نامه انجمن حشره‌شناسی ایران
۱۳۹۵ - ۳۶(۱): ۳۹-۴۸

بررسی پایداری سطح تعادل جمعیت بید کلم (*Plutella xylostella* (Lep.: Plutellidae)) با استفاده از روش آشفتگی

جواد کریم‌زاده اصفهانی[۱و*]، زهرا کاظم‌زاده[۲] و حمید قاجاریه نجاری‌باشی[۲]

۱- دانشیار اکولوژی جمعیت، بخش تحقیقات گیاه‌پزشکی، مرکز تحقیقات و آموزش کشاورزی و منابع‌طبیعی استان اصفهان، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی (تات)، اصفهان، ایران، ۲- دانش‌آموخته کارشناسی‌ارشد حشره‌شناسی کشاورزی و استادیار حشره‌شناسی، گروه حشره‌شناسی و بیماریهای گیاهی، پردیس ابوریحان، دانشگاه تهران

*مسئول مکاتبات، پست الکترونیکی: jkarimzadeh@iripp.ir

Studies on the stability of population equilibrium of the diamondback moth (*Plutella xylostella* (Lep.: Plutellidae)) using perturbation method

J. Karimzadeh[1,*], Z. Kazemzadeh[2] and H. Ghajariyeh Najaribashi[3]

1. Associate Professor in Population Ecology, Department of Plant Protection, Isfahan Research and Education Center for Agriculture and Natural Resources, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Isfahan, Iran; 2. MSc in Agricultural Entomology and Assistant Professor in Entomology, Department of Entomology and Plant Pathology, College of Agriculture (Abureihan campus), University of Tehran, Pakdasht, Iran.

*Corresponding author, E-mail: jkarimzadeh@iripp.ir

چکیده

امروزه درک عمیق بیولوژی جمعیت برای به‌کارگیری شیوه‌های اکولوژیک مدیریت آفات ضروری می‌باشد. در پژوهش حاضر، رفتار جمعیت بید کلم پس از بروز یک آشفتگی مورد بررسی قرار گرفت. بدین‌منظور، یک آزمایش طولانی مدت با سه تیمار (بدون آشفتگی، آشفتگی با کاهش جمعیت و آشفتگی با افزایش جمعیت) انجام شد. به‌طوری‌که آزمایش در هر تیمار با ۱۰ جفت حشره کامل در قفس‌های تهویه‌دار شروع و تا ۱۰ نسل کامل در شرایط محیطی ثابت استاندارد ادامه یافت. پس از طی پنج نسل، آشفتگی اعمال و هر تیمار ۱۰ بار تکرار شد. در طول آزمایش غذای حشرات کامل و لاروها توسط محلول عسل (۲۰٪) و بوته‌های کلم چینی تأمین و شمارش حشرات کامل به‌صورت هفتگی انجام شد. نتایج نشان داد که جمعیت‌های بید کلم درصورت عدم آشفتگی در سطوح تعادل به‌صورت پایدار دوام خواهند داشت. درحالی‌که، آشفتگی با کاهش جمعیت در اکثر موارد باعث جابه‌جایی سطح تعادل جمعیت به تراکم پایین‌تری شد که می‌توان امیدوار بود با ایجاد یک یا چند بار آشفتگی، با استفاده از راهبردهای پایداری چون رهاسازی دشمنان طبیعی یا پاشش حشره‌کش‌های میکروبی، سطح تعادل جمعیت را به زیر آستانه زیان اقتصادی پایین آورد. آشفتگی با افزایش جمعیت، در نیمی از موارد باعث ناپایداری جمعیت با شیب منفی شد که می‌تواند باعث انقراض جمعیت شود و می‌توان از آن در مدیریت پایدار این آفت بهره جست. علل و پیامدهای یافته‌های به‌دست آمده در ارتباط با پارامترهای زیستی بید کلم، ایجاد رقابت بر سر منابع و اثرهای اکولوژیک آن بر رفتار جمعیت بحث شده است.

واژگان کلیدی: راهبردهای اکولوژیک، مدیریت آفات، طولانی مدت، جابه‌جایی تعادل، ناپایداری

Abstract

Nowadays, a basic understanding of population biology is necessary to establish ecological strategies of pest management. In the present study, the population behavior of the diamondback moth after a perturbation was examined. For this purpose, a long-term experiment with three treatments (control, a perturbation using density reduction and a perturbation using density increase) was performed. The experiment was started with 10 pairs of adult moths in ventilated cages under the standard constant environment. The experiment was continued for 10 generations. After five generations, the perturbation was applied and each treatment was replicated 10 times. Adults and larvae were fed with honey solution (20%) and Chinese cabbage, respectively. The population trend and stability were monitored by weekly census counts of live adults, and the data used as a measure of abundance for the population dynamics. The results showed that the populations of the diamondback moth persisted at equilibrial levels when there was no perturbation. On the contrary, when the populations were perturbed using density reduction, the population equilibrium was shifted to a lower level; in this situation perturbations using sustainable strategies, such as the release of natural enemies or the application of microbial insecticides, may set the equilibrium beneath economic injury threshold. While, a perturbation using density increase can cause instability of population equilibrium toward a decreasing trend that may drive the population to extinction. The causes and effects of the findings in relation with the moth life history, resource competition and its ecological consequences on the population behavior were discussed.

