى يهاجم يرقات أبى دقيق *Euphydryas phaeton*، أن اليرقات المتطفل عليها تزحف ، قبل موتها بواسطة الطفيل، من المناطق الخضراء الكثيفة dense vegetation إلى المناطق الأكثر تعريضاً exposed areas. لقد تم وضع بعض التفسيرات لمثل هذا السلوك لمثل هذه اليرقات، على أن اليرقات المتطفل عليها تعلن عن تواجدها للمفترسات والتضحية بنفسها حفاظاً على أقاربها وأفراد عائلتها kin التى يمكن بذلك أن تظل محمية من التطفل. كما أنه من ضمن التفسيرات المقبولة أيضاً أن الخروج إلى المناطق المعرضة هو تقليل لمخاطر التطفل المفرط. يُهاجم هذا الطفيل بالعديد من الطفيليات المفرطة مثل *Gelis* sp. (Ichneumonidae) وكذلك *Pteromalus* (*Habrocytus*) sp. (Pteromalidae)، وأن التطفل المفرط أقل على الشرانق المتكونة فى المناطق العالية المعرضة.

هناك ميزة إضافية أخرى من التعذير فى المناطق العليا، وهى أنه عند خروج الحشرات الكاملة للطفيل فإنها تخرج فى مكان جيد يسهل معه التزاوج عن طريق الفيرومونات الجنسية. وقد أقترح أن الإنتحاب لتقليل التطفل المفرط يكون أكثر أهمية وقوة من الانتخاب لتقليل الإفتراس وبالتالى يؤدى إلى تغير فى سلوك العائل. وعلى الرغم من أن كل من الطفيل والعائل يحاول تفادى مخاطر الإفتراس، إلا أن الطفيل هو الذى يعانى من التطفل المفرط.

تموت كثير من اليرقات المتطفل عليها من حرشفيات الأجنحة فى أماكن مرئية وملحوظة. ولقد أقترح أن اليرقات المتطفل عليها من عائلة Nymphalidae مثل *Chlosyne harrissii* تعرض نفسها للإفتراس، حيث يعيش هذا النوع من أبى دقيقات فى مستعمرات كبيرة الحجم وقد عزى هذا السلوك إلى محاولة المحافظة والدفاع عن الأقارب والمستعمرة، ولكنه لم يتم دراسة التطفل المفرط لمثل هذه الحالة. ولقد تم دراسة المعالجة السلوكية ليرقات الدودة القارضة *Mythimna separata* (Noctuidae) بواسطة الطفيل الجماعى *Cotesia kariyai*، حيث تختبئ اليرقات فى الفضلات أسفل النبات خلال النهار ولكن اليرقات المتطفل عليها (عند وصول يرقات الطفيل لمرحلة متقدمة من العمر) تترك مكان الإختباء وتتسلق على النبات حيث تظل ساكنة حيث تخرج يرقات الطفيل وتقوم بنسج شرانقها بجانب يرقة العائل التى تموت لاحقاً على بعد مسافة قصيرة من عذارى الطفيل. والتفسير الأكثر قبولاً فى هذه الحالة هو أن الطفيل يدفع العائل إلى الحركة إلى مكان أكثر تفضيلاً للتعذير ويمنع العائل من الموت فى المكان القريب من عذارى الطفيل والتى قد تؤدى إلى التعفن أو جذب المفترسات أو الطفيليات المفرطة.

لقد تم دراسة سلوك حشرات مَن البطاطس *Macrosiphum euphorbiae* المتطفل عليها بواسطة الطفيل *Aphidius nigricipes* (Braconidae). وجد أن حشرات المن المحتوية بداخلها على أطوار الطفيل الداخلة فى طور سكون diapausing parasitoid تترك المستعمرة وتذهب إلى مواقع أخرى دقيقة microhabitats مختبأة والتى فيها يستهلك الطفيل العائل ويعذر بداخله ويحوله إلى مومياء. ربما يعمل هذا السلوك على تقليل مخاطر التطفل المفرط أو الإفتراس على عذارى الطفيل داخل مومياوات المَن أو ربما يحمى عذارى الطفيل من ظروف الطقس السيئة. أما فى أفراد المن المحتوية على أطوار الطفيل غير الساكنة non- diapausing parasitoids ، فإنها لا تتحرك إلى الأماكن المختبآة ولكنها تميل إلى ترك المستعمرة فى السطح السفلى للأوراق وتذهب لتعذر على السطح العلوى للأوراق خاصة قرب قمة النبات. ولقد أقترح أن هذا السلوك يؤدى أيضاً إلى تقليل مخاطر التطفل المفرط، حيث وجد أن الطفيليات المفرطة ربما تستخدم المشعرات cues المنطلقة من مستعمرات المن لمقابلة عوائلها. وجد أيضاً أن نمو الطفيل يكون أسرع إذا تم التعذير فى الأماكن الدافئة والمشمسة قرب قمة النبات.

هناك مثال آخر مختلف قليلاً من تغير السلوك يتسبب فيه طفيليات أخرى على حشرات من رتبة متشابهة الأجنحة قبل تعذيرها. حيث وجد أن نطاطات الأوراق من تحت عائلة Typhlocibine (Cicadellidae) المتطفل عليها بواسطة طفيليات عائلة Drynidae تتوقف عن الحركة بل وتغرس خرطومها داخل نسيج النبات قبل موتها بواسطة الطفيل، وربما يعود ذلك لمصلحة الطفيل حتى لا يسقط العائل من على النبات.

أما فى نحل الخشب المتطفل عليه بواسطة طفيليات ذباب عائلة Conopidae، فقد وجد، فى وسط أوربا، أن النوع الشائع من هذا النحل *Bombus pascuorum* يتم التطفل عليه بواسطة النوعين *Sicus ferruigneus*، *Physocephala rufipes*. فى بعض عشائر هذا النحل فى سويسرا، تتراوح نسبة التطفل بين ٣٠-٧٠%. ينمو الطفيل داخل العائل ويستمر العائل فى السروح حتى يصل الطفيل إلى نهاية العمر اليرقى الثالث، حيث تؤثر اليرقة التامة النمو للطفيل داخل تجويف الدم للعائل على نجاح سروح النحل المتطفل عليه بعدة طرق منها:-

١- عن طريق نواتج الإخراج داخل العائل، والتى تؤدى إلى ضعف الحالة العامة للعائل.

٢- يؤثر وزن الطفيل على ديناميكية الطيران الهوائى للعائل.

٣- تحدد كتلة الطفيل من حجم حوصلة العسل فى البطن وبالتالى تقل كمية الرحيق التى يمكن جمعها، لكنه لا يؤثر على قدرة النحلة فى جمع حبوب اللقاح والتى تُخزن فى سلة حبوب اللقاح بالأرجل الخلفية.

وجد بعض الإختلافات الواضحة فى سلوك النحل المتطفل عليه وغير المتطفل عليه. يميل النحل المتطفل عليه لزيارة نماذج مختلفة من الأزهار، كما يميل النحل الذى يحمل بداخله يرقات الطفيل التامة النمو إلى جمع الرحيق أكثر من جمعه لحبوب اللقاح. يرجع بعض من هذه الإختلافات السلوكية إلى التغيرات الفسيولوجية والتمثيلية metabolic التى يحدثها التطفل. يمكن أن يتضمن ذلك المعالجة السلوكية بواسطة الطفيل، فالنحلة المحتوية على طفيل تام النمو تقريباً تكون قريبة من الموت، إلا أنها قد تستمر فى مساعدة المستعمرة بجمع حبوب اللقاح التى تُستخدم فى تغذية يرقات النحل. ومن وجهة نظر النفع للطفيل، قد يكون السروح لجمع الرحيق أجدى حيث يُستعمل كغذاء بالنسبة للنحلة وبالتالى يكون ذا فائدة بالنسبة للطفيل.

هناك إختلاف آخر بين سلوك النحل المتطفل عليه وغير المتطفل عليه. يميل النحل المتطفل عليه أن يمضى معظم وقته سارحاً فى المروج الخضراء، ولا يعود إلى العش أو نادراً ما يعود. هذا التغير فى السلوك ليس لكونه متطفل عليه لكنه قد يكون ذو فائدة للطفيل. عندما يصل الطفيل إلى نهاية عمره اليرقى الثالث، فإنه يلتهم الأعضاء الحيوية لعائله ويسقط ميتاً فى النهاية. يُعذر الطفيل داخل مومياء العائل حيثما يوجد. لو حدث وماتت النحلة فى العش، فسوف تتعرض للإصابات البكتيرية والفطرية التى تحدث على الإطارات الخشبية غير المشغولة، وحيث تقل فرصة تعذير الطفيل فى مكان آمن. بالإضافة إلى هذا، فإن فى تجنبها للعش سوف لا تستهلك من الغذاء المخزن الذى تم جمعه للمستعمره.

أخيراً، فعلى الرغم من أن النحل المتطفل عليها ببرقة طفيل تامة النمو ليس بالسارح الجيد، إلا أن النحل المحتوى على الأطوار الصغيرة للطفيليات ربما تُسهم فى تربية النسل والصغار، وربما يؤدى غيابها عن العش إلى نقص فى لياقتها النهائية.

دفاع العائل ضد كوامل الطفيليات Host defense against adult parasitoids

فى الموضوع السابق أُلقى الضوء عن كيف يمكن للعائل أن يحمى نفسه من الأطوار اليرقية للطفيل، وكيف يمكن للطفيل بالتالى أن يقوم بأداء سبل مضادة coutermeasures لدفاعات العائل. سوف نتناول فى الموضوع الحالى كيف يمكن للعوائل أن تحمى نفسها من كوامل الطفيليات.

١) الإبتعاد Avoidance

تَستخدم الطفيليات لملاقاة عوائلها مشعرات مختلفة كيميائية، وبصرية، وحسية، وغيرها. سوف يؤدى الإنتخاب الطبيعى للعائل للتقليل من المنبهات التى يمكن أن تستغل بواسطة الطفيليات

obeikandi.com

الباحثة فى ملاقاة عوائلها. ليس من المستغرب أن معظم الكيمائيات الجاذبة attractants أو المؤدية للإستقرار arrestants والتى تستغلها الطفيليات الباحثة تنتج عند تغذية العائل أو تبرزه، وهما نشاطين لا يمكن تجنبهما.

هناك وسائل عديدة بها يمكن للعوائل أن تقلل من المشعرات التى يمكن أن تمد بها الطفيليات الباحثة. يمكن للعوائل التى تعيش داخل أنسجة النبات أن تقفل على نفسها لدرجة لا تمد فيها الطفيليات الباحثة بأى مشعرات بصرية خارجية. غالباً ما تأكل نافقات الأوراق، على سبيل المثال، جزء صغير فقط من النسيج الوسطى للورقة الخضراء mesophyl بدرجة لا ينتج عنه رؤية نفق أبيض واضح، وقد أقترح أن الأنفاق الخيطية الملتوية لبعض أنواع الذباب من عائلة Agromyzidae والتى تزدوج وتتشابك مع بعضها يعتبر تكيف يمنع الطفيل من تتبع النفق للوصول إلى العائل.