Key words: ecological strategies, pest management, long term, equilibrium shift, instability

مقدمه

در دهه‌های اخیر مشکلات به‌وجود آمده در اثر تمرکز روی راهبردهای تک‌روشی کنترل آفات، به‌خصوص کنترل شیمیایی، منجر به نیاز روز افزون سیستم‌های مدیریت پایدار آفات گردیده است. در این رابطه، نگرانی‌های قابل ملاحظه‌ای در رابطه با

دریافت: ۱۳۹۴/۱۲/۱۲، پذیرش: ۱۳۹۵/۳/۵.

کاربرد متوالی حشره‌کش‌های شیمیایی وجود دارد که از جمله می‌توان به مقاومت آفات به حشره‌کش‌ها، طغیان مجدد آفات، بیماری‌های حاد و مزمن برای انسان، آلودگی محیط و تولید غیراقتصادی محصولات کشاورزی اشاره داشت. امروزه درک عمیق بیولوژی جمعیت برای به‌کارگیری شیوه‌های اکولوژیک مدیریت آفات (Karimzadeh & Farazmand, 2011)، که تلفیقی است از روش‌های پایداری هم‌چون استفاده از گیاهان مقاوم و مهار زیستی، ضروری می‌باشد (Thomas, 1999). به‌علاوه، برای داشتن راهبردهای سودمند و پایدار مدیریت آفات، ضرورت دارد که موانع و توازن طبیعی را درک کرده و هماهنگ با طبیعت حرکت کنیم (Lewis *et al.*, 1997; Smeding & de Snoo, 2003).

اگرچه اکولوژی جمعیت نوین در نیم قرن گذشته شکل گرفته، ولی دینامیسم جمعیت یک دانش قدیمی است که همواره یکی از رشته‌های اصلی اکولوژی بوده است (Cappuccino & Price, 1995). در اوایل قرن بیستم، متخصصان دینامیسم جمعیت به‌دنبال این بودند که آیا کنترل جمعیت‌ها توسط عوامل زنده یا تحت تأثیر عوامل اقلیمی صورت می‌گیرد (Uvarov, 1931; Nicholson, 1933). در نیمه دوم قرن بیستم، بحث اصلی بین صاحب‌نظران اکولوژی جمعیت، تنظیم (regulation) وابسته به انبوهی، شدت و فراوانی آن در طبیعت و ضرورت آن برای جمعیت‌های پایا (persistent) بوده است (Andrewartha & Birch, 1954; Milne, 1958; Dempster, 1983; Cappuccino & Price, 1995; Strong, 1986). یک جمعیت تنظیم‌شده در معنای وسیع دارای نوسانات کران‌دار (bounded) یا توزیع احتمال ایستا (stationary) است که حتی شامل حالت دوره‌ای (cycle) و آشوب (chaos) نیز می‌گردد (Murdoch & Walde, 1989; Cappuccino & Price, 1995). بنابراین، امروزه پرسش اصلی در مورد وجود تنظیم جمعیت نیست بلکه در مورد چگونگی و شکل تنظیم جمعیت است (Cappuccino & Price, 1995).

یکی از پرسش‌های اساسی در اکولوژی جمعیت این است که رقابت‌های درون گونه‌ای و بین گونه‌ای چقدر در تعیین تندرستی (fitness) افراد جمعیت اهمیت دارند (Stoll & Prati, 2001; Eccard & Ylonen, 2003). زمانی که منابع (غذا و فضا) محدود باشد رقابت درون گونه‌ای واقع می‌شود و منجر به کاهش سهم افراد برای نسل بعد می‌شود (Begon *et al.*, 1996). در گیاه‌خواران، رقابت بر سر غذا به‌طور مستقیم روی زنده‌مانی، زادآوری یا هر دو اثر می‌گذارد (Ferrenberg & Denno, 2003). مهم‌ترین ویژگی رقابت درون گونه‌ای وابستگی به انبوهی است به‌این معنی که هر چه تعداد رقابت‌کنندگان بیشتر باشد اثرات رقابت روی افراد شدیدتر خواهد بود (Umbanhowar & Hastings, 2002). اثرات وابسته به انبوهی رقابت درون گونه‌ای از اهمیت ویژه‌ای در پویایی جمعیت‌های طبیعی برخوردار است. شکل‌های نهایی رقابت شامل تقلا (scramble) و جدال (contest) هستند. در تقلا، تمام افراد سهم برابر از منابع ولی کمتر از نیازشان دریافت می‌کنند که منجر به مرگ کل جمعیت می‌شود. درحالی‌که، در جدال بعضی از افراد سهم کافی از منابع دریافت کرده و زنده می‌مانند ولی بقیه افراد هیچ سهمی از منابع دریافت نکرده و می‌میرند. براساس زادآوری، در تقلا هیچ نتاجی تولید نخواهد شد، درحالی‌که جدال منجر به تولید حداکثر تعداد نتاج در بعضی افراد و بی‌نتاجی برای بقیه افراد جمعیت خواهد شد (Begon *et al.*, 2005). پر واضح است که رقابت درون گونه‌ای و وابستگی به انبوهی به‌شدت با هم مرتبط هستند، به‌طوری‌که اثرهای رقابت درون گونه‌ای چه بر روی زنده‌مانی، زادآوری یا تلفیقی از هر دو همیشه وابسته به

انبوهی است (Huffaker, *et al.*, 1998). اثرهای وابسته به انبوهی سبب تمایل جمعیت برای تنظیم شدن می‌شود. تنظیم جمعیت اشاره به بازگشت یک جمعیت به سطح تعادل در نتیجه‌ی فرآیندهای وابسته به انبوهی دارد. این امر دلالت بر این دارد که اندازه جمعیت در معرض بازخورد منفی قرار دارد (Dempster & McClean, 1999). اگرچه، درصورتی‌که اثرهای وابسته به انبوهی ضعیف باشد یا پس از تأخیر زمانی رخ دهد نمی‌تواند اندازه جمعیت را در سطح تعادل تنظیم کند (Begon *et al.*, 1996).