يمكن للعائل أن يقلل من إستفادة الطفيل من المشعرات التى ينتجها أثناء تغذيته، أو تلك الناتجة من العائل النباتى كرد فعل للتغذية عليه بإتباع نظام الوجبات الخفيفة snacking، أى التغذية على كميات قليلة من الغذاء ثم الحركة إلى موقع تغذية جديد. تقوم بعض يرقات رتبة حرشفية الأجنحة ببتر الأوراق المأكولة جزئياً، وإلا فإنها سوف تعمل كمشعرات cues لعدد من المفترسات والطفيليات. وعادة ما تفسر هذه السلوكيات على أنها إزالة للمشعرات التى تستغل كمشعرات بصرية للطيور الصائدة، لكن يمكن أن يشملها أيضاً إبعاد الطفيليات. كما تقذف يرقات العائل ببرازها بعيداً حتى لا تتلوث مناطق تغذيتها، وقد يكون لهذا السلوك، جزئياً وجاهته الصحية ولكن بسبب أن الطفيليات غالباً ما تستغل الكيمائيات المتواجدة فى البراز كمنبهات جاذبة أو داعية للإستفزار، فإن هذا السلوك ربما يقلل أيضاً من معدل التطفل. على سبيل المثال، تقذف بعض يرقات أبى دقيقات من عائلة Hesperidae ببرازها كالقذيفة على بعد المتر. هذا ويمكن أن تختار العوائل أماكن وضع بيضها بطريقة تقلل بها المعلومات التى تمد بها الطفيليات، فقد وجد أن ناخرة الأوراق *Stilbosis juvantis* (Cosmopterygidae) تتجنب مهاجمة الأوراق التالفة لوضع البيض حيث أنها تجذب الطفيليات. كذلك وجد أن الشكل البنائى لكتلة البيض ربما يسهم أيضاً فى إمداد الطفيليات بالحد الأدنى من المعلومات إذ أن وضع البيض فوق بعضه فى كتل، يجعله غير ميسر الوصول إليه بواسطة الطفيليات. فقد وجد فى حشرة *Asterocampa clyton* التابعة لعائلة Nymphalidae أن نسبة البيض المتطفل عليها فى كتل البيض الصغيرة أعلى منها فى كتل البيض الكبيرة. وقد تلجأ بعض العوائل إلى دفن بعض من بيضها أسفل طبقات من بيض أنواع أخرى فيصعب الوصول إليه بالنسبة لمعظم نماذج الطفيليات.

لا يمكن للعوائل التى تهتدى إليها طفيلياتها من خلال حركتها أو إهتزازها أن توقف من هذه الحركات، لكن يمكن تقليلها إلى أقل حد ممكن. أكتشف أن هناك أنماط متعددة فى سلوكيات يرقات ذبابة الدروسوفلا *Drosophila melanogaster*. هناك بعض الأفراد ويطلق عليها الأفراد الرواغة rovers تتحرك بنشاط فى وسط إنتشارها، بينما البعض الآخر ويطلق عليها الأفراد الجليسة sitters تكون أقل حركة بكثير. ولذا فإن اليرقات الأخيرة تمتلك ميزة خاصة عند تواجد طفيليات تتلاقى مع عوائلها من خلال إهتزازاتها. فى تجربة معملية، تم مقارنة التطفل فى سلالة حساسة لدرجة الحرارة من النموذج الرواغ. وجد أنه تحت درجة حرارة ٢٩ °م تتصرف الأفراد اليرقية كرواغات، بينما عند درجة ٢٩ °م أو أعلى منها، فإن الأفراد لا تتحرك ولا تتغذى (وفى هذه الحالة تكون أقل حركة من اليرقات الجليسة التى تتحرك قليلاً وتتغذى ولذا فإنها تحدث بعض الإهتزازات). وجد فى هذه التجربة أن الطفيل *Leptopilina heterotoma* (Eucoilidae) لم يستطع التمييز بين المجموعتين، أما الطفيل *Asobara tabida* (Braconidae) فلم يستطع ملاقاة المجموعة فى درجة تعلو درجة ٢٩ °م. يرجع السبب فى ذلك إلى أن الطفيل الأول *L. heterotoma* يتلاقى مع عوائله من خلال ضرب stabbing البيئة بآلة وضع البيض، بينما الطفيل الآخر، فيكون عن طريق الإستعانة بإهتزازات العائل. قورنت أيضاً معدلات التطفل بين النموذج الرواغ والنموذج الجليس بواسطة نوعين من الطفيليات يتبعان عائلة Eucoilidae هما *Leptopilina boularidi* الذى يهتدى إلى عائله من خلال الضرب بآلة وضع البيض، والطفيل *Ganaspis xantopoda* الذى يستغل إهتزاز العائل فى ملاقاته. وجد أن اليرقات الرواغة يتم التطفل عليها غالباً، وبصورة معنوية، بواسطة الطفيل *G. xanthopoda*، أما اليرقات الجليسة فغالباً بالطفيل *L. boulardi* وبصورة معنوية أيضاً. درس أيضاً التطفل فى نموذجين آخرين مختلفى السلوك فى نفس حشرة الدروسوفلا، أحدهما حافرة digger والأخرى غير حافرة تميل فى أن تتغذى على أعماق مختلفة. وجد أن الطفيل *L. boulardi* يهاجم عدداً أكثر من أفراد النموذج غير الحافر الذى يبقى بالقرب من السطح.

٢) دفاعات سلبية Passive defenses

تعيش عديد من العوائل حرشفية الأجنحة متجمعة فى أنسجة webs كبيرة توفر لها، على الأقل، بعض الحماية من الطفيليات السارحة، حيث يمكن أن تتقهقر اليرقات إلى داخل النسيج عند تواجد الطفيليات. كذلك وجد أن الأنواع التى تتغذى بطريقة مختبئة جزئياً فى النباتات يمكنها أيضاً أن تتراجع إلى أكثر الأماكن أمناً فى مواقع تغذيتها عند إكتشاف الطفيل. هناك أيضاً إستجابة شائعة فى العوائل وهى بقائها ساكنة تماما فى وجود الطفيليات لدرجة لا يمكن إكتشاف موقعها.

قد يكون سمك جدار جسم العائل (أو قشرة chorion البيضة) كافية لإعاقة هجوم بعض الأنواع الطفيلية. تقوم بعض أنواع أبى دقيقات من تحت عائلة Charaxinae (عائلة Nymphalidae) بالإختفاء فى أوراق ملفوفة تقوم بسد مدخلها برؤوسها، حيث يكون صندوق الرأس من الصعوبة بأن يثقب بواسطة آلة وضع بيض الطفيل، كما أنه يقدم أيضاً بعض الحماية ضد يرقات ذباب التاكنيا التى تضع بيضها على الجزء المعرض لليرقة. يمكن أيضاً للأغطية الشمعية للبق الدقيقى والقشور الصلبة للحشرات القشرية أن تعيق هجوم الطفيل. يكون الطفيل الجماعى البراكونيدى *Cotesia* (*Apanteles*) *congregatus* غير قادر على وضع البيض من خلال جدار الجسم الصلب لليرقة التامة النمو لعائلة *Manduca sexta*، وربما تأخذ الحماية مظاهر مشابهة مثل يرقات حشرة الخنفساء السلحفائية *Cassida rubiginosa* التابعة لعائلة Chrysomelidae التى تحمل جبباً يتكون من جلود الإنسلاخ والبراز فوق ظهرها مما يجعل اليرقات مسلحة ومغطاة بدرع يوفر لها الحماية من الطفيليات بجانب الحماية من العض بواسطة حشرات النمل (شكل ١٠:٥) كما يكون لطفيليات البيض من أنواع جنس *Trichogramma* مدى واسع من العوائل، لكنها تكون غير قادرة على مهاجمة بيض الأنواع ذات قشرة البيض السميكة كما فى دودة الحرير التوتية.

شكل (١٠:٥): العمر اليرقي الرابع للخنفساء السلحفائية *Cassida sanguniolenta* تحمل كتل البراز (lf) على زوائدها الشرجية. يلاحظ أيضاً جلود الإنسلاخ القديمة (ht) في هذه الكتل البرازية. (شلبي ، ١٩٧٤).

openkandil.com

لعديد من الأنواع الطفيلية سلوكيات خاصة تسمح لها فى أن تضع البيض من خلال أقل الأجزاء صلابة من جدار جسم العائل مثل الأغشية بين الحقلية intersegmental membranes. تقابل بعض أنواع الطفيليات من تحت عائلة Euphorinae (من عائلة Braconidae) مشاكل خاصة عند مهاجمتها لكوامل الخنافس ذات جدار الجسم بالغ الكيتنة. غالباً ما يحدث وضع البيض بين الصفائح البطنية، أو فى الفم، أو فى قاعدة قرن الإستشعار، أو من خلال فتحة الشرج.

٣) دفاعات نشطة Active defenses

تعتبر الحركات الإلتوائية wriggled القوية التى تقوم بها العوائل الحشرية من أكثر الاستجابات شيوعاً ضد وجود الطفيليات. وقد تكون الحركة كافية لإلقاء الطفيل من على العائل، أو منعه من وضع أى بيض. تكون الأسطح شديدة النعومة لعذارى بعض أنواع أبى دقيقات تحوراً يمنع الطفيليات من تثبيت أرجلها على ذلك العائل الذى يؤدى حركات إلتوائية. وتكون الأخاديد بين الحلقية لعذارى بعض أنواع الخنافس الأرضية Tenebrionidae كيتينية ومسننة تعمل كشراك (مصائد) gin traps لأرساغ الطفيليات التى تمشى فوقها. وتقفز شرانق عدد من أجناس الطفيليات من عائلة إكنيومونيدى إذا ما أقلقت. يحدث هذا القفز نتيجة التمدد المفاجىء لليرقة داخل العذراء وتُفقد هذه القدرة بعد التعذير. قد تؤدى هذه القفزة، التى غالباً ما تكون لسنتيمترات، إلى أن توقع الشرنقة فى مكان أكثر آمناً للتعذير، أو قد تكون من وسائل الهروب من التطفل المفرط، فالطفيل *Bathyplectus amurus* يقلل من نسبة التطفل المفرط عليه بواسطة الطفيل *Diabrachys cavus* عن طريق حركة وقفز اليرقة داخل الشرنقة. عندما يُهاجم المَنْ، فإنه يرفس بعنف، ويمكن للأفراد الكبيرة الحجم منع الطفيل من أن ينالها ، وتهز اليرقات المتجمعة، مثل الأعمار اليرقية الأولى لأبى دقيقات *Pieris brassicae* أجسامها فى وقت واحد إستجابة لوجود الطفيليات. يُخيف مثل هذا السلوك الأنواع الطفيلية عامة التطفل generalists، لكن لا تُخدع الطفيليات المتخصصة specialists بمثل هذه الخدع السلوكية. كذلك تكون الهزة العنيفة (الإرتعاش) من رأس يرقات أبى دقيق الخبازى *Euphyaryas phaeton* فى بعض الأحيان فاعلة فى أن تلقى جانباً الطفيل *Benjaminia euphydryadis* (Ichneumonidae). كذلك وجد أن عذراء فراشة الغجر *Lymantria dispar* تستمد نفوذاً من الإتصال بغشاء حريرى قوسى الشكل يأخذ الشكل المنجلى وبذلك يجعل الطفيل *Brachymeria intermedia* واقعاً فى شرك ويوقف أو يتجنب الهجوم عليها.

تُسقط بعض الحشرات نفسها عمداً من على النبات إذا ما إكتشفت طفيل قريب منها. تُلقى كثير من يرقات حرشفيات الأجنحة بنفسها من على النبات، لكن تبقى مرتبطة به بواسطة خيط حريرى دقيق. وبعد تدليها تحت النبات لفترة، فإنها تصعد ثانية مستأنفة تغذيتها. من الأمثلة على هذا السلوك يرقات ديدان البرسيم الخضراء *Plathypena scabra* (Noctuidae) التى تستكين بين نوبات التغذية معلقة بخيط أسفل الورقة، إلا أن واحداً من طفيلياتها وهو الطفيل البراكونيدى *Diolcogaster facetosa* يكون قادراً على أن ينزلق slide down أسفل الخيط الحريرى واضعاً بيضة على تلك اليرقة المعلقة. ولكى يتم هذا يمسك الطفيل الخيط بأحد أرسغه الأمامية وأحد أرسغه الخلفية مستخدماً أرجل نفس الجانب من الجسم. تكون عملية وضع البيض واضحة وسريعة، بالرغم من أنه فى حالات أخرى قد يسقط كل من العائل والطفيل على الأرض. وليس من الضرورى بالنسبة للطفيل أن يتتبع الخيط لملاقاة العائل على ورقة النبات، إذ يستطيع الطفيل ملاقاة عوائله المستكينة بين نوبات التغذية feeding bouts. تُهاجم هذه اليرقات بالطفيل البراكونيدى *Cotesia marginiventris* والذى بدوره يتطفل عليه الطفيل الثانوى *Mesochorus discitegrus* (Ichneumonidae). عند ملاقاة يرقة معلقة بواسط الخيط، فإن الطفيل الثانوى يلف reel up الخيط، ويفحص اليرقة، واضعاً بيضة فيما لو إحتوت فعلاً على الطفيل الأولى.

هناك إستراتيجية أخرى من وسائل الدفاع شائعة بين الحشرات هى إفراز قطرات من سائل لزج من الفم، من الممكن أن يحتوى على توكسينات، أو قد يتجلط ويلتصق الطفيل به. وكذلك وجد أن حشرة *Heliothis virsescens* تقذف الطفيل *Cotesia nigriceps* بإفراز فمى كريه الرائحة تتقيأه من فمها مما يضطره لوقف وضع البيض وتطمير جسمه بلعقه إياه. أيضاً وجد أن إكتشاف الحشرات الكاملة للطفيل *Elasmus polistis* (Eulophidae) داخل أعشاش الزنابير من نوعى *Polistes instabilis* و *Polistes exclamans* يجعل الحشرات الكاملة للزنابير تبحث عن الحشرات الكاملة للطفيل وكذلك الأطوار غير الكاملة سواء داخل العش أو خارجه وتقتلها. كذلك فإن الشغالات الصغيرة من نوع النمل *Atta cephalotes* تحمل على قطع من الأوراق منقولة بواسطة الشغالات الكبيرة إلى العش حيث تكون نشطة فى الدفاع عن الشغالات الكبيرة ضد هجمات الطفيليات التابعة لعائلة Phoridae. كذلك تفرز حشرات المن مادة شمعية من زوائدها الذنبية siphunculi ممكن أن تطرد الطفيليات. تنزف بعض الأنواع بغزارة عندما تجرح، ويمكن أن يعيق هذا الدم المتجلط الطفيل من أن يضع أى بيض.

Obeikandl.com

يعتبر تخدير العائل من أهم السبل المضادة لحركة العائل. تقوم معظم الطفيليات برشق ووخز العائل بآلة وضع البيض إلى أن يشله السم، وعندئذ فقط يستطيع الطفيل من أن يضع بيضه على مهل. ممكن أن يدوم شلل العائل، لكن فى حالة الطفيليات التى لا تميت عوائلها koinobionts يستعيد العائل نشاطه ويستمر فى التغذية. هناك تحور آخر وهو إمتلاك الطفيل لفكوك علوية أو كلابات chelae قوية يمكن إستعمالها فى القبض على العائل. تمتلك إناث الزنابير من عائلة Dryinidae أرساغ قانصة raptorial كبيرة ذات مخالب تستعملها فى خطف فرائسها من رتبة متشابهة الأجنحة. هناك العديد من أجناس تحت عائلة Euphorininae (عائلة Braconidae)، التى تهاجم الخنافس البالغة، يكون بها فكوك علوية قوية تستعملها فى القبض على العائل أثناء القيام بعملها الشاق فى وضع البيض داخل هذه الحشرات المدرعة تماماً. فى مجموعة أخرى من طفيليات تحت هذه العائلة تمسك الإناث عوائلها بواسطة أرجلها، بينما يمتلك جنس آخر قرون إستشعار قانصة.

هناك عدد من العوائل تجابه مهاجميها محاولة قتلها. وكما هو متوقع، فإن أنواع العوائل التى تستخدم هذه الإستراتيجية غالباً ما تكون مفترسات أكثر منها عاشبات. فى هاواى، على سبيل المثال، يكون لفراشات عائلة Geometridae يرقات مفترسة تكون قادرة تماماً على مهاجمة وأكل طفيلياتها من عائلة Bethylidae. كذلك فإن أنواع عائلة Ichneumonidae التى تهاجم العناكب (على سبيل المثال جنس *Polysphincta*) يمكن أن تُقتل بواسطة عوائلها. أيضاً فان يرقات *Mythimna separata* تستطيع، إذا ما تمكنت من الإمساك بإناث طفيلها *Cotesia kariyai* عند التطفل، من قتلها والتغذية عليها. وكذلك تهاجم يرقات العائل *Pieris brassicae* طفيلها البراكونيدى *Cotesia glomerata* أثناء التطفل (شكل ١١:٥).

شكل (١١:٥) يرقة العائل *Pieris brassicae* أثناء مهاجمتها للطفيل *Cotesia glomerata* أثناء التطفل

قد تسمح عمداً بعض الطفيليات بأن تُهاجم بواسطة عائل مفترس. يستفز الطفيل الكالسيدى *Lasiochalcidia igiliensis* أسد المن *Myrmeleon* sp. لكى يخرج من حفرته ويمسك أرجل الطفيل المدرعة. ومن هذا الوضع، يكون الطفيل قادراً على وضع بيضه خلال الغشاء ما بين رأس العائل وصدره.

تلعب رعاية الأم للصغار دوراً هاماً فى كثير من حشرات رتبة نصفية الأجنحة، وغمدية الأجنحة، وجلدية الأجنحة (شكل ١٢:٥). وكذلك حشرات عائلة Membracidae فى حماية والدفاع عن صغارها (كتل البيض – الحوريات) ضد الأعداء الحيوية. وفى مثل تلك الحالات التى يُظهر فيها العائل رعاية أموية، فإنه يجب على الطفيل أن يحاول تجنب الحشرة الراعية قبل أن يتمكن من مهاجمة صغارها. تستخدم البقة *Antiteuchus tripterusi* أرجلها وقرون إستشعارها للدفاع عن كتلة بيضها عند إقتراب نوعين من طفيليات البيض التابعة لعائلة Scelionidae، هما الطفيل *Trissolcus bodkini* والطفيل *Phanuropsis semiflaviventris*. تكون هذه الإستراتيجية ناجحة إلى حد ما عندما يستطيع الطفيل ان يهدم ويضع البيضة قبل ان يتم ملاحظته من قبل البقه أو عندما تكون ساهية.

شكل (١٢:٥): الرعاية الأموية لأنثى إبرة العجوز التي ترعى البيض داخل حجرة وضع البيض (الحسيني ، ١٩٦٩).

تواجه الطفيليات التى تهاجم يرقات حشرات إجتماعية ذات حراسة قوية مشاكل خاصة عنيفة. تستخدم هذه الطفيليات إحدى إستراتيجيتين. تكون بعض الأنواع الطفيلية مسلحة تماماً ومحصنة ضد الوخزات والفكوك العلوية للحشرات المدافعة. على سبيل المثال، يهاجم الطفيل

الإكنيومونيدى *Ichneumon eumerus* يرقات أبى دقيق الأزرق الكبير *Maculinea rebeli* فى عشوش النمل، حيث يهاجم بعديد من شغالات النمل. يستطيع هذا الطفيل ان يقاوم من خلال إمتلاكه لجدار جسم سميك قوى، وأيضاً من خلال إنتاج فيروموناً مسبباً للدفاع يتسبب فى أن يهاجم النمل بعضه بعضاً. أما الإستراتيجية الثانية، فهناك طفيليات من أنواع أخرى يتم تجاهلها بواسطة العائل ومن المحتمل أنها تحاكى عوائلها كيميائياً. يتم تجاهل اليرقات البلانيدية لطفيليات عائلة Euchertidae، التى تتطفل على يرقات وعذارى النمل، بواسطة الحشرات الكاملة للنمل. كذلك تم وصف مورفولوجيا وسلوك يرقات الطفيل *Echthrodapa africana* (Perilampidae) التى تتطفل خارجياً على يرقات النحل *Braunsapis* sp. (Anthophoridae). توجد عشوش النحل فى سيقان مفرغة وتقوم الحشرات الكاملة للنحل بإعادة ترتيب وضع اليرقات النامية بهمة ونشاط. تمتلك يرقات الطفيل *A. Africana* شعيرات طويلة وأقدام كاذبة مما يجعلها تتشابه مع يرقات العائل، وبذا يمكنها الهروب من تتبع النحل.

أخيراً، فهناك بعض العوائل التى يتم حراستها وحمايتها من الطفيليات. يقوم أفراد متخصصة من طائفة النمل قاطع الأوراق الأوراق بحماية الشغالات العادية من النمل من مهاجمة ذبابة طفيلية من جنس *Apocephalus* (Phoridae)، كذلك تتمتع أبى دقيقات عائلة Lycaenidae بحماية ضد بعض الطفيليات بسبب رعاية النمل لها. وهناك من الظواهر من أن النمل الراعى للمن يؤثر على نسبة التطفل على المن بواسطة طفيليات تحت عائلة Aphidiinae . ليست كل انواع النمل تهيىء حماية فاعلة ضد الحشرات، فبعض أنواع النمل تكون أكثر عدوانية من غيرها وتختلف فيما بينها فى التعرف على الأنواع المختلفة من الحشرات الطفيلية، والأغرب من ذلك، انه فى بعض الحالات قد يزيد تواجد النمل من نسبة التطفل. يُبعدُ النمل من جنس *Formica* الطفيل *Xenostigmus bifasciatus* (Braconidae) عن مستعمرات المن *Cinara* spp.، ويمكن له أيضاً ان يشكل ساتراً حامياً بين المَنِ والطفيل.

دفاع الطفيليات ضد المفترسات

تُهاجم كوامل الطفيليات، كغيرها من الحشرات، بمدى واسع من المفترسات، كما أنها، بالتالى، تُؤتى بمجموعة من الوسائل المضادة لهجومها. فى عديد من الطفيليات غشائية الأجنحة، يكون الرأس والصدر مغطى بطبقة كيوتكيولية سميكة مما يعطى حماية ضد المفترسات. تكون بطون غالبية الأنواع الطفيلية أقل إحتماءً، بالرغم من أنه فى مجاميع عديدة تكون الحلقات الترجية للبطن، على الأقل مكيتنة، سكونة فى بعض الحالات درقة ظهرية حامية. تكون الذنابير

التابعة لعائلة Chrysididae جميلة التلوين، مدرعة تماما، وتتكور حول نفسها عند مهاجمتها بالمفترسات. تُهاجم عديد من أنواع هذه العائلة، والتى تحتوى على أنواع غير طفيلية، يرقات الذنابير الإنفرادية وهنا يعمل جدار جسمها كحماية ضد إناث الزنابير التى تحرس صغارها.

تستعمل طفيليات عائلة Ichneumonidae، Braconidae آلة اللسع للدفاع عن نفسها ضد المفترسات. قد يشعر الإنسان بلسعتها، لكن عادة لا تكون مؤلمة، وذلك على العكس من لسع أفراد عائلة Mutilidae إذ تكون مؤلمة جداً، وهناك إعتقاد راسخ أنها كانت سببا فى موت عدد كبير من أفراد الحرس البريطانى أثناء إستعمارها لقبرص عام ١٨٧٨. يُنتج عدد من طفيليات عائلتى Ichneumonidae، Braconidae رائحة كريهة عند إنتشارها، كما تمتلك أفراد من العائلة الأولى Ichneumonidae مخالب كبيرة أو أشواك طويلة تبرز خلف المخالب يعتقد أنها تُكسر break off وتُغرس embedded فى رقاب المفترسات.