جمعیت‌های در حال تعادل رفتارهای متفاوت از خود بروز می‌دهند که به‌صورت زیر گروه‌بندی می‌شوند: (الف) پایدار (stable)- دو نوع پایداری وجود دارد: (۱) پایدار مجانبی (asymptotically stable)- در این حالت پس از یک آشفتگی، جمعیت به‌طور هموار کاهش یا افزایش می‌یابد تا به سطح تعادل برسد (مسیر صاف تا سطح تعادل (smooth approach to equilibrium)) یا جمعیت در دو طرف سطح تعادل با دامنه (amplitude) کاهنده نوسان می‌کند (یا نوسان‌های میرا (damped oscillations))؛ (۲) دور کران‌دار پایدار (stable limit cycle)- در این حالت، آشفتگی سبب نوسان نامحدود جمعیت در دو طرف سطح تعادل با دورهای دارای دامنه مشخص می‌شود؛ (ب) ناپایدار (unstable)- ناپایداری (instability) با نوسان‌های پیوسته و دارای دامنه‌های فزاینده نامحدود (نوسان‌های واگرا (diverging oscillations)) یا با افزایش یا کاهش هموار تراکم دورشونده از سطح تعادل (رشد نمایی (exponential growth) یا نزول نمایی (exponential decline)) مشخص می‌گردد؛ و (ج) پایداری بی‌اثر (neutral stability)- حالتی است بین پایداری و ناپایداری، که در آن یک آشفتگی از سطح تعادل، جمعیت را به سطح تعادل جدیدی سوق می‌دهد یا باعث می‌شود که جمعیت در اطراف سطح تعادل نوسان کند، درحالی‌که دامنه نوسان‌ها حساس به اندازه آشفتگی اولیه است (Gillman & Hails, 1997).

بید کلم، *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae)، مهم‌ترین آفت چلیپائیان در سرتاسر دنیا و مهم‌ترین آفت مزارع کلم‌پیچ و کلم‌گل در ایران می‌باشد و به چلیپائیان دیگر نظیر شلغم، تربچه، ترب و کلزا نیز خسارت می‌زند (Afiunizadeh *et al.*, 2011; Furlong *et al.*, 2013). در سال‌های اخیر بید کلم در ایران حالت طغیانی پیدا کرده است، به‌طوری‌که استفاده از انواع حشره‌کش‌های متداول حتی تا ده برابر دوزهای توصیه‌شده قادر به کنترل این آفت نیستند (Afiunizadeh and Karimzadeh, 2015). مقاومت این حشره به حشره‌کش‌های شیمیایی و به‌علاوه باقیمانده بالای سموم مصرفی در محصولاتی نظیر کلم-پیچ و کلم‌گل که بیشتر به‌صورت تازه مصرف می‌شوند نیز نیاز به استفاده از روش‌های اکولوژیک و پایدار جهت کنترل این آفت را دوچندان ساخته است (Afiunizadeh and Karimzadeh, 2015; Jafary *et al.*, 2016). هدف از پژوهش حاضر، بررسی رفتار جمعیت بید کلم پس از بروز یک آشفتگی می‌باشد. در واقع، پرسش پژوهش این است که آیا جمعیت می‌تواند پس از ایجاد یک آشفتگی، به سطح تعادل خود بازگردد یا خیر؟ نتایج این پژوهش می‌تواند راهبردهای مدیریت پایدار این آفت را بهبود بخشد.

مواد و روش‌ها

پرورش گیاه و حشره

به‌منظور پرورش بید کلم برای انجام آزمایش‌ها، از کلم چینی، *Brassica pekinensis* Rupr.، رقم Hero استفاده شد. برای این کار، بذر گیاه درون گلدان‌های پلاستیکی کوچک، حاوی خاک استریل مخلوط با کود دامی پوسیده، کشت شد. گیاهان در شرایط گلخانه (حرارت ۵ ± ۲۵ درجه سلسیوس و دوره‌ی نوری ۱۶ ساعت روشنایی و ۸ ساعت تاریکی) بدون کاربرد هیچ نوع

آفت‌کش پرورش داده شدند و به‌منظور تغذیه‌ی حشره، از گیاه چهار تا شش هفته‌ای استفاده شد. نمونه‌های بید کلم طی ماه‌های آبان و آذر ۱۳۹۰ از مزارع کلم استان اصفهان (شهرستان فلاورجان) جمع‌آوری و به آزمایشگاه‌های بخش تحقیقات گیاه‌پزشکی مرکز تحقیقات کشاورزی و منابع طبیعی اصفهان منتقل شد. حشرات کامل درون قفس‌های تهویه‌دار به ابعاد ٤٠ × ٤٠ × ٤٠ سانتی‌متر نگه‌داری شده و با محلول عسل (۲۰٪) تغذیه شدند. درون هر قفس، گلدان‌های حاوی گیاه میزبان به‌مدت ٢٤ ساعت در دسترس حشرات کامل قرار داده شد تا تخم‌ریزی روی آن‌ها صورت گیرد. سپس گیاهان حاوی تخم به قفس‌های جداگانه منتقل می‌شدند و هر ٤٨ ساعت یک‌بار، گیاه سالم برای تغذیه در اختیار لاروها قرار می‌گرفت. پس از کامل شدن تغذیه‌ی لاروها و تشکیل شفیره، آن‌ها از روی گیاه جمع‌آوری شده و به قفس حشرات کامل منتقل شدند تا حشرات کامل بید ظاهر شوند و دوباره تخم‌ریزی انجام شود. این چرخه تا فراهم شدن تعداد شفیره کافی برای انجام آزمایش‌ها، تکرار شد. کلیه مراحل پرورش حشره در محیط ثابت استاندارد (حرارت ۲ ± ۲۵ درجه سلسیوس، رطوبت نسبی ۵ ± ۷۰٪ و دوره نوری ١٦ ساعت روشنایی و ٨ ساعت تاریکی) انجام شد (Karimzadeh *et al*., 2004).