تكون عديد من الطفيليات، وبصفة خاصة أنواع المناطق الإستوائية، ذات ألوان زاهية وتمتلك توزيعاً لوناً مميزاً. تُظهر هذه الطفيليات نوعاً من المماثنة (المحاكاة) لأنواع من المفترسات.على سبيل المثال، تم حصر التوزيع اللونى المتواجد فى مجموعة واحدة من الطفيليات وهى تلك التابعة لتحت عائلة Braconinae (عائلة Braconidae) وأمكن وصف الإثنى عشر نوعاً الأكثر شيوعاً. وجدت الأفراد المتشابهة تماماً فى اللون والعلامات فى أجناس متباينة تقسيمياً، والأكثر من هذا أن نفس هذا التوزيع اللونى وجد فى تحت عائلات أخرى من نفس العائلة، وفى أنواع مختلفة من البق المفترس من عائلة Mantispidae (Neuroptera)، وفراشات عائلة Amatidae (Lepidoptera)، وفى أغلب خنافس حفارات الخشب من تحت عائلة Lamiinae (Cerambycidae) ويظهر أن مثل هذه المماثنة اللونية تتواجد فى طفيليات عائلة Ichneumonidae والتى لم تدرس تفصيلياً.

هناك بعض الحالات الواضحة تماماً للمماثنة فى طفيليات المناطق المعتدلة. عادة ما تكون طفيليات عائلة Conopidae التى تهاجم وتتطفل على النحل والزنابير ذات أشرطة سوداء وصفراء متشابهة مع النحل والزنابير ونادراً ما يكون هناك هذا التناظر الكامل بين طفيل وعائله الخاص.

من أمتع نماذج المحاكاة ما يتواجد بصفة خاصة بين العوائل وطفيلياتها، والفرائس ومفترساتها التى تتماثل لونيا. هناك عدد قليل من الزنابير التابعة لعائلة Leucospidae تتشابه مع عوائلها من غشائيات الأجنحة اللاسعة Aculeate Hymenoptera. كذلك فإن بعض حشرات عائلة Cerambycidae تتشابه مع طفيلياتها من عائلة Ichneumonidae، حيث من المحتمل أن يكون

الزنبور هو النموذج الأصلى أكثر من أن يكون مماثناً، وهو أكثر ندرة من العائل ولـذلك فـإن المفترسات الفاعلة سوف تتعلم أن ترتبط بتوزيع اللون والرائحة معاً.

هناك أيضاً بعض أنواع من الجنس *Lebia* تشابه تماما أنواع عوائلها من الخنافس البرغوثية (Halticinae) وقد سمى العائل بهذ الأسم نظراً لقدرتـه علـى أن يقفـز عنـد مجابهتـه لأحـد المفترسات. ويعتقد أن المفترسات تتجنب الخنافس البرغوثية لعدم القدرة على الإمساك بهـا وأن طفيلياتها هى المماثنة لها. تكون بعض الخنافس الإستوائية مـن عائلـة Chrysomelidae عاليـة السمية لدرجة أنها تستخدم كسم للرماح. يتطفل على هذه الخنافس أيضا خنافس أرضية من جنس *Lebistina* (Carabidae) والتى أصبحت محاكية لعوائها. من الأمثلة أيضا على التقـارب اللـونى بين العائل والطفيل ما بين الخنافس من جنس *Phoracantha* (Cerambycidae)، وهى آفة لأشجار الكافور فى أستراليا، ذات شرائط فاتحة وداكنة على الصدر والغمدين، تتشابه فى ذلك تماماً مـع أربع أجناس على الأقل من طفيلياتها التابعة لعائلة Braconidae. ويظهر أن كل جنس قد أكتـسب الصفات اللونية المميزة له مستقلاً عن الآخر. ففى أثنين من هذه الأجناس نتجت الشرائط الفاتحة من خلال ترسيب الصبغات، بينما فى الجنسين الآخرين فإن الشرائط قد نتجت من طبقة كثيفة من الشعيرات العاكسة. ولكن ليس من الواضح أى من الأنواع هو النموذج الأصـلي وأيهمـا هـو المحاكى. تحدث المحاكاة الشرسة عندما يموه Camouflage طفيل أو مفتـرس يـشابه عائـل أو فريسة عند الاقتراب. هناك عدد من الأمثلة للمماثنة الشرسة بين المفترسات، لكن لا توجد حالات مماثلة بين الطفيليات.

يمتلك عديد من الطفيليات، وبصفة خاصة طفيليات عائلة Ichneumonidae علامات مميـزه بيضاء على قرون إستشعارها، إما عند القمة أو تحتها بقليل. كذلك تكون أغماد آلة وضع البيض فى عدد من الطفيليات الإستوائية من تلك العائلة بيضاء فى أطرافها، لكن ليس من المعلوم تمامـاً وظيفة هذه العلامات البيضاء، لكن هناك أحد الإفتراضات هى أنها تجعل المفتـرس ينحـرف أو ينتحى بعيداً عن هذا الجزء الحيوى من جسمها. غالباً ما تكون الطفيليات ذات آلة وضع البـيض الطويلة معرضة لخطر الإفتراس أثناء عملية وضع البيض، لكن فى هذا الوقت تكون أغماد آلـة وضع البيض القابلة للإمتداد expandable (ليس آله وضع البيض) بارزة خلف الحشرة. وبالتالي، فإن العلامات البيضاء على قرن الإستشعار يمكن أن تسهم فى تقدير حجم العائل، بينمـا تـسمح علامات غمد آلة وضع البيض للطفيل أن يرى موضع آلة وضع البيض. تبحث بعض الطفيليات عن عوائلها أثناء الليل، وقد يعتبر هذا تحوراً للتقليل من إفتراسها.

٣ – سلوك إختيار العائل فى طفيليات البيضة

Host Selection Behavior for Egg Parasitoids

تعرف بيضة الحشرات على أنها خلية حيوانية متطاولة غنية بالمواد الغذائية فى صورة مخزنة لحين الحاجة اليها عند بدء وتكملة النمو الجنينى، وهى محاطة بغلاف واق يعرف بالكوريون أو القشرة chorion. يتم وضع بيض الحشرات فى أوساط مختلفة مثل الماء، والصخور، وأسفل سطح التربة، وفوق سطح التربة، أو قد يكون مغروساً داخل الأنسجة النباتية مثل بيض التربس أو بق الأزهار *Orius* spp.، يوضع البيض فرديـاً singly أو فى كتل egg masses، وقد يكون مغلفاً أو غير مغلف بمواد لاصقة للحماية.

تعتبر الطفيليات التى تهاجم وتنمو داخل بيض الحشرات من الأنواع الطفيلية القاتلة لعوائلها idiobionts حيث أن الطور المتطفل عليه هو طور ساكن غير متحرك وغير متغذ. وهناك مجموعتين أساسيتين من الطفيليات القاتلة لعوائلها هما:-

١- **المجموعة الأولى**: وتهاجم الطفيليات التابعة لها عوائل نشيطة (مثل الطفيليات التى تهاجم يرقات الحشرات العاشبة herbivorous larvae). فى هذه الحالة تقوم هذه اليرقات بإفراز وإخراج كيروموناتوروائح يعتمد عليها الطفيل فى بحثه عن العائل. كما أن هذه الطفيليات تقوم بقتل عوائلها (تخديرها) وعدم السماح لها بالنمو أو التغذية حال التطفل عليها.

٢- **المجموعة الثانية**: وهى مجموعة الطفيليات التى تهاجم عوائل غير متحركة وغير نشطة (مثل طفيليات البيض والعذارى). وعلى ذلك فإن طور البيضة غير المتحرك لا ينبعث منه أو ينبعث منه كمية قليلة من المواد لجذب الطفيل وبالتالى فإن طفيليات البيض أو العذارى خاصة طفيليات البيض تواجه تحدياً كبيراً خلال عملية وصولها للعائل.

أيضا من المعروف أن بيض الحشرات ينمو بصورة سريعة وأن المواد المخزونة بها تكون جاهزة لتكوين أنسجة جنينية محددة، وأن هذه المصادر الغذائية هي محدودة للغاية. ذهب بعض العلماء إلى القول بأن المواد الغذائية والطاقة داخل بيض الحشرات تبقى ثابتة أثناء طور النمو الجنينى داخل البيضة. وقد اعترض كثير من العلماء المتخصصين على هذه الفرضية حيث ثبت على سبيل المثال وبما لا يدع مجالاً للشك أن الطفيل *Edovum putleri* التابع لعائلة Eulophidae لا يفضل التطفل على بيض عائله المتقدم فى العمر علاوة على أن نسبة موت الطفيل (إذا حدث تطفل على بيض متقدم فى العمر) تكون مرتفعة للغاية. أيضا ثبتت هذه الظاهرة فى كثير من الطفيليات كدليل قاطع على إستنفاذ المواد الغذائية فى النمو الجنينى ليرقة العائل داخل البيضة وبالتالى عدم صلاحيتها لنمو الطفيل، مقارنة ببيض حديث العمر لنفس العائل.

التحديات التى تواجه إختيار العائل فى طفيليات البيضة

Challenges regarding host selection by egg parasitoids

لعل من المهم هنا أن نذكر أن هناك عدة خواص تزيد من التحديات التى تواجه طفيليات البيضة عند البحث وإختيار العائل وهى:-

١- أن بيضة العائل صغيرة جداً فى الحجم بحيث لا يمكن رؤيتها بوضوح.

٢- تنخفض جودة بيض الحشرات كعائل للطفيليات الحشرية بمرور الوقت.

٣- أن الفترة التى يتواجد فيها البيض فى الطبيعة تكون قصيرة جدا قد تتراوح بين ٢-٣ يوم فى بعض الحشرات، وفى بعض الحشرات الأخرى، خاصة التى لها جيل واحد فى العام، تكون فترة توفر البيض فى الطبيعة محدودة للغاية.

٤- أظهرت كثير من الدراسات أن بيض الحشرات لا يعلن عن نفسه أو بمعنى أخر تكون كمية ونوعية المواد المتطايرة والروائح المختلفة المرتبطة به أو المنبعثة منه محدودة للغاية، مقارنة بالأطوار الأخرى كالطور اليرقى مثلاً.

٥- نظراً لأن طور البيضة طوراً غير متحرك فإنه لا يصدر عنه ذبذبات معينة نتيجة الحركة والتى تساعد كثيراً طفيليات اليرقات أو الحوريات فى الوصول إليها.

٦- حتى عند ملاقاة الطفيل لبيض عائله الحشرى، فإن هذا لا يعنى قبوله وتطفله عليه إذ قد يكون متقدماً في العمر مما يؤدى إلى تغير نسب الروائح المتطايرة إلى مواد غير متطايرة تؤدي إلى رفض الطفيل للبيض من الفحص الخارجى external examination له بواسطة قرون االإستشعار قبل الفحص الداخلى internal examination بواسطة آلة وضع البيض.

٧- تزداد صعوبة ملاقاة الطفيليات الحشرية لبيض عوائلها الحشرية فى حالة الحشرات التى تضع بيضاً داخل الأنسجة النباتية مما يؤدى إلى إختلاط الروائح المرتبطة بالبيض مع تلك الخاصة بالعائل النباتى مما يزيد من صعوبة وصول الطفيل للعائل. من أمثلة ذلك طفيل البيضة-عذراء .*Biosterus* (*Opius*) sp المتطفل على ذبابة الفاكهة حيث غالباً ما يعتمد الطفيل فى الوصول لعائله على إستخدام وسائل أخرى للإستدلال على مكان وضع البيض مثل فيررمونات التعليم marking pheromone الذى تتركه إناث ذبابة الفاكهة لتعليم الثمار الموضوع بها البيض لتفادى وضع البيض مرة أخرى بواسطة نفس الأنثى أو إناث أخرى لتجنب المنافسة.

obeikandl.com

مما تقدم يتضح أن طفيليات البيض تواجه صعوبات وتحديات كثيرة وعليها أن تواجهها وتتغلب عليها بطرق مختلفة. يوضح (شكل ١٣:٥) الخيارات المطروحة أمام طفيليات البيضة عند ملاقاتها لعوائلها وهي:-

أولاً: يسرع من نموه.

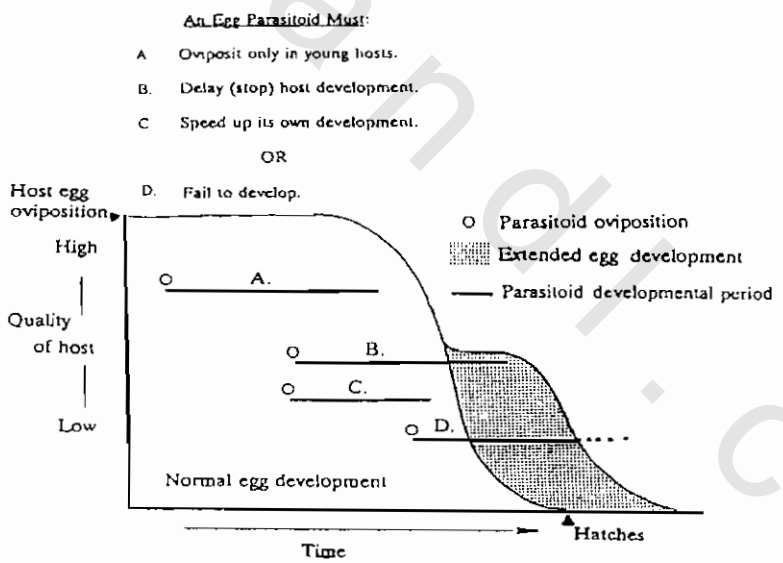
ثانياً: يؤخر أو يوقف نمو العائل.

ثالثاً: يوضع البيض في عوائل حديثة فقط.

رابعاً: أو يفشل في النمو.

أولاً: الإسراع من نمو الأطوار غير الكاملة للطفيل

من المتوقع أن تقوم بعض طفيليات البيض عند تطفلها على بيض متقدم فى العمر بالإسراع من نمو أطوارها غير الكاملة. ولو أنه لا يوجد دليل علمى مؤكد circumstantial evidence على هذه الظاهرة. عموماً فإن الإسراع فى نمو الأطوار غير الكاملة للطفيل يتركز أساساً على طور اليرقة. والسؤال المهم الآن هو هل لدى يرقات الطفيليات الداخلية القدرة على الإحساس وتقييم الوضع الداخلى لبيض العائل؟. يحتاج هذا السؤال لمزيد من الفحص والتدقيق والتجارب العملية للتأكيد والإثبات.



شكل (١٣:٥) الخيارات المطروحة أمام طفيليات البيضة عند ملاقاة عوائلها (فينسون Vinson ، ١٩٩٨).

ثانياً: تأخير نمو العائل Delay host development

لعل الخيار الأكثر حظاً هنا هو قيام الطفيل بتأخير وإبطاء نمو بيض العائل وزيادة فترة إستخدامه كمصدر للغذاء. وجد فى طفيل البيضة *Telenomus heliothidis* المتطفل على بيض دودة الدخان *Heliothis virescens* عمر ٦٣ ساعة (أى قبل ٩ ساعات فقط من فقس البيض) أن فترة نمو بيضة العائل قد أطيلت لمدة قد تصل إلى ٦٠ ساعة أخرى لتلائم نمو الطفيل داخل بيضة العائل. تم تأكيد هذه الفرضية أيضاً فى طفيل التريكوجراما، وعموماً فهى تكون أكثر وضوحاً فى العوائل ذات فترات النمو القصيرة للبيض.

ثالثاً: التطفل فقط على البيض الحديث Oviposition in young host eggs

فى هذه الحالة تفضل الطفيليات وضع البيض فى بيض العوائل حديثة الوضع، وذلك لإتاحة الفرصة والوقت اللازم لنمو أطوارها غير الكاملة. فى هذه الفرضية، هناك عدة إستراتيجيات مختلفة قد تتبعها الطفيليات حتى يمكنها الوصول لبيض العائل حديث العمر فقط كما هو موضح فى جدول (٤:٥).

١) مقابلة كل العوائل وتفضيل البيض الأقل عمراً

يميل كثير من العلماء لمثل هذا الاختيار كأحد الطرق المتاحة أمام الطفيليات خلال عملية البحث عن العائل. هناك بعض الدراسات التى أثبتت أن طفيليات البيض oophage parasitoids تفضل البيض حديث الوضع حيث وجد أن الطفيل *Trichogramma evanescens* يرفض البيض القديم لعائله. وقد يرجع ذلك الرفض إلى التغير فى شكل وقوام البيضة نتيجة لنمو الجنين داخلها وبالتالى تغير الشكل عن الشكل الكروى المفضل. أيضاً وجد أن بيض حشرة *Heliothis virescens* كلما أصبح مخروطى الشكل كلما قلت قابلية الطفيل *Telenomus heliothidis* للتطفل عليه. أيضاً وجد أن عدم قدرة الطفيل *Patasson lamcerei* (Mymaridae) على مهاجمة البيض القديم لعائله يرجع أساساً لزيادة صلابة القشرة. أيضاً لوحظ زيادة الفترة اللازمة للتطفل بواسطة الطفيل *Uscana lariophaga* (Trichogrammatidae) عند تطفله على بيض عائله (بيض خنافس عائلة Bruchidae) بسبب المقاومة التى تبديها قشرة البيضة المتقدمة فى العمر. وقد يعود الرفض أيضاً إلى التغير فى نشاط الكيرومونات الموجودة على البيض القديم حيث ثبت أن صلاحية بيض حشرة البقة الخضراء *Nezara viridula* وتركيز الكيرومونات فى مستخلصات من البيض القديم كانت قليلة الجاذبية للطفيليات. أيضاً قد يحدث الرفض قبل التطفل وبعد غرس آلة وضع البيض

obeikandl.com

وذلك لإكتشاف وجود سموم أو يرقات منافسين آخريين أو مواد كيميائية طاردة أفـرزت أثنـاء غرس أنثى طفيل آخر لآلة وضع البيض داخل بيضة العائل.

جدول (٤:٥): يوضح الإستراتيجيات المختلفة لطفيليات البيض أثناء البحث عن العائل حديث العمر

الإستراتيجية	الميكانيكية
١) مقابلة كـل البـيض ومهاجمـة الحـديث منها فقط	فى هذه الحاله يتم رفض العمر الكبير من البيض وهذا غالبـاً يرجع إلى: ١-التغير فى روائح التعرف على العائل. ٢- التغير فى الشكل الطبيعى للعائل. ٣-التغير فى الصفات الطبيعية للعائل. ٤-التغير فى كيميائيات قبول العائل ويتم ذلـك عـن طريـق الإختبار الخارجى (قرن الإستشعار أو خلافه) أو الإختبـار الداخلى (آلة وضع البيض).
٢) مقابلة العائل الحديث فقط أ- يتواجد قبل تواجد العائل	١- يصبح الطفيل معاشر راكب phoretic على أنثـى أو ذكـر العائل الحشرى. ٢- يستجيب الطفيل للفيرومون الجنسى الصادر مـن أنثـى أو ذكر العائل (قبل التزاوج) أو يستجيب لفيرومونات التجمع.
ب- يبحث فقط عـن العائل حديث العمر	١- يستجيب الطفيل إلى المواد المفرزة من أنثى العائـل أثنـاء وضع البيض مثل المواد الغروية اللاصقة للبيض بالعائـل النباتى أو التى تجمع البيض معاً فى شكل كتـل أو أكيـاس بيض. ٢- يستجيب الطفيل للمواد التى تنبعث أو تصدر مـن العائـل النباتى أثناء أو بعد وضع البيض من قبـل أنثـى العائـل الحشرى.

(فينسون Vinson، ١٩٩٨)

٢) مقابلة بيض العائل الحديث فقط Locating young host eggs only

وهذه إستراتيجية صعبة للغاية ويتم تقسيمها إلى عدة إستراتيجيات هى:-

أ- التواجد قبل وجود العائل (إستراتيجية الكمين) presence before host (ambush strategy)

١- تكون أنثى الطفيل محمولة أو منقولة phoretic

لعل من المهم هنا أن نذكر أن هناك كمين يتم نصبه للعائل بواسطة أنثى الطفيل ومن أهم مظاهره التطور الواضح فى ظاهرة المعاشرة بالإنتقال evolution of phoresy. ذكرت كلمة phoresie لأول مرة فى تقرير علمى عنها مقدم من Warner عام ١٩٠٣، ثم بعد ذلك تم تعديل كلمة phoresie للغة الإنجليزية لتصبح phoresy بواسطة العالم Howard عام ١٩٢٧م. وكلمة phoresy تعنى إنتقال بعض الحشرات على أجسام بعض الحشرات الأخرى بغرض آخر وليس التطفل المباشر عليه.

تم تسجيل العديد من الأمثلة الواضحة لهذه الظاهرة فى طفيليات عائلة Trichogrammatidae وكذلك طفيليات عائلة Scelionidae. على سبيل المثال، فى حالة الطفيل *Mantibaria manticida* المتطفل على بيض فرس النبى *Mantis religiosa*، تقوم أنثى الطفيل بمقابلة ذكر فرس النبى والركوب على ظهره وتبقى هكذا حتى تمام عملية التزاوج وهنا تنتقل أنثى الطفيل إلى أنثى فرس النبى وتسكن الإناث أسفل جناح أنثى فرس النبى حيث تعيش على بعض الإفرازات التى تخرج من جرح صغير تصنعه لنفسها فى هذا المكان. قبل وضع البيض مباشرة، تنتقل أنثى الطفيل إلى المنطقة التناسلية لأنثى فرس النبى وعند بداية وضع البيض لفرس النبى، تقوم أنثى الطفيل غير المجنحة فى الدخول فى كيس البيض وتبدأ فى التطفل عليه وعند إكتمال فرس النبى وضع البيض تكون أنثى الطفيل قد أكملت التطفل على كل البيض الموضوع ثم تركب مرة أخرى على ظهر أنثى فرس النبى وعلى ذلك تستطيع أنثى الطفيل التطفل على أكثر من كتلة بيض. كذلك تُحمل إناث الطفيل من جنس *Telenomus* على الشعيرات المتواجدة حول الفتحة الشرجية لإناث عائلها من عائلة Lymantridae كى تتمكن من التطفل على البيض عند وضعه.

أيضاً تم تسجيل التطفل على بيض نطاطات الأوراق grasshopper وكذلك الفراشات بنفس الطريقة من قبل طفيليات الترايكوجراما أو طفيليات عائلة Scelionidae. فى حالة نطاطات الأوراق، تلتصق أنثى الطفيل بمنطقة البطن، أما في حالة الفراشات فإنها تلتصق بالأجنحة ولعل من المهم أن نذكر أن القليل فقط هوالمعروف عن كيفية ملاقاة أنثى الطفيل الراكبة أو المحمولة بالعائل، وقد تمت معظم التقارير والدراسات على عائلة Scelionidae. وجد على سبيل المثال، أن

مادة isobutyrate تجذب الطفيل المنقول *Telenomus euproctidis* وكذلك ذكور فراشة Tussock moth للإناث العذراء التى لم يسبق تلقيحها. أيضاً وجد أن الفيرومون الجنسي للبقة *Podisus maculiventris*، وهو مخلوط من (E) –Z-hexenal, x terpineol, linaloal, terpinen, phenyl alcohol، جاذباً للطفيل المحمول (الراكب) من النوع *Telenomus calvis*. كذلك يتواجد الطفيل *Xenufenus* sp. التابع لعائلة (Trichogrammatidae) على ذكر من عائلة Nymphalidae ثم ينتقل بعد ذلك إلى الأنثى أثناء عملية التزاوج، ولكن ليس من المعروف بدقة هل يفرز الذكر هنا مادة جاذبة لجذب الإناث للتزاوج. من الطبيعى أن تنجذب إناث الطفيليات للفيرومون الجنسى لعوائلها فإذا كان المفرز هو الذكر فإنها ترتبط به أولاً حتى تنتقل للأنثى أثناء عملية التزاوج. بديهياً أن نذكر هنا أن عملية المعاشرة بالإنتقال ليست صفة عامة لكل أنواع طفيليات البيض ولكنها تكمن فى عمل كمين ambush لإناث عوائلها قبل وضع البيض ولكنها أيضاً، كما ذكر كلوسين Clausen عام ١٩٧٦، تحقق للطفيل فائدة من حيث سهولة الحصول على بيض وفير حديث الوضع وقبل أى نمو جنينى داخل هذا البيض. كذلك إتاحة الفرصة للوصول للبيض المغلف أو المعلب داخل أكياس وضع البيض مثل بيض فرس النبى.