تعیین اثر آشفتگی بر پایداری سطح تعادل جمعیت

برای تعیین اثر آشفتگی جمعیت بر پایداری تعادل آن، آزمایشی با سه تیمار (تیمار یک: بدون آشفتگی، تیمار دو: آشفتگی با کاهش جمعیت و تیمار سه: آشفتگی با افزایش جمعیت) انجام شد. در اینجا، روش استفاده شده توسط Brunsting & Heessen (1984) با تغییراتی برای سازگاری با رفتار بید کلم به‌کار رفت. به دلیل غیریکنواخت بودن شرایط نوری محیط آزمایش، از طرح بلوک‌های کامل تصادفی استفاده و برای هر تیمار ۱۰ تکرار (بلوک) درنظر گرفته شد. آزمایش در دو بازه زمانی ۱۱ هفته‌ای (معادل ۵ نسل بید کلم) طراحی شد و آشفتگی در جمعیت پس از بازه زمانی اول و قبل از بازه زمانی دوم صورت گرفت. برای شروع آزمایش، در هر کرت آزمایشی (قفس تهویه‌دار به ابعاد ٤٠ × ٤٠ × ٤٠ سانتی‌متر) تعداد ۱۰ جفت (نر و ماده) از حشرات کامل تازه ظاهرشده بید کلم به‌همراه تعداد کافی بوته کلم چینی و محلول عسل (۲۰٪) در شرایط محیطی ثابت استاندارد (حرارت ۲ ± ۲۵ درجه سلسیوس، رطوبت نسبی ۵ ± ۷۰٪ و دوره نوری ١٦ ساعت روشنایی و ٨ ساعت تاریکی) قرار داده شد. در تمام طول مدت آزمایش، محلول عسل و گیاه میزبان هر ٤٨ ساعت یک‌بار تعویض شده و شمارش حشرات کامل به‌صورت هفتگی انجام شد. پس از طی حدود پنج نسل (زمان کافی جهت رسیدن جمعیت به سطح تعادل خود)، تیمارهای آشفتگی اعمال گردید به‌طوری‌که، در تیمار دو (آشفتگی با کاهش جمعیت) تمام حشرات کامل به‌جز یک جفت حذف گردید. در تیمار سه (آشفتگی با افزایش جمعیت) ۱۰ جفت (نر و ماده) حشره کامل اضافه گردید. درحالی‌که، تیمار یک (بدون آشفتگی؛ به‌عنوان شاهد) دست نخورده باقی ماند و چیزی به آن اضافه یا از آن کم نشد. آزمایش تا پنج نسل دیگر (زمان کافی برای به تعادل رسیدن جمعیت) ادامه یافت و در نهایت واکنش جمعیت‌ها نسبت به تغییرات تراکم مورد ارزیابی قرار گرفت.

تجزیه و تحلیل آماری

به‌منظور بررسی اثر آشفتگی بر پایداری تعادل جمعیت، در ابتدا روند جمعیت بعد از آشفتگی توسط مدل‌های لگاریتمی–خطی (log-linear models) (رگرسیون با استفاده از GLM (generalized linear models) با توزیع

خطای پویسون (Poisson)) تجزیه شد تا مشخص شود که آیا جمعیت‌ها پس از آشفتگی به تعادل رسیده‌اند یا دچار ناپایداری شده و روند کاهشی یا افزایشی نشان می‌دهند. سپس در مورد جمعیت‌هایی که پس از آشفتگی به تعادل رسیده بودند مقایسه میانگین‌های جمعیت قبل و بعد از آشفتگی با استفاده از مدل‌های لگاریتمی–خطی (GLM با توزیع خطای پویسون) انجام شد تا مشخص شود که آیا جمعیت‌ها پس از آشفتگی به سطح تعادل اولیه خود بازگشته‌اند یا به سطح تعادل جدیدی رسیده‌اند. در صورت وجود پراکنش مازاد (overdispersion) از توزیع خطای شبه‌پویسون به‌جای پویسون استفاده شد (Crawley, 2013). تمام تجزیه آماری و رسم نمودارها در محیط *R 2.10.0* صورت گرفت (R Development Core Team).

نتایج

نتایج بررسی روند جمعیت در بازه دوم زمانی آزمایش و هم‌چنین مقایسه‌ی سطوح تعادل در دو بازه زمانی آزمایش در تیمار اول (بدون آشفتگی) در جدول ۱ نمایش داده شده است. بر این اساس، شیب خط رگرسیون (از نوع لگاریتمی) برازش شده بر روی داده‌های بازه زمانی دوم در هیچ‌یک از تکرارهای این تیمار معنی‌دار نشد که این نشان می‌دهد جمعیت‌های تیمار بدون آشفتگی در بازه زمانی دوم هیچ روندی نداشته و در حالت تعادل می‌باشند. هم‌چنین، در هیچ‌یک از تکرارهای آزمایش بین میانگین‌های دو بازه زمانی اختلاف معنی‌دار مشاهده نشد که بدین‌معنی است که جمعیت‌های تیمار اول سطح تعادل یکسانی در دو بازه زمانی تست شده داشته‌اند.