٢- تكون أنثى الطفيل غير محمولة أو منقولة Aphoretic

الإستراتيجية الثانية لحالة الكمين ambush strategy هى أن تستجيب أنثى الطفيل للمنطقة التى سوف يوضع فيها البيض والوصول إليها قبل وضع البيض، على ذلك فهى تنتظر العائل فى المكان المتوقع لوضع البيض. لا تكون مثل هذه الطفيليات منقولة aphoretic ولكنها غالباً ما تعتمد على إستقبال فيرومون جنسى فتذهب مبكراً لتنتظر العائل فى المكان الموعود والذى سوف يحدث فيه التزاوج ووضع البيض. هناك العديد من الأمثلة لطفيليات عائلة Scelionidae وعائلة Trichogrammatidae. على سبيل المثال، وجد أن الطفيل *Telenomus remus* المتطفل على بيض حشرة *Spodoptera frugiperda* ينجذب الى مستخلص نهاية بطن الأنثى المحتوى على مادتى (Z)-9-tetradecene-1- ol-acetate ومادة (Z)-9-dodecene-1- ol-acetate. كذلك وجد أن نفس الطفيل يتطفل على عدد كبير من بيض العائل فى طبق بترى أو على نباتات معاملة بواسطة مستخلصات من نهايات بطن العائل أو المواد النشطة والفعالة فى هذا المستخلص مقارنة ببيض غير معامل بهذه المواد. وقد ثبت بعد ذلك أن هذه المواد هى مواد تعمل كفيرومون جنسى وبالتالى فإن الطفيل ينجذب اليها وينتظر فى المكان المحدد لإتمام عملية التزاوج ووضع البيض. ذكر أيضاً أن بعض طفيليات البيض قد تأتى الى الحقل متأخرة وبعد إتمام عملية التزاوج وبداية وضع البيض وبالتالى فإن البيض الموضوع أولاً قد يهرب من التطفل عليه.

obeikandi.com

(ب) البحث عن بيض العائل الحديث فقط only locate young host egg

فى هذه الحالة تعتمد أنثى الطفيل فقط على روائح محددة للغاية للعائل صغير العمر. وبديهياً فإن هذه الإستراتيجية تكون صعبة جداً وليس عليها الكثير من البراهين العملية. ثبت بالتجربة إمكانية حجز أو مسك الطفيل *Trichogramma* sp. فى المناطق الملوثة أو المعاملة ببقايا عائله. وقد وجد أن بعض المواد النشطة هى هيدروكربونات hydrocarbons، ومجموعة من الأحماض العضوية organic acids. يكون للمجموعة الأولى من هذه المواد خاصية التطاير بعكس الأحماض العضوية غير المتطايرة مكونة أملاحاً ملتصقة بالسطح وعلى ذلك، وبمرور الوقت، تتغير نسبة الهيدروكربونات hydrocarbons إلى الأحماض العضوية وبالتالى تستطيع أنثى الطفيل أن تكتشف ذلك وتبدأ فى نشاطها والبحث عن العائل الذي تكون نسبة الهيدروكربونات hydrocarbons إلى الأحماض العضوية فيه عالية وهذه موجودة فقط فى البيض حديث الوضع.

٤ – إختيار الفريسة والتخصص الفرائسي Prey Selection and Prey Specificity

مما لا شك فيه أن المعلومات المتاحة والمتوفرة عن إختيار الفريسة والتخصص الفرائسي أقل قليلاً عن تلك المتوفرة عن الطفيليات الحشرية. لكن من المسلم به أيضاً أن المفترسات الحشرية تمر خلال نفس الخطوات الفرضية لإختيار العائل والتخصص العائلى، إلا أن الخطوة الأخيرة، وهى تنظيم العائل، تكاد تكون مرتبطة أكثر بالطفيليات الحشرية مقارنة بالمفترسات الحشرية، ولو أنه قد سجل أن فرس النبى من النوع *Mantispa ubleri* يمنع فقس بيض فريسته فى كتل البيض التى يسكنها المفترس وذلك بتأخير الفقس لإفتراسها لاحقاً. كما أن تلك الخطوات تكون أكثر تداخلاً مع بعضها فى المفترسات. يمكن أن تستخدم كوامل المفترسات مجموعة من الدلائل والمشعرات متضمنة مواد كيميائية متطايرة من كل من النبات والحشرة لتتتعقب وتصل إلى وسط الانتشار، ومن ثم ملاقاة فريستها.

١ – ملاقاة وسط إنتشار الفريسة وملاقاة الفريسة Habitat and prey location

مما لا شك فيه أن هناك نقص كبير فى المعلومات المتوفرة عن إختيار الفريسة والتخصص الفرائسى. ولكن من المعلوم أن نفس السلسلة والخطوات المتبعة فى إختيار العائل فى الطفيليات الحشرية تتبع أيضاً في حالة المفترسات. ذكر هاجن Hagen وأخرون عام ١٩٧٦ أن الخطوات العملية فى إختيار ضحايا المفترسات هى الأربع خطوات الأولى السابق ذكرها فى الطفيليات.

يمكن أن تستخدم كوامل المفترسات مجموعة من المشعرات cues متضمنة مواد كيمائية متطايرة من كل من النباتات والحشرات لتصل إلى فرائسها. كذلك وجد أن كثيراً من المفترسات الحشرية مثل ذباب السرفس ينجذب لألوان الأزهار والنباتات. وهناك أيضاً نوع من الخنافس المفترسة من جنس *Bemidion* تنجذب لروائح من نباتات جنس *Oscullatoria* التى تمثل موطن فريسته على طول شواطىء البحيرات المالحة. كذلك هناك دلائل على إستجابة بعض المفترسات لوسط إنتشار ضحاياها مثل مفترسات خنافس عائلة Notonectidae، وعائلة Dytiscidae إذ يُعتقد أنها تنجذب للأسطح المشمسة. وتشكل معرفة تأثير مثل تلك المكونات الكيميائية فى سلوك المفترس قاعدة قوية عند تداول manipulating تلك الأعداء الطبيعية فى الحقل، إذ أن إستخدامها يجذب أعداداً كبيرة من المفترسات إلى الحقول. كذلك فإن العديد من أنواع الخنافس المفترسة والعناكب تستخدم المشعرات الكيميائية (مثل التربينات النباتية، فيرومونات الفريسة، أو خليط منهما) لكى تصل إلى فرائسها.

قد يكون التنبيه الميكانيكى هام فى العثور على الفريسة، فبعض حوريات الرعاش تعتمد على مستقبلات الحس الميكانيكية الموجودة على قرنى الإستشعار أو على الأرساغ. وتستطيع حشرة *Notonecta* أن تحدد موقع فريستها الواقعة فى السطح البينى للماء والهواء نتيجة للموجات الصغيرة المنبعثة عنها مدركة الذبذبات بواسطة الشعيرات الحسية على أرجل العوم. كما تستجيب أسود النمل لفرائسها معتمدة على التنبيه الميكانيكي الناتج عن سقوط الرمال بنفس درجة إعتمادها على الرؤية.

أما اليرقات المفترسة فتستخدم وسائل متنوعة فى مقابلة فرائسها والتعرف عليها مثل الرؤية، والشم، والصوت، والإستجابات الضوئية، وإدراك الإهتزازات وأيضاً الملامسة، والمشعرات الكيميائية. على سبيل المثال، تستخدم العناكب المفترسة المشعرات الكيميائية للوصول لفرائسها. فى اليرقات المفترسة ذات الأعين الفقيرة فى النمو والتى غالباً ما يكون لها عادات تحت أرضية، مثل يرقات التابانا، فإن العثور على الفريسة يكون غالباً عن طريق الشم. كما تستجيب حشرات جنس *Dytiscus* من غمدية الأجنحة أيضاً لمشعرات كيميائية فى الماء أكثر من مجرد رؤية الفريسة. وتستجيب يرقات أبو العيد التى تفترس المن لفرائسها باللمس فقط، حيث تجوس خلال الورقة باحثة على أى من السطحين تسير، ولكن بعد العثور على أحد أفراد المن وإلتهامه فإنها تميل إلى البقاء فى نفس المكان مؤدية حركات بهلوانية صغيرة. وحيث أن المن

عادةً ما يتواجد بأعداد كبيرة، فإنه من الواضح أن هذه الطريقة تكون مجدية، ومثل هذا السلوك يناسب فقط فريسة مقيمة (بطيئة الحركة) ومتوفرة فى أماكن محدودة مثل المن.

يمكن أن يتغير السلوك البحثى لليرقات المفترسة فور تقابلها مع الفريسة، فبعض أنواع يرقات المفترسات تغير سلوكها من الحركة الخطية linear إلى البحث المكثف فى دائرة الفريسة بعد ملامستها. كما يمكن أن يؤثر تركيب النبات فى الصورة الحركية للمفترس. هذا وقد يؤثر التعليم السابق فى السلوك السروحى للمفترسات، فقد إتضح أن إنتقاء الفريسة فى الدبابير المفترسة يتأثر بالخبرة المبكرة لليرقة والحشرة الكاملة.

يمكن أيضاً أن تختلف الأنواع والطرز البيولوجية للمفترسات إختلافاً تاماً فى إختيارها وإرتباطاتها بمواطنها ومواطنها الدقيقة microhabitat. على سبيل المثال، تتواجد بعض أنواع خنافس أبى العيدات على عروش النباتات canopies، بينما يتواجد البعض الآخر بالقرب من سطح التربة، كذلك يفضل نوع أسد المن *Chrysoperla rufilabris* المواطن الرطبة، بينما يكون النوع *C. carnea* مهيأ تماماً للحياة فى المواقع الجافة. تعتبر هذه الإختلافات فى الإرتباط بالمواطن من العوامل الهامة جداً لإختيار نوع معين أو طرز بيولوجية معينة لإستعمالها فى المجالات الخاصة بالمكافحة.