نتایج بررسی روند جمعیت پس از آشفتگی و هم‌چنین مقایسه‌ی سطوح تعادل قبل و بعد از آشفتگی تیمار دوم (آشفتگی با کاهش جمعیت) در جدول ۲ نمایش داده شده است. بر این اساس، شیب خط رگرسیون (از نوع لگاریتمی) برازش شده بر روی داده‌های پس از آشفتگی در هیچ‌یک از تکرارهای این تیمار معنی‌دار نشد که این نشان می‌دهد جمعیت‌های تیمار آشفتگی با کاهش جمعیت در بازه زمانی دوم هیچ روندی نداشته و در حالت تعادل می‌باشند. هم‌چنین، اختلاف بین میانگین‌های قبل و بعد از آشفتگی در ۷ تکرار معنی‌دار شد که در این تکرارها میانگین بعد از آشفتگی کمتر از میانگین قبل از آشفتگی بود. این بدان معنی است که این جمعیت‌ها به سطح تعادل جدیدی رسیده‌اند که از سطح تعادل قبلی پایین‌تر است. البته، در سه تکرار دیگر، اختلاف معنی‌داری بین میانگین‌های قبل و بعد از آشفتگی دیده نشد یعنی در این تکرارها، جمعیت‌ها سطح تعادل یکسانی در دو بازه زمانی تست شده داشته‌اند.

نتایج بررسی روند جمعیت پس از آشفتگی و هم‌چنین مقایسه‌ی سطوح تعادل قبل و بعد از آشفتگی تیمار سوم (آشفتگی با افزایش جمعیت) در جدول ۳ نمایش داده شده است. بر این اساس، در ۵ تکرار از این تیمار، شیب خط رگرسیون (از نوع لگاریتمی) برازش شده بر روی داده‌های پس از آشفتگی معنی‌دار شد که بدین‌معنی است که در این ۵ تکرار از تیمار آشفتگی با افزایش جمعیت، جمعیت‌ها در بازه زمانی دوم روند داشته و جمعیت‌ها پس از آشفتگی به تعادل نرسیده است. در هر ۵ تکرار فوق، روند جمعیت پس از آشفتگی منفی بود که نشان از رو به انقراض بودن جمعیت دارد. درحالی‌که، در ۵ تکرار دیگر از این تیمار، شیب خط رگرسیون (از نوع لگاریتمی) برازش شده بر روی داده‌های پس از آشفتگی معنی‌دار نشد که این امر حاکی از آن است که این جمعیت‌ها در بازه زمانی دوم هیچ روندی نداشته و در حالت تعادل می‌باشند. هم‌چنین، در بین ۵ تکرار اخیر، اختلاف بین

میانگین‌های قبل و بعد از آشفتگی فقط در یک تکرار معنی‌دار شد که در این تکرار میانگین بعد از آشفتگی بیشتر از میانگین قبل از آشفتگی بود. بنابراین در این تکرار، جمعیت پس از آشفتگی به یک سطح تعادل جدید رسید. البته، در ٤ تکرار دیگر، اختلاف معنی‌داری بین میانگین‌های قبل و بعد از آشفتگی دیده نشد و این جمعیت‌ها سطح تعادل یکسانی در دو بازه زمانی تست شده داشتند.

جدول ۱- آنالیز پایداری سطوح تعادل جمعیت‌های بید کلم در شرایط نرمال (بدون آشفتگی).

Table 1. Stability analysis of the equilibria of *P. xylostella* populations in normal conditions (without perturbation).

	Log-linear model for 2nd-period[1] data (a regression using GLM with Poisson errors)				Log-linear model for 1st-vs. 2nd-period data (a GLM with Poisson errors)			
					Mean per week			
	a (SE)	b (SE)	t_9	P	1st period	2nd period	t_{20}	P
i	2.810 (0.263)	-0.009 (0.039)	-0.236	0.819	18.7	15.7	0.660	0.517
ii	3.629 (0.312)	-0.121 (0.055)	-2.204	0.055	17.0	19.6	- 0.477	0.639
iii	2.966 (0.291)	-0.055 (0.046)	-1.184	0.267	16.4	14.2	0.468	0.645
iv	2.563 (0.467)	-0.015 (0.070)	-0.207	0.841	16.5	11.9	0.934	0.361
v	2.640 (0.360)	-0.036 (0.056)	-0.648	0.533	15.6	11.4	1.421	0.171
vi	3.310 (0.559)	-0.129 (0.099)	-1.295	0.228	13.8	13.7	0.017	0.987
vii	2.816 (0.304)	-0.076 (0.050)	-1.521	0.163	12.4	10.9	0.445	0.661
viii	3.116 (0.223)	-0.071 (0.036)	-1.964	0.081	15.3	15.1	0.062	0.952
ix	3.034 (0.290)	-0.076 (0.048)	-1.598	0.144	22.1	13.5	1.925	0.069
x	3.027 (0.229)	-0.059 (0.037)	-1.615	0.141	18.6	14.7	1.183	0.251

[1] The experiment was run for 22 weeks, divided into two 11-week periods (each equivalent to five generations of *P. xylostella*), which are called 1st and 2nd period.

جدول ۲- آنالیز پایداری سطوح تعادل جمعیت‌های بید کلم در معرض آشفتگی از طریق کاهش جمعیت.

Table 2. Stability analysis of the equilibria of *P. xylostella* populations subjected to perturbation using density reduction.

	Log-linear model for post-perturbation[1] data (a regression using GLM with Poisson errors)				Log-linear model for Pre- vs. post-perturbation data (a GLM with Poisson errors)			
					Mean per week			
	a (SE)	b (SE)	t_9	P	Pre-perturbation	Post-perturbation	t_{20}	P
i	1.766 (0.450)	0.023 (0.064)	0.357	0.730	15.9	6.7	2.846	< 0.01
ii	2.018 (0.435)	-0.050(0.069)	-0.732	0.483	14.6	5.6	2.307	< 0.05
iii	2.237 (0.441)	0.005(0.065)	0.073	0.943	24.0	9.6	1.898	0.072
iv	2.283 (0.684)	-0.037 (0.106)	-0.348	0.736	8.4	7.9	0.152	0.881
v	2.141 (0.629)	-0.133 (0.113)	-1.181	0.268	24.2	4.2	3.209	< 0.01
vi	2.359 (0.587)	-0.078 (0.097)	-0.811	0.438	18.9	6.8	2.252	< 0.05
vii	1.442 (0.402)	0.027(0.057)	0.477	0.645	11.0	5.0	3.569	< 0.01
viii	1.100 (0.751)	0.114 (0.097)	1.178	0.269	10.8	6.4	1.585	0.129
ix	1.689 (0.389)	0.035 (0.055)	0.642	0.537	35.4	6.7	3.398	< 0.01
x	1.976 (0.477)	-0.061(0.076)	-0.800	0.445	17.2	5.1	3.484	< 0.01

[1] The experiment was run for 22 weeks, divided into two 11-week periods (each equivalent to five generations of *P. xylostella*), which are called 1st (pre-perturbation) and 2nd (post-perturbation) period.

جدول ۳- آنالیز پایداری سطوح تعادل جمعیت‌های بید کلم در معرض آشفتگی از طریق افزایش جمعیت.

Table 3. Stability analysis of the equilibria of *P. xylostella* populations subjected to perturbation using density increase.

	Log-linear model for post-perturbation[1] data (a regression using GLM with Poisson errors)				Log-linear model for Pre- vs. post-perturbation data (a GLM with Poisson errors) Mean per week			
	a (SE)	b (SE)	t_9	P	Pre-perturbation	Post-perturbation	t_{20}	P
i	3.315 (0.275)	-0.095 (0.046)	-2.050	0.071	14.2	16.3	-0.546	0.591
ii	3.782 (0.225)	-0.116 (0.039)	-2.970	< 0.05	-	-	-	-
iii	3.883 (0.376)	-0.186 (0.073)	-2.54	< 0.05	-	-	-	-
iv	3.378 (0.352)	-0.121 (0.062)	-1.956	0.082	15.3	15.3	< -0.001	1
v	3.799 (0.316)	-0.117 (0.055)	-2.129	0.062	12.8	23.6	-2.179	< 0.05
vi	3.564 (0.281)	-0.203 (0.056)	-3.605	< 0.01	-	-	-	-
vii	3.495 (0.285)	-0.136 (0.051)	-2.648	< 0.05	-	-	-	-
viii	3.949 (0.291)	-0.188 (0.057)	-3.302	< 0.01	-	-	-	-
ix	3.480 (0.344)	-0.066 (0.056)	-1.181	0.268	13.6	22.4	-1.735	0.098
x	3.577 (0.276)	-0.087 (0.046)	-1.894	0.091	26.4	22.0	0.700	0.492

[1] The experiment was run for 22 weeks, divided into two 11-week periods (each equivalent to five generations of *P. xylostella*), which are called 1st (pre-perturbation) and 2nd (post-perturbation) period.

بحث

نتایج پژوهش حاضر نشان داد که تغییرات جمعیت بید کلم به‌گونه‌ای است که می‌توان با به‌کارگیری راهبردهای اکولوژیک و پایدار، سطح تعادل جمعیت این حشره را در یک سطح پایین‌تر از آستانه زیان اقتصادی حفظ کرد و مدیریت مؤثر و دقیق‌تری بر روی آن انجام داد.

نتایج حاصل نشان داد که جمعیت‌های بید کلم در تیمار "بدون آشفتگی" در بازه زمانی دوم همگی در حالت تعادل بودند. بنابراین، سطوح تعادل این جمعیت‌ها به حالت پایدار بودند. به‌علاوه، عدم معنی‌داری میانگین جمعیت در دو بازه زمانی، حاکی از عدم جابه‌جایی در سطح تعادل این جمعیت‌ها دارد. بنابراین می‌توان گفت که جمعیت‌های بید کلم درصورت عدم آشفتگی و با در اختیار داشتن منابع غذایی کافی (و البته محدود) در سطوح تعادل به‌صورت پایدار دوام خواهد داشت.

جمعیت‌های بید کلم در تیمار "آشفتگی با کاهش جمعیت" در بازه زمانی دوم همگی در حالت تعادل بودند. بنابراین، سطوح تعادل این جمعیت‌ها به حالت پایدار بودند و آشفتگی، بر پایداری جمعیت‌ها اثری نداشته است. در اکثر این جمعیت‌ها (۷ تکرار)، در اثر آشفتگی جابه‌جایی سطح تعادل رخ داده است و سطح تعادل پایین‌تری تشکیل شده است. جابه‌جایی سطح تعادل نشان‌دهنده پایداری بی‌اثر در این جمعیت‌ها است (Gillman & Hails, 1997). در مابقی جمعیت‌ها (۳ تکرار)، سطح تعادل جابه‌جا نشده است که نشان‌دهنده پایداری در این جمعیت‌ها است. به‌نظر می‌رسد که آشفتگی‌هایی از این دست نمی‌توانند باعث ناپایداری سطح تعادل جمعیت بید کلم شوند و در نهایت تنها موجب پایین آوردن سطح تعادل جمعیت این حشره می‌شوند. این می‌تواند به‌سبب کاهش رقابت درون گونه‌ای پس از آشفتگی، و به‌دنبال آن بازسازی و افزایش مجدد جمعیت باشد (Begon *et al.*, 2005; Schowalter, 2006).