٢- قبول الفريسة Prey acceptance

بعد أن يكتشف المفترس فريسته، يجب عليه أن يتتبعها ويقمعها ويلتهم إياها. تشكل هذه العمليات الثلاث وقت تعامل المفترس مع فريسته handling time وهو عامل محدد وهام جداً فى تحديد المدى الفرائسى diet broad. فالمفترسات العامة تهاجم وتقمع وتلتهم مدى أوسع من الفرائس التى تتقابل معها. هناك العديد من العوامل الفسيولوجية والمورفولوجية التى تؤثر فى قبول الفريسة، ويعتبر حجم الفريسة إحدى العوامل الفسيولوجية الهامة. بعد التلامس مع الفريسة المناسبة، فإن صفات الكيوتيكل الخاص بها أو وجود مواد شمعية عليه يمكن أن يؤثر على إستجابات المفترس تجاه هذه الفريسة. فعلى سبيل المثال، فإن قبول مفترس الفيداليا، والتى تهاجم مدى فرائسى محدود للغاية، يمكن أن يتأثر بالملمس الشمعى لفريستها (البق الدقيقى). كذلك فإن الوسائل الدفاعية للفريسة (السلوك والتركيب المورفولجى والمواد الكيميائية) يمكن أن تحدد فيما لو أن المفترس سوف يقبل أو يرفض هذه الفريسة. بعض الفرائس (مثل المن) تجرى أو تسقط أو تبتعد بعيداً أو ترفس أو تفرز مواداً كيميائية ضارة عند إقتراب المفترسات منها، وفى بعض الأحيان، قد تسبب هذه المواد تقيؤ المفترس.

obeikandl.com

٣- صلاحية الفريسة Prey suitability

يشار إلى الفرائس التى تفى بكل الإحتياجات الغذائية لنمو المفترس بأنها فرائس مناسبة، أما تلك التى لا تفى بتلك الإحتياجات فهى غير مناسبة. يعتبر حجم الفريسة من الصفات الهامة فى تحديد إمكانية التعامل مع الفريسة وتقدير الصلاحية للإفتراس من عدمه. كذلك فإن الصفات الخارجية والداخلية للفريسة تلعب دوراً هاماً فى تحديد صلاحية الفريسة بالنسبة للمفترس. على سبيل المثال، فإن خنفساء الفيداليا تكون ذات مدى فرائسى محدود جداً إذ تمدها فريستها بكل إحتياجاتها الغذائية، وذلك على عكس الفرائس التى تسلك فى تكنيك سروحها مسلك نصب الشباك للفريسة تكون ذات مدى فرائسى واسع إذ تصطاد وتلتهم عدداً كبيراً من الأنواع. هذا وتتغير صلاحية الفريسة أيضاً بإختلاف الطور المتغذى عليها، يرقة كانت أم حورية، فيما لو إختلفت فرائسها عن تلك الخاصة بطور الحشرة الكاملة، قد تتناظر الأطوار غير الكاملة والكاملة فى فرائسها أو قد تختلف. فعلى سبيل المثال، فإن نجاح النمو والتكاثر فى أسد المن *C. slossonae* يتطلب أن تتغذى كل من اليرقات والحشرات الكاملة على نوع معين من الفرائس وهو من التفلة الزغبى (*Paraprociphilus tessellatus*).

إذا كانت بعض أنواع الفرائس غير مناسبة (ذات قيمه غذائية منخفضة للمفترس)، فإن المفترس يرفض التغذية عليها نهائياً أو قد يستمر فى التغذية عليها محدثة تأثيرات سالبة مثل إنخفاض معدل النمو والإنتاج reproduction والبقاء survival. فعلى سبيل المثال، عندما تتغذى عديد من أنواع أبو العيدات وأسود المن على نوع من المن غير مناسب فإنه يبطئ نموها ويقلل كفاءتها الإنتاجية. في بعض الحالات، تستمر المفترسات فى التغذية رغم إحتواء الفريسة على مواد سامة تؤدى إلى موت المفترس.

دور الأليلوكيميائيات Allelochemicals في ملاقاة الفرائس

تلعب الأليلوكيميائيات allelochemicals دوراً معنوياً في إنتقاء عديد من المفترسات الحشرية والأكاروسية لفرائسها. بالإضافة إلى المنبهات stimuli الطبيعية، فإن الإشارات signals الكيميائية غالباً ما تتوسط ملاقاة المفترسات لفرائسها والتعرف عليها. وغالباً ما تقع مثل هذه المشعرات في ثلاث مجاميع هى الكيروموناتوالألوموناتوالجاذبات النباتية Synomes.

عادة ما تستخدم الكيروموناتالصادرة من الفريسة كجاذبات أو ممسكات داعية للإستقرار arrestment، إلا أنه في بعض الحالات قد تنتج المفترسات مواد تجذب الفريسة، ويمكن النظر إلى

هذه المواد على أنها ألومونات طالما أنها عناصر لوسيلة إتصال كيميائية بين الأنواع وبعضها تكون في صالح الباعث أكثر منها للمستقبل. تلعب أيضاً الإفرازات الدفاعية التي تنتجها الفريسة لردع المفترسات دوراً في مجال البيئة الكيميائية للمفترسات chemical ecology.

أولاً: إستخدام الكيروموناتفي إنتقاء الفريسة

من المعروف أن الكيروموناتهامة لعديد من كوامل المفترسات الحشرية والأكاروسية وأطوارها غير الكاملة. تساعد الكيروموناتبعض المفترسات في ملاقاة فرائسها والتعرف عليها، لكن بالنسبة للبعض الآخر فإن الكيروموناتتعمل على التعرف على العائل فقط، حيث هناك وسائل أخرى لملاقاة الفريسة. وفيما يلي عرض لإستخدام الكيروموناتفي إنتقاء الفريسة في عدد من الحشرات والأكاروسات المفترسة.

أ- الحشرات المفترسة

عائلة أسد المن Chrysopidae

يعتبر أسد المن الأخضر *Chrysoperla carnea* من أفضل الأمثلة للمفترسات التي تكون مفترسة فقط في طورها اليرقي، أما كوامل هذا المفترس فتحصل على غذائها من حبوب اللقاح والندوة العسلية.

يمكن أن تنجذب كوامل أسد المن لندوة عسلية بروتينية صناعية والتي تشجع promote عمليتي التغذية ووضع البيض. يؤكد إستجابات كوامل الحشرات للندوة العسلية إتاحة الفريسة ليرقات المفترس عند فقس البيض، لذلك تلعب إناث هذا المفترس دوراً هاماً في ملاقاة الفريسة بإنتقائها للبيئة المناسبة لليرقات قبل وضع البيض.

أكدت الدراسات أن العنصر الجاذب في الندوة العسلية هو الحمض الأميني تريبتوفان كمصدر للجذب. وبسبب التطاير المنخفض للتريبتوفان، فقد أُفترض أن الجذب ربما يرجع إلى منتج من أكسدة هذا الحمض الأميني وهو مركب indole acetaldehyde. وجد أيضاً أن كوامل هذا المفترس يمكن أن تستجيب لجاذبات كيميائية أخرى مثل methyl eugenol، terpenyl acetate، caryophylline، ويعتقد أن هذه الإستجابات ربما يكون لها علاقة بملاقاة وسط إنتشار الفريسة.

بالرغم من أن الدراسات التي تمت على إنجذاب حشرات أسد المن إلى الندوة العسلية تساعد في شرح السبل التي أُستخدمت بواسطة هذه المفترسات لملاقاة الموقع المناسب لوضع

البيض، إلا أن عبء الملاقاة الفعلية للفريسة يترك لليرقات. وجد أنه ليس هناك من الظواهر ما يدل على إدراك أو إستشعار أكاروس الموالح الأحمر *Panonychus citri* من على مسافة بواسطة يرقات أسد المن. وقد سجل أنه لا بد من حدوث ملامسة فعلية مع الفريسة قبل إدراكها. في إحدى التجارب تم عزل يرقات أسد المن عن الأكاروس بقماش من الموسيلين ولوحظ أن اليرقات تجس probe من خلال القماش وتهاجم الأكاروس مما أدى إلى الإقتراح بأن اليرقات ربما يكون لها بعض القدرة في تتبع الفريسة من على مسافة قصيرة جداً. وقد وجد أيضاً أن يرقات أسد المن تجس قماش الموسيلين في مواقع سبق أن تلامست مع الفريسة، لكن غادرتها، مما يوضح أن يرقات الفريسة ربما تترك وراءها كيروموناً.

وجد حديثاً أن الحراشيف التي تتركها فراشات دودة كيزان الذرة *Heliothis zea* تنشط يرقات أسد المن في البحث المكثف في موقع الحراشيف. وقد أدى هذا إلى الإقتراح بأن هذه الإستجابة قد أثيرت بواسطة كيروموناً مرتبطاً بحراشيف الفراشة. بالإضافة إلى هذا فهناك من الظواهر لوجود كيروموناً مرتبطاً ببيض هذه الفراشة نفسه. لذلك فإن يرقات أسد المن تستجيب بنفس الأسلوب الخاص بطفيل البيض *Trichogramma evanescens* في تركيزه البحثي عند إكتشاف كيروموناً مرتبطاً بعوائله. لوحظ أيضاً أن يرقات أسد المن تزيد من معدل الدوران فور إكتشافها للفريسة. هذا وقد لوحظ نفس السلوك أيضاً مع يرقات أسد المن من النوع *Chrysopa vulgaris*.

أقترح أيضاً أن مكونات جدار جسم الفريسة قد يكون مهماً في إثارة إستجابة العض أو الإمتصاص بواسطة المفترسات التي يظهر أنها تتلاقى مع فرائسها بالتحرك حتى تتلامس معها مباشرة.

عائلتي Cecidomyidae, Syrphidae

تنجذب بعض أنواع ذباب السرفس إلى الندوة العسلية الصناعية. وقد سجل أيضاً أن رائحة المن ربما تنشط وضع البيض بواسطة ذباب السرفس *Syrphus corolla*. سجل أيضاً أن ملاقاة يرقات ذباب السرفس لفريستها تتم بتتبع الفريسة بالملامسة المباشرة أثناء تجوالها العشوائي على النبات أكثر من إستشعار الفريسة من بعد. على الجانب الآخر فقد وجد أن يرقات *Aphidoletes aphidimyza* من عائلة Cecidomyidae يمكنها أن تستشعر وجود المن من على مسافة قصيرة عن طريق تتبع رائحته أو رائحة ندوته العسلية.

obeikandl.com

عائلة أبي العيدات Coccinellidae

أثبتت الدراسات القليلة على إختيار الفريسة بواسطة أبو العيدات على أن هناك مركبات ينتجها النبات في وسط إنتشار الفريسة. على سبيل المثال، وجد أن كوامل أبو العيد *Anatis ocellata* يجد فريسته (مَنْ الصنوبر *Schizolochmus pineti*) بالإستجابة لمواد عطرية من أوراق الصنوبر الإبرية.

تخدم الندوة العسلية الصناعية في توقف حركة عديد من أنواع يرقات أبي العيدات مثل *Hippodamia convergens*، *Coccinella novemnotata*، *Coleomegilla maculate* التي تتلامس مع فرائسها أثناء حركتها، لكنها تكون غير جاذبة لكوامل تلك المفترسات.

على العكس من ذلك، فقد وجد أن كوامل أبو العيد ذو السبع نقط *Coccinella septempunctata* تستعمل مشعرات الشم لملاقاة فرائسها من حشرات المن، لكن بدلاً من إستجاباتها لندوتها العسلية، أو إلى الروائح المنبعثة من حشرات المن نفسها، فإن هذه المفترسات تستخدم المسارات الفيرومونية pheromone trails للنمل الراعي للمن كوسيلة لملاقاة حشرات المن.

ليس هناك من الدلائل على أن يرقات أبو العيدات يمكن أن تتتبع فرائسها من بعد، لكن تستشعر وجودها بالملامسة المباشرة فقط. ليس من المعروف تماماً فيما لو أن التعرف على الفريسة يتوسطها منبهات كيميائية أو تلامسية، لكن يظهر أن هناك منبهات كيميائية تلامسية تلعب دورا في ذلك. فقد ذكر أن مكونات المواد الشمعية في جدار جسم الفريسة له دور في قبولها إذ أن تغطية coating الأغذية الصناعية بالبرافين تنبه عمليات العض والغرز من جانب يرقات أبي العيدات.

تتشابه يرقات أبي العيدات مع يرقات أسد المن في تعديلها لسلوك مسارها بعد ملاقاة فريستها، فتحول حركتها من مسارات في خط مستقيم أو رقيقة الإنحناء إلى حركات دورانية شديدة. وجد أيضاً أنه يمكن التعرف على النباتات التي سبق فشل إرتيادها وبحثها بتتبع فيرومونا يفرز من فتحة شرج اليرقات التي بحثتها وإرتادتها، مما يقلل من الجهد الذي يمكن أن يبذل بواسطة اليرقات. يتشابه هذا السلوك مع ذلك الملاحظ في العديد من الحشرات العاشبة أو آكلات الحشرات التي تعلم المواقع التي سبق إرتيادها بفيرومونات الإنتشار epideictic pheromone (هو الفيرومون الذى تضعه الأنثى بالقرب من البيض الموضوع بالعائل لحث الإناث القادمة من نفس النوع على وضع بيضها فى مكان آخر).