بازگشت به سطح تعادل پس از آشفتگی نشان از مقاومت این حشره در مقابل تغییرات جمعیت دارد که با کوتاهی نسل و زادآوری بالای این حشره ارتباط مستقیم دارد و نشان می‌دهد که کنترل این حشره بسیار سخت خواهد بود. البته پایین آمدن سطح تعادل جمعیت این حشره پس از آشفتگی نکته قابل تامل و امیدبخش برای مدیریت پایدار این آفت خطرناک است زیرا که می‌توان امیدوار بود که با ایجاد یک یا چند بار آشفتگی، با استفاده از راهبردهای پایدارتری چون رهاسازی دشمنان طبیعی یا پاشش حشره‌کش‌های میکروبی نظیر *Bt* (Karimzadeh and Sayyed, 2011; Heidary and Karimzadeh, 2014; Jafary *et al.*, 2016)، سطح تعادل جمعیت را به زیر آستانه زیان اقتصادی پایین آورد.

نیمی از جمعیت‌های بید کلم در تیمار "آشفتگی با افزایش جمعیت" در بازه زمانی دوم به تعادل نرسیدند و دارای روندی با شیب منفی بودند. بنابراین، سطوح تعادل این جمعیت‌ها به حالت ناپایدار بود و آشفتگی باعث ناپایداری این جمعیت‌ها شده است. این ناپایداری که با شیب منفی روند جمعیت همراه است می‌تواند باعث انقراض جمعیت گردد و از آن می‌توان در مدیریت پایدار این آفت بهره جست. درحالی‌که، نیمی دیگر از جمعیت‌های این تیمار، در بازه زمانی دوم در حالت تعادل بودند. بنابراین، سطوح تعادل این جمعیت‌ها به حالت پایدار بودند و آشفتگی، بر پایداری جمعیت‌ها اثری نداشته است. از این ۵ جمعیت اخیر، در ٤ جمعیت، سطح تعادل جابه‌جا نشده است که نشان‌دهنده پایداری در این جمعیت‌ها است ولی در یک جمعیت، در اثر آشفتگی جابه‌جایی سطح تعادل رخ داده است و سطح تعادل بالاتری تشکیل شده است که نشان‌دهنده پایداری بی‌اثر در این جمعیت است (Gillman & Hails, 1997). می‌توان گفت که آشفتگی در سطح تعادل جمعیت که ناشی از افزایش جمعیت باشد در ۵۰ درصد از موارد باعث ناپایداری سطح تعادل جمعیت بید کلم می‌شود و با یک روند نزولی نمایی، جمعیت را به سمت انقراض پیش می‌برد. در اینجا، رقابت درون گونه‌ای از نوع تقلا مطرح می‌باشد. البته، نشان داده شد که چنین آشفتگی‌ای در ۵۰ درصد از موارد نمی‌تواند باعث ناپایداری سطح تعادل جمعیت بید کلم شود. به احتمال زیاد، به‌دلیل محدودیت منابع، افزایش ناگهانی جمعیت باعث بازخورد منفی از طریق مکانیسم رقابت درون گونه‌ای شده و جمعیت دوباره به حالت تعادل بازگشته است. به‌عبارت دیگر، در این حالت تنظیم جمعیت توسط وابستگی به تراکم و عوامل آن نظیر رقابت اتفاق افتاده و اجازه افزایش بیش از حد به جمعیت داده نشده است (Begon *et al.*, 1996; Schowalter, 2006). در این موارد، رقابت درون گونه‌ای از نوع جدال مطرح می‌باشد. هر چند، در یک مورد آشفتگی باعث بالابردن سطح تعادل جمعیت این حشره شده است. بالا رفتن سطح تعادل جمعیت این حشره پس از آشفتگی می‌تواند خطرناک باشد و مدیریت پایدار این آفت را با مشکلات جدی روبه‌رو کند زیرا در این حالت، جمعیت آفت در یک سطح بالا (به شدت خسارت‌زا) و به حالت پایدار (مقاوم در برابر تغییرات) می‌باشد.

در کل می‌توان چنین نتیجه گرفت که ایجاد آشفتگی در جمعیت‌های بید کلم تا حدود زیادی می‌تواند سطح تعادل جمعیت را ناپایدار کند. این نکته از نظر مدیریت آفات می‌تواند مورد بهره‌برداری قرار گیرد. به‌طوری‌که، با استفاده از راهبردهای غیرشیمیایی هم‌چون مهار زیستی با زنبورهای پارازیتوئید و آفت‌کش‌های میکروبی می‌توان جمعیت آفت را در نسل اول آشفته کرد (از طریق کاهش جمعیت) و سطح تعادل جمعیت این حشره را به‌طور معنی‌دار به زیر آستانه زیان اقتصادی پایین آورد. این جمعیت صرف‌نظر

از مهاجرت از مناطق دیگر به درون آن، در سطوح تعادل پایین‌تر پایدار خواهد بود که برای محصول در نسل‌های بعد خسارت‌زا نخواهد بود. در صورت مهاجرت از مناطق دیگر هم، آشفتگی با افزایش جمعیت رخ می‌دهد که یا تأثیری در سطح تعادل ندارد و یا این‌که باعث ناپایداری سطح تعادل و در نتیجه انقراض جمعیت خواهد شد. نتایج پژوهش حاضر باید در شرایط مزرعه آزمایش شود تا واکنش جمعیت‌های بید کلم نسبت به آشفتگی در شرایط طبیعی نیز مشخص شود.

منابع

Afiunizadeh, M., Karimzadeh, J. & Shojai, M. (2011) Naturally-occurring parasitism of diamondback moth in central Iran. pp. 93-96 in Srinivasan, R., Shelton, A. M. & Collins, H. L. (Eds). *Proceedings of the 6th international workshop on management of the diamondback moth and other crucifer insect pests*. 321 pp. AVRDC.

Afiunizadeh, M. & Karimzadeh, J. (2015) Assessment of naturally-occurring parasitism of diamondback moth in field using recruitment method. *Archives of Phytopathology and Plant Protection* 48, 43-49.

Andrewartha, H. G. & Birch, L. C. (1954) *The distribution and abundance of animals*. 793 pp. University of Chicago Press.

Begon, M., Mortimer, M. & Thompson, D. J. (1996) *Population ecology: a unified study of animals and plants*. 3rd ed. 256 pp. Wiley-Blackwell.

Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2005) Ecology: from individuals to ecosystems. 4th ed. 752 pp. Wiley-Blackwell.

Brunsting, A. M. H. & Heessen, H. J. L. (1984) Density regulation in the carabid beetle *Pterostichus oblongopunctatus*. *Journal of Animal Ecology* 53, 751-760.

Cappuccino, N. & P. W. Price (1995) *Population dynamics: new approaches and synthesis*. 429 pp. Academic Press.

Crawley, M. J. (2013) *The R book*. 2nd ed. 975 pp. John Wiley & Sons.

Dempster, J. P. (1983) The Natural control of populations of butterflies and moths. *Biological Reviews* 58, 461-481.

Dempster, J. P. & McClean, I. F. G. (1999) Definition of terms. pp. 1-4 in Dempster, J. P. & McClean, I. F. G. (Eds). *Insect populations: in theory and in practice*. 506 pp. Kluwer Academic Publishers.

Eccard, J. A. & Ylönen, H. (2003) Who bears the costs of interspecific competition in an age-structured population? *Ecology* 84, 3284-3293.

Ferrenberg, S. M. & Denno, R. F. (2003) Competition as a factor underlying the abundance of an uncommon phytophagous insect, the salt-marsh planthopper *Delphacodes penedetecta*. *Ecological Entomology* 28, 58-66.

Furlong, M. J., Wright, D. J. & Dosdall, L. M. (2013) Diamondback moth ecology and management: problems, progress, and prospects. *Annual Review of Entomology* 58, 517-541.

Gillman, M. & Hails, R. (1997) *An introduction to ecological modelling: putting practice into theory*. 202 pp. Blackwell Science.

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

Huffaker, C. B., Berryman, A. & Turchin, P. (1998) Dynamics and regulation of insect populations. pp. 269-312 in Huffaker, C. B. & Gutierrez, A. P. (Eds). *Ecological entomology*. 2nd ed. 776 pp. Wiley.

Jafary, M., Karimzadeh, J., Farazmand, H. & Rezapanah, M. (2016) Plant-mediated vulnerability of an insect herbivore to *Bacillus thuringiensis* in a plant-herbivore-pathogen system. *Biocontrol Science and Technology* 26, 104-115.

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

Karimzadeh, J., & Farazmand, H. (2011) Ecological pest management. *Zeytoon*, 31, 11-16. (In Persian with English summary).

Karimzadeh, J. & Sayyed, A. H. (2011) Immune system challenge in a host-parasitoid-pathogen system: interaction between *Cotesia plutellae* (Hym.: Braconidae) and *Bacillus thuringiensis* influences parasitism and phenoloxidase cascade of *Plutella xylostella* (Lep.: Plutellidae). *Journal of Entomological Society of Iran* 30, 27-38.

Lewis, W. J., van Lenteren, J. C., Phatak, S. C. & Tumlinson, J. H. (1997) A total system approach to sustainable pest management. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94, 12243-12248.

Milne, A. (1957) Theories of natural control of insect populations. pp. 253-271in *Cold spring harbor symposia on quantitative biology. Vol. 22. Population studies: animal ecology and demography*. Cold Spring Harbor Laboratory Press.

Murdoch, W. W. & Walde, S. J. (1989) Analysis of insect population dynamics. pp. 113-140 in Grubb, P. J. & Whittaker I. B. (Eds). *Towards a more exact ecology*. 468 pp. John Wiley & Sons.

Nicholson, A. J. (1935) The balance of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 2, 132-178.

Schowalter, T. D. (2006) *Insect ecology: an ecosystem approach*. 3rd ed. 656 pp. Academic Press.

Smeding, F. W. & de Snoo, G. R. (2003) A concept of food-web structure in organic arable farming systems. *Landscape and Urban Planning* 65, 219-236.

Stoll, P. & Prati, D. (2001) Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. *Ecology* 82, 319-327.

Strong, D. R. (1986) Density-vague population change. *Trends in Ecology and Evolution* 1, 39-42.

Thomas, M. B. (1999) Ecological approaches and the development of "truly integrated" pest management. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96, 5944-5951.

Umbanhowar, J. & Hastings, A. (2002) The Impact of resource limitation and the phenology of parasitoid attack on the duration of insect herbivore outbreaks. *Theoretical Population Biology* 62, 259-269.

Uvarov, B. P. (1931) Insects and climate. Transactions of the Royal Entomological Society of London 79, 1-232.