يظهر أن التعرف على الفريسة بواسطة أنواع أبو العيدات عالية التخصص مثل خنفساء الفيداليا *Rodalia cardinalis* يتوسطها عوامل كيميائية تُستشعر عند التلامس المباشر مع الفريسة. يمكن أن تتضمن منبهات الملامسة الكيميائية هذه عوامل داخلية وخارجية.

عائلة بق الزهور Anthocoridae

أجريت دراسات قليلة على سلوك إنتقاء فرائس هذه البقة الصغيرة. على سبيل المثال، ذكر أن أنواع البق من جنس *Anthocoris* تتعرف على فرائسها من المن عن طريق ملامستها بقرون إستشعارها، علماً بأنه لم يحدد فيما لو أن هذا التعرف يتوسطه منبهات تلامسية فسيولوجية أو كيميائية.

إسترقاق السمع eavesdropping بواسطة مفترسات خنافس القلف ومفترسات النمل الأبيض

من الإستخدامات الساحرة للكيميائيات الوسيطة في إختيار الفريسة هو إسترقاق السمع بواسطة عدد من مفترسات خنافس القلف (جدول ٥:٥).

تستعمل هذه المفترسات إما فيرومونات التجمع الخاصة بفرائسها (مثل خنافس القلف من عائلة Scolytidae) أو مزيج من الفيرومونات مع تربينات من العائل النباتي تستخدم ككيرومونات توضح تواجد الفريسة. وجد أن عديد من طفيليات خنافس القلف تستعمل الفيرومونات الجنسية لعوائلها ككيرومونات توضح إحتمال وجود عوائلها. وبنفس الشئ، فإن الأفراد المُستطلِعة (scout) من النمل *Megaponera foetens*، وهي مفترسات إجبارية للنمل الأبيض، تتبع فرائسها بإستخدام كيروموناً من أفراد النمل الأبيض يعتقد أنه يخدم كفيرومونات داخل مجتمعات النمل الأبيض، ثم بعد ذلك تتتبع الشغالات المجندة recruited workers المسار الفيرومونى trail للفرد المُستطلع عائدة إلى عش النمل الأبيض ناهبة وسالبة ما فيه.

جدول (٥:٥): إسترقاق السمع بواسطة مفترسات خنافس القلف

Predator المفترس	Prey الفريسة	Attractant الجاذب	Reference المرجع
	COLEOPTERA		
Cleridae			
Thanasimus undatulus	*Dendroctonus rufipennis*	Frontalin	Kline et al. (1974), Dyer (1973)
Thanisimus dubis	*Dendroctonus frontalis*	Frontalin	Vité and Williamson (1970)
Thanisimus formicarius and *T rufipes.*			
	Ips typographus	Synthetic pheromone	Bakke and Kvamme (1981)
Enoclerus lecontei	*Dendroctonus brevieomis*	Host tree terpenes	Pitman and Vité (1971)
Enoclerus lecontei	*Ips confusus*	Host tree terpenes	Rice (1969)
Enoclerus lecontei	*I. confusus*	Synthetic pheromone	Wood et al. (1968)
Trogostidae (= Ostomidae)			
Temnochilia virescens	*Dendroctonus brevieomis*	Exobrevicomin	Pitman and Vité (1971)
Temnochilia virescens	*Ips confusus*	Host tree terpenes plus *n*-heptane	Riee (1969)
	DIPTERA		
Doliehopodidae			
Medetera bistriata	*Dendroctonus frontaiis*	Frontalin + α-pinene + Verbenone or verbenol	Williamson (1971)
Medetera bistriata	*Scolytid* spp.	D-α-Pinene	Fitzgerald and Nagel (1972)

دبابير النحل Bee wasps

من الدراسات الكلاسيكية في سلوك الحشرات هو سلوك البحث عن الفريسة بواسطة دبابير النحل أو كما يسمى ذئب النحل *Philanthus triangularum* لما له من أهمية إقتصادية لمربي النحل حيث أنها تقتل من أفراد النحل أكثر مما تتطلبه عشوشها. وجد أن التتبع المبدأي للنحلة يكون عن طريق الرؤية، أما التعرف النهائي على النحلة التي تم إصطيادها فإنه يبني على منبهات كيميائية. وجد أيضاً أن دبابير النحل يمكن أن تقترب من ذباب السرفس الذي يحاكي النحل عند رؤيته، لكن لا تهاجم إلا لو تم حكها بالنحل لتكتسب رائحته، وهنا فقط يمكن أن تهاجم. يتضح من هذا أهمية الرؤية والإستقبال الكيميائي معاً في إختيار الفريسة بواسطة دبابير النحل.

obeikandi.com

الحشرات المائية المفترسة:

يستعمل عديد من الحشرات المائية المفترسة الكيرومونات في تتبع وملاقاة فرائسها. يتم إثارة الإستجابة الغذائية للخنفساء المائية *Dytiscus marginalis* برائحة فرائسها التي تتضمن الحشرات والأسماك الصغيرة والضفادع وقد وجد أنه بالرغم من أن هذه الخنافس تمتلك عيوناً جيدة النمو لكنها لا تستجيب بالمرة لمنبهات الرؤية.

ب- الأكاروسات المفترسة:

تم تسجيل ثلاث عائلات على الأقل من الأكاروسات المفترسة تستخدم الكيرومونات في ملاقاة فرائسها. وجد أن الأكاروس *Fuscuropoda vegetans* (Uropodidae) المفترس لبيض الذباب المنزلى ينجذب لرائحة بيض الذباب. وبنفس الشئ وجد أن الأكاروس *Macrocheles muscaedomesticae* (Macrochelidae) الذى يفترس بيض الذباب المنزلى ويتطفل على كوامل الذبابة المنزلية ينجذب للبيض والكوامل عن طريق المنبهات الكيميائية. في كلا الحالتين، يتوسط الإستجابة مستقبلات شمية على الأرساغ الأمامية. ذكر أيضاً أن التراكيب الحسية على ملامس palps نوع الأكاروس الأخير تستشعر منبهات كيميائية تلامسية مرتبطة بكوامل الذبابة. وجد أيضاً أن هذا النوع من الأكاروسات ينجذب للتركيزات المنخفضة من الأمونيا التى تساعدها فى ملاقاة وسط إنتشار الفريسة التي تتواجد غالباً في أكوام السباخ الذى يحتوى على الأمونيا الناتج عن تحلل المواد البروتينية.

سجل أيضاً أن الأكاروس المفترس *Amblyseius fallacis* (Phytoseiidae) يستخدم الكيرومونات الموضوعة بواسطة العنكبوت ذو البقعتين *Tetranychus urticae* والعنكبوت الأحمر الأوربي *Panonychus ulmi*. أظهرت الدراسات أن هذه الكيرومونات ترتبط بالحرير الذي تتركه الفريسة.

وفى السنوات الأخيرة، ثبت بما لا يدع مجالاً للشك إستخدام بعض المفترسات الأكاروسية مثل *Phytoseiulus persimilis* للجاذبات النباتية plant synomones، المفرزة بواسطة النباتات المصابة بالأكاروسات النباتية، لملاقاة فرائسها. فى هذه الحالات، كان معدل إنجذاب تلك الأكاروسات المفترسة للنباتات المصابة بالأكاروسات النباتية أعلى منه معنوياً عن النباتات غير المصابة وذلك من خلال تجارب معملية بجهاز مقياس الشم. ومن الغريب أيضاً أن درجة الإنجذاب لهذه المفترسات الأكاروسية للنباتات المصابة كانت مرتبطة بكثافة الفرائس على النباتات.

ثانياً: إستخدام الألومونات Allomones في إنتقاء الفريسة

كما ذكر سابقاً فإن عديداً من المفترسات تتلاقى وتتعرف على فرائسها بالإستجابة لكيرومونات تنبعث من الفرائس. لكن قد ينقلب الوضع وتنتج المفترسات ألومونات تجذب الفريسة، أو تستثمر أنظمة الإتصال الكيميائي للفريسة. عندما تتماثل هذه المواد مع تلك التي تستعمل بين أفراد الفريسة، فإنه يطلق على هذه الظاهرة " المماثنة الكيميائية العدوانية aggressive chemical mimicry". من أمثلة إستخدام الألومونات ما يلي:

الخنافس التي تشارك النمل في عشه Mymecophilous beetles

من أمتع الأمثلة على تلك المماثنة أو المحاكاة العلاقة بين خنافس عائلة Staphylinidae وحشرات النمل التي تتطفل عليها أو تفترسها تلك الخنافس. فقد وجد أن تلك الخنافس قادرة على أن تتواصل communicate مع اللغات الميكانيكية والكيميائية المستعملة بواسطة فرائسها من النمل. على سبيل المثال، تحاكي الخنفساء *Atelmes pubicollis* الفيرومونات الخاصة بفرائسها من النمل. وبهذا الأسلوب يسمح لها بالدخول إلى عشوش النمل، بل أن يرقاتها يعتني بها وتربي بمعرفة حشرات النمل. وجد أن كوامل هذه الخنافس تجد طريقها إلى عشوش النمل بتتبع رائحة النمل وتتحرك إلى مصادر الرائحة. ثم بعد ذلك تجعل شغالات النمل تسمح لها بدخول أعشاشها بسبب إنتاجها لإفرازات من غدد على بطنها تعمل على تثبيط السلوك العدواني للنمل عند اللقاء، بل وتجعله يقوم بحمل الخنافس مباشرة إلى حجرات حضنة النمل. تحصل يرقات الخنافس الناتجة في العشوش على غذائها إما بإفتراس يرقات النمل أو بإفتراس غيرها من اليرقات ذاتياً cannibalism. بالإضافة إلى هذا، تمتلك يرقات الخنفساء غدداً تفرز ألومونات تجعل شغالات النمل تقوم بتغذيتها عن طريق تبادل الغذاء السائل trophyllaxis.

بق عائلة Reduviidae

وجد أيضاً نوعان من البق المفترس التابع لعائلة Reduviidae ينتج ألومون جاذباً لفرائسها. فالبقة *Apiomerus pictipes* تجذب النمل *Trigona fulviventris* (لا يمتلك آلة لسع) بإستعمال ألومونات تحاكي فيرومونات النمل ذاته. كذلك فإن البقة *Ptilocerus ochraceus* تنتج إفرازاً غدياً من شعيرات على سطحها البطني تجذب حشرات النمل. يهدأ النمل عندما يتغذى على هذا الإفراز ثم يشل في النهاية مما يجعله سهلاً في إفتراسه.

عناكب البولا Bolas spiders

هناك مثال آخر على إستعمال المماثنة الكيميائية العدوانية تتم بواسطة عناكب البولا bolas spiders، وهو النوع *Mastophora* sp.. أُشتق إسم هذه العناكب من طريقتها الفريدة في إصطياد الفريسة. يغزل العنكبوت شبكة تتكون من كرة لزجة sticky ball معلقة في نهاية خيط عمودي قصير يمسك بأحد أرجله الأمامية بحيث تؤرجح الكرة أمام الحشرات المارة أمامه. عندما تلتصق الكرة بالحشرة، يُنزل descend الخيط وتشل الفريسة وتلتهم. وجد أنه غالباً ما تكون كل الفرائس التي يتم إصطيادها بواسطة الإناث الكاملة من هذا العنكبوت من ذكور فراشات عائلة Noctuidae، إما من حشرة *Spodoptera frugiperda* أو نوع من جنس *Leucania*، وأقترح أن هذه العناكب تجذب فرائسها بمادة متطايرة تحاكي الهرمون الجنسي الذي تفرزه إناث حشرة *S. frugiperda*. يمثل هذا السلوك درجة عالية جداً من التخصص بالنسبة للمفترس.

obeikandl.